

**Влияние замедленной индуцированной резистентности берёзы
на развитие непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L.
(Lepidoptera, Lymantriidae)
и на его чувствительность к вирусной инфекции**

**Effect of delayed induced resistance of birch
on the performance of gypsy moth *Lymantria dispar* L.
(Lepidoptera, Lymantridae) and its susceptibility to virus infection**

В.В. Мартемьянов*, М. Рантала, И.А. Белоусова*,
С.В. Павлушин*, Е.И. Шаталова*, С.А. Бахвалов*
V.V. Martemyanov*, M. Rantala**, I.A. Belousova*,
S.V. Pavlushin*, E.I. Shatalova*, S.A. Bakhvalov***

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: martemyanov79@yahoo.com.

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

**Университет г. Турку, Финляндия.

**University of Turku, Turku FI-20014 Finland.

Ключевые слова: кормовое растение, берёза повислая, замедленная индуцированная резистентность, непарный шелкопряд, вирус ядерного полиэдроза, динамика популяций.

Key words: host plant, silver birch, delayed induced resistance, gypsy moth, nucleopolyhedrovirus, population dynamics.

Резюме. Исследовано влияние замедленной индуцированной резистентности берёзы, вызванной её искусственной тотальной дефолиацией, на структурные и функциональные показатели непарного шелкопряда, а также на его чувствительность к вирусной инфекции.

Выявлено снижение массы инфицированных вирусом гусениц, развивающихся на листьях дефолированных деревьев по сравнению с инфицированными и интактными насекомыми, развивающимися на листьях контрольных деревьев. Уменьшалась также масса куколок самок при развитии инфицированных и интактных гусениц на листе повреждённых растений, в то время как масса куколок самцов не менялась, а при инфицировании нативных насекомых достоверно увеличивалась. Во всех опытных группах не выявлено отличий в соотношении полов насекомых.

Развитие как интактных, так и инфицированных вирусом гусениц на побегах повреждённых деревьев приводит к увеличению количества насекомых, погибших от различных инфекций и к снижению количества насекомых, погибших от причин неинфекционной природы при неизменной суммарной смертности. Питание насекомых листьями повреждённых растений не приводило к индукции в организме фитофага латентной вирусной инфекции.

Abstract. Recent studies suggest that the delayed induced resistance (DIR) of plants might have an impact on the immune defence of its insect defoliators, which might modify their population cycles. In this study we tested the influence of birch delayed induced resistance caused by artificial manual total defoliation on the performance of the

gypsy moth, *Lymantria dispar* L. and its susceptibility to its nucleopolyhedrovirus (Baculoviridae). We found that DIR had a substantial effect on the mass of larvae (both infected and control), but the reduction in size was larger for infected larvae. DIR decreased the mass of female pupae, but it did not affect male pupae. There were no differences in the sex ratio between treatments. In contrast to previous studies, DIR did not affect larval susceptibility to virus infection, nor did it affect activation of latent viral infection in herbivore larvae. It is possible that the observed differences between this and previous studies may be due to the host plant species used or the manner in which defoliation was performed.

Введение

Среди многообразия взаимоотношений между растениями и насекомыми особое место занимает фитофагия, т.е. питание насекомых тканями растений [Чернышёв, 1996]. В процессе совместной эволюции насекомых-фитофагов и растений последние сформировали ряд защитных барьеров против насекомых, которые можно разделить на конституционные, т.е. постоянно присутствующие в растении, и индуцированные, т.е. возникающие только при воздействии какого-либо стресс-фактора [Наукіюа, 2005а]. Одним из таких стресс-факторов является повреждение тканей листа (хвои) и дефолиация растений насекомыми. В результате повреждения листовой и сокращения фотосинтезирующей

поверхности за счёт электрической и гидравлической сигнализации происходит запуск октадеканойдного пути ответа на повреждение растения [Rhoades et al., 1999; Naukioja, 2005b]. При этом запускается целый каскад реакций, который приводит к увеличению синтеза ингибиторов сериновых протеаз, полифенолоксидаз, НАДФН оксидаза, пероксидаз, а также к изменению содержания первичных и вторичных метаболитов в кормовом растении [Kaitaniemi et al., 1998; Walling, 2000; Naukioja, 2005b]. Как следствие, снижается привлекательность корма для фитофага за счёт повышения токсичности и снижения качества [Rossiter et al., 1988; Ruohomaki et al., 1996; Kaitaniemi et al., 1998; Бахвалов и др. 2002; Riipi et al., 2005]. Для многолетних растений такие изменения могут проявляться не только в текущем вегетационном сезоне (быстрая индуцированная резистентность), но и в последующие сезоны (замедленная индуцированная резистентность) [Naukioja, 2005a]. Более того, ряд исследователей считает, что именно замедленная индуцированная резистентность может вносить решающий вклад в регуляцию динамики численности лесных фитофагов, т.к. на следующий год после повреждения происходят наиболее существенные изменения в химическом составе кормового растения [Бахвалов и др., 2002; Naukioja, 2005a]. Индуцированная резистентность древесных растений может сохраняться до 4 лет после нанесения повреждения [Neuvonen, Naukioja, 1991; Kaitaniemi et al., 1999], и тем самым являться не только фактором, снижающим численность фитофагов, но и фактором, сдерживающим популяцию насекомых на низком уровне численности.

С 80-х годов прошлого века многими исследователями обсуждается вопрос о влиянии качества пищи не только на фитофагов-потребителей, но и на следующий трофический уровень, т.е. на их хищников и паразитов [Price et al., 1980; Keating et al., 1990; Geervliet et al., 1994; Turlings et al., 1995; Gatehouse, 2002]. Однако до настоящего времени проводимые исследования не дают однозначного ответа на этот вопрос. Так было показано, что питание гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* листьями осины *Populus tremuloides* различного качественного состава не приводило к изменению чувствительности гусениц фитофага к вирусу ядерного полиэдроза [Lindroth et al., 1999]. Опыты с использованием белого дуба *Quercus alba*, отличного по качественному составу листьев, для выращивания дубовой моли *Psilocorsis quercicella* (Lepidoptera, Oecophoridae) показали, что низкое качество листьев вызывает снижение выживаемости насекомых в 1 поколении, но не оказывает влияния на 2 поколение. Концентрация общих фенолов и конденсированных танинов в этом эксперименте отрицательно коррелировала с массой куколок насекомых [Lill, Marquis, 2001]. Авторы сделали вывод, что изменение качественного состава кормового растения в большей степени оказывает непосредственное влияние на фитофагов, чем опосредованное влияние

через хищников и паразитоидов. Другие исследователи полагают, что химизм растения вносит значительный вклад во взаимодействие между фитофагом и его естественными врагами [Hoover et al., 1998; Ali et al., 1999; van Poecke et al., 2001; Gatehouse, 2002; Dutton et al., 2002].

Ранее было показано, что при развитии непарного шелкопряда в берёзовых насаждениях, сильно дефолированных им в предыдущем году, отмечается существенное снижение жизнеспособности насекомых: падение плодовитости, смещение соотношения полов в сторону самцов, увеличение гибели от паразитоидов и энтомопатогенов [Бахвалов и др., 2002]. Было выдвинуто предположение, что одной из причин этого может являться замедленная резистентность древостоев, индуцированная их дефолиацией.

В настоящей работе приведены данные о влиянии искусственной (механической) дефолиации берёзы, проведённой в предыдущем году, на некоторые структурные и функциональные показатели непарного шелкопряда и на его чувствительность к инфицированию вирусом ядерного полиэдроза.

Методы и материалы

Объект исследования. В экспериментах использовали гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantridae) природной популяции, из очага массового размножения на фазе роста численности, действующего в берёзово-осиновых насаждениях на территории Краснозёрского района Новосибирской области. Яйцекладки шелкопряда для исследований собирали в первой декаде сентября и хранили в течение месяца при +4° С, затем в течение месяца при -15° С, а в остальной период до проведения экспериментов снова при +4° С.

Дефолиация кормового растения, выращивание насекомых и их инфицирование вирусом. Для эксперимента отбирались молодые деревья берёзы *Betula pendula* Roth. (Betulaceae) в возрасте 8–10 лет, произрастающие в берёзовом колке. Дефолиацию опытных растений проводили одномоментно, во второй половине июня, путём механического удаления всей листвы деревьев. Сроки искусственной дефолиации деревьев соответствовали срокам их естественной дефолиации насекомыми в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. В качестве контроля использовали деревья аналогичного возраста, не подвергавшиеся дефолиации.

Для оценки влияния замедленной индуцированной резистентности берёзы на развитие и чувствительность насекомых к вирусной инфекции, в следующем году гусениц непарного шелкопряда, начиная с III возраста, выращивали в садках на срезанных побегах дефолированных и контрольных растений при +25° С и 16-часовом дне. Одновременно с помещением гусениц на побеги часть из них инфицировали вирусом ядерного

полиэдрола (коллекционный штамм лаборатории патологии насекомых Института систематики и экологии животных СО РАН). Водную суспензию полиэдров вируса однократно наносили на поверхность листьев путём мелкодисперсного опрыскивания, корм подсушивали при комнатной температуре и в последующем высаживали на него насекомых. Титр обрабатываемой суспензии вируса составлял 10^7 полиэдров/мл. Обработка корма проводилась на рамке 50x50 см, из расчёта 50 мл суспензии на данную площадь. Количество размещённых на рамке побегов приблизительно соответствовало густоте кроны берёзы, растущей в естественных условиях. Корм для контрольной группы насекомых обрабатывался 50 мл дистиллированной воды. Насекомых содержали в сосудах по 30 особей на сосуд, 4 сосуда на каждый вариант. Побеги берёзы, обработанные суспензией вируса, меняли после поедания не менее 75 % листьев, а в последующем — через день.

Оценка функциональных и структурных показателей шелкопряда. Среднюю массу гусениц и куколок определяли путем индивидуального взвешивания на электронных весах. Половой индекс (отношение количества самок к общему количеству особей в группе), определяли по морфологическим критериям [Ильинский, Тропин, 1965]. Смертность насекомых и её этиологию определяли по Вейзеру и Бриггсу [1976].

Статистический анализ. Достоверность различий между величинами средней массы гусениц, куколок, и количества самок в группе определяли с помощью дисперсионного анализа [Доспехов, 1985]. Статистическую обработку результатов по смертности насекомых проводили по формуле Аббота [Гар, 1963].

Результаты и обсуждение

Начиная с восьмых суток после начала питания интактных гусениц листьями дефолиированных деревьев, масса насекомых достоверно уменьшается по сравнению с интактными особями, развивающимися на листе контрольных деревьев (рис. 1). Снижение массы инфицированных вирусом гусениц, развивающихся на листьях дефолиированных деревьев по сравнению с инфицированными и интактными насекомыми, развивающимися на листьях контрольных деревьев, было выявлено уже на вторые сутки после начала эксперимента, и сохранялось практически на протяжении всего опыта (рис. 1). При развитии инфицированных и интактных гусениц на повреждённых растениях достоверно снижается масса куколок самок непарного шелкопряда, в то время как масса самцов остаётся неизменной, а при инфицировании нативных гусениц масса куколок самцов достоверно увеличивается (рис. 2). Во всех опытных группах насекомых не выявлено достоверных различий в соотношении полов ($P > 0,05$).

Развитие гусениц на побегах повреждённых деревьев, независимо от инфицирования вирусом, не

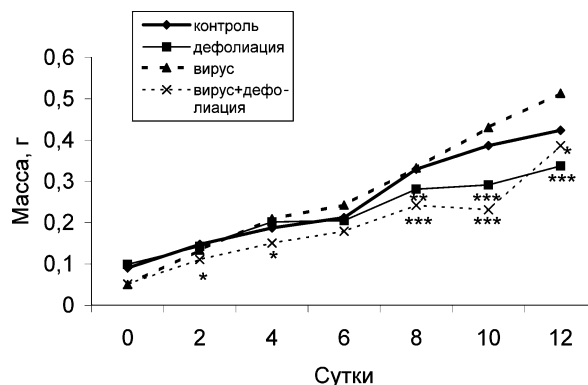


Рис. 1. Влияние дефолиации берёзы на массу нативных и инфицированных гусениц непарного шелкопряда. Звездочками отмечены точки, достоверно отличающиеся от соответствующих контролей (* при $P \leq 0,05$; ** при $P \leq 0,01$; *** при $P \leq 0,001$).

Fig. 1. The influence of birch defoliation on weight of both uninfected and infected gypsy moth caterpillars. The points had significant differences from corresponding controls are marked with asterisks (* at $P \leq 0,05$; ** at $P \leq 0,01$; *** at $P \leq 0,001$).

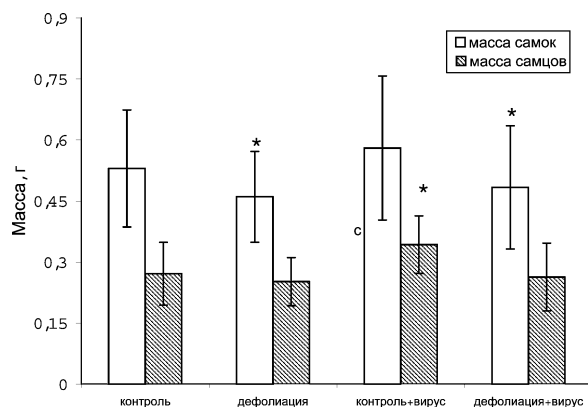


Рис. 2. Влияние дефолиации берёзы на массу куколок самок нативных и инфицированных насекомых. Звездочками отмечены варианты, достоверно отличающиеся от соответствующих контролей (* при $P \leq 0,05$).

Fig. 2. The effect of birch defoliation on weight of both uninfected and infected pupae. The variants had significant differences from corresponding controls are marked with asterisks (* at $P \leq 0,05$).

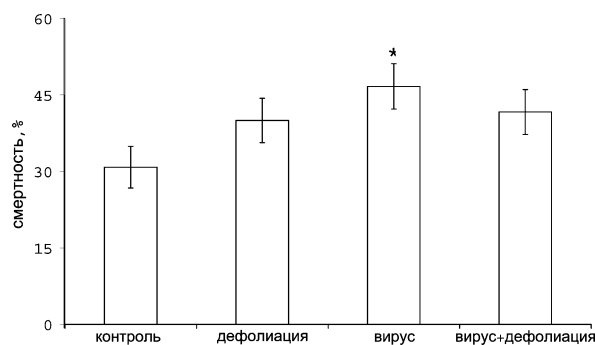


Рис. 3. Влияние дефолиации берёзы на общую смертность нативных и инфицированных гусениц. Звездочкой отмечен вариант, достоверно отличающийся от контроля (* при $P \leq 0,05$).

Fig. 3. The influence of birch defoliation on total mortality of both uninfected and infected larvae. The variant had significant difference from the control are marked with asterisk (* at $P \leq 0,05$).

приводило к изменению суммарной смертности гусениц. В то же время, развитие инфицированных вирусом насекомых на листьях интактных деревьев приводило к увеличению их общей смертности (рис. 3).

Микроскопический анализ погибших насекомых показал, что питание гусениц листьями повреждённых растений приводит к увеличению количества насекомых, погибших от различных инфекций и снижению количества насекомых, погибших от причин неинфекционной природы (рис. 4). В то же время, дефолиация кормового растения не приводила к индукции в организме фитофага латентной вирусной инфекции, а погибшие от вируса насекомые были выявлены только в инфицированных вариантах (рис. 5). Дефолиация кормового растения также не оказывала влияния на смертность инфицированных вирусом насекомых от полиэдроза (рис. 5).

Полученные результаты свидетельствуют, что искусственная тотальная дефолиация берёзы индуцирует в следующем году повышение резистентности растения, вследствие чего снижается жизнеспособность непарного шелкопряда. Это выражается в уменьшении массы гусениц и куколок самок и увеличении гибели насекомых от различных инфекций. Вероятно, в листьях дефолированных берёз происходили существенные изменения в химическом составе листьев, выражающиеся в снижении количества растворимых сахаров и увеличении содержания вторичных метаболитов, обладающих токсическим действием по отношению к непарному шелкопряду. Эти изменения и являются причиной выявленных отклонений в показателях жизнеспособности шелкопряда. Об этом свидетельствуют данные некоторых исследователей, проводивших изучение влияния дефолиации деревьев на биохимические изменения в листьях и на развитие других видов филофагов [Kaitaniemi et al., 1998; Naukiöja, 2005a,b].

Возможно, в листьях растения индуцируется синтез летучих соединений, обладающих репеллентными свойствами по отношению к фитофагам, в результате чего может происходить снижение потребления пищи насекомыми. Подобный результат был показан для других видов растений [Pare, Tumlinson, 1999; Walling, 2000].

Данные проведённого исследования показывают, что искусственная дефолиация берёзы не оказывает выраженного влияния на общую смертность гусениц шелкопряда, в то время как в очагах его массового размножения естественная дефолиация кормового растения сопровождается резким увеличением смертности насекомых [Бахвалов и др., 2002]. Возможно, данное расхождение связано с несколькими причинами. Во-первых, в эксперименте дефолиация кормового растения проводилась одномоментно по всей кроне с тотальным удалением листовой пластинки. При естественной дефолиации насекомыми это происходит в течение гораздо более длительного времени и каждый лист объедается постепенно. Рядом авторов показано, что степень

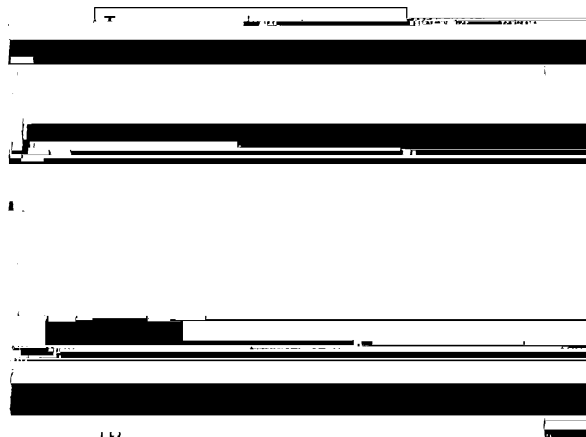


Рис. 4. Этиология смертности инфицированных гусениц, питающихся листьями нативной и дефолированной в предыдущем году берёзы. Звездочками отмечены варианты, достоверно отличающиеся от контроля (* при $P \leq 0,05$; ** при $P \leq 0,01$; *** при $P \leq 0,001$).

Fig. 4. The etiology of mortality of infected larvae fed with leaves of both defoliated and control birches. The variants had significant differences from the control are marked with asterisks (* at $P \leq 0.05$; ** at $P \leq 0.01$; *** at $P \leq 0.001$).

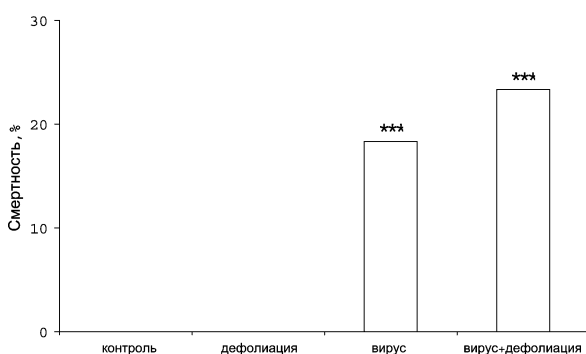


Рис. 5. Влияние дефолиации берёзы на смертность нативных и инфицированных гусениц от вирусной инфекции. Звездочками отмечены варианты, достоверно отличающиеся от контроля (*** при $P \leq 0,001$).

Fig. 5. The effect of birch defoliation on the viral mortality of both infected and uninfected larvae. The variants had significant differences from the control are marked with asterisks (*** at $P \leq 0.001$).

ответа растений, в том числе и берёзы, на искусственное и естественное повреждение, может отличаться [Neuvonen et al., 1987]. При повреждении листа насекомыми, например, вследствие воздействия их слюны, может происходить запуск дополнительных механизмов активации ответа растения [Pohnert et al., 1999; Mori et al., 2001; Halitschke et al., 2001]. Это, в свою очередь, может приводить к более сильной реакции растения в ответ на повреждения по сравнению с реакцией, индуцированной механической дефолиацией кроны. Во-вторых, эксперимент проводился на насекомых, собранных в популяции, находящейся на фазе роста численности. Известно, что чувствительность насекомых, находящихся на этой фазе популяционного цикла, к

экстремальным факторам окружающей среды значительно ниже по сравнению с насекомыми, находящимися на фазе собственно вспышки или на фазе деградации, когда и наблюдаются сильные или сплошные повреждения растений [Бахвалов и др., 2002]. В то же время, в эксперименте показано, что при питании гусениц листьями повреждённой берёзы увеличивается количество насекомых, погибших от различных инфекций (рис. 4). Вероятно, это свидетельствует о подавлении иммунитета насекомых индуцированной резистентностью берёзы. Однако увеличение смертности инфицированных вирусом насекомых при их развитии на листе дефолированных деревьев выявлено не было. Возможно, дефолиация растения оказывает дифференцированное влияние на иммунитет филлофагов, проявляющийся в неодинаковой устойчивости насекомых к различным патогенам.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют, что механическая дефолиация берёзы приводит к индукции ответной реакции, которая проявляется в снижении жизнеспособности шелкопряда, развивающегося на ней в следующем сезоне. Однако, степень проявления замедленной резистентности, индуцированной одномоментной искусственной дефолиацией, отличается от степени её проявления, индуцированной естественной дефолиацией деревьев шелкопрядом. В частности, результаты данных экспериментов свидетельствуют, что дефолиация берёзы не оказывает влияния на чувствительность гусениц шелкопряда к вирусу, в то время как в очагах его массового размножения на следующий год после сильной дефолиации берёзовых насаждений зачастую отмечаются массовые вирусные заболевания насекомых. Аналогичное расхождение было получено по результатам определения полового индекса, т.е. в данном эксперименте не было выявлено влияния искусственной дефолиации на соотношение полов, в то время как после сплошной естественной дефолиации берёзовых древостоев для популяций этого филлофага характерно резкое смещение в сторону увеличения количества самцов [Бахвалов и др., 2002]. По-видимому, при естественном повреждении берёзы важную роль играют элиситоры, содержащиеся в слюне насекомого, и способные запускать дополнительные сигнальные пути в растении, что может приводить к формированию ответа, отличного от его индукции механическим повреждением. Подобный результат уже показан на ряде однолетних растений [Baldwin et al., 1997; Korth, Dixon 1997a; Korth, Dixon 1997b; Kahl et al., 2000].

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 04-04-48547-а и № 06-04-49164-а, а также при поддержке Kone Foundation.

Литература

- Бахвалов С.А., Ильиных А.В., Жимерикин В.Н., Мартемьянов В.В. 2002. Динамика численности шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* L. и непарного шелкопряда *L. dispar* L. (Lymantriidae, Lepidoptera): роль кормового ресурса и вирусной инфекции // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.1. С.101–108.
- Вейзер Я., Бриггс Д.Д. 1976. Определение патогенов // Гиляров М.С. (ред.): Микроорганизмы в борьбе с вредными насекомыми и клещами. М.: Колос, С.17–53.
- Гар К.А. 1963. Методы испытания токсичности и эффективности инсектицидов. М.: Сельхозиздат. 288 с.
- Доспехов Б.А. 1985. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат. 351 с.
- Ильинский А.И., Тропин И.В. 1965. Надзор, учёт и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная промышленность. 525 с.
- Чернышёв В.Б. 1996. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Ali M.I., Bi J.L., Young S.Y., Felton G.W. 1999. Do foliar phenolics provide protection to *Heliothis virescens* from a baculovirus? // Journal of Chemical Ecology. Vol.25. P.2193–2204.
- Baldwin I.T., Zhang Z-P., Diab N., Ohnmeiss T.E., McCloud E.S., Lynds G.Y., Schmelz E.A. 1997. Quantification, correlations and manipulation of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris* // Planta. Vol.201. P.397–404.
- Dutton A., Mattiacci L., Amado R., Dorn S. 2002. A novel function of the triterpene squalene in a tritrophic system // Journal of Chemical Ecology. Vol.28. P.103–116.
- Gatehouse J.A. 2002. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction // New Phytologist. Vol.156. P.145–169.
- Geervliet J.B.F., Vet L.E.M., Dicke M. 1994. Volatiles from damaged plants as major cues in long-range host searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula* // Entomol. Exp. Appl. Vol.73. P.289–297.
- Halitschke R., Schittko U., Pohnert G., Boland W., Baldwin I.T. 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid–amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses // Plant Physiology. Vol.125. P.711–717.
- Haukioja E. 2005a. Tree defenses against insects // Kluwer Academic Publishers. P.279–296.
- Haukioja E. 2005b. Plant defenses and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // Annales Zoologici Fennici. Vol.42. P.313–325.
- Hoover K., Kishida K.T., Digiorgio L.A., Workman J., Alaniz S.A., Hammock B.D., Duffey S.S. 1998. Inhibition of baculoviral disease by plant-mediated peroxidase activity and free radical generation // Journal of Chemical Ecology. Vol.24. P.1949–2001.
- Kahl J., Siemens D.H., Aerts R.J., Gabler R., Kuhnemann F., Preston C.A., Baldwin I.T. 2000. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore // Planta. Vol.210. P.336–342.
- Kaitaniemi P., Neuvonen S., Nyssönen T. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in the mountain birch // Ecology. Vol.80. P.524–532.
- Kaitaniemi P., Ruohomäki K., Ossipov V., Haukioja E., Pihlaja K. 1998. Delayed induced changes in the biochemical composition of host plant leaves during an insect outbreak // Oecologia. Vol.116. P.182–190.
- Keating S.T., Schultz J.C., Yendol W.G. 1990. The effect of diet on gypsy moth (*Lymantria dispar*) larval midgut pH, and relationship with larval susceptibility to a baculovirus // Journal of Invertebrate Pathology. Vol.56. P.317–326.
- Korth K.L., Dixon R.A. 1997a. Evidence for chewing insect-specific molecular events distinct from a general wound response in leaves // Plant Physiology. Vol.115. P.1299–1305.
- Korth K.L., Dixon R.A. 1997b. Differential transcript accumulation near wound sites in response to insect or mechanical damage // Plant Physiology. Vol.114. P.26.
- Lill J.T., Marquis R.J. 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies // Oecologia. Vol.26. P.418–428.

- Lindroth R.L., Hwang S.-Y., Osier T.L. 1999. Quaking aspen: effects on gypsy moth susceptibility to nuclear polyhedrosis virus // *Journal of Chemical Ecology*. Vol.25. P.1331–1341.
- Mori N., Alborn H.T., Teal P.E.A., Tumlinson J.H. 2001. Enzymatic decomposition of elicitors of plant volatiles in *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea* // *Journal of Insect Physiology*. Vol.47. P.749–757.
- Neuvonen S., Haukioja E. 1991. The effects of inducible resistance in host foliage on birch-feeding herbivores // D.W. Tallamy, M.J. Raupp (eds.): *Phytochemical Induction by Herbivores*. New York: John Wiley & Sons. P.277–291.
- Neuvonen S., Haukioja E., Molarius A. 1987. Delayed inducible resistance against a leaf-chewing insect in four deciduous tree species // *Oecologia*. Vol.74. P.363–369.
- Pare P.W., Tumlinson J.H. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores // *Plant Physiology*. Vol.121. P.325–331.
- Pohnert G., Jung V., Haukioja E., Lempa K., Boland W. 1999. New fatty acid amides from regurgitant of Lepidopteran (Noctuidae: Geometridae) caterpillars // *Tetrahedron*. Vol.55. P.11275–11280.
- Price P.W., Bouton C.E., Gross P., McPherson B.A., Thompson J.N., Weis A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies // *Annual Review on Ecology and Systematics*. Vol.11. P.41–65.
- Rhodes J.D., Thain J.F., Wildon D.C. 1999. Evidence for physically distinct systemic signaling pathways in the wounded tomato plant // *Ann. Bot.* Vol.84. P.109–116.
- Riipi M., Kause A., Haukioja E., Ossipov V., Ossipova S., Pihlaja K. 2005. Variable responses of folivorous sawflies to leaf quality of mounting birch // *Oecologia*. Vol.130. P.380–390.
- Rossiter M.-C., Schultz J.C., Baldwin I.T. 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction // *Ecology*. Vol.69. P.267–277.
- Ruohomaki K., Chapin F.S., Haukioja E., Neuvonen S., Suomela J. 1996. Delayed inducible resistance in mountain birch in response to fertilization and shade // *Ecology*. Vol.77. P.2302–2311.
- Turlings T.C.J., Loughrin J.H., McCall P.J., Rose U.S.R., Lewis W.J., Tumlinson J.H. 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. Vol.92. P.4169–4174.
- Van Poecke R.M.P., Posthumus M.A., Dicke M. 2001. Herbivore-induced volatile production by *Arabidopsis thaliana* leads to attraction of the parasitoid *Cotesia rubecula*: chemical, behavioral, and gene-expression analysis // *Journal of Chemical Ecology*. Vol.27. P.1911–1928.
- Walling L.L. 2000. The myriad plant responses to herbivores // *Journal of Plant Growth Regulation*. Vol.19. P.195–216.