

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКОГО СТРЕССА (ЗАСУХИ) НА СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.) ИЗ ОЧАГОВ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRIA DISPAR* L.)

Колтунов Е.В., Хамидуллина М.И.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ботанический сад Уральского отделения Российской Академии наук» (620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202,а, E-mail:kev@uran.ru)

Хроматографический анализ фенольных соединений из листьев березы повислой из затухших очагов массового размножения непарного шелкопряда и за их границами выявил 51-54 соединения. В образцах из очагов с максимальной дефолиацией наблюдается значительное доминирование фракций с заметным снижением содержания соединений в пике (67,5%), по сравнению с контролем. Возрастание содержания фенольных соединений выявлено лишь у 10% пиков. Нейтральная реакция наблюдалась у 22,5%. В образцах из очага: "Покровское-2" также наблюдается преобладание фракций, содержание фенольных соединений в которых снижается, по сравнению с контролем (58,7%). У 7% наблюдается нейтральная реакция, у 34,3% их содержание возрастает. Сравнительный анализ идентифицированных фенольных соединений показал, что количество соединений, содержание которых снижается и возрастает было одинаковым. Снижение содержания фенольных соединений в листьях березы в очагах, в отличие от тенденций в березняках за границами очагов (с высокой энтоморезистентностью) мы связываем с воздействием абиотического стресса (засухи) в июне, августе 2013 г. и заметными различиями в уровне реакции на абиотический стресс между низкорезистентными березняками (из очагов) и высокорезистентными (за границами очагов). Очевидно, что механизм воздействия засух не исчерпывается ингибированием синтеза ряда фенольных соединений с антифидантным эффектом. Абиотический стресс оказывает комплексное воздействие, как за счет более благоприятной температуры для развития насекомых, так и - повышения качества кормового субстрата (возрастания содержания углеводов в листьях). В этом комплексном механизме важная роль может принадлежать и ингибированию синтеза фенольных соединений с антифидантными свойствами.

Ключевые слова: абиотический стресс, засуха, фенольные соединения, береза повислая, очаги, непарный шелкопряд

INFLUENCE OF ABIOTIC STRESS (DROUGHT) FOR THE PHENOL-COMPOUNDS CONTENT IN LEAVES OF BIRCH (*BETULA PENDULA* ROTH.) FROM THE GYPSY MOTH (*LYMANTRIA DISPAR* L.) OUTBREAKS

Koltunov E.V., Hamidullina M.I.

Botanical Garden UD RAS

Chromatographic analysis of phenolic compounds from birch leaves from the gypsy moth outbreaks and their boundaries identified 51-54 compounds. There is significant domination of fractions with significant reduction in the content of compounds in peak (67.5%) in samples from outbreaks with maximum defoliation compared with the control. Increase of phenolic compounds found in only 10% of the peaks. Neutral reaction was observed in 22.5%. In the samples from outbreak: (Pokrovskoe 2) is also observed predominance fractions the content of phenolic compounds which decreases as compared with the control (58.7 %). 7% of the neutral reaction is observed, at 34.3 % of their contents increases. Comparative analysis identified phenolic compounds showed that amount of compounds that reduce and increased content of compounds was the same. Reduction of phenolic compounds in the leaves of birch in outbreaks in contrast to the trends in birch outside the outbreaks (high entomoresistance) we associate with exposure with abiotic stress (drought) in June- August 2013 and the appreciable differences in the level of response to abiotic stress between lowresistant birch (from outbreaks) and highly resistant (outside of outbreaks). Obviously, mechanism of action is not confined to drought inhibition of phenolic compounds synthesis with antifeedant effect. Abiotic stress has an integrated impact is due to more favorable temperature for the insects ontogenesis and - improving of feed substrate quality (increase in the carbohydrates content, in the leaves). In this complex mechanism may belong important role and inhibition of phenolic compounds synthesis with antifeedant properties.

Keywords: abiotic stress, drought, phenolic compounds, birch, outbreaks, gypsy moth

Периодические крупномасштабные вспышки массового размножения лесных насекомых-фитофагов с высоким биотическим потенциалом наносят значительный эколого-экономический ущерб лесным биоценозам. Несмотря на большое количество публикаций по этой проблеме, многие важные аспекты взаимоотношений в системе: «дерево-насекомые» до настоящего времени остаются недостаточно изученными. К их числу относится и проблема изучения биохимических механизмов энтоморезистентности древесных растений, так как именно уровни конститутивной и индуцированной энтоморезистентности детерминируют как степень дефолиации древостоев, так и предотвращение повторной дефолиации крон [1].

В системе взаимоотношений «дерево – насекомые» биохимический состав кормового субстрата (хвои и листьев) имеет исключительно важное значение. Это обусловлено тем, что многие вторичные метаболиты в хвое и листьях растений в значительной степени детерминируют параметры энтоморезистентности кормового субстрата [2,6,8,11,18,20,21,23-25]. Установлено, что протективными свойствами против насекомых обладают аллелохимики из всех классов вторичных метаболитов: терпеноиды, фенолы, алкалоиды [2,6,8,11,18,20,21,23,24].

Для лиственных древесных растений наибольшее значение в энтоморезистентности имеют фенольные соединения [11]. Включение механизмов индуцированной энтоморезистентности (как быстрой, так и замедленной) вызывает у насекомых-фитофагов быстрое снижение выживаемости популяции за счет высокой смертности, снижение плодовитости и скорости онтогенеза [2,4,8,11,18,20,21,23,24]. Многие исследования показали, что в листьях кормовых растений после дефолиации насекомыми-фитофагами повышается количество фенолов и других веществ с «антибиотическими» свойствами [2,7,20,21,23].

Одним из ключевых факторов активации механизмов вспышки массового размножения лесных насекомых-фитофагов является воздействие абиотического стресса (засух) на потенциально низкорезистентные древостои, изменяющее кормовую ценность хвои и листьев и параметры антифидантной активности. Это направление остается менее изученным. Результаты исследований очень противоречивы. Так, ряд авторов сообщает о снижении содержания фенольных соединений в листьях березы повислой под действием засухи [3], ивы [16], о снижении содержания фенолгликозидов у осины при воздействии засухи [22], о снижении содержания фенольных соединений в хвое сосны при засухе [25], другие – об увеличении содержания фенолгликозидов в листьях *Populus nigra* при воздействии засухи [10], возрастании содержания терпенов и алкалоидов [17,19]. Не сложилось однозначного мнения и о влиянии засухи на скорость роста насекомых, выживаемость, плодовитость и плотность популяции. Ряд исследователей не обнаружили заметного влияния этого фактора на перечисленные параметры популяций насекомых [15], другие выявили положительное воздействие засухи на насекомых [19]. Hall et al обнаружили снижение роста гусениц непарного шелкопряда при засухе [10]. В

связи с этим нельзя исключить определенную видоспецифичность реакции как разных видов древесных растений на засуху [10], так и разных видов насекомых. Имеются, также, предположения о разных защитных функциях различных фенольных соединений. Так, по мнению ряда исследователей, фенолгликозиды и алкалоиды осуществляют защитные функции листьев от повреждения насекомыми (за счет антифидантных свойств) [7,12,13]. Флавоноиды и фенольные кислоты осуществляют антиоксидантную защиту клеток листьев [9,16]. Задачей данного исследования было изучение с помощью ВЭЖХ воздействия фактора абиотического стресса (весенне-летних засух) на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой в потенциально низкорезистентных насаждениях (в очагах) и высокорезистентных (вне зоны вспышек), ослабленных антропогенными факторами в условиях лесостепи Зауралья.

Материалы и методы

Для хроматографического анализа проводился сбор листьев березы повислой из очагов массового размножения непарного шелкопряда на пробных площадях с ежегодно регистрируемым процентом дефолиации крон и за границей очагов, где отсутствовала дефолиация. Взятие каждой пробы осуществлялось от нескольких деревьев. Затем пробы смешивались для получения средней пробы. Район очагов массового размножения находится в Каменск-Уральском р-не Свердловской обл. Пробная площадь № 1 и 2 располагалась в березняках вблизи пос. «Покровское», № 3 – вблизи пос. «Кисловское». Контрольные пробы взяты в березняках вблизи пос. Храмцово, растущих в сходных лесорастительных условиях.

Сразу после сбора листья березы высушивали при комнатной температуре, затем размалывали. После этого навеску с 2 г. размолотых листьев смешивали с 20 мл 95% этанола. Экстракцию фенольных соединений из листьев березы проводили в обратном холодильнике на водяной бане в течение 30 мин при кипении раствора. После этого суспензию центрифугировали при 10000 g в течение 10 мин. Хроматографический анализ проводили на жидкостном хроматографе Scimadzu LC-20 со спектрофотометрическим УФ детектором. Детектирование элюента осуществляли одновременно на двух полосах поглощения: 254 и 360 нм на хроматографической колонке PerfectSil Target ODS-3 5мкм с обращенной фазой, размерами 250 x 4,6 мм.

Градиентное элюирование проводилось в диапазоне 10–50 % со скоростью 1 мл в мин при температуре 40 °С. Элюент А – ацетонитрил – 0,05 М фосфатный буферный раствор (рН=3,0); элюент В – ацетонитрил-вода (9:1). Продолжительность хроматографического анализа – 45 мин при 40° С. Из них от 0 до 30 мин проводилось градиентное элюирование в диапазоне 10- 50%, затем в течение 15 мин при концентрации 50 %. Для идентификации фенольных соединений использовали вещества-свидетели фирмы: Fluka, Sigma, Aldrich: кверцетин,

изокверцетин, кафтаровая к-та, гиперозид, галловая к-та, гидрохинон, рутин, кофейная к-та, феруловая к-та, аскорбиновая к-та, 3-кофеилхинная к-та, 4-кофеилхинная к-та, 5-кофеилхинная к-та, кемпферол, мирицетин.

Результаты

Хроматографический анализ (ВЭЖХ) фенольных соединений из листьев березы повислой из затухших очагов массового размножения непарного шелкопряда и за их границами выявил 51-54 различных соединения (рис. 1). Из общего количества фракций нами идентифицировано 13 фенольных соединений. Список идентифицированных нами фенольных соединений представлен в табл. 1. По химическому составу это были флавоноиды, фенолкарбоновые и гидроксикоричные кислоты.

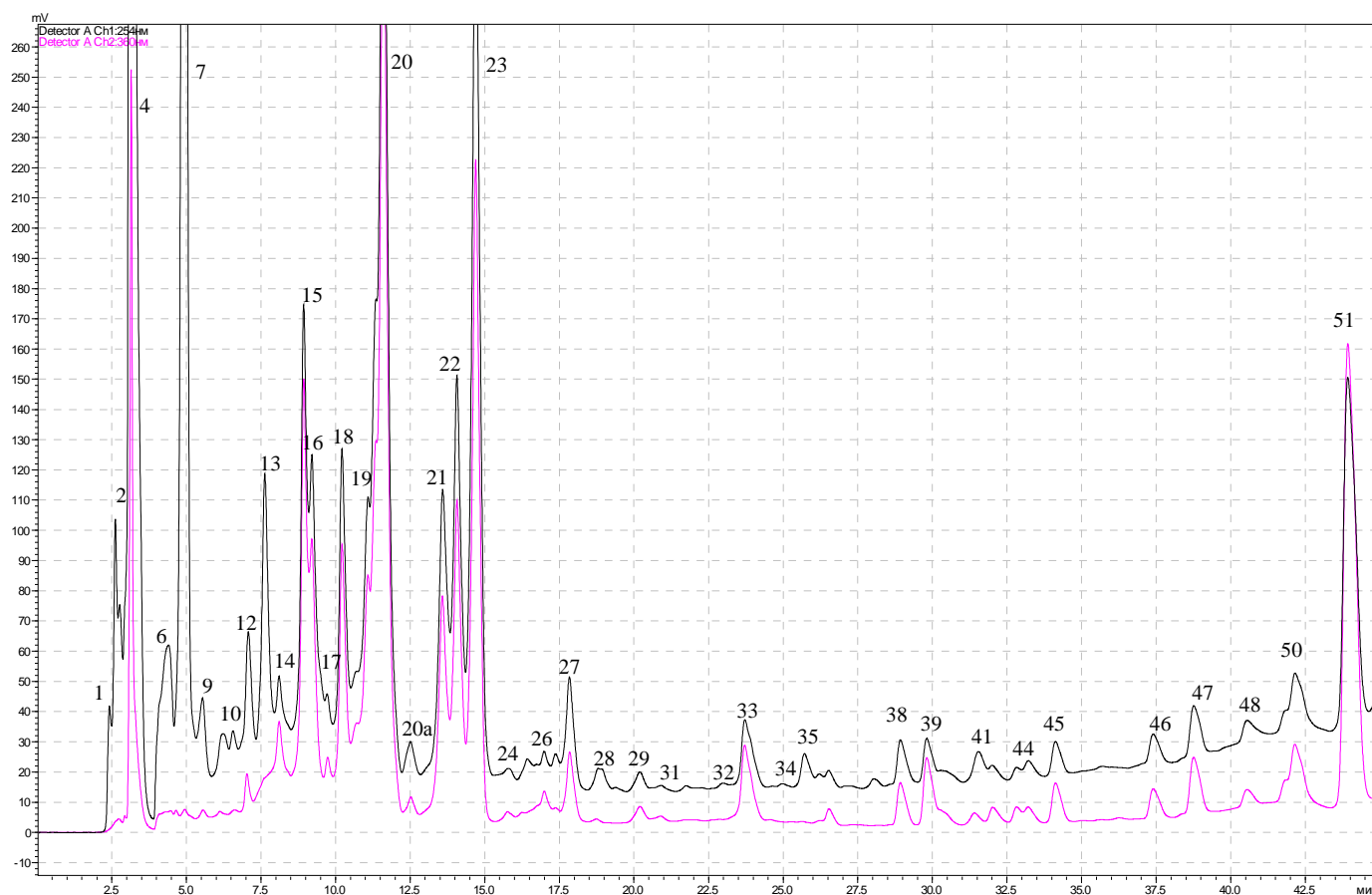
Нами проведен как тотальный сравнительный количественный попарный анализ всех выявленных при хроматографии пиков, так и анализ идентифицированных нами фенольных соединений. Тотальный попарный сравнительный анализ образцов из затухших очагов с максимальной дефолиацией и контрольных древостоев (за границами очагов) убедительно продемонстрировал, что эти образцы значительно отличались между собой.

В целом нами было идентифицировано три типа реакции: нейтральная (отсутствие количественных изменений в составе идентичных пиков), возрастание содержания соединения в составе фракции и его снижение (рис. 2).

Как показали результаты тотального сравнительного изучения хроматограмм, в образцах из затухших очагов с максимальной дефолиацией (очаг: «Покровское 1») наблюдается значительное доминирование фракций с заметным снижением содержания соединений в пике (67,5%), по сравнению с контролем (рис. 2). При этом обращает внимание значительный уровень изменения содержания этих соединений. Нередко он достигал 70-120%, по сравнению с контролем. Возрастание содержания фенольных соединений выявлено лишь у 10% пиков. Нейтральная реакция, отсутствие каких-либо количественных изменений, наблюдалась у 22,5% (рис. 2).

Тотальный попарный сравнительный анализ образцов из группы №2 (очаг: «Покровское 2») затухших очагов и контрольных древостоев (за границами очагов) убедительно продемонстрировал, что эти образцы, как и в предыдущем варианте, значительно отличались между собой. В составе хроматограмм из очагов, так же, как и в предыдущем варианте, наблюдается преобладание фракций, содержание фенольных соединений в которых снижается, по сравнению с контролем (58,7%) (рис. 2). При этом степень снижения варьирует, в пределах 30-65%, т.е. довольно значительна. У 7% наблюдается нейтральная реакция, у 34,3% содержание этих соединений возрастает. Тотальный попарный сравнительный анализ образцов из участка № 3

(очаг: «Кисловское») и контрольных древостоев убедительно продемонстрировал, что эти образцы, как и в предыдущих вариантах, значительно отличались между собой.



Примечания: 2 - аскорбиновая кислота; 4 – галловая кислота; 6 – кафтаровая кислота; 7 – гидрохинон; 9 – кофейная кислота; 12 – 4- кофеилхинная кислота; 17 – рутин; 18 – 5-кофеилхинная кислота; 19-гиперозид; 20 –изокверцетин; 26 – мирицетин; 34 – кверцетин; 38 - кемпферол

Рис. 1. ВЭЖХ экстракта из листьев березы повислой из очагов непарного шелкопряда. В образцах из очагов также наблюдается доминирование фракций с заметным снижением содержания соединений в пике (62,9%) (рис. 2). Количество фракций с возрастанием содержания фенолов не превышало 29,3%. Нейтральная реакция наблюдалась у 7,8% хроматографических пиков. При этом обращает внимание значительный уровень изменения содержания этих соединений.

Следует отметить, что, в отличие от древостоев в пробах №1-2 в насаждениях участка № 3 (очаг: «Кисловское») уже в течение последних 6 лет, отсутствовала средняя и сильная дефолиация, а наблюдалась лишь 0–10 %-ная дефолиация крон. Кроме того, в березняках этого участка отсутствовало и резкое колебание заселенности березы кладками непарного шелкопряда, как это было характерно для двух предыдущих участков, а средняя заселенность кладками была значительно ниже (в год взятия проб), чем в двух остальных участках. В то же

время в этих древостоях в предыдущие годы (Колтунов, 2006) наблюдалась вспышка массового размножения с сильной дефолиацией крон.

Сравнительный анализ характера изменений содержания фенольных соединений в трех загнивших локальных очагах убедительно демонстрирует их близкое сходство и явное доминирование тенденций к снижению содержания этих соединений, по сравнению с контролем.

Примерно такой же спектр тенденций выявлен нами и при сравнительном попарном анализе идентифицированных фенольных соединений. Но распределение по характеру изменений заметно различались (табл. 1). Выявлено, что количество идентифицированных фенольных соединений, содержание которых снижается (в год засухи) было одинаковым с соединениями, содержание которых возрастает (табл. 1).

Как показали результаты, в древостоях которые ранее периодически подвергались средней и сильной дефолиации (ПП1), содержание ряда фенольных соединений в листьях березы оказалось достоверно ниже, чем в контрольных древостоях (без дефолиации) (табл. 1). Это галловая кислота, кверцетин, изокверцетин, кафтаровая кислота, мирицетин, а также аскорбиновая кислота. Содержание ряда других фенольных соединений в листьях ранее дефолиированных древостоев, наоборот, заметно возрастало. Это рутин, кофейная кислота, гидрохинон; гиперозид, 5-кофеилхинная кислота, 4-кофеилхинная кислота.

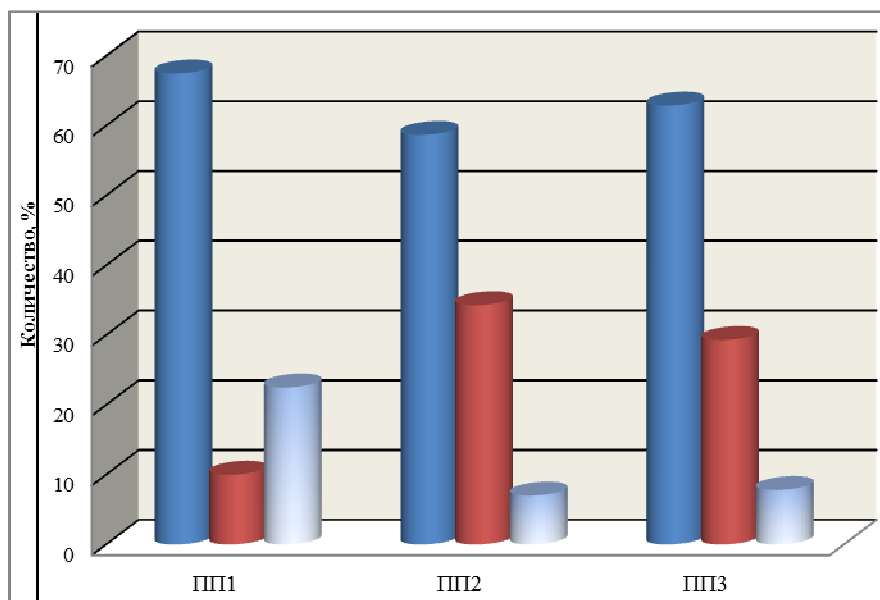


Рис. 2. Влияние фактора абиотического стресса (весенне-летней засухи) на изменение содержания фенольных соединений при тотальном попарном анализе пиков хроматограмм из загнивших очагов, по сравнению с контролем (без дефолиации). По вертикали: изменение содержания фенольных соединений в пробе (в % по отношению к контролю). Слева-направо: 1. снижение, 2.-возрастание, 3.-отсутствие изменений. ПП1-листья березы из очага: «Покровское 1»; ПП2- листья березы из очага: «Покровское 2»; ПП3 - листья березы из очага «Кислоевское».

Таблица 1. Влияние фактора абиотического стресса (весенне-летней засухи) на содержание фенольных соединений в листьях березы повислой

Наименование соединения	Изменение содержания соединения (в % по отношению к контролю)		
	ПП №1	ПП №2	ПП №3
Кверцетин	-61,80±5,62	-47,80±3,82	-25,00±2,70
Кафтаровая к-та	-26,06±2,36	-15,06±1,61	+40,12±5,31
Гиперозид	+17,06±1,87	+37,06±4,27	+232,87±26,18
Галловая к-та	-71,14±6,91	-34,84±4,12	-69,98±7,11
Кемпферол	0,00	0,00	+16,19±2,14
Изокверцетин	-91,13±11,42	-68,29±8,12	-91,59±10,33
Рутин	+27,49±1,84	+136,9±11,92	+122,42±13,10
Кофейная к-та	+13,85±1,12	+55,12±4,95	+24,46±2,64
Аскорбиновая к-та	-34,25±2,46	-18,43±1,64	-41,55±5,22
Гидрохинон	+74,36±6,11	+54,19±5,29	-31,45±2,75
Мирицетин	-55,23±6,41	-71,51±6,94	-62,90±7,31
4- кофеилхинная к-та	+64,29±4,19	-32,54±2,77	-12,66±1,42
5- кофеилхинная к-та	+68,30±7,71	+26,65±2,24	+100,10±12,36

Содержание ряда идентифицированных нами фенольных соединений в листьях березы из очагов «Покровское 2» также оказалось достоверно ниже, чем в контрольных древостоях (без дефолиации), (табл. 1). Их количество было выше, за счет 4-КФК, в остальном их состав идентичен предыдущему варианту. Количество и состав фенольных соединений, содержание которых заметно возросло было таким же, как и в предыдущем варианте, исключая 4-КФК. Как показали результаты, содержание ряда фенольных соединений в листьях березы из затухших очагов вблизи пос. «Кисловское» также оказалось достоверно ниже, чем в контрольных древостоях (без дефолиации), (табл. 1). Это галловая кислота, кверцетин, изокверцетин, 4-кофеилхинная кислота, мирицетин, гидрохинон, а также аскорбиновая кислота. Содержание ряда других фенольных соединений в листьях ранее дефолированных древостоев, наоборот, заметно возросло. Это рутин, кофейная кислота, гиперозид, кафтаровая кислота, 5-кофеилхинная кислота, кемпферол (табл. 1). Во всех трех вариантах характер реакции на стресс одинаковых соединений, за единичным исключением, был идентичным.

Столь явно выраженное тотальное снижение содержания ряда фенольных соединений в листьях березы повислой в затухших очагах массового размножения, в отличие от тенденций в березняках за границами очагов (предположительно имеющих высокий уровень энтоморезистентности) мы связываем с воздействием фактора абиотического стресса (летней засухи) в июне (ГТК-0,51), августе 2013 г. (ГТК-0,49) и заметными различиями в уровне реакции на фактор абиотического стресса между потенциально низкорезистентными березняками (из за-

тухших очагов) и высокорезистентными (за границами очагов), что было обнаружено нами ранее [5,14].

Сравнительный анализ спектра идентифицированных фенольных соединений, реагирующих идентично, показывает на близкое сходство реакций в обеих группах древостоев из затухших очагов. Это, в свою очередь, может быть подтверждением того, что и основная причина столь сходного характера реакции и спектра соединений, реагирующих идентично, может быть одинаковой. Это более значительная реакция на локальный фактор абиотического стресса (локальную засуху) древостоев с потенциально низкой энтоморезистентностью.

Сравнительный анализ результатов, полученный нами ранее [6] и в настоящее время отчетливо демонстрирует разнонаправленность реакций фенольных соединений в листьях березы в ответ на воздействие фактора индуцированной энтоморезистентности (слабая дефолиация крон березы) и фактора абиотического стресса (летней засухи 2013 г). Так, если воздействие фактора индуцированной энтоморезистентности сопровождается заметной активацией интенсивности синтеза большей части фенольных соединений, то воздействие фактора абиотического стресса, наоборот, вызывает, в основном, заметное ингибирование их синтеза. При этом заметно, что часть идентифицированных нами фенольных соединений активно участвует и в реализации функции индуцированной энтоморезистентности, и реализации ответной реакции на воздействие фактора абиотического стресса (засухи), вызывая ингибирование синтеза этих соединений в листьях березы.

Как известно [3], механическое повреждение листьев (дефолиация) сопровождается активацией синтеза флавоноидов, выполняющих защитную и антиоксидантную функции. Можно предполагать, что именно с этим механизмом связано увеличение содержания флавоноидов в листьях в слабдефолируемых березняках [6]. Учитывая то, что поедание листьев ранее дефолированных деревьев вызывает у непарного шелкопряда снижение выживаемости, можно предполагать, что, по крайней мере, часть фенольных соединений в листьях березы после дефолиации обладает антифидантной активностью. Поэтому ингибирование синтеза фенольных соединений после воздействия фактора абиотического стресса (засухи), выявленное нами, часть из которых, вероятно, также обладает хорошо выраженным антифидантным эффектом, сопровождается улучшением их кормовых параметров и резким ростом выживаемости популяции насекомых при питании кормовым субстратом [5]. Факт ингибирования синтеза фенольных соединений в листьях после воздействия абиотического стресса (засухи), подтверждается и другими авторами [3,22]. Совершенно очевидно, что механизм воздействия засух не исчерпывается возможным ингибированием синтеза ряда фенольных соединений с антифидантным эффектом на насекомых. Наиболее вероятно, что абиотический стресс оказывает комплексное воздействие, как за счет более благоприятной температуры для развития насеко-

мых, так и за счет повышения качества кормового субстрата (возрастания содержания углеводов, белков в листьях). Мы предполагаем, что в этом комплексном механизме важная роль может принадлежать и механизму стрессового ингибирования синтеза фенольных соединений с антифидантными свойствами.

Получены экспериментальные доказательства, о том, что березовые насаждения в затухших очагах имеют потенциально низкий уровень энтоморезистентности, вследствие чего их уровень реакции на фактор абиотического стресса (засуху) (ингибирование синтеза фенольных соединений) значительно выше, чем в березняках за пределами границ очагов массового размножения непарного шелкопряда, которые произрастают в сходных лесорастительных условиях. Другим важным результатом, полученным в результате исследований, является, то, что определенная часть из идентифицированных нами фенольных соединений активно участвует и в реализации индуцированной дефолиацией энтоморезистентности и в реализации реакции на фактор абиотического стресса. Но характер их реакции значительно различается.

Проект выполнен при финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-04-96063) и Правительства Свердловской области

Список литературы

1. Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартемьянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010 г., 358 с.
2. Бахвалов С.А., Кукушкина Т.А., Высочина Г.И. Влияние дефолиации на изменения количества аллелохемиков и растворимых сахаров в листьях березы повислой (*Betula pendula* L.) // Сиб. экологич. журнал. 2010. Т. 17, № 2. С. 291-297.
3. Кавеленова Л.М., Лищинская С.Н., Карандаева Л.Н. Особенности сезонной динамики водорастворимых фенольных соединений в листьях березы повислой в условиях урбосреды в лесостепи (на примере Самары) // Химия растительного сырья. 2001. №3. С. 91–96.
4. Колтунов Е.В. Насекомые-фитофаги лесных биогеоценозов в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Изд-во «Наука», 1993. 137 с.
5. Колтунов Е.В. Экология непарного шелкопряда в лесах Евразии. Екатеринбург. Изд-во УрО РАН. 2006. 260 с.
6. Колтунов Е.В., Хамидуллина М.И. Влияние дефолиации на содержание фенолсодержащих соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях антропогенного воздействия // Современные проблемы науки и образования. №6, 2012. с. 97-105,

7. Baldwin I.T. Short-term damage-induced increases in tobacco alkaloids protect plants // *Oecologia*, Volume 75, Number 3, 1988, P. 367-370
8. Gatehouse J. A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156. P. 145-169.
9. Grace S. C., Logan B.A., Adams W.W., 1998. Seasonal differences in foliar content of chlorogenic acid, a phenylpropanoid antioxidant, in *Mahonia repens*. *Plant, Cell and Environment* 21: 513-521.
10. Hall B.K., Herms D.A., Hansen R.C. Clausen T.P., Arnold D. 2005 Effects of drought stress and nutrient availability on dry matter allocation, phenolic glycosides, and rapid induced resistance of poplar two Lymantriids defoliators // *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 31, No. 11, 2005, P. 2601-2620
11. Haukioja E. Plant defenses and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // *Ann. Zool. Fennici*. 2005. V.42. P. 313-325.
12. Hemming J .D. C., Lindroth R. L. Intraspecific variation in aspen phytochemistry : effects on performance of gypsy moth and forest tent caterpillars. // *Oecologia*. 1995. V. 103. No. 1. P. 79-88.
13. Hemming J.D., Lindroth R.L. Effects of phenolic glycosides and protein on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) performance and detoxication activities. *Environ. Entomol.* 2000, V. 29:P. 1108-1115.
14. Koltunov E.V., Andreeva E.M. The abiotic stress as a factor responsible for gypsy moth outbreaks // *J. Appl. Entomol.*, 1999. Vol. 123, № 10. P. 633-636.
15. Koricheva J., Larsson S., Haukioja E., Keinanen M. Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. 1998, *Oikos* V.83: P. 212-226.
16. Larsson S. Host quality effects of pine sawfly performance. // *Proc. 18th Int. Congr. Entomol.*, Vancouver, July 3rd – 9th, 1988: Abstr. and Author index. –[Vancouver]. 1988. P. 421.
17. Lorio, P. L. Growth-differentiation balance: a basis for understanding southern pine Beetle-tree interactions. *For. Ecol. Manag.* V.14,1986. P. 259-273.
18. Martemyanov V.V., Dubovskiy I.M., Rantala M.J., Salminen J-P., Belousova I.A., Pavlushin S.V., Bakhvalov S.A., Glupov V.V. The effects of delay induced response of silver birch on gypsy moth's performance, immune responses and resistance against baculovirus // *Journal of chemical ecology*, 38(3), 2012, P. 295-305.
19. Mattson, W.J.; Haack, The role of drought in outbreaks of plant-eating insects // *BioScience* 1987.V. 37, P. 110-118.
20. Osier T. L.; Lindroth R. L. Long-term effects of defoliation on quaking aspen in relation to genotype and nutrient availability: plant growth, phytochemistry and insect performance. // *Oecologia*. 2004. V. 139. No 1. P. 55-65.

21. Ossipov V., Haukioja E., Ossipova S., Hanhimaki S., Pihlaja K., Phenolic and phenolic related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect // *Biochem. Syst. Ecol.* 2001. V. 29. No.3. P. 223-230.
22. Roth S., Knorr C., Lindroth R. L. Dietary phenolics affects performance of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and its parasitoid *Cotesia melanoscera* (Hymenoptera: Braconidae). // *Environ. Entomol.* 1997. V. 26, No. 3. P. 668 – 671.
23. Shields V.D., Smith K.P., Arnold N.S., Gordon I.M., Shaw T.E., Waranch D. The effect of varying alkaloid concentrations on the feeding behavior of gypsy moth larvae, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Arthropod-Plant Interactions*, Volume 2, Number 2, 2008 г. P 101-107
24. Shul'ts E. E., Bakhvalov S. A., Martem'yanov V. V., Petrova T. N., Syromyatnikova I. N., Shakirov M. M., and Tolstikov G. A.. Effects of natural and artificial defoliation on the content and composition of extractive substances in birch leaves // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2005. Vol. 41. No.1. P. 94–98.
25. Wagner M. R. Influence of moisture stress and induced resistance in ponderosa pine, *Pinus ponderosa* Dougl. Ex. Laws, on the pine sawfly, *Neodiprion autumnalis* Smith. // *For. Ecol. Manag.* V. 15. P. 43-53. 1986

Рецензенты:

Усольцев В.А., д.с.-х.н., профессор, профессор Уральского государственного лесотехнического университета, г. Екатеринбург.

Менщиков С.Л., д.с.-х.н., заведующий лабораторией экологии техногенных растительных сообществ ФГБУН Российской Ботанический сад Академии наук, г. Екатеринбург.