

# MULTITROFIČNE INTERAKCIJE MED RASTLINAMI, TALNIMI ŠKODLJIVIMI ŽUŽELKAMI TER ENTOMOPATOGENIMI OGORČICAMI

## MULTITROPHIC INTERACTION BETWEEN PLANTS, UNDERGROUND PESTS AND ENTOMOPATHOGENIC NEMATODES

Anamarija JAGODIČ<sup>1,4</sup>, Stanislav TRDAN<sup>1,3</sup>, Žiga LAZNIK<sup>1,2</sup>

<http://dx.doi.org/10.3986/fbg0055>

### IZVLEČEK

#### Multitrofične interakcije med rastlinami, talnimi škodljivimi žuželkami ter entomopatogenimi ogorčicami

V kmetijskih ekosistemih lahko talni škodljivci povzročijo veliko gospodarsko škodo. Za njihovo zatiranje se največkrat uporabi kemična fitofarmacevtska sredstva, ki pa imajo lahko tudi negativne vplive na okolje. Raziskovalci zato preučujejo druge možnosti zatiranja tako nadzemskih kot tudi talnih škodljivih organizmov v kmetijstvu. Gibanje organizmov je povezano z zaznavanjem kemičnih dražljajev iz okolja. Študije so v zadnjih letih pokazale, da se proti kemičnim dražljajem lahko gibajo tudi naravni sovražniki škodljivcev (entomopatogene ogorčice). Govorimo o t.i. neposredni obrambi rastlin pred škodljivimi organizmi. Rastlina, ki jo je napadel herbivor, začne v okolico sproščati kemične signale, ki na naravne sovražnike povzročitelja delujejo privabilno. Doslej je bilo identificiranih le nekaj ključnih spojin, ki so odgovorne za posredovanje v tako imenovanih multitrofičnih interakcijah in le nekaj genov ter biokemičnih poti, ki so odgovorne za proizvodnjo hlapljivih organskih snovi (HOS). Mnoge spojine ostajajo še vedno neznane, toda identifikacija le-teh ima velik potencial za uporabo pri varstvu rastlin. Napredki v razumevanju rastlinskih emisij in njihove vloge pri signaliziranju predstavljajo enega izmed novih načinov manipulacije rastlinskih eksudatov, s katerimi bi izboljšali naravne obrambne lastnosti rastlin.

*Ključne besede:* entomopatogene ogorčice, talni škodljivci, HOS, neposredna rastlinska obramba

### ABSTRACT

#### Multitrophic interaction between plants, underground pests and entomopathogenic nematodes

In agricultural ecosystems, soil pests can cause great economic damage. Pesticides are often used for their control, but they may also have negative effects on the environment. Researchers are therefore exploring other options for suppressing both above-ground and soil-dwelling organisms in agriculture. The movement of organisms is associated with the detection of chemical stimuli from the environment. Studies have shown in recent years that natural enemies (entomopathogenic nematodes) of pests can also move against chemical stimuli. The term is known as an indirect plant defense. The plant that has been attacked by the herbivor starts to release chemical signals to the environment, which act on the natural enemies of the pests. To date, only a few key compounds have been identified that are responsible for mediation in so-called multitrophic interactions and only a few genes and biochemical pathways that are responsible for the production of volatile organic compounds (VOCs). Many compounds remain unknown, but their identification has great potential for use in plant protection. Progress in understanding plant emissions and their role in signaling is one of the new ways to manipulate plant exudates to improve the natural defenses of plants.

*Key words:* entomopathogenic nematodes, soil-dwelling pests, VOCs, indirect plant defense

<sup>1</sup> Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo – Jamnikarjeva 101, SI-1000 Ljubljana, Slovenia;

<sup>2</sup> e-mail: ziga.laznik@bf.uni-lj.si

<sup>3</sup> e-mail: stane.trdan@bf.uni-lj.si

<sup>4</sup> e-mail: anamarija.jagodic@gmail.com

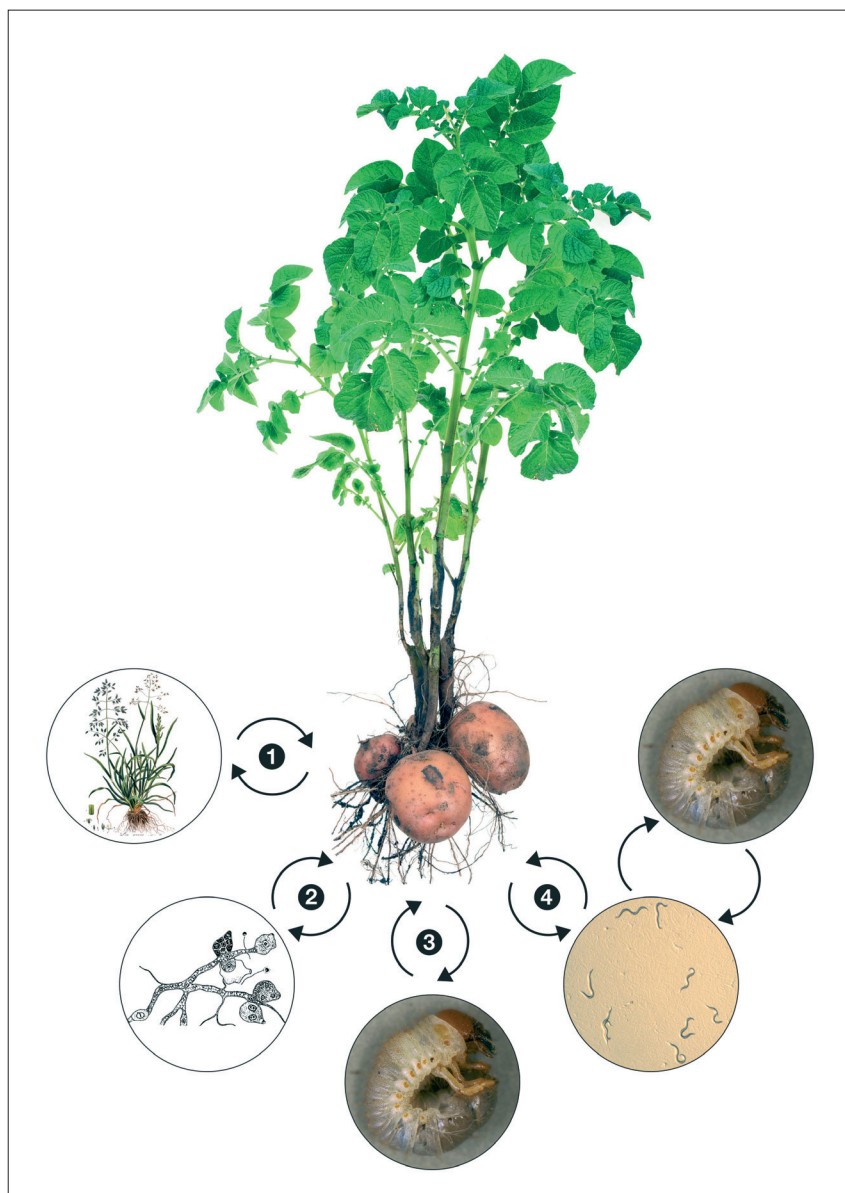
## 1 UVOD

Multitrofične interakcije, ki se nanašajo na varstvo rastlin pred herbivori opisujejo ekološke vplive treh ali več trofičnih ravni (slika 1). Te ravni zavzemajo rastlino, škodljive žuželke in naravne sovražnike škodljivih žuželk (HEIL & MARTIN, 2008). Predatorji, patogeni organizmi in parazitoidi, ki napadejo herbivore, imenovani tudi naravni sovražniki v kontekstu multitrofičnih interakcij, koristijo rastlinam tako, da odstranijo ali ovirajo prehranjevalne navade herbivorov. Znanstveniki menijo, da so se številne rastlinske lastnosti razvile kot odziv na vzajemnost (mutualističen odnos rastlina-naravni sovražnik), da bi postale privlačnejše za naravne sovražnike. Tak način rastlinske obrambe

uvrščamo med posredne obrambne mehanizme (HEIL & MARTIN, 2008).

Entomopatogene ogorčice (EO) so organizmi, ki se uporabljajo v programih biotičnega varstva rastlin. Uvrščamo jih med parazite žuželk (LAZNIK & TRDAN, 2011). Tla predstavljajo naravni habitat EO, ki so sistematično uvrščene v družini Steinernematidae in Heterorhabditidae. Žuželke parazitirajo samo infektivne ličinke (IL) EO (slika 2), ki v črevesnih veziklih nosijo simbiotske bakterije. EO simbiotskim bakterijam predstavljajo vektor, s pomočjo katerega vstopijo v gostiteljevo telo, pri čemer začnejo izločati toksine, zaradi katerih žuželka po 24 – 72 h pogine (LAZNIK & TRDAN, 2011). EO se pri gibanju v tleh orientirajo tako, da sledijo kemičnemu signalu (kemotaksija). S pomočjo kemotaksije zaznajo gostitelja v okolju, oz. zaznajo področje kjer je večja verjetnost, da se bo le-ta nahajal (LEWIS, 2002). Dosedanje raziskave so pokazale, da na gibanje EO v tleh vplivajo tudi drugi dejavniki ( $\text{CO}_2$ , rastlinski izločki, pH, temperatura, električni potencial, HOS) (BURMAN & PYE, 1980; GREWAL et al., 1993; RASMANN et al., 2005; SHAPIRO-ILAN et al., 2012).

Rizosfera predstavlja tisti del tal, ki obdaja koreninski sistem rastlin. Tu se nahaja veliko število organizmov (WENKE et al., 2010). Raziskave so pokazale, da rastline v rizosfero izločajo številne organske snovi, ki jih uvrščamo med amino kisline, fenole, slad-



Slika 1: Vpliv hlapnih rastlinskih izločkov na talno bioto (Hiltpold in sod., 2011)

\*Korenine rastlin izločajo različne vrste snovi v tla, ki omogočajo interakcije med rastlinami in drugimi organizmi (Flores in sod., 1999). HOS naj bi omogočale interakcije na nivoju rastlina-rastlina (slika 1/1), rastlina-mikrobi (slika 1/2), rastlina-škodljivec (slika 1/3) in rastlina-škodljivec-plenilec (slika 1/4).

korje, polisaharide, amide ter proteine višjih molekularski mas (WENKE et al., 2010). Znanstveniki so dokazali, da se lahko rastline z rastlinskimi izločki branijo pred napadi žuželk, bakterij in patogenimi glivami (BAIS et al., 2006; HILTPOLD et al., 2011). Rastline se pred napadom škodljivih organizmov branijo na različne načine, in sicer ločimo neposredne (direktne) in posredne (indirektne). Pri neposredni obrambi se lahko rastline branijo z morfološki lastnostmi (rast dlačic, trni) ter fiziološkimi lastnostmi (izločanje sekundarnih metabolitov). Pri posredni obrambi, gre za mehanizem, kjer rastlina izloča določene hlapljive organske komponente, ki lahko privabljajo ali odvrčajo naravne sovražnike rastlinskih škodljivcev (plenilske pršice, entomopatogene ogorčice). Hlapljive organske snovi (HOS) so li-

pofilne komponente z visokim parnim tlakom, ki se izločajo iz listov, cveta in plodov v ozračje ter v tla (DUDAREVA et al., 2006). HOS lahko izločajo poškodovane ali nepoškodovane rastline in jih uvrščamo med terpe-  
ne, benzoide, derivate maščobnih kislin, fenil propanoide (BAIS et al., 2006). Izločanje HOS pa je odvisno od vrste poškodbe (mehanska, herbivorna), kot tudi od vrste škodljivca. Gosset in sodelavci (2009) so ugotovili, da rastlina, ki jo poškodujejo ličinke koloradskega hrošča, izloča druge snovi kot tiste, ki so jo napadle listne uši. Seveda pa imajo rastlinski izločki tudi druge učinke. Rastline lahko s koreninskimi izločki spodbujajo koristno simbiozo, uravnavajo mikrobiološke skupnosti, inhibirajo rast sosednjih rastlin in uravnavajo fizikalno-kemijske lastnosti tal (FLORES et al., 1999).

## 2 UPORABNA VREDNOST ENTOMOPATOGENIH OGORČIC V KMETIJSTVU

Ogorčice so valjasti črvi, ki jih uvrščamo v kraljestvo Animalia (živali) in deblo Nemata. Spadajo v razreda Adenophorea (podrazred Enoplia, Chromadoria) in Secernentea (podrazredi Rhabditia, Spiruria, Diplogasteria) (NGUYEN & HUNT, 2007). Vrstno najštevilčnejše so fitoparazitske ogorčice (paraziti rastlin). Uvrščamo jih v več rodov (*Ditylenchus*, *Anguina*, *He-*

*terodera*, *Globodera*) (UREK & HRŽIČ, 1998). Znane so tudi ogorčice, ki parazitirajo žuželke. Govorimo o entomopatogenih ogorčicah (EO). Beseda je sestavljena iz grških besed *entomon* (žuželka) in *pathos* (bolezen).

EO so učinkoviti agensi za zatiranje škodljivcev (KLEIN, 1990). Spekter uporabe EO je zelo širok, lahko



Slika 2: Infektivne ličinke entomopatogene ogorčice vrste *Heterorhabditis bacteriophora*

se jih uporablja za zatiranje škodljivcev brusnic, artičok, jablan, travne ruše in drugih gojenih rastlin (GAUGLER, 2002). Učinkovitost uporabe EO v primerjavi s kemičnimi sredstvi je manjša, vendar pri tem ne smemo zanemariti izredno pomembnega dejstva, da je pri uporabi biotičnih agensov stopnja tveganja za okolje manjša (EHLERS, 1998). Uporaba ogorčic je varna za uporabnika in do sedaj še ni bilo podatkov, ki bi poročali o škodljivosti EO in njihovih simbiotskih bakterijah za sesalce in rastline (BOEMARE et al., 1982; AKHURST & SMITH, 2002).

EO išče svojega gostitelja le v razvojni fazi IL. Vanj vstopi preko ustne in zadnjične odprtine, dihal, za vrste iz rodu *Heterorhabditis* pa je dokazano, da lahko v gostitelja vstopijo tudi preko njegove kutikule (GAUGLER, 2002). Iskanje gostitelja poteka s pomočjo kemo-taksije. Gre za zaznavanje kemičnih signalov v okolju. EO sledijo gradientu izločenega CO<sub>2</sub>, temperaturi, električnemu polju, spremembi pH, rastlinskim izločkom in HOS (BURMAN & PYE, 1980; GREWAL et al., 1993; RASMANN et al., 2005; SHAPIRO-ILAN et al., 2012; LAZNIK & TRDAN, 2016).

### 3 IZLOČANJE HOS

Podobno kot ostale lastnosti rastlin, je tudi izločanje podzemnih HOS dedno pogojena lastnost. Raziskav na tem področju ni bilo veliko, zato ni neposrednih dokazov, ki bi kazali na to, da je naravna selekcija vplivala na izločanje HOS za namen obrambe (posredne in neposredne) pred herbivori (HILTPOLD et al., 2013). Nekateri avtorji vseeno navajajo, da je proizvodnja HOS dedna (ALI et al., 2010; HILTPOLD et al., 2013). Omenjeni avtorji so to dokazali na primeru citrusov in koruze. Pri koruzi tvorjenje E-β-kariofilena zmanjša napad škodljivcev in s tem tudi zmanjša količino uničenih

korenin (DEGENHARDT et al., 2009). Tako tuji kot tudi domači raziskovalci ugotavljajo, da je večina kultivarjev koruze, ki jih poznamo danes, zaradi križanj in drugih žlahtniteljskih postopkov izgubila sposobnost tvorbe tovrstnih signalnih alarmov (KÖLLNER et al., 2008; LAZNIK & TRDAN, 2011). Spet drugi avtorji navajajo, da talni organizmi močno vplivajo na nivo populacijske variabilnosti HOS (MARON & KAUFFMAN, 2006). Tako lahko večji napad talnih organizmov privede do povečanega izločanja bolj toksičnih HOS.

### 4 LABORATORIJSKE METODE ZA DOLOČANJE HOS

Koreninski izločki so največkrat omenjeni kot tekoči izcedki, ki se izcedijo iz vira. Lahko so tudi hlapni. Za analizo HOS se lahko kot posredno metodo uporabi SPME (*ang. solid phase microextraction*). SPME je metoda vzorčenja hlapnih komponent brez uporabe topila. Pri tej metodi se HOS vežejo na kondenzirana silicijeva vlakna od koder jih kasneje sprostimo in analiziramo s plinsko kromatografijo (GC-MS; *ang. Gas chromatography-mass spectrometry*). Za analizo se uporabijo zamrznjene korenine, ki so poškodovane zaradi napada škodljivcev. Te se nato zmelje v prah, ki je kasneje izpostavljen silicijevim vlaknom (RASMANN et al., 2005). Ta metoda je zelo učinkovita za analiziranje HOS, vendar je destruktivna saj zahteva drobljenje in mletje rastlinskega tkiva.

Obstajajo tudi druge nedestruktivne metode, kot je na primer dinamično vzorčenje s pomočjo adsorpcijskih pasti, pri čemer se hlapne komponente izločijo s pomočjo adsorbenta in topila. Adsorpcijske pasti so steklene cevke, ki vsebujejo adsorbent v obliki granul, ki se nahajajo na nerjaveči mreži s teflonskimi obroči. Adsorpcijske pasti se nato poveže z vakumsko črpalko, ki vleče zrak skozi steklene cevke. Ali in sod. (2010) so na ta način uspeli vzorčiti HOS »*in situ*«. Hlapne komponente, ki se ujamejo v adsorpcijskih pasti se nato izperejo s topilom. Slednja metoda je prav tako zelo učinkovita saj se jo lahko uporabi za ocenjevanje interakcij »*in situ*«.

## 5 PRIMERI KI DOKAZUJEJO DELOVANJE HOS NA EO

WANG IN GAUGLER (1998) sta bila med prvimi znanstveniki, ki sta dokazala, da HOS, ki jih izločajo korenine rastlin privabljajo EO. Ugotovila sta, da IL *Steinernema glaseri* (Steiner, 1929) in *Heterorhabditis bacteriophora* (POINAR, 1976), privabljajo hlapljive organske komponente, ki jih izločajo korenine trav. TOL in sodelavci (2001) so preučevali odzivnost EO *Heterorhabditis megidis* (POINAR, JACKSON & KLEIN, 1987) na izločke, ki jih izločajo poškodovane korenine iglavcev vrste (*Thuja occidentalis* L.), poškodbe so nastale zaradi ličink vrste *Otiorhynchus sulcatus* (FABRICIUS, 1775). Podobno raziskavo so naredili tudi BOFF in sodelavci (2001), ki so ugotovili, da EO *Heterorhabditis megidis* privabljajo izločki poškodovanih korenin jagod, zaradi prej navedenega škodljivca.

Slovenski raziskovalci so delovanje HOS na EO dokazali na primeru navadnega korenja (*Daucus carota* L.), ki je bil predhodno napaden s strunami (družina Elateridae). Ključna ugotovitev v njihovi raziskavi je bila ta, da nepoškodovane korenine korenja izločajo snovi, ki na EO delujejo repelentno. To pomeni, da rastlina odda preko kemičnega signala v okolje sporočilo, da je zdrava in ne potrebuje dodatne zaščite (LAZNIK & TRDAN, 2016a). Raziskave so nadaljevali tudi na primeru krompirja (*Solanum tuberosum* L.) (LAZNIK & TRDAN, 2016b), kjer so gomolje krompirja poškodovali ogrci gozdnega majskega hrošča (*Melolontha hippocastani*, FABRICIUS 1801). V raziskavo so vključili 7 HOS, ki jih izločajo poškodovani gomolji krompirja; oktanal, dekanal, undekan, nonanal, 6-metil-5-hepten-2-on, 1,2,4-trimetilbenzen ter 2-etil-1-heksanol. Rezultati raziskave so pokazali, da so EO sposobne razločevati med posameznimi HOS, ki jih izločajo poškodovani ali nepoškodovani gomolji krompirja. Rezultati raziskave so tudi pokazali, da je odziv EO na HOS vrstno pogojena lastnost, ki prevladuje nad strategijo iskanja gostitelja, ki so jo v evoluciji razvile EO (LAZNIK & TRDAN, 2016b).

Raziskave o učinkih glukozinolatov na gibanje EO so se lotili tudi Crespo in sodelavci (2012), ki so preučevali, izločke, ki so jih izločale poškodovane korenine črne gorjušice (*Brassica nigra* L.), zaradi ličink kapusove muhe (*Dellia radicum* L., 1758). Napadene korenine so izločale številne žveplove spojine ter glukozinolate. Dodatne raziskave so naredili tudi slovenski raziskovalci, kjer so preučevali učinke šestih HOS, ki jih izločajo poškodovane korenine črne gorjušice (*Brassica nigra* L.), zaradi kapusove muhe, na gibanje EO. Ugotovili so, da določeni glukozinolati ter žveplove spojine delujejo repelentno na določene vrste EO (JAGODIČ et al., 2017).

EO so se izkazale, kot učinkoviti biotični agensi pri zatiranju koruznega hrošča (*Diabrotica virgifera virgifera*, LECONTE, 1868), ki spada med pomembnejše škodljivce koruze. Prve raziskave z olfaktometri so pokazale, da poškodovane korenine koruze zaradi ličink koruznega hrošča bolj privabljajo EO *Heterorhabditis megidis*, kot pa korenine koruze, ki so bile mehansko poškodovane ali pa nepoškodovane (RASMANN et al., 2005). Razlika med nepoškodovanimi in poškodovanimi koreninami koruze zaradi ličink koruznega hrošča je bila v tem, da so slednje izločale terpen E- $\beta$ -kariofilen, ki deluje kot atraktant na EO *H. megidis* (RASMANN et al., 2005). Vrednost njihove raziskave je toliko večja saj so pridobljene rezultate v laboratorijski raziskavi potrdili tudi s poskusi na prostem. Ugotovili so, da EO locirajo svojega gostitelja tudi na 50 cm oddaljenosti od rastline in s tem potrdili njihovo sposobnost lociranja gostiteljev na daljših razdaljah.

Raziskave na sirske svilnici (*Asclepias syriaca* L.) so pokazale, da zaradi napada talnega škodljivca *Tetraopes tetraophthalmus* (FORSTER, 1771) izločajo hlapljive organske komponente, ki privabljajo EO *Heterorhabditis bacteriophora* (RASMANN et al., 2011). Zaradi kompleksne sestave HOS, ki jih izloča sirska svilnica med napadom je težko oceniti katera sestavina konkretno privablja EO *H. bacteriophora*. Zato so v nadaljnjem poljskem poskusu ugotovili, da prej omenjena vrsta EO vpliva na preživetje ličink *T. tetraophthalmus*, kar posledično omogoči rastlini, da si povrne nadzemno biomaso (RASMANN et al., 2011). Ta poskus spada med prve demonstracije, ki dokazujejo, da naravni sovražniki herbivorov prispevajo, k pozitivni izbiri rastline za proizvodnjo signalov pri herbivoriji (hranjenje z rastlinskim materialom).

Ali in sodelavci (2010, 2011) so ugotovili, da določene vrste EO močno privlačijo izločki korenin citrusov, ki so poškodovane zaradi ličinke *Diaprepes abbreviatus* (L., 1758). Ugotovili so, da korenine citrusov izločajo enostavno mešanico terpenoidov, tovrstni obrambni mehanizem je lahko pri rastlini vzpostavljen konstitutivno ali pa se vzpostavi samo ob napadu, v obeh primerih izločki privabljajo EO (ALI et al., 2011). Ugotovili so tudi, da HOS, ki privabljajo EO lahko privabljajo tudi fitoparazitske ogorčice, kar lahko rastlini predstavlja veliko grožnjo. To je lahko tudi ena izmed razlag, zakaj večina preučevanih rastlin izloča HOS samo ob napadu. Edini kultivar citrusov, ki so jih preučevali Ali in sodelavci (2011), ki je izločal HOS konstitutivno je bil dokazano odporen na fitoparazitske ogorčice.

Hallem in sodelavci (2011) so testirali spekter različnih rastlinskih HOS, pri čemer so ugotovili, da privabljajo IL *H. bacteriophora* in *Steinernema carpocapsae* (Weiser, 1955). Na podlagi teh raziskav je bilo ugotov-

vljeno, da imajo EO izredno dobro razvit kemosenzoričen aparat, ki je zelo dovzeten za zaznavanje rastlinskih komponent kar učinkovito uporabljajo pri lociranju primernih gostiteljev (RASMANN et al., 2012).

## 6 UPORABA HOS V KMETIJSTVU

EO imajo izjemen potencial za zatiranje različnih vrst talnih škodljivcev (TOEPFER et al., 2009). Dobro poznavanje hlapljivih organskih snovi, ki jih izločajo rastline bi lahko v prihodnje pripomoglo k izboljšanju zaščite kmetijsko pomembnih rastlin pred škodljivci, še posebej na področju varstva rastlin s pomočjo EO (DEGENHARDT et al., 2003; HILTPOLD & TURLINGS, 2012; PICKETT et al., 2006; TURLINGS & TON, 2006).

Za signale, ki jih oddajajo nadzemni deli rastlin, je bilo ugotovljeno, da se jih lahko izboljša oz. okrepi s pomočjo genske transformacije rastlin. To so dokazali tako v laboratoriju, kot v rastlinjakih, kjer so ugotovili, da tovrstna manipulacija izboljša privlačnost rastlin za plenilske pršice (KAPPERS et al., 2005) in parazitske ose (FONTANA et al., 2011; SCHNEE et al., 2006). Identifikacija terpena E- $\beta$ -kariofilena, ki ga izločajo herbivorno poškodovane korenine koruze, je prinesla še eno odlično priložnost za preizkušanje tovrstnega pristopa varstva rastlin pred škodljivci. Znanstveniki so za poskus uporabili ameriške kultivarje koruze, ki so izgubili sposobnost sproščanja E- $\beta$ -kariofilena (DEGEN et al., 2004; RASMANN et al., 2005; KÖLLNER et al., 2008), s čimer so lahko potrdili, da se lahko rastlinske signale, ki se izločajo pri herbivoriji, uporablja pri nadaljnjem varstvu rastlin pred škodljivci. Signalizacija pri koruzi je bila obnovljena v neproizvodni liniji s pomočjo genske transformacije gena za sintezo E- $\beta$ -kariofilena, ki je bil identificiran v origanu (*Origanum vulgare* L.) (CROCOLL et al., 2010). Uspešna transformacija rastlin koruze je povzročila, da so rastline izločale seskviterpen v ekvivalentnih količinah, kot bi ga sicer izločale normalne rastline koruze pri napadu ličink koruznega hrošča. V nasprotju z netransformiranimi rastlinami koruze so transformirane rastline oddajale E- $\beta$ -kariofilen konstitutivno ter sistemsko (sproščanje HOS od korenin do listov) (DEGENHARDT et al., 2009). Znanstveniki so nato izvedli zelo obširen poljski poskus pri katerem so ugotovili, da so transformirane rastline prejele veliko več EO-posredovane zaščite pred poškodbami korenin, ki jih povzročajo ličinke koruznega hrošča, kot netransformirane rastline (DEGENHARDT et al., 2009). Vendar pa je potrebno opozoriti, da konstitutivno sproščanje tovrstnih signalov, lahko negativno vpliva na uporabo v

kmetijstvu. Sproščanje HOS lahko v neposredno bližino tudi privablja škodljivce gospodarsko pomembnih poljščin ter je lahko tudi izredno energetska potratna, kar lahko vpliva tudi na kakovost in količino pridelka. Zato so znanstveniki predvideli izboljšanje postopka z vstavljanjem inducibilnega promotorja pred gen za sintezo E- $\beta$ -kariofilena.

Poleg izboljšanja samega signala, pa je mogoče izboljšati tudi samo odzivnost EO na signale. Veliko številko IL, ki jih EO proizvajajo vsako generacijo ter kratek čas trajanja ene generacije so lastnosti, ki jih uvrščajo med idealne preučevalne subjekte za izboljšanje lociranja gostiteljev in same infektivnosti (GAUGLER et al., 1989; GAUGLER & CAMPBELL, 1991; GRIFFIN & DOWNES, 1994). Povečano odzivnost EO na rastlinske HOS so ponovno dokazali s pomočjo E- $\beta$ -kariofilena (HILTPOLD et al., 2010a). Z uporabo olfaktometra in razpršilnikov so za povečano odzivnost na E- $\beta$ -kariofilena (HILTPOLD et al., 2010a) izbirali IL *H. bacteriophora*. V nasprotju s *H. megidis*, se *H. bacteriophora* običajno ne odziva na to spojino (HILTPOLD et al., 2010c, RASMANN & TURLINGS, 2008), vendar je trajalo le šest generacij selekcije, da bi pridobili sev z visoko stopnjo odzivnosti (HILTPOLD et al. 2010a). V poljskem poskusu na Madžarskem je bil ta sev bolj učinkovit pri zatiranju ličink koruznega hrošča blizu koreninam koruze, ki so oddajale E- $\beta$ -kariofilen, kot pa prvotni sev, vendar pa ni bilo opaziti razlike med sevi pri koruzi, ki ni oddajala E- $\beta$ -kariofilen (HILTPOLD et al., 2010a), medtem ko je bila obstojnost obeh sevov enakovredna (HILTPOLD et al., 2010b). S poskusom so tudi dokazali, da odzivnost na E- $\beta$ -kariofilen ni zelo specifična, saj se je izkazalo, da je izbrani sev pokazal odzivnost tudi na druga seskviterpena, kot je E- $\beta$ -farnesen, vendar nekoliko manj na monoterpen  $\alpha$ -pinen (HILTPOLD et al., 2010a). Ti podatki, skupaj s tistimi iz študije difuzije (HILTPOLD IN TURLINGS, 2008), kažejo, da privlačnost hlapnih rastlin ni specifična, temveč je odvisna tudi od tega kako se spojina razprši v tleh.

Znanstveniki so že ugotovili načine kako izboljšati rastlinsko signalizacijo in odzivnosti EO na te signale. Zagotovo pa ostaja ene izmed največjih ovir pri varstvu rastlin pred škodljivci z EO, težavna in delovno intenzivna aplikacija EO na terenu. Predvsem je ohra-

njanje velikega števila EO v tleh le redko uspešno (SHAPIRO-ILAN et al., 2006). Hiltipold in sodelavci so tako uvedli novo metodo uporabe EO, ki temelji na kapsulah, ki vsebujejo entomopatogene ogorčice. Natančna formulacija lupine kapsule omogoča nadzorovano sproščanje EO. Teoretično bi bilo mogoče sejalni-

ce prilagoditi tako, da se kapsule lahko vstavijo med setvijo v tla, kar nam prihrani na času in sami intenzivnosti dela ter prepreči večje izgube EO. Uporaba kapsul je lahko še posebej učinkovita, če vsebujejo atraktante in stimulative snovi, ki privabljajo škodljivce do samih kapsul.

## 7 POMISLEKI RABE HOS V KMETIJSTVU

Na prvi pogled se zdi, da uporaba HOS predstavlja obetavna orodja pri biotičnem varstvu rastlin pred škodljivci (KAPLAN, 2012a). Več znanstvenikov je poskušalo spremeniti rastline z gensko transformacijo, da bi le-te povečale svoj potencial za oddajanje HOS (BRILLADA et al., 2013). Vendar je tovrsten sistem v katerem se vedenje rastlin zavestno in uspešno uporablja v biotičnem varstvu rastlin veliko bolj kompleksne narave (KHAN et al., 1997; HASSANALI et al., 2008).

Eden izmed pomembnejših omejevalnih dejavnikov bi lahko bil, da posredna obramba rastlin z izločanjem HOS ne bi bila samo stvar žlahtniteljskih postopkov, kar bi lahko pogosto poslabšalo koristne interakcije rastlin s tretjo trofično stopnjo. Na primer, komercialne sorte bombaža (*Gossypium hirsutum* L.) sproščajo sedemkrat nižje skupne količine HOS kot pa njegove naravne linije (LOUGHRIN et al., 1995), prav tako severnoameriške sorte koruze ne sproščajo terpena E- $\beta$ -kariofilena iz korenin, ki privablja EO (RASMANN et al., 2005). Ni velike verjetnosti, da so bile HOS zavestno izbrane pri žlahtnjenju rastlin, drži pa, da količine izločenih HOS niso bile zmanjšane v nekaterih kultivarjih *Brassica* in *Phaseolus* (BENREY et al., 1998) ter pri nekaterih kultivarjih koruze (GOUNGUENÉ et al., 2001).

Kmetijski ekosistemi so veliko bolj zapleteni od laboratorijskih postavitev (KAPLAN, 2012a) in za zaščito rastlin pred škodljivci je treba storiti še veliko več raziskav, da bomo lahko v celoti razumeli delovanje tovrstnih sistemov. Katere so najpogostejše težave, s katerimi so se znanstveniki srečevali pri integraciji HOS v kmetijske namene? Ugotovili so da, povečana privlačnost parazitoidov na HOS ni povečala stopnje parazitizma herbivorov na poskusnem polju (VON MEREY et al., 2012; VIEIRA et al., 2013). Velikokrat se tudi zgodi, da parazitirani herbivori zrastejo večji in porabijo več kot neparazitirani (ALLEYNE & BECKAGE, 1997; HARVEY et al., 2010). Zavedati se moramo, da HOS predstavljajo informacije, ki so dostopne tudi drugim organizmom in jih lahko uporabljajo tudi herbivori in hiperparazitoidi za lociranje svojih gostiteljev. Tako so na primeru rastlin koruze, ki so jih predhodno tretirali s

hlapnimi komponentami opazili, da so se močnejše okužile z ličinkami koruznega hrošča in gosenicami *Spodoptera frugiperda* (SMITH, 1797), zato so bile bolj poškodovane kot kontrolne rastline (MÉREY et al., 2011).

Znano je, da HOS predstavljajo zgolj informacijo, zato se lahko parazitoidi in plenilci hitro naučijo ali prilagodijo, da bi se izognili rastlinam, ki oddajajo HOS, ne da bi prenašali herbivore. Prav tako pa se je potrebno zavedati, da kmetijski ekosistemi preprosto niso vedno sposobni vzdrževati populacij koristnih členonožcev, ki bi bili potrebni za stabilno biotično varstvo škodljivcev. Nenazadnje pa bo potrebno veliko truda pri integraciji tovrstnih bioloških strategij, kajti le-te ne omogočajo 100% odstranitve škodljivcev iz sistema.

V težnji po razvoju učinkovite biološke strategije pri varstvu rastlin, bo potrebno razširiti perspektivo, kjer bi lahko več pozornosti namenili neposrednim učinkom HOS na škodljivce in patogene. Repelentnost je ena izmed pomembnejših komponent v primerih, kjer so bili HOS uspešno uporabljeni pri kmetijskih poskusih (HASSANALI et al., 2008; BRAASCH & KAPLAN, 2012; XIAO et al., 2012) vsekakor pa je več pozornosti potrebno nameniti tudi anti-mikrobnemu delovanju HOS. Divje rastline se pri obrambi pred škodljivimi organizmi ne zanašajo samo na eno obrambno strategijo, zato bi tudi biološko varstvo rastlin moralo slediti njihovemu vzorcu. Tako bi se lahko v bodoče v biotičnem varstvu rastlin poslužili tudi uporabe rastlin, ki izločajo nektar na drugih predelih kot je cvet (EFN; ang. extrafloral nectary), gre za posreden mehanizem obrambe, ki vključuje privabljanje os in mravelj, ki nadalje poskrbijo za odganjanje herbivorov (OLSON & WÄCKERS, 2007; GÉNEAU et al., 2012). Tako bi lahko sproščanje koristnih organizmov v kombinaciji z zasajanjem vrst, ki proizvajajo EFN, ustvarili zanimive možnosti v varstvu rastlin. V tem primeru bi EFN rastline zadrževale biotične agense na stabilnih ravneh populacije na posevku tudi med obdobji brez škodljivih organizmov, HOS pa bi jih vodile do rastlin, ki so napadene s strani herbivorov.

## 8 ZAKLJUČEK

Raziskovanja multitrofičnih interakcij s kemičnim posredovanjem drastično naraščajo in niso več omejena zgolj na interakcije med koreninami in mikrobnimi simbionti, vendar vključujejo tudi številne druge organizme v tleh. Narašča pa tudi število primerov, ki kažejo, da so koreninski izločki rastlin aktivni igralci v rizosferi in da lahko vplivajo na oblikovanje svojega rastnega okolja, s čimer zagotavljajo zaščito rastlini in optimizacijo njihove učinkovitosti. Dokazano je bilo, da kemično vplivajo na talne mikroorganizme ter talne koristne organizme, kot so entomopatogene ogorčice.

Primanjkuje nam predvsem dobrega razumevanja ko-evolucijske perspektive pri ekologiji rizosfere in talnih interakcijah. Dobro razumevanje teh procesov bi pripomoglo pri pristopih, ki ohranjajo dobro uvelja-

vljene koristne interakcije med domestikacijo in gojenjem gospodarsko pomembnih kultivarjev. Pomembno je predvsem poudariti, da bo potrebno pred dejansko aplikativno uporabo tehnik v varstvu rastlin, o katerih se razpravlja v tem članku, ovrednotiti kakšne so lahko posledice tovrstnih manipulacij. Dejstvo je, da lahko najdemo na stotine vrst mikroorganizmov le v peščici tal in spreminjanje le enega parametra lahko povzroči nepričakovane posledice v uveljavljenem ekosistemu in ogrozi stabilnost tal. Ker so tla kompleksen in heterogen ekosistem, zato aplikacije različnih strategij ni mogoče posplošiti in jih bo potrebno zelo natančno oceniti na različnih primerih. Tovrstno pridobljeno znanje bi nam moralo nadaljnje omogočiti optimalne trajnostne kmetijske prakse.

## 9 CONCLUSION

Research on multitrophic interactions with chemical mediation is drastically increasing and it is no longer limited to interactions between roots and microbial symbionts, but also includes many other organisms in the soil. There is also an increasing number of cases showing that plant root secretions are active players in the rhizosphere and that they can influence the formation of their growing environment, thereby protecting the plant and optimizing their effectiveness. It has been proven that they have a chemical effect on soil microorganisms and soil beneficial organisms, such as entomopathogenic nematodes.

In particular, we lack a good understanding of the co-evolutionary perspective in the ecology of rhizosphere and ground interactions. A good understanding

of these processes would contribute to approaches that maintain well-established beneficial interactions between domestication and the cultivation of economically important cultivars. It is important to emphasize that before the actual application of the plant protection techniques discussed in this article, it will be necessary to evaluate the consequences of such manipulations. The fact is that we can find hundreds of species of microorganisms only in a handful of soil and changing only one parameter can cause unexpected consequences in an established ecosystem and endanger the stability of the soil. Because soil is a complex and heterogeneous ecosystem, the applications of different strategies can not be generalized and will need to be very accurately assessed in different cases.

## 10 ZAHVALA

Prispevek je nastal v okviru predmeta Raziskovalno delo v varstvu rastlin.

## 11 LITERATURA-REFERENCES

- ALI J.G., ALBORN H.T. & L.L. STELINSKI, 2010: Subterranean herbivore-induced volatiles released by Citrus roots upon feeding by *Diaprepes abbreviatus* recruit entomopathogenic nematodes. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 361-368. DOI: 10.1007/s10886-010-9773-7
- ALI J.G., ALBORN H.T. & L.L. STELINSKI, 2011: Constitutive and induced subterranean plant volatiles attract both entomopathogenic and plant parasitic nematodes. *Journal of Ecology*, 99: 26-35. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01758.x

- AKHURST, R. & K. SMITH, 2002: Regulation and safety. In: R. Gaugler (ed.), *entomopathogenic Nematology*. CABI Publishing, Oxon, UK. pp.311-332.
- ALLEYNE M. & N.E. BECKAGE, 1997: Parasitism-induced effects on host growth and metabolic efficiency in tobacco hornworm larvae parasitized by *Cotesia congregata*. *Journal of Insect Physiology*, 43: 407-424. DOI: 10.1016/S0022-1910(96)00086-8
- ARIMURA G., KÖPKE S., KUNERT M., VOLPE V., DAVID A. & P. BRAND P, 2008: Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves: IV. Diurnal and nocturnal damage differentially initiate plant volatile emissions. *Plant Physiology*, 146: 965-73. DOI: 10.1104/pp.107.111088
- BAIS H.P., WEIR T.L., PERRY L.G., GILROY S. & J.M. VIVANCO, 2006: The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 233-266. DOI:10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159
- BENREY B., CALLEJAS A., RIOS L., OYAMA K. & R.F. DENNO, 1998: The effects of domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids: *Biological Control*, 11:130-140. DOI: 10.1006/bcon.1997.0590
- BOEMARE, N.E., LAUMOND, C. & J. LUCIANI, 1982: Mise en évidence d'une toxicogenèse provoquée par le nematode entomophage *Neoplectana carpocapsae* Weiser chez l'insecte *Galleria mellonella* L. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris, Ser. III*. 295, 543-546.
- BOFF M.I.C., ZON F.C. & P.H. SMITS, 2001: Orientation of *Heterorhabditis megidis* to insect hosts and plant roots in a Y-tube sand olfactometer. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98 (3):329-337. DOI: 10.1046/j.1570-7458.2001.00789.x
- BRAASCH J. & I. KAPLAN, 2012: Over what distance are plant volatiles bioactive? Estimating the spatial dimensions of attraction in an arthropod assemblage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 145:115-123. DOI:10.1111/j.1570-7458.2012.01317.x
- BRILLASA C., NISHIHARA M., SHIMODA T., GARMS S., BOLAND W., MAFFEI M.E. & G. ARIMURA, 2013: Metabolic engineering of the C<sub>16</sub> homoterpene TMTT in *Lotus japonicus* through overexpression of (E,E)-geranylinalool synthase attracts generalist and specialist predators in different manners. *New Phytologist*, 200:1200-1211. DOI: 10.1111/nph.12442
- BRILLADA C., NISHIHARA M., SHIMODA T., GARMS S., BOLAND W., MAFFEI M.E. & G. ARIMURA, 2013: Metabolic engineering of the C<sub>16</sub> homoterpene TMTT in *Lotus* generalist and specialist predators in different manners. *New Phytologist* 200: 1200–1211. DOI: 10.1111/nph.12442
- BURMAN M. & A. PYE, 1980: *Neoplectana carpocapsae*: movement of nematode populations on thermal gradient. *Experimental Parasitology*, 49: 258-265. DOI: 10.1016/0014-4894(80)90122-8
- CRESCO, E., HORDIJK, C.A., DE GRAFF, R.M., SAMUDRALA, D., CRISTESCU, S.M., HARREN, F.J.M. & N.M. VAN DAM, 2012: On-line detection of root-induced volatiles in *Brassica nigra* plants infested with *Delia radicum* L. root fly larvae. *Phytochemistry*, 84: 68-77. DOI: 10.1016/j.phytochem.2012.08.013.
- CROCOLL C., ASBACH J., NOVAK J., GERSHENZON J. & J. DEGENHARDT, 2010: Terpene synthases of oregano (*Origanum vulgare* L.) and their roles in the pathway and regulation of terpene biosynthesis. *Plant Molecular Biology*, 73:587–603. DOI: 10.1007/s11103-010-9636-1
- DEGENHARDT J., GERSHENZON J., BALDWIN I.T. & A. KESSLER, 2003: Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies. *Current Opinion in Biotechnology*, 14:169–176. DOI: 10.1016/S0958-1669(03)00025-9
- DEGENHARDT J., 2009: Indirect defense responses to herbivory in grasses. *Plant Physiology*, 149: 96-102. DOI: 10.1104/pp.108.128975
- DUDAREVA N., NEGTE F., NAGEGOWDA D.A. & I. ORLOVA, 2006: Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Science*, 25: 417-40. DOI: 10.1080/07352680600899973
- EHLERS, R.-U., 1998: Entomopathogenic nematodes – Save biocontrol agents for sustainable systems. *Phytoprotection*, 79: 94-102. DOI: 10.7202/706164ar
- FLORES H.E., VIVANCO J.M. & V.M. LOYOLA-VARGAS, 1999: 'Radicle' biochemistry: the biology of root-specific metabolism. *Trends in Plant Science*, 4: 220-226.
- FONTANA A., HELD M., FANTAYE C.A., TURLINGS, T.J.C., DEGENHARDT J. & J. GERSHENZON, 2011: Attractiveness of constitutive and herbivore-induced sesquiterpene blends of maize to the parasitic wasp *Cotesia marginiventris* (Cresson). *Journal of Chemical Ecology*, 37 (6): 582-591. DOI: 10.1016/S1360-1385(99)01411-9
- GAUGLER R., CAMPBELL J.F. & T.R. MCGUIRE, 1989: Selection for host-finding in *Steinernema feltiae*. *Journal of*

- Invertebrate Pathology, 54(3): 363-372. DOI: 10.1016/0022-2011(89)90120-1
- GAUGLER R. & J.F. CAMPBELL, 1991: Selection for enhanced host-finding of scarab larvae (Coleoptera, Scarabaeidae) in an entomopathogenic nematode. *Environmental Entomology*, 20(2): 700-706. DOI: 10.1093/ee/20.2.700
- GAUGLER R., 2002: Entomopathogenic nematology. CABI Publishing, New Jersey: 373 str.
- GENEAU C.E., WÄCKERS F.L., LUKA H., DANIEL C. & O. BALMER, 2012: Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic and Applied Ecology*, 13: 85-93. DOI: 10.1016/j.baae.2011.10.005
- GRIFFIN C.T. & M.J. DOWNES, 1994: Selection of *Heterorhabditis* sp. for improved infectivity at low temperatures. In: Burnell AM, Ehlers RU, Masson JP (eds) Genetics of entomopathogenic nematode-bacterium complexes. European Commission Publication EUR 15681 EN, Luxembourg, pp 120-128
- GOSSET V., HARMEL N., GÖBEL C., FRANCIS F., HAUBRUGE E., WATHELET J.P., DU JARDIN P., FEUSSNER I. & M.L. FAUCONNIER, 2009: Attacks by piercing-sucking insect (*Myzus persicae* Sultzer) or a chewing insect (*Leptinotarsa decemlineata* Say) on potato plants (*Solanum tuberosum* L.) induce differential changes in volatile compound release and oxylipin synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 60: 1231-1240. DOI: 10.1093/jxb/erp015
- GOUINGUENE S., DEGEN T. & T.J.C. TURLINGS, 2001: Variability in herbivore-induced odour emissions among maize cultivars and their wild ancestors (teosinte). *Chemoecology*, 11: 9-16. DOI: 10.1007/PL00001832
- GREWAL P.S., GAUGLER R. & E.E. LEWIS, 1993: Host recognition behaviour by entomopathogenic nematodes during contact within insect gut contents. *Journal of Parasitology*, 79: 495-503. DOI: 10.1007/BF00987382
- HALLEM E.A., DILLMAN A.R., HONG A.V., ZHANG Y.J., YANO J.M., DEMARCO S.F. & P.W. STERNBERG, 2011: A sensory code for host seeking in parasitic nematodes. *Current Biology*, 21(5): 377-383. DOI: 10.1016/j.cub.2011.01.048
- HANLEY M.E., LAMONT B.B., FAIRBANKS M.M. & C.M. RAFFERTY, 2007: Plant structural traits and their role in antiherbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8: 157-79. DOI: 10.1016/j.ppees.2007.01.001
- HARE J.D., 2011: Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insect. *Annual Review of Entomology*, 56: 161-90. DOI: 10.1146/annurev-ento-120709-144753
- HARVEY J.A., SANO T. & T. TANAKA, 2010: Differential host growth regulation by the solitary endoparasitoid *Meteorus pulchicornis* in two hosts of greatly differing mass. *Journal of Insect Physiology*, 56: 1178-1183. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2010.03.018
- HASSANALI A., HERREN H., KHAN Z.R., PICKETT J.A. & C.M. WOODCOCK, 2008: Integrated pest management: the push-pull approach for controlling insect pest nad weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 363: 611-621. DOI:10.1098/rstb.2007.2173
- HEIL, M., 2008: „Indirect defence via tritrophic interactions“. *New Phytologist*, 178(1): 41-61. DOI:10.1111/j.1469-8137.2007.02330.x
- HILTPOLD I., BARONI M., TOEPFER S., KUHLMANN U. & T.C.J. TURLINGS, 2010a: Selection of entomopathogenic nematodes for enhanced responsiveness to a volatile root signal helps to control a major root pest. *Journal of Experimental Biology*, 213(14): 2417-2423. DOI: 10.1242/jeb.041301.
- HILTPOLD I., BARONI M., TOEPFER S., KUHLMANN U. & T.C.J. TURLINGS, 2010b: Selective breeding of entomopathogenic nematodes for enhanced attraction to a root signal did not reduce their establishment or persistence after field release. *Plant Signaling and Behaviour*, 5(11): 1450-1452. DOI: 10.4161/psb.5.11.13363
- HILTPOLD I., TOEPFER S., KUHLMANN U. & T.C.J. TURLINGS, 2010c: How maize root volatiles influence the efficacy of entomopathogenic nematodes against the western corn rootworm? *Chemoecology*, 20(2): 155-162. DOI: 10.4161/psb.5.11.13363
- HILTPOLD I., ERB M., ROBERT C.A.M. & T.C.J. TURLINGS, 2011: Systemic root signalling in a belowground, volatile-mediated tritrophic interaction. *Plant Cell and Environment*, 34: 1267-1275. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02327.x.
- HILTPOLD I., BERNKLAU E., BJOSTAD L.B., ALVAREZ N., MILLER-STRUTTMANN N.E., LUNDGREN J.G. & B.E. HIBBARD, 2013: Nature, evolution and characterisation of rhizospheric chemical exudates affecting root herbivores. V: Behaviour and physiology of root herbivores. S.N. Johnson, I. Hiltbold and T.C.J. (ur.). New York, Academic Press: 97-157. DOI: 10.1016/B978-0-12-417165-7.00003-9
- HOWE G. A. & G. JANDER, 2008: Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 41-61. DOI:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092825

- JAGODIČ, A., IPAVEC, N., TRDAN, S. & Ž. LAZNIK, 2017: Attraction behaviours: are synthetic volatiles, typically emitted by insect-damaged *Brassica nigra* roots, navigation signals for entomopathogenic nematodes (*Steinernema* and *Heterorhabditis*)? *BioControl* 62: 515-524. DOI: 10.1007/s10526-017-9796-x
- KAPLAN I., 2012a: Attracting carnivorous arthropods with plant volatiles: the future of biocontrol or playing with fire? *Biological Control*, 60: 77-89. DOI: 10.1007/s10526-017-9796-x
- KAPPERS I.F., AHRONI A., TWJM VAN HERPEN L.L.P., LUCKERHOFF M., DICKE & H.J. BOUWMEESTER, 2005: Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to *Arabidopsis*. *Science*, 309: 2070-2072. DOI:10.1126/science.1116232
- KHAN Z.R., AMPONGNYARKO K., CHILISWA P., HASSANALI A., KIMANI S., LWANDE W., OVERHOLT W.A., PICKETT J.A., SMART L.E. & L.J. WADHAMS, 1997: Intercropping increases parasitism of pests. *Nature*, 388: 631-632. DOI: 10.1038/41681
- KÖLLNER T.G., HELD M., LENK C., HILTPOLD I., TURLINGS T.J.C., GERSHENZON J. & J. DEGENHARDT, 2008: A maize (E)-beta-caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. *Plant Cell*, 20: 482-494. DOI: 10.1105/tpc.107.051672
- LAZNIK Ž. & TRDAN S., 2011: Entomopathogenic nematodes (Nematoda: Rhabditida) in Slovenia: from tabula rasa to implementation into crop production systems. V: *Insecticides – pest engineering*. Perveen F (ur.). Rijeka, InTech: 627-656. DOI: 10.5772/29540
- LAZNIK Ž. & TRDAN S., 2016a: *Attraction behaviors of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae and Heterorhabditidae) to synthetic volatiles emitted by insect damaged carrot roots*. *Journal of Pest Science*, 4:977-984. DOI: 10.1007/s10340-015-0720-9
- LAZNIK Ž. & TRDAN S., 2016b: Attraction behaviours of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae and Heterorhabditidae) to synthetic volatiles emitted by insect damaged potato tubers. *Journal of Chemical Ecology*, 42: 314-322 DOI: 10.1007/s10886-016-0686-y
- LEWIS E.E., 2002: *Behavioural Ecology*. V: *Entomopathogenic Nematology*. Gaugler R. (ur.). Wallingford, UK, CABI Publishing: 205-223. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.11.007
- LOUGHRIN J., MANUKIAN A., HEATH R. & J. TURLINSON, 1995: Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *Journal of Chemical ecology*, 21: 1217-1227. DOI: 10.1007/BF02228321
- MARON J.L. & M.J. KAUFFMAN, 2006: Habitat-specific impacts of multiple consumers on plant population dynamics. *Ecology*, 87: 113-124. DOI: 10.1890/05-0434
- NGUYEN K.B. & D.J. HUNT, 2007: *Entomopathogenic nematodes: systematics, phylogeny and bacterial symbionts*. *Nematology monographs and perspectives*: 816 str. DOI: 10.1163/156854108783900230
- OLSON D.M. & F.L. WÄCKERS, 2007: Management of fields margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology*, 44: 13-21. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01241.x
- PICKET J.A., BRUCE T.J.A., CHAMBERLAIN K., HASSANALI A., KHAN Z.R., MATTHES M.C., NAPIER J.A., SMART L.E., WADHAMS L.J. & C.M. WOODCOCK, 2006: Plant volatiles yielding new ways to exploit plant defence. In: Dicke M., Takken W. (eds) *Chemical ecology: from gene to ecosystem*. Springer, Dordrecht.
- RASMANN S. & T.C.J. TURLINGS, 2008: First insights into specificity of belowground tritrophic interactions. *Oikos*, 117: 362-369. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.16204.x
- RASMANN S., KÖLLNER T.G., DEGENHARDT J., HILTPOLD I., TOEPFER S., KUHLMANN U., GERSHENZON J. & T.C.J. TURLINGS, 2005: Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434: 732-737. DOI:10.1038/nature03451
- RASMANN S., ERWIN A.C., HALITSCHKE R. & A.A. AGRAWAL, 2011: Direct and indirect root defences of milkweed (*Asclepias syriaca*): trophic cascades, trade-offs and novel methods for studying subterranean herbivory. *Journal of Ecology*, 99:16–25. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01713.x
- RASMANN S., HILTPOLD I. & J. ALI, 2012: *The role of root-produced volatile secondary metabolites in mediating soil interactions*. V: *Advances in selected plant physiology aspects*. Montanaro, G., Cichio, B. (ur.). Rijeka, InTech: 269-290. DOI:10.1016/j.tim.2016.12.002
- SHAPIRO-ILAN D.I., GOUGE D.H., PIGGOTT S.J. & J.P. FIFE, 2006: Application technology and environmental considerations for use of entomopathogenic nematodes in biological control. *Biological Control*, 38 (1): 124:133. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.09.005
- SHAPIRO-ILAN D., LEWIS E.E., CAMPBELL J.F. & D.B. KIM-SHAPIRO, 2012: *Directional movement of entomopathogenic nematodes in response to electrical field: effect of species, magnitude of voltage, and infective juvenile age*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 109: 34-40. DOI: 10.1016/j.jip.2011.09.004

- SCHNEE C., KÖLLNER T.G., HELD M., TURLINGS T.J.C., GERSHENZON J. & J. DEGENHARDT, 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 USA*, 103: 1129-1134. DOI: 10.1073/pnas.0508027103
- TOEPFER S., HAYE T., ERLANDSON M., GOETTEL M., LUNDGREN J.G., KLEESPIES R.G., WEBER D.C., WALSH G.C., PETERS A., EHLERS R.U., STRASSER H., MOORE D., KELLER S., VIDAL S. & U. KUHLMANN, 2009: A review of the natural enemies of beetles in the subtribe Diabroticina (Coleoptera: Chrysomelidae): implications for sustainable pest management. *Biocontrol Science and Technology*, 19: 1-65. DOI: 10.1080/09583150802524727
- TURLINGS T.C.J., HILTPOLD I. & S. RASMANN, 2012: The importance of root-produced volatiles as foraging cues for entomopathogenic nematodes. *Plant Soil*, 359: 51-60. DOI:10.1007/s11104-012-1295-3
- TURLINGS T.C.J. & J. TON, 2006: Exploiting scents of distress: the prospect of manipulating herbivore-induced plant odours to enhance the control of agricultural pests. *Current Opinion in Plant Biology*, 9(4): 421-427. DOI: 10.1016/j.pbi.2006.05.010
- UREK G. & A. HRŽIČ, 1998: Ogorčice nevidni zajedavci rastlin: fitoentomologija. Ljubljana, Kmetijski inštitut Slovenije: 240 str.
- USHA RANI P. & Y. JYOTHSNA, 2010: Biochemical and enzymatic changes in rice as a mechanism of defense. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32: 695-701. DOI : 10.1007/s11738-009-0449-2
- VERHAGE A., VAN WEES S.C.M. & C.M.J. PIETERSE, 2010: *Plant immunity: it is the hormones talking, but what do they say?* *Plant Physiology*, 154: 536-40. DOI: 10.1104/pp.110.161570
- VIEIRA C.R., BLASSIOLI MORAS M.C., BORGES M., SUJII E.R. & R.A. LAUMANN, 2013: *Cis-Jasmone indirect action on egg parasitoids (Hymenoptera: Scelionidae) and its application in biological control of soybean stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae)*. *Biological Control*, 64: 75-82. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2012.10.004
- VON MEREY G., VEYRAT N., MAHUKU G., VALDEZ R.L., TURLINGS T.J.C. & M. D'ALESSANDRO, 2011: *Dispensing synthetic green leaf volatiles in maize fields increase the release of sesquiterpens by the plants, but has little effect on the attraction of best beneficial insect*. *Phytochemistry*, 72: 1838-1847. DOI: 10.1016/j.phytochem.2011.04.022
- VON MEREY G., VEYRAT N., MAHUKU G., VALDEZ R.L., TURLINGS T.J.C. & M. D'ALESSANDRO, 2012: *Minor effects of two elicitors of insect and pathogen resistance on volatile emissions and parasitism of Spodoptera frugiperda in Mexican maize fields*. *Biological Control*, 60: 7-15. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2011.09.010
- WANG Y. & R. GAUGLER, 1998: *Host and penetration site location by entomopathogenic nematodes against Japanese beetle larvae*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 72 (3): 313-318. DOI: 10.1006/jipa.1998.4805
- WAR A.R., PAULRAJ M.G., WAR M.Y. & S. IGNACHIMUTU S, 2011a: *Jasmonic acid-mediated induced resistance ground nut (Arachis hypogaea L.) against Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae)*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 30: 512-30. DOI: 10.1007/s00344-011-9213-0
- WAR A.R., PAULRAJ M.G., WAR M.Y. & S. IGNACHIMUTU S, 2011b: *Herbivore- and elicitor-induced resistance in ground nut to Asian armyworm, Spodoptera litura (Fab.) (Lepidoptera: Noctuidae)*. *Plant Signaling and Behav.*, 6: 1769-77. DOI: 10.4161/psb.6.11.17323
- WENKE K., KAI M. & B. PIECHULLA, 2010: Belowground volatiles facilitate interactions between plant roots and soil organisms. *Planta*, 231: 499-506. DOI: 10.1007/s00425-009-1076-2
- XIAO Y., WANG Q., ERB M., TURLINGS T.J.C., GE L., HU L., LI J., HAN X., ZHANG T. & J. LU, 2012: Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition on the field. *Ecology Letters*, 15: 1130-1139. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01835.x

Pregledni članek je nastal v času prejemanja štipendije Svetovnega laboratorija Svetovne federacije znanstvenikov.