



РЕАКЦИЯ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ
НА ПОВРЕЖДЕНИЕ ГУСЕНИЦАМИ
ЛИСТВЕННИЧНОЙ ЧЕХЛИКОВОЙ МОЛИ
COLEOPHORA SIBIRICELLA FLKV.
(LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE)

Повреждение ассимиляционного аппарата растения насекомыми индуцирует в нем стрессовую реакцию. Согласно классификации В.В.Полевого (1989), стресс растения, независимо от природы его индуктора, протекает в три фазы: 1) первичной стрессовой реакции; 2) адаптации; 3) истощения ресурсов надежности. Данная классификация приложима и для древесных растений (Судачкова, 1998).

В случае повреждения фотосинтетического аппарата растения фаза первичной стрессовой реакции связана с активизацией индукционных защитных механизмов в растительных тканях и проявляется в течение некоторого времени после повреждения. Так, повреждение листа тополя приводило к активизации синтеза и увеличению концентрации фенольных компонентов в течение 52 часов (Baldwin, Schultz, 1983). Механическое повреждение листа березы (*Betula pendula* Roth.) вызывало повышение содержания фенольных соединений в месте прокола в течение 24 часов и во всех тканях листа - в течение 8 дней (Bergelson et al., 1986).

Вторая фаза стресса коррелирует с адаптационной перестройкой метаболизма растения в условиях нехватки или полного отсутствия ассимиляционного аппарата. При этом происходят изменения в обмене как основных (Плешанов, 1982), так и вторичных метаболитов растения (Наукюя, 1991). Так, в весенне-летний период повреждение хвои дерева сибирским шелкопрядом (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschtv.) приводило к нарушениям в обмене углеводов и азота (Исаев, Гирс, 1975). Временное прекращение деятельности части хвои вызывает перестройку компонентов монотерпеновой фракции. В сохранившейся хвое лиственницы, подвергнутой 70-80% дефолиации серой лиственничной листоверткой *Zeigaphera diniana* Gn., наблюдали снижение α -пинена до 17.2% и двукратное увеличение β -пилена, β -феландерена и терпенолена (Рожков и др., 1979). При этом во второй хвое повышалось содержание наиболее токсичного компонента

защитной системы хвойных - Δ^3 -карена. По мнению ряда авторов (Рожков и др., 1979; Пиндюра, Массель, 1981), перестройка метаболизма в сторону накопления Δ^3 -карена свидетельствует о проявлении защитной реакции дефолиированных деревьев, о восстановлении и даже усилении их резистентности по отношению к повреждающим факторам в период рефолиации. Изменения в качественном составе терпенов протекают вплоть до восстановления кроны дерева. У сосны, кедра и ели на пятый год после 90% дефолиации наблюдали пониженное содержание α -пинена и повышенное Δ^3 -карена (Пиндюра, Массель, 1981).

Дополнительное влияние какого-либо фактора во время периода восстановления кроны дефолиированного дерева может приводить к третьей фазе стресса - фазе истощения ресурсов надежности. Природа "дополнительных" факторов стресса различна, однако их эффект схож - необратимое ослабление и гибель растения. Так, лиственницы, подвергшиеся в очагах пяденицы Якобсона (*Egannis jacobsoni* Djan.) двух-трехкратной дефолиации, могут терять способность к регенерации хвои (Васильева, Плешанов, 1975). Сокращение содержания углеводов в тканях растения вызывает нарушения биосинтеза различных вторичных метаболитов, в том числе и терпенов, и как следствие - потерю его резистентности по отношению ко вторичным вредителям. На примере очагов пяденицы Якобсона показано, что личинки черного елового усача (*Monochamus sutor* L.), сибирского серого длинноусого дровосека (*Acanthocinus carinulatus* Gebl.) и черно-синего рогохвоста (*Panurgus ermak* Sem.) способны развиваться в условиях обеднения луба лиственницы Δ^3 -кареном, мирценом и терпиноленом при одновременном накоплении в нем α и β -пинена, лимонена, и β -фелландрена (Васильева, Плешанов, 1975).

Выявление механизмов существования хронических очагов лиственничной чехлоноска *C. sibiricella* невозможно без понимания роли лиственничной *Larix sibirica* Ledeb. в функционировании системы дерево-минер. В связи с этим нами оценено влияние чехлоноска на физиологическое состояние, а также на приросты и генеративную сферу дерева-хозяина.

Методика исследований

Исследование провели в 1995-1997 годах в хроническом очаге лиственничной чехликовой моли *Coleophora sibiricella* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae), расположенном в предгорьях Кузнецкого Алатау. Характеристика пробных площадей дана в работе И.В. Ермолаева (настоящий сборник).

Определение содержания основных метаболитов первичной хвои лиственничной, поврежденной лиственничной чехликовой молью, про-

вели в течение сезона 1996 года. Были выбраны 10 деревьев с весенней плотностью заселения более 1 гусеницы на брахибласт. Контролем служили 10 лиственниц без следов повреждения.

Образцы первичной хвои брали в три срока: в начале июня (5 июня) - в период минирования хвои гусеницами третьего возраста, в конце июля (25 июля) - во время внедрения в хвою гусениц чехлоноски нового поколения, в конце сентября (27 сентября) - при переходе деревьев к зимнему покою.

Содержание общего и белкового азота в хвое лиственницы определяли по методике Г.И. Гирс (1985). Материал, отобранный для определения углеводов, фиксировали 80% этанолом, объединенные экстракты выпаривали досуха и вновь экстрагировали водой (Вальтер и др., 1957). В водном экстракте до и после гидролиза (3 часа в 1% HCl в кипящей водяной бане) определяли концентрацию редуцирующих сахаров (Вознесенский и др., 1962) в трех химических повторностях. В остатках после спиртовой экстракции определяли крахмал (Humphreys, Kelly, 1961).

Влияние различной степени дефолиации на длину образующихся ауксисбластов и количество вновь заложённых аксиллярных почек на них оценили в октябре 1996 года. В случайном порядке было выбрано по 10 деревьев из каждой весенней группы заселения. На этих деревьях обследовали 10 случайно выбранных побегов. Последние брали в нижнем ярусе кроны с юго-восточной экспозиции.

Для оценки влияния дефолиации лиственницы на образование ее генеративных органов в 1997 году учли количество микростобил и шишек на однометровом апикальном отрезке скелетной ветви 127 модельных деревьев, принадлежащих весной 1996 года к различным группам заселения чехлоноской.

Учет качественных показателей шишек (вес, объем) провели в середине июля 1997 года на модельных деревьях, принадлежащих весной 1996 года к I и IV группам заселения (0.01- 0.1 и 0.55-0.7 гусениц на 1 брахибласт, соответственно). С этой целью было взято в случайном порядке по 30 шишек с 10 деревьев из каждой группы заселения чехлоноской.

Статистическую обработку данных, выраженных в процентах, производили после преобразования значений как $\arcsin \sqrt{x}$.

Результаты и обсуждение

Дефолиация лиственниц в хроническом очаге чехлоноски может быть охарактеризована как частичная и постоянная. При этом максимальное повреждение ассимилирующего аппарата лиственниц происходит при питании гусениц старших возрастов в весенний и раннелетний период. Свежеминированная хвоя, поврежденная гусеницами чех-

лоноски старших возрастов, выглядит белесой, а крона поврежденной лиственницы - опаленной. В июле минированная часть хвоинки усыхает и бурет, а к началу августа поврежденная часть хвои осыпается.

Исследование водного режима первичной хвои лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоноской, показало достоверное снижение влажности хвои в середине сезона (табл. 1). Схожая тенденция установлена в динамике подвижных углеводов - моносахаров и крахмала (табл. 2).

Таблица 1

Содержание воды в первичной хвое лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоноской в 1996 г, % к сырой массе

Тип дерева	Сроки взятия проб		
	5.06.96	25.07.96	27.09.96
Здоровое	75.4±0.5	72.5±0.4 A	68.2±0.9
Поврежденное	76.1±0.5	65.5±1.2 A	65.3±1.6

Примечание: достоверные различия ($P < 0.001$) отмечены одинаковыми буквами; $n = 10$.

Таблица 2

Содержание подвижных углеводов в первичной хвое лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоноской в 1996 г, мг/г абсолютно сухой массы

Тип дерева	Сроки взятия проб		
	5.06.96	25.07.96	27.09.96
		Моносахара	
Здоровое	180.0±30.8	125.7±26.6 A	85.6±38.4
Поврежденное	125.8±9.9	49.9±9.2 A	122.8±30.7
		Крахмал	
Здоровое	179.6±18.8	170.1±17.7 B	99.1±7.8
Поврежденное	169.7±15.2	117.8±9.2 B	82.7±7.1

Примечание: достоверные различия ($P < 0.05$) отмечены одинаковыми буквами; $n = 10$.

Дефолиация кроны лиственницы минером оказывает влияние на азотный обмен растения. Содержание общего и белкового азота в поврежденной хвое во время питания гусениц старших возрастов (5 ию-

ня) превышало аналогичные показатели в контроле ($P < 0.01$ и $P < 0.05$, соответственно) (табл. 3). К моменту внедрения в хвою гусениц первого возраста нового поколения (25 июля) в первичной хвое наблюдали снижение уровня белкового ($P < 0.05$) и увеличение небелкового ($P < 0.001$) азота. При этом различий в концентрации общего азота между опытом и контролем не обнаружено. Содержание общего азота в хвое стрессированных деревьев при переходе растения к зимнему покою (27 сентября) превысило значение контроля ($P < 0.05$) за счет белковых соединений.

Таблица 3

Содержание азотных соединений в первичной хвое лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоносой в 1996 г, % к абсолютно сухой массе

Тип дерева	Сроки взятия проб		
	5.06.96	25.07.96	27.09.96
	Общий азот		
Здоровое	2.19±0.03 A	1.87±0.05	0.76±0.06 B
Поврежденное	2.43±0.07 A	1.9±0.03	0.97±0.08 B
	Белковый азот		
Здоровое	1.91±0.03 C	1.65±0.05 D	0.58±0.05
Поврежденное	2.08±0.05 C	1.45±0.06 D	0.7±0.08
	Небелковый азот		
Здоровое	0.29±0.02	0.21±0.02 E	0.18±0.02 F
Поврежденное	0.35±0.04	0.45±0.06 E	0.28±0.05 F

Примечание: достоверные различия ($P < 0.05$) отмечены одинаковыми буквами; $n = 10$.

Таким образом, повреждение хвои лиственницы чехлоносой приводит к изменению содержания основных метаболитов в тканях растения. Наши данные дополняют полученные ранее материалы об изменениях содержания вторичных веществ в хвое поврежденных чехлоносой лиственниц (Баранчиков и др., 1991). Авторы показали, что в июне концентрация фенолов в поврежденной хвое увеличилась на 17.4%, а во вторичной - на 22.1% от контроля, эфирных масел на 160 и 180% соответственно.

Дефолиация лиственниц минерами может приводить к запаздыванию прохождения фенофаз дерева. На деревьях лиственницы, подвергшихся в предыдущем сезоне значительной дефолиации чехлоносой (весенняя плотность заселения более 0.75 гусениц на 1 бра-

хибласт), наблюдали запаздывание в охвоении крон. Обмер хвои брахибластов, сделанный 21-24 мая 1996 года на деревьях крайних групп заселения минером, показал достоверные различия по длине растущей хвои (табл. 4).

Таблица 4

Длина хвои лиственниц крайних групп заселения чехлоносой на однолетних и двухлетних побегах (21-24 мая 1996 года), мм

Плотность заселения (гусениц на 1 брахибласт)	Количество деревьев в группе	Однолетний побег	Двухлетний побег
0.01- 0.1	10	17.5±0.8 A	17.6±0.8 B
более 1	10	7.8±0.9 A	9.1±0.9 B

Примечание: достоверные различия ($P < 0.05$) отмечены одинаковыми буквами.

В хроническом очаге минера даже постоянно повреждаемые лиственницы не теряют резистентности по отношению ко вторичным вредителям. Другими словами, согласно выше приведенной классификации В.В. Полевого (1989), лиственница на протяжении длительного времени находится в фазе адаптации, не переходя к фазе истощения ресурсов надежности.

Каковы возможные механизмы сохранения резистентности лиственниц по отношению ко вторичным вредителям в условиях ежегодной весенне-раннелетней дефолиации? Чем могут быть вызваны наблюдаемые изменения в содержании основных метаболитов?

Известно, что выживаемость хвойных деревьев, дефолированных насекомыми-филлофагами, определяется видовой принадлежностью растения, а также степенью, временем и характером повреждения ассимиляционного аппарата, получением дополнительных повреждений (Плешанов, 1979; Рожков и др., 1991). При этом жизнестойкость хвойных при утрате хвои определена их регенеративной способностью. Рефолиация хвойных пород зависит от частоты естественной смены хвои и, соответственно, темпов накопления резервных веществ, необходимых для ее восстановления (Рожков, 1965), и направлена на восстановление нормального корнелистового баланса, обеспечивающего гомеостаз дерева (Гирс, 1982). По своим регенеративным возможностям лиственница сильно выделяется среди хвойных пород. Благодаря ежегодной смене листового аппарата эта порода обладает меньшим восстановительным периодом, чем вечнозеленые

хвойные (Пиндюра, Плешанов, 1975; Плешанов, 1982; Рожков и др., 1991).

Деревья лиственницы способны частично компенсировать потерю фотосинтезирующего аппарата растения. Среди структурных компенсаторных реакций в хроническом очаге чехлоноски известны рост поврежденных хвоинок и повышенное образование удлиненных побегов - ауксибластов (Плешанов и др., 1978). Кроме того, в конце июня - начале июля на отдельных ветвях деревьев, имевших весеннюю плотность заселения в 0.55 и более гусениц на 1 брахибласт, мы наблюдали образование вторичной хвои. Процесс происходил за счет пробуждения заложившихся почек следующего года: в норме их развитие ингибируется хвоей текущего сезона (Плешанов, 1982). При частичном повреждении крон деревьев могут повышаться интенсивность фотосинтеза за счет увеличения эффективности использования хлорофилла. Это было показано для ряда видов деревьев (Мокроносов, Рафес, 1975; Плешанов, 1982). В зависимости от типа дефолиации интенсивность фотосинтеза у лиственницы может увеличиваться на 97-137% (Плешанов, 1982).

Таким образом, частичное повреждение ассимиляционного аппарата дерева и совпадение во времени периода интенсивного питания гусениц минера старших возрастов с периодом усиленных регенеративных процессов в кроне лиственницы не позволяют дереву потерять резистентность ко вторичным вредителям.

Известно, что дефолиация может влиять на состояние хвойных через снижение скорости ксилемного тока деревьев (Гирс, 1982). Эта скорость зависит от активности нагнетания ризосферы растения и присасывающего действия его кроны в результате транспирации. Трофическое поведение гусениц филлофага, направленное на частую смену хвои в брахибластах лиственниц, приводит к множественности повреждений эпителиальной ткани хвоинок в заселенных побегах. В результате создаются условия поддержания скорости ксилемного тока дерева-хозяина за счет активного испарения воды из мест повреждения хвои. Следствием этого может являться снижение уровня воды в первичной хвое, наблюдаемое в середине сезона, т.е. в момент максимального повреждения крон деревьев. Впоследствии (осенний срок взятия проб) различия в оводненности хвои не наблюдаются. Это может быть следствием закрытия раневых поверхностей эпителиальной ткани, происходящим за счет репаративных процессов. Гусеницы младших возрастов развиваются в августе-сентябре внутри хвоинки и не нарушают целостности поверхности хвои.

Частичное повреждение крон лиственниц не приводит к нарушениям поглотительной деятельности корней. Об этом свидетельствуют особенности азотного обмена растения. Содержание общего азота в поврежденных деревьях превышало аналогичные показания контроля:

в начале сезона за счет белковой, в конце - за счет небелковой части. Повышение доли небелкового азота в обмене растения может быть связано с перераспределением поступающих веществ в меньшей биомассе ассимилирующего аппарата растения. Схожие тенденции наблюдали у ряда видов хвойных. Так, содержание общего азота в первичной хвое лиственниц, дефолиированных ранней весной на 35 и 90%, превышало показания контроля на протяжении всего сезона (Васильева, 1972). Хвоя кедра, поврежденного сибирским шелкопрядом, отличалась повышенным уровнем общего и белкового азота (Плешанов, Пиндюра, 1975).

Снижение содержания подвижных углеводов в первичной хвое лиственницы, наблюдаемое в середине сезона, может быть связано с временным изменением направления углеводного обмена поврежденного растения. Известно, что дефолиация дерева насекомыми вызывает в нем ряд защитных реакций. В листьях растений наблюдается активизация синтеза фенолов (Баранчиков и др., 1991; Baldwin, Schultz, 1983; Bergelson et al., 1986; Naukioja, 1991), количественное изменение в составе монотерпенов в сторону более активных по отношению к филофагу компонентов (Исаев, Гирс, 1975; Рожков и др., 1979; Пиндюра, Массель, 1981), увеличение содержания гемицеллюлоз (Каверзина, 1973; 1978) и лигнина (Benz, 1974). Известны примеры активизации смолы выделения дефолиированными растениями. Так, лиственницы, обесхвоенные сибирским шелкопрядом в раннелетний период в течение недели выделяли 0.97-1.21 г живицы на однорядную карру, тогда как у здоровых деревьев живица в этот период накапливалась лишь в виде капель (Исаев, Гирс, 1975). Энергетическое обеспечение индуцированных реакций (Miller, Bergman, 1985) также способствует снижению уровня подвижных углеводов в тканях растения.

Изменение направленности углеводного обмена негативно влияет на ростовые процессы. Общее сокращение длины ауксибластов между деревьями крайних групп заселения составило 2.5-3 раза (с 100-115 до 40 мм). При этом как длина удлинненных побегов, так и общее количество закладываемых на них почек имели достоверную зависимость от весенней плотности заселения минером: ($F=607.1$; $P<0.01$ и $r=-0.81$; $P<0.001$, средние данные для 60 деревьев) и ($F=596.0$; $P<0.01$ и $r=-0.71$; $P<0.001$, средние данные для 60 деревьев), соответственно. На отдельных деревьях лиственницы, постоянно подвергавшихся воздействию высоких плотностей чехлоноски, образование удлинненных побегов не наблюдали даже в течение сезона 1997 года, когда весенняя плотность популяции вредителя была снижена абиотическими факторами до уровня 0.01-0.1 гусениц на 1 брахибласт.

Дефолиация лиственницы чехлоносской отрицательно влияет на генеративную сферу дерева-хозяина. Образование генеративных органов на 1-метровом апикальном отрезке скелетной ветви лиственниц,

принадлежащих в 1996 году к трем различным группам заселения минером, исследовано в 1997 году. На лиственницах, подвергшихся максимальной дефолиации (0.75 и более гусениц на брахибласт), наблюдали достоверное снижение числа микросторбил и шишек по сравнению с менее заселенными деревьями. При этом различия в количестве микросторбил между деревьями крайних плотностей заселения составили 10 раз, а шишек - всего лишь 2 раза (табл. 5). Достоверных различий по этим показателям между двумя группами лиственниц с весенней плотностью заселения минером в 0.01-0.3 и 0.35-0.7 гусениц на 1 брахибласт не получено. Не обнаружено влияния плотности заселения деревьев чехлоносской на массу и объем шишек лиственницы (табл. 6).

Таблица 5

Количество генеративных органов на 1-метровых апикальных отрезках скелетных ветвей лиственниц с различной плотностью заселения чехлоносской весной 1996 г, шт

Заселение, гусениц на 1 брахибласт	Количество микросторбил	Количество шишек	Отношение микросторбил к шишкам
0.01-0.3	64.1±13.7 A (62)	3.9±0.7 C (62)	18.3±3.1 E (36)
0.35-0.7	47.5±9.5 B (43)	5.2±1.2 D (43)	20.1±5.3 F (24)
0.75 и более	6.2±3.1 AB (22)	1.5±0.6 CD (22)	3.2±0.9 EF (8)

Примечание: достоверные различия ($P < 0.05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 6

Усредненные характеристики женских шишек лиственницы, собранных в июле 1997 года с деревьев, имевших весной 1996 года различные плотности заселения чехлоносской

Заселение, гусениц на 1 брахибласт	Количество деревьев в группе	Масса, г	Объем, см ³
0.01-0.1	10	3.74±0.41	1.96±0.19
0.55-0.7	10	4.29±0.38	2.21±0.18

Не исключено, что наблюдаемые модификации в генеративной сфере могут быть результатом изменения направленности углеводного обмена дерева. Отрицательное влияние филлофага на образование шишек лиственницы *Larix sibirica* было показано ранее на примере се-

рой листовенничной листовертки *Zeiraphera diniana* (Плешанов, 1970; 1972).

Оценка влияния листовенничной чехлоноски на приросты и генеративную сферу дерева-хозяина меняет распространенное мнение о “мини-мальности ущерба”, наносимого минерами листовенничным насаждениям (Эпова, Плешанов, 1995), и позволяет отнести филофага к группе экономически значимых вредителей листовенницы.

На основании изложенных материалов можно сделать следующие выводы:

1) дефолиация листовенниц минерами вызывает изменения в обмене первичных метаболитов растения;

2) дефолиация листовенниц гусеницами листовенничной чехликовой моли не приводит к потере резистентности дерева к вторичным вредителям даже при максимальных плотностях заселения минерами;

3) изменения в обмене пластических веществ в тканях листовенницы оказывают отрицательное влияние как на приросты дерева, так и на количественные характеристики его генеративной сферы. Влияние минера на качественные характеристики шишек не обнаружено.

Литература

Баранчиков Ю.Н., Сафронова Л.В., Рыжкова Т.С., Кудашова Ф.Н. // Экология. - 1991. - № 6. - С. 56-62.

Вальтер О.А., Пиневич А.М., Варасова Н.Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. - М.: Сельхозгиз, 1957. - 342 с.

Васильева Т.Г. // Анатомические, гистохимические и биологические преобразования у листовенниц при повреждении насекомыми. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1972. - С. 57-66.

Васильева Т.Г., Плешанов А.С. // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1975. - С. 179-214.

Вознесенский В.Л., Горбачева Г.И., Штанько Г.П., Филипова Л.А. // Физиол. растений. - 1962. - Т. 9, вып 2. - С. 255-256.

Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. - Новосибирск: Наука, 1982. - 256 с.

Гирс Г.И. // Исследование обмена веществ древесных растений. - Новосибирск: Наука, 1985. - С. 40-45.

Исаев А.С., Гирс Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов (на примере листовенницы сибирской). - Новосибирск: Наука, 1975. - 347 с.

Каверзина Л.Н. // Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста. - Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1973. - С. 104-125.

Каверзина Л.Н. Реакция деревьев лиственницы сибирской и пихты сибирской на повреждение насекомыми-вредителями (На примере изучения содержания углеводов и азотистых веществ в хвое): Автореф. канд. дисс. - Красноярск - 1978. - 23 с.

Мокроносов А.Т., Рафес П.М. // Проблемы онкологии и тератологии растений. - Л.: Наука, 1975. - С. 173-177.

Пиндюра Е.С., Массель Г.И. // Оперативные информационные материалы. Эколого-физиологические основы повышения продуктивности фитоценозов. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1981. - С. 29-32.

Пиндюра Е.С., Плешанов А.С. // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1975. - С. 159-178.

Плешанов А.С. // Информационный бюллетень. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1970. - Вып. 7. - С. 75-76.

Плешанов А.С. // Анатомические, гистохимические, биохимические преобразования у лиственницы при повреждении насекомыми. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1972. - С. 35-56.

Плешанов А.С. // Оперативные информационные материалы. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным и антропогенным факторам. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1979. - С. 40-42.

Плешанов А.С. Насекомые - дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. - Новосибирск: Наука, 1982. - 209 с.

Плешанов А.С., Пиндюра Е.С. // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1975. - С. 215-240.

Плешанов А.С., Щербатюк А.С., Орехова Т.П., Эпова В.И. // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1978. - С. 96-104.

Полевой В.В. Физиология растений. - М: Высш. шк., 1989. - 464 с.

Рожков А.С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. - М: Наука, 1965. - 178 с.

Рожков А.С., Массель Г.И., Дубенко Ж.В. // Оперативные информационные материалы. Физиология устойчивости растения к неблагоприятным природным и антропогенным факторам. - Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1979. - С. 32-34.

Рожков А.С., Хлиманкова Е.С., Степанчук Е.С. Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. - Новосибирск: Наука, 1991. - 88 с.

Судачкова Н.Е. // Лесоведение. - 1998. - № 2. - С. 3-9.

Эпова В.И., Плешанов А.С. Зоны вредоносности насекомых - филлофагов Азиатской России. - Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 1995. - 147 с.

Baldwin I.T., Schultz J.C. // Science. - 1983. - V. 221. - P. 277-279.

Benz G. // Z. Ang. Entomol. - 1974. - B. 76. - S. 196-228.

Bergelson J., Fowler S., Hartley S. // Ecol. Entomol. - 1986. - V. 11. - P. 241-250.

Haukioja E. // Annu. Rev. Entomol. - 1991. - V. 36. - P. 25-42.

Humphreys F.R., Kelly J. // Anal. Chem. Acta. - 1961. - V. 24. - P. 60-70.

Miller R.A., Berryman A.A. // The role of the host in the population dynamics of forest insects. L. Safranyik (Ed.), Proceedings, IUFRO Conference, 1983 September 4-7, Banff, Alberta. - Victoria, BC: Canadian Forestry Service and USDA, Forest Service, 1985. - P. 13-23.