

Реакция непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.)  
на искусственную и естественную дефолиацию берёзы  
(*Betula pendula* Roth)

Response of gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) on artificial  
and natural defoliation of birch (*Betula pendula* Roth)

С.А. Бахвалов\*, В.Н. Бахвалова\*, О.В. Морозова\*\*, В.В. Мартемьянов\*  
S.A. Bakhvalov\*, V.N. Bakhvalova\*, O.V. Morosova\*\*, V.V. Martemjanov\*

\*Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: bakhvalov@online.sinor.ru.

\*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

\*\*Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, пр. Лаврентьева 8, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: mov@niboch.nsc.ru.

\*\*Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS, Lavrentyev's ave. 8, Novosibirsk 630090 Russia.

**Ключевые слова:** динамика численности лесных насекомых, естественная и искусственная дефолиация, непарный шелкопряд, берёза.

**Key words:** population dynamics of forest insects, artificial and natural defoliation, gypsy moth, birch.

**Резюме.** Искусственная и естественная однократная 50 % и 75 % дефолиация берёзы *Betula pendula* не вызвала изменений показателей жизнеспособности и гемограммы насекомых в сезон дефолиации за исключением изменения количества плазматочитов и гранулоцитов в гемолимфе свободноживущих гусениц после однократного 75 % объедания деревьев. Двукратная 50 % и 75 % дефолиация деревьев приводила к индукции резистентности у повреждённых растений к насекомым в сезон повторной дефолиации, о чём косвенно свидетельствовало изменение показателей физиологического состояния насекомых — уменьшение плодовитости, увеличение количества самцов, смертности в ювенильных фазах развития и изменение популяционной структуры гемоцитов.

**Abstract.** Viability indexes and hemogram of insects did not change after natural and artificial defoliation of *Betula pendula* by 50 % and 75 %, while the number of plasmatocytes and granulocytes in hemolymph of free-living caterpillars were altered after a single 75 % defoliation. Two sessions of defoliation, 50 and 75 %, induced resistance of the trees to insects during the next season of defoliation. This fact is confirmed by an alteration in the physiological status of insects as follows: fertility decrease, male number increase, juvenile mortality, and changes of hemocytes population structure.

Имеется широкий спектр экспериментальных данных, свидетельствующих о неоднозначной физиологической реакции насекомых-потребителей зелёной массы на дефолиацию кормовых растений. Так, по данным одних авторов, дефолиация растений может оказывать существенное отрицательное влияние на физиологическое состояние филлофагов, питающихся на повреждённых деревьях [Battisti, 1988; Naukioja, 1991; Shapiro et al., 1994; Dillon,

Charnley, 1995; Meade et al., 1995; Gaylord et al., 1996; Harrison, 1997; Zvereva et al., 1997; Kaitaniemi et al., 1998; Moran, 1998; Crone, Jones, 1999; Ossipov et al., 2001]. Существует также немало публикаций, в которых сообщается о незначительном влиянии дефолиации на показатели жизнеспособности насекомых-филлофагов [Watt et al., 1991; Osier, Lindroth, 2001]. Более того, некоторые авторы приводят данные о том, что дефолиация способствует повышению жизнеспособности филлофагов [McMillin, Wagner, 1997].

Известно, что показатели жизнеспособности насекомых — смертность, плодовитость и половой индекс — являются интегральным показателем физиологического состояния насекомых, и по ним наиболее часто судят о влиянии дефолиации на филлофагов. Однако изменение этих показателей происходит, как правило, только после весьма значительных стрессовых воздействий на популяции насекомых [Niemela et al., 1991; Watt et al., 1991; Lyytikainen, 1994; McMillin, Wagner, 1997; Osier, Lindroth, 2001]. Поэтому дальнейший поиск более чувствительных критериев оценки физиологического состояния филлофагов, помимо вышеназванных, представляется весьма важным. Одними из таких критериев могут служить, на наш взгляд, изменения в структуре гемограммы насекомых. Гемоцитарная система является одной из наиболее важных и «мобильных» систем организма насекомого [Тыщенко, 1976] и, вероятно, изменение биохимических параметров корма будет влиять на популяционную структуру гемоцитов. Известно, что структурные, физиологические и биохимические показатели клеток гемолимфы насекомых весьма точно

отражают уровень жизнеспособности организма и по ним можно с высокой вероятностью прогнозировать его дальнейшее развитие [Gupta, 1979; Глупов, Бахвалов, 1998]. На уровне популяций лесных филлофагов такой прогноз позволяет предсказать динамику очагов их массового размножения.

Целью настоящей работы была оценка важнейших показателей жизнеспособности гусениц непарного шелкопряда и популяционной структуры гемоцитов при различном уровне дефолиации основного в Западной Сибири кормового растения этого филлофага — берёзы повислой (*Betula pendula* Roth). Эти исследования, проводившиеся в новых участках лесонасаждений, являются продолжением нашей работы, опубликованной ранее [Бахвалов и др., 2002].

## Материалы и методы

Полевые исследования проводились в берёзовых лесонасаждениях Татарского района Новосибирской области. В период проведения исследований в насаждениях этого и сопредельных районов действовали очаги массового размножения непарного шелкопряда, находящиеся на различных фазах развития.

**Эксперименты по влиянию искусственной дефолиации на развитие насекомых.** Экспериментальные исследования по влиянию искусственной дефолиации на развитие насекомых проводились в насаждениях, где непарный шелкопряд встречался спорадически. Насекомых для этих исследований собирали в очаге массового размножения, где проводились исследования на дефолированных шелкопрядом древостоях. Искусственную 50 % и 75 % дефолиацию берёзы на экспериментальном участке осуществляли путем механического удаления листьев на 10–12-летних модельных деревьях в период, когда большинство гусениц в естественных условиях находились в 3 возрасте. Выбор модельных деревьев небольшого возраста объясняется существенными техническими трудностями при дефолиации деревьев старшего возраста. Выбор сроков дефолиации (11–13 июня) обусловлен тем, что в очагах массового размножения шелкопряда в этот период гусеницы достигают 3–4 возраста и визуально обнаруживается объедание деревьев, которое в течение 12–16 дней достигает примерно 50–75 % уровня. Выбор повреждений 50 % и 75 % в качестве тестовых обусловлен тем, что такие повреждения характерны для очагов массового размножения непарного шелкопряда в первый и второй год эруптивной фазы вспышки. Механическое изъятие листьев на опытных деревьях проводили равномерно по всей кроне, удаляя каждый второй лист при 50 % уровне дефолиации и каждые 3 листа из четырёх — при 75 % уровне дефолиации. Экспериментальные группы включали 3 дерева: контрольное, дефолированное на 50 % и дефолированное на 75 %. В день дефолиации на

деревья помещали по 3 садка-фонаря (один в нижней части кроны, другой — в средней части и третий — в верхней), в каждый из которых помещали по 35 гусениц 3 возраста. Через 14 дней, когда гусеницы находились в 5–6 возрастах, из всех садков отбирали по 10 гусениц 5 возраста для забора гемолимфы. Из гемолимфы гусениц готовили мазки по общепринятой методике, в которых просматривали не менее 100 клеток, а конечные результаты выражали в виде усреднённой гемограммы данной группы. Приготовление монослоев гемоцитов их окраску, просмотр и дифференциацию по морфометрическим и цитохимическим показателям проводили методами, описанными ранее [Глупов и др., 1997; Бахвалов и др., 1999, 2002]. В экспериментальных группах до и после отбора гусениц для исследований гемолимфы отмечали смертность в ювенильных фазах и её этиологию, а среди окуклившихся — плодовитость и половой индекс методами, описанными ранее [Бахвалов и др., 2002]. На следующий год описанные действия повторяли на тех же деревьях по аналогичной схеме, исследуя тем самым двукратную дефолиацию опытных деревьев и развитие на них насекомых.

**Исследования в очаге массового размножения шелкопряда на свободноживущих насекомых.** Для изучения показателей жизнеспособности насекомых и динамики популяционной структуры гемоцитов у гусениц, развивающихся на естественно дефолированных шелкопрядом деревьях, в очаге массового размножения насекомого были выбраны 3 участка с площадью по 3 га. Средний уровень объедания древостоев в первый год исследований на одном составлял 75 %, на другом — 50 %, на третьем (контрольном) не превышал 5 %. На контрольном участке, в отличие от первых двух, изменений в численности насекомых не наблюдалось и в следующем сезоне. В предыдущем сезоне (перед сезоном начала исследований) повреждения древостоев на первых двух участках были практически одинаковыми и не превышали 5 %, а на контрольном участке повреждения почти не обнаруживались. Выбор участков проводился с учётом данных по оценке состояния насаждений и прогноза развития в них очагов массового размножения насекомых, описанных ранее [Бахвалов и др., 2002]. На каждом из участков на 10 деревьях в возрасте 10–12 лет, расположенных в различных его частях, собирали не менее 100 гусениц 5 возраста для анализа гемолимфы. Наряду с этим определяли смертность в ювенильных фазах развития насекомых, плодовитость и половой индекс. Смертность насекомых в ювенильных фазах развития определяли с помощью учётных ящиков и спуска части кроны деревьев. Просмотр учётных ящиков под деревьями с подсчитанным ранее количеством яйцекладок и жизнеспособных яиц в них проводили каждые пять дней до фазы куколки, а спуск части кроны этих деревьев осуществляли четыре раза: дважды в период нахождения насекомых в младших и старших

гусеничных возрастах и дважды — на фазе куколки. На следующий год на тех же участках по аналогичной схеме проводили сбор насекомых для анализа гемолимфы и определяли показатели жизнеспособности популяции. На участке, где в первый год были 50 % повреждения, произошло снижение численности насекомых и повторное объедание в целом по участку составило 37 %, поэтому сбор насекомых для анализа гемолимфы и определение показателей жизнеспособности проводили только на деревьях, повреждённых на 50 %. На втором участке, где в предыдущем году повреждения составили 75 %, средний показатель повреждённости древостоев составил 87 %, однако насекомых для исследований собирали только на тех деревьях, где объедание было 75 %. Уровень повреждённости древостоев, объедаемых шелкопрядом, проводили по разнице средневзвешенных показателей изреженности крон (дефолиации), определяемых визуально по пятибалльной шкале в процентах перед повреждениями и после них [Инструкция..., 1983; Методика..., 1985]. Статистическую обработку полученных материалов проводили методами, описанными ранее [Глулов и др., 1997; Бахвалов и др., 1999, 2002]. Поскольку изученные показатели контрольных насекомых в первый и второй год исследований не имели достоверных отличий, приводим в качестве контрольных данные, усреднённые за два года.

### Результаты и обсуждение

Как нами было показано в предыдущей работе [Бахвалов и др., 2002], однократная искусственная 50 % дефолиация берёзы не вызывала увеличения смертности, уменьшения плодовитости или изменения полового индекса у непарного шелкопряда, развивающегося на деревьях, повреждённых в минувшем вегетационном сезоне. В то же время однократная искусственная 75 % дефолиация берёзы приводила в следующем сезоне к увеличению смертности в ювенильных фазах развития насекомого и смещению соотношения полов в сторону самцов. При этом плодовитость шелкопряда, развивающегося на деревьях в следующем году, не изменялась. В случае естественной (объедание шелкопрядом) 75 % дефолиации берёзы смертность в ювенильных фазах развития в следующем сезоне возрастала ещё больше, увеличивалось количество самцов в популяции и, кроме того, уменьшалась плодовитость насекомых дочерней генерации. Мы полагаем, что такие изменения показателей физиологического состояния насекомого обусловлены, вероятнее всего, замедленной (выявляемой в следующем после дефолиации сезоне) индуцированной резистентностью берёзы по отношению к шелкопряду в случае нанесения 75 % повреждений деревьям.

В настоящем исследовании не выявлено достоверных изменений показателей жизнеспособности непарного шелкопряда и гемограммы в сезон нане-

сения 50 % и 75 % искусственных повреждений берёзовым древостоям (табл. 1; рис. 1–2). У свободноживущих гусениц, в очаге массового размножения после естественного однократного 75 % объедания деревьев выявлены изменения в содержании плазматоцитов и гранулоцитов по сравнению с контролем (рис. 3). Однако показатели жизнеспособности этих насекомых оставались на уровне контроля (табл.1). Данные свидетельствовали об отсутствии быстрой индуцированной резистентности растений к насекомым после однократного искусственного 50 % и 75 % повреждения деревьев и её низком уровне при 75 % естественном повреждении. После двукратной 50 % искусственной дефолиации увеличилась смертность насекомых и количество самцов, но плодовитость не изменилась (табл. 1). Аналогичные естественные повреждения древостоев насекомыми вызвали рост паразитизма, уменьшение плодовитости и увеличение количества самцов в популяции (табл. 1). Двукратная 75 % искусственная и естественная дефолиация берёзы существенно уменьшала плодовитость на-



Рис. 1. Популяционная структура плазматоцитов и гранулоцитов гусениц, развивавшихся в садках на искусственно обезлиственных деревьях.

Fig. 1. Plasmatocytes and granulocytes population structure in caterpillars, reared in hatching on artificially defoliated trees.

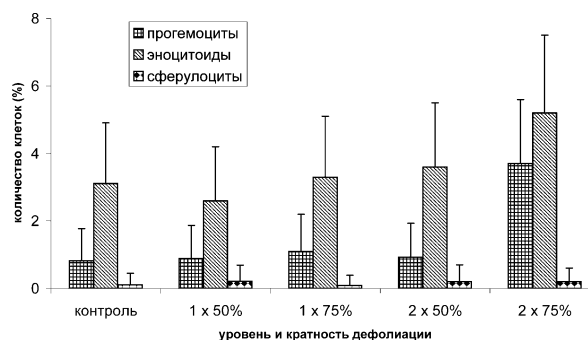


Рис. 2. Популяционная структура прогемоцитов, энцитойдов и сферулоцитов гусениц, развивавшихся в садках на искусственно обезлиственных деревьях.

Fig. 2. Prohemocytes, encyctoids and spherulocytes population structure in caterpillars, reared in hatching on artificially defoliated trees.

Таблица 1. Показатели жизнеспособности непарного шелкопряда в эксперименте и в естественных условиях после одно- и двукратной дефолиации.

Table 1. Criteria of viability of gypsy moth fed on occurring once and reiterated defoliated birch under experimental and natural conditions.

Способ дефолиации	Уровень дефолиации (%)	Смертность в ювенильных фазах (%)			Плодовитость (вес куколок-самок, мг)	Половой индекс (количество самцов на 100 особей)
		общая	в том числе:			
			паразитоиды	инфекции		
Искусственное удаление листьев	1 x 50	47,2 ± 4,7	8,7 ± 2,5	17,2 ± 2,9	501,3 ± 16,2	66,0 ± 3,3
	1 x 75	40,9 ± 3,8	10,0 ± 3,8	16,7 ± 2,9	529,8 ± 17,1	59,5 ± 3,8
	2 x 50	54,8 ± 3,1*	15,6 ± 2,5	22,9 ± 3,1	488,3 ± 16,3	69,8 ± 2,0*
	2 x 75	56,9 ± 4,6*	16,8 ± 3,7	24,2 ± 4,2	460,3 ± 12,5**	71,7 ± 2,6*
	Контроль	44,3 ± 4,4	13,9 ± 3,4	18,1 ± 3,8	518,2 ± 14,9	63,1 ± 2,8
Естественное объедание шелкопрядом	1 x 50	32,6 ± 2,7	10,3 ± 1,6	5,8 ± 1,0	579,3 ± 28,9	52,1 ± 2,4
	1 x 75	42,4 ± 2,8	14,2 ± 1,1	7,0 ± 1,1	619,4 ± 31,8	61,2 ± 4,4
	2 x 50	57,5 ± 4,1	20,0 ± 1,8*	13,8 ± 1,3	441,3 ± 28,2*	68,7 ± 4,5*
	2 x 75	76,4 ± 4,2***	35,9 ± 4,7***	32,9 ± 4,6***	420,1 ± 22,5***	77,4 ± 1,9***
	Контроль	38,4 ± 4,9	11,2 ± 3,1	9,6 ± 2,9	565,3 ± 33,9	56,8 ± 3,9

Различия с контролем: \* —  $p < 0,05$ ; \*\* —  $p < 0,01$ ; \*\*\* —  $p < 0,001$ .

секомах, увеличивала общую смертность и количество самцов шелкопряда, причём смертность при искусственной дефолиации возрастала значительно меньше, чем при естественной (табл. 1). Среди свободноживущих насекомых после двукратного 75 % объедания деревьев резко увеличивалась смертность от паразитоидов и различных инфекций (табл. 1). Эти результаты показали, что только двукратные 50 % и 75 % дефолиации индуцируют у деревьев реакцию резистентности по отношению к шелкопряду, причём её выраженность существенно выше у растений, повреждённых на 75 %.

В литературе приводятся весьма разноречивые сведения о развитии филофагов на деревьях после дефолиации, поэтому наши данные согласуются с результатами лишь части работ. Так, по данным американских авторов, изучавших влияние многократной дефолиации осины *Populus tremuloides* на развитие коконопряда *Malacosoma disstria*, искусственная дефолиация вызывает существенное уменьшение плодовитости насекомого, в то время как смертность и продолжительность фазы гусеницы меняются мало [Parry et al., 2003]. В то же время другая группа американских исследователей показала, что хроническая дефолиация сосны *Pinus ponderosa* вызывает увеличение выживаемости пилильщика *Neodiprion autumnalis* на 23 %, а плодовитости — на 12 % [McMillin, Wagner, 1997]. Группа английских исследователей [Watt et al., 1991], изучавших реакцию бабочки *Panolis flammea* на сильную дефолиацию сосны *Pinus contorta*, не выявила изменений в плодовитости и выживаемости насекомых, развивавшихся на повреждённых деревьях. К такому же выводу пришли финские исследователи при изучении реакции рыжего соснового *Neodiprion sertifer* и обыкновенного *Diprion pini* пилильщиков на многократную дефолиацию сосны *Pinus silvestris* [Niemela et al., 1991].

В наших исследованиях выраженность различий всех исследованных показателей жизнеспособности

непарного шелкопряда, развивающегося на интактных и повреждённых растениях, была выше в насаждениях, где происходило естественное объедание древостоев насекомыми (табл. 1). Увеличение смертности среди свободноживущих насекомых в очаге массового размножения вызвано действием паразитоидов и различных инфекций, которые значительно меньше поражали гусениц в экспериментальных условиях. Поражение насекомых в экспериментальных условиях паразитоидами и инфекциями связано с тем, что два первых возраста и часть третьего они развивались в очаге массового размножения и в этот период, скорее всего, были поражены названными агентами. Кроме того, имели место и заболевания, вызванные активацией латентных инфекций, в частности вирусных. Следует отметить, что определённое влияние на различия в показателях жизнеспособности насекомых, развивающихся в экспериментальных и естественных условиях, мог оказать характер дефолиации деревьев. Если в экспериментальных условиях дефолиация была равномерной по всей кроне и проводилась в течение одного–двух дней, то в естественных условиях насекомые сначала повреждали верхнюю часть кроны, затем нижнюю, а объедание происходило постепенно в течение 12–14 дней. Помимо этого, нельзя игнорировать и то обстоятельство, что свободноживущие гусеницы совершали горизонтальные миграции, вследствие чего на модельных деревьях, вероятно, оказывались насекомые с других деревьев с другими показателями повреждения.

Выше уже упоминалась динамика показателей гемограммы насекомых, развивающихся на деревьях, однократно дефолированных на 50 % и 75 %. Лишь однократное объедание деревьев шелкопрядом на 75 % приводило к падению уровня гранулоцитов и повышению количества плазматочитов у гусениц (рис. 3). Аналогичные изменения в гемограмме насекомых выявлены и после двукратного 50 % объедания древостоев шелкопрядом (рис. 3).

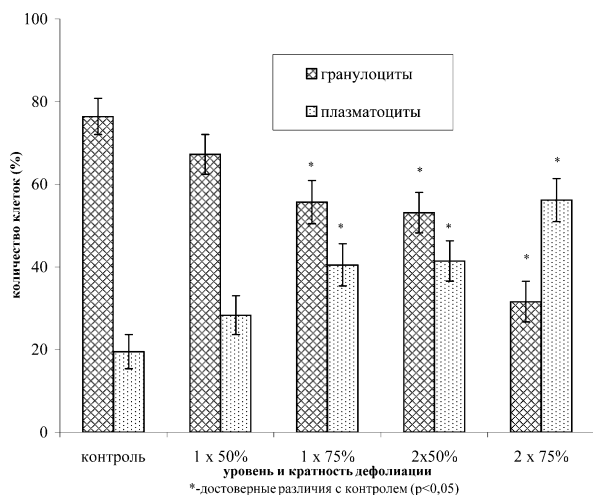


Рис. 3. Популяционная структура плазматоцитов и гранулоцитов свободноживущих гусениц, развивавшихся на естественно повреждённых деревьях.

Fig. 3. Plasmatocytes and granulocytes population structure in free-living caterpillars, reared on naturally damaged trees.

Доля прогемоцитов, эноцитоидов и сферулоцитов не менялась при одно- и двукратной 50 % и 75 % искусственной дефолиации, хотя тенденция к росту удельного веса прогемоцитов и эноцитоидов прослеживается (рис. 2).

Двукратная искусственная и естественная 75 % дефолиация деревьев приводит к резкому увеличению доли плазматоцитов и снижению доли гранулоцитов в гемограмме гусениц (рис. 1, 3). Среди свободноживущих насекомых по мере возрастания уровня дефолиации обнаруживается неуклонная тенденция к увеличению доли прогемоцитов, которая при двукратной 75 % дефолиации достигает достоверных отличий от контроля (рис. 4). При этом уровне дефолиации наблюдается также увеличение доли сферулоцитов и эноцитоидов, не достигающее, однако, достоверных отличий с гусеницами из интактных насаждений.

Если исходить из той роли, которая отводится большинством исследователей различным популяциям гемоцитов насекомых [Gupta, 1979; Ratcliffe, Rowley, 1979; Глупов, Бахвалов, 1998], можно констатировать, что однократная 75 % естественная, двукратные искусственная и естественная 50 % и 75 % дефолиации берёзы вызывают у непарного шелкопряда значимые изменения в составе иммунокомпетентных клеток в гемолимфе — удельный вес плазматоцитов и прогемоцитов возрастает, а гранулоцитов — падает. Известно, что прогемоциты являются полипотентными клетками лимфы насекомых, их сравнивают со стволовыми клетками позвоночных, из которых в процессе дифференциации образуются остальные клетки гемолимфы [Gupta, 1979; Ratcliffe, Rowley, 1979; Глупов, Бахвалов, 1998]. Повышение удельного веса плазматоцитов происходит, главным образом, за счёт снижения доли гранулоцитов, которым принадлежит важная роль в трофике организма насекомого.

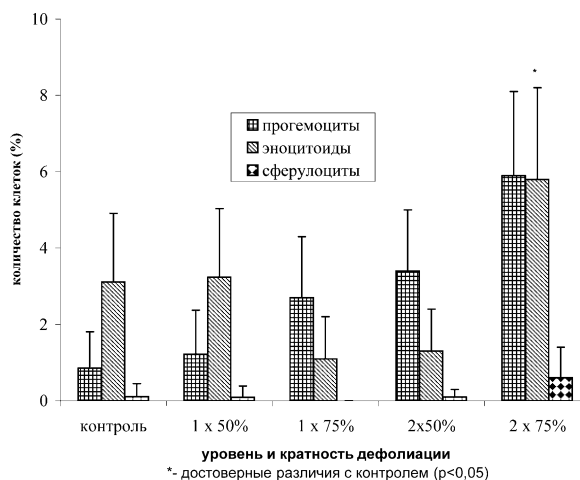


Рис. 4. Популяционная структура прогемоцитов, эноцитоидов и сферулоцитов свободноживущих гусениц, развивавшихся на естественно повреждённых деревьях.

Fig. 4. Prohemocytes, enocytoids and spherulocytes population structure in free-living caterpillars, reared on naturally damaged trees.

Известно, что клетки гемолимфы и жирового тела по природе, происхождению и функциям очень близки и поэтому жировое тело насекомых и гемолимфу часто рассматривают как единую систему тканей внутренней среды [Тыщенко, 1976]. В связи с этим возможно предположить, что изменение популяционной структуры гемоцитов и, в частности, снижение относительного количества гранулоцитов в гемолимфе, отрицательно отражается на плодовитости насекомых, поскольку она является функцией веса куколок, а их вес зависит от массы жирового тела, биохимически тесно связанного с клетками гемолимфы. Кроме того, у гусениц развивающихся на деревьях, двукратно объеденных шелкопрядом на 75 %, увеличивается количество прогемоцитов. Поскольку прогемоциты считаются родоначальными клетками гемолимфы насекомых [Тыщенко, 1976], вероятно полагать, что двукратная 75 % дефолиация кормового растения является для насекомого-филлофага мощным стрессом, вызывающим весьма существенные изменения в популяционной структуре гемоцитов.

### Заключение

Полученные результаты свидетельствуют, что двукратная 50 % и 75 %, дефолиация берёзы повислой индуцирует как изменение в физиологическом состоянии насекомых, которое проявляется в уменьшении плодовитости, увеличении количества самцов, повышении смертности в ювенильных возрастах, так и активизацию у насекомых пролиферативных процессов в гемолимфе. При однократном 75 % объедании деревьев шелкопрядом у гусениц выявляются только изменения в количестве плазматоцитов и гранулоцитов.

В естественных условиях двукратная 50 % и 75 % дефолиация берёзы непарным шелкопрядом

наблюдается обычно на пике численности популяции насекомого, после которого начинается резкое падение её размеров и, соответственно, деградация очагов массового размножения. Поэтому логично предположить, что индуцированная дефолиацией резистентность древостоев является одним из факторов, регулирующих численность непарного шелкопряда.

Анализ динамики гемограммы насекомых, совместно с исследованием их жизнеспособности, выявил тесную взаимосвязь функциональных и структурных показателей популяции насекомых в их реакции на изменения уровня резистентности древостоев после дефолиации. Комплексное использование данных динамики популяционной структуры гемоцитов и основных показателей жизнеспособности насекомых позволяет более объективно оценивать реакцию филофагов на дефолиацию кормовых растений.

## Благодарности

Работа выполнялась при финансовой поддержке Росийского фонда фундаментальных исследований (грант 04-04-45547) и междисциплинарного гранта СО РАН № 105.

## 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.
- Бахвалов С.А., Хвощевская М.Ф., Бахвалова В.Н., Глупов В.В. 1999. Структурные изменения в гемограмме непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) при полиэдрозе // Вопросы вирусологии. No.1. С.41–44.
- Глупов В.В., Бахвалов С.А. 1998. Механизмы резистентности насекомых при патогенезе // Успехи современной биологии. Т.118. No.4. С.466–482.
- Глупов В.В., Хвощевская М.Ф., Щёткин И.А., Крюкова Н.А. 1997. Морфофункциональная структура популяции гемоцитов *Galleria mellonella* при инфекционном процессе // Известия РАН. Серия биологическая. No.6. С.645–653.
- Инструкция по экспедиционному лесопатологическому обследованию лесов СССР. 1983. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 180 с.
- Методика определения результативности применения бактериальных препаратов в очагах вредителей леса. 1985. Гомель: БелНИИЛХ. 24 с.
- Тыщенко В.П. 1976. Основы физиологии насекомых Ч.1. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 364 с.
- Battisti A. 1988. Host-plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schifferrmuller) // Z. angew. Entomol. Vol.105. No.4. P.393–402.
- Crone E.E., Jones C.G. 1999. The dynamics of carbon-nutrient balance: effects of cottonwood to short- and long-term shade on beetle feeding preferences // Journal of Chemical Ecology. Vol.25. No.3. P.635–656.
- Dillon R.J., Charnley A.K. 1995. Chemical barriers to gut infection in the desert locust: In vivo production of antimicrobial phenol associated with the bacterium *Pantoea agglomerans* // Journal of Invertebrate Pathology. Vol.66. No.1. P.72–75.
- Gaylord E.S., Preszler R.W., Boecklen W.J. 1996. Interactions between host plants, endophytic fungi and a phytophagous insect in an oak (*Quercus grisea* x *Q. gambelii*) hybrid zone // Oecologia. Vol.105. No.3. P.336–342.
- Gupta A.P. 1979. Insect hemocytes: development, form, functions and techniques. London: Cambridge Univ. Press. P.85–127.
- Harrison S. 1997. Persistent, localized outbreaks in the western tussock moth *Orgyia vetusta*: the roles of resource quality, predation and poor dispersal // Ecological Entomology. Vol.22. No.2. P.158–166.
- Haukioja E. 1991. Induction of defense in trees // Annual Review on Entomology. Vol.36. California: Palo Alto. P.25–42.
- Kaitaniemi P., Ruohomaki 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. Nos 1–2. P.182–190.
- Lyytikainen P. 1994. Effects of natural and artificial defoliations on sawfly performance and foliar chemistry of Scots pine saplings // Annales Zoologica Fennica. Vol.31. No.3. P.307–318.
- McMillin J.D., Wagner M.R. 1997. Chronic defoliation impacts pine sawfly (Hymenoptera: Diprionidae) performance and host plant quality // Oikos. Vol.79. No.2. P.357–362.
- Meade T., Felton G.W., Young S.Y. 1995. Interactions among plants, herbivores and entomopathogens: implications for pest management // European Journal of Plant Pathology. XIII International Plant Protection Congress. The Hague 2–7 July. No.435.
- Moran P.J. 1998. Plant-mediated interactions between insects and a fungal plant pathogen and the role of plant chemical responses to infection // Oecologia. Vol.115. No.4. P.523–530.
- Niemela P., Tuomi J., Lojander T. 1991. Defoliation of the Scots pine and performance of diprionid sawflies // Journal of Animal Ecology. Vol.60. No.2. P.683–692.
- Osier T.L., Lindroth R.L. 2001. Effects of genotype, nutrient availability and defoliation on aspen phytochemistry and insect performance // Journal of Chemical Ecology. Vol.27. No.7. P.1289–1313.
- Ossipov V., Haukioja E., Ossipova S., Hanhimaki S., Pihlaja K. 2001. Phenolic and phenolic related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect // Biochem. Syst. Ecol. Vol.29. No.3. P.223–230.
- Ratcliffe N.A., Rowley A.F. 1979. Insect hemocytes. London: Cambridge Univ. Press. P.332–414.
- Parry D., Herms D.A., Mattson W.J. 2003. Responses of an insect folivore and its parasitoids to multiyear experimental defoliation of aspen // Ecology. Vol.84. No.7. P.1768–1783.
- Shapiro M., Robertson J.L., Webb R.E. 1994. Effect of nemm seed extract upon the gypsy moth (Lepidoptera, Lymantriidae) and its nuclear polyhedrosis virus // Journal of Economical Entomology. Vol.87. No.2. P.356–360.
- Watt A.D., Leather S.R., Forrest G.L. 1991. The effect of previous defoliation of pole-stage lodgepole pine on plant chemistry, and on the growth and survival of pine beauty moth (*Panolis flammea*) larvae // Oecologia. Vol.86. No.1. P.31–35.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V., Niemela P., Haukioja E. 1997. Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of *Salix borealis* to insect herbivory // Oecologia. Vol.109. No.3. P.368–373.