

## Сезонная динамика первичных и вторичных метаболитов в кормовых растениях олиго- и политрофных чешуекрылых

С.И. Денисова

Учреждение образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова»

Ряд исследователей считает, что эффективность утилизации и использования корма на рост тела насекомых зависит от содержания первичных метаболитов в кормовых растениях. Другая точка зрения на изучение химических взаимоотношений в природе указывает на то, что продуцируемые растениями вторичные метаболиты оказывают сильное влияние на процессы питания насекомых.

Цель статьи – анализ сезонной динамики первичных и вторичных метаболитов в листьях кормовых растений дендрофильных чешуекрылых различной трофической специализации, что необходимо для понимания процессов питания насекомых.

**Материал и методы.** Исследования по теме проводились на кафедре зоологии Витебского государственного университета имени П.М. Машерова и биологическом стационаре «Щитовка» с 2015 по 2017 г. Материалом для работы являлся китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), березовый шелкопряд (*Endromis versicolora* L.). В качестве корма для гусениц использовались срезанные ветви березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.). Контролем служила выкормка шелкопрядов на срезанных ветвях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).

**Результаты и их обсуждение.** Было установлено, что в начале и конце вегетационного периода концентрация растворимых углеводов, свободных аминокислот, жиров и воды в листьях всех растений характеризуется минимальными значениями, количество общего и белкового азота в листьях дуба и березы практически не изменяется, а в листьях ивы к концу вегетации несколько возрастает. Зольность листьев всех растений к концу вегетации незначительно понижается. К концу вегетации в листьях дуба, березы и ивы накапливаются алкалоиды, фенолы и таннины, но у дуба этот процесс протекает на более высоком уровне и более быстрыми темпами, чем у березы и ивы. В листьях ивы обнаружены цианогенные глюкозиды в незначительных количествах, но их содержание увеличивается к концу вегетационного периода. Таким образом, лист ивы содержит довольно значительное количество фенолов, алкалоидов, конденсированных таннинов, самое большое среди исследуемых растений количество пирокатехина, а также характеризуется присутствием цианогенных глюкозидов в минимальных концентрациях.

**Заключение.** Лист всех кормовых растений (дуб, береза, ива) имеет тенденцию к уменьшению концентрации воды, растворимых углеводов, жиров и свободных аминокислот к концу вегетации, лист березы содержит больше жиров по сравнению с листом дуба и ивы, а лист дуба достоверно превышает лист березы и ивы по содержанию свободных аминокислот. Самые высокие концентрации фенолов, алкалоидов и таннинов характерны для листа дуба на протяжении всего периода вегетации, самые низкие – у березы, а лист ивы занимает промежуточное положение по концентрации вышеуказанных аллелохимиков. Кроме этих количественных изменений содержания основных аллелохимиков лист каждого растения характеризуется своими видоспецифичными чертами.

**Ключевые слова:** вегетация, кормовые растения, шелкопряд, первичные метаболиты, вторичные метаболиты.

## Seasonal Dynamics of Primary and Secondary Metabolites in Fodder Plants of Olygo- and Polytrophic Lepidoptera

S.I. Denisova

Educational Establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

Some researchers think that the efficiency of utilization and application of insect body growth fodder depends on the content of primary metabolites in fodder plants. Another point of view on the study of chemical interrelations in nature indicates the fact that secondary metabolites, which are produced by plants, exert strong influence on insect nutrition processes.

The purpose of the article is analysis of seasonal dynamics of primary and secondary metabolites in fodder plant leaves of dendrophilous Lepidoptera of different trophic specialization, which is necessary for the understanding of insect nutrition processes.

**Material and methods.** The studies took place at Zoology Department of Vitebsk State University and at the biological station of Shchitovka from 2015 to 2017. The study material was *Antheraea pernyi* G.-M., *Lymantria dispar* L., *Endromis versicolora* L. Cut branches of *Betula pendula* Roth. and *Salix viminalis* L.) were used as caterpillar fodder. The test species were silkworms fed with cut branches of *Quercus robur* L.

**Findings and their discussion.** It was found out that at the beginning and at the end of vegetation period the concentration of soluble carbohydrates, free amino acids, fats and water in leaves of all the plants is characterized by minimal values, the quantity of common and albumin nitrogen in birch and oak leaves does not practically change while in willow leaves it increases by the end of the vegetation period. Ash content in all plant leaves by the end of the vegetation slightly decreases. By the end of vegetation in oak, birch and willow leaves alkaloids, phenols and tannins accumulate but in oak this process is at a higher level and faster than in birch and willow. Cyanogene glycosides in insignificant quantities are found in willow leaves but their amount increases by the end of vegetation period. Thus, the willow leaf contains a considerable amount of phenols, alkaloids, condensed tannins, the biggest amount among the studied plants of pyrocatechine, it is also characterized by the presence of cyanogene glycosides in minimal concentrations.

**Conclusion.** The leaf of all the fodder plants (oak, birch and willow) has a tendency to reduce the concentration of water, soluble carbohydrates, fats and free aminoacids by the end of vegetation; the birch leaf contains more fats compared to the oak and willow leaf while the oak leaf reliably exceeds the content of the birch and willow leaf free aminoacids. The highest concentrations of phenols, alkaloids and tannins are typical for oak leaves during the whole vegetation period, the lowest are those of birch while willow leaves have intermediate concentrations. Apart from these quantitative changes in the contents of basic allelochemicals every plant leaf is characterized by its species features.

**Key words:** vegetation, fodder plants, silkworm, primary metabolites, secondary metabolites.

Согласно взглядам многих исследователей эффективность утилизации и использования корма на рост тела насекомых зависит от обводнения растительных тканей [1], соотношения основных групп питательных веществ [2]. Некоторые считают, что высокая питательная ценность листьев компенсирует любые отрицательные эффекты, связанные с присутствием вторичных метаболитов [3]. С другой стороны, к одному из крайне перспективных для практического применения направлений изучения химических взаимоотношений в природе относится исследование аллелохимических взаимодействий фитофагов и их кормовых растений. Известно, что продуцируемые растениями аллелохемики могут служить аттрактантами во взаимодействии с одними организмами и репеллентами при контакте с другими.

Цель статьи – анализ сезонной динамики первичных и вторичных метаболитов в листьях кормовых растений дендрофильных чешуекрылых различной трофической специализации, что необходимо для понимания процессов питания насекомых.

**Материал и методы.** Исследования по теме проводились на кафедре зоологии Витебского государственного университета имени П.М. Машерова и биологическом стационаре «Щитовка» с 2015 по 2017 г. Материалом для работы являлся китайский дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* G.-M.), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), березовый шелкопряд (*Endromis versicolora* L.).

В качестве корма для гусениц использовались срезанные ветви березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.). Контролем служила выкормка шелкопрядов на срезанных ветвях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).

Сбор образцов листьев для химического анализа проводили в течение 2015–2017 годов в окрестностях д. Щитовка Сенненского района Витебской области три раза: на протяжении каждого летнего месяца с одних и тех же деревьев, с четырех сторон кроны. Листья запаривались, высушивались и размалывались на мельнице ЛЗМ, а измельченное вещество просеивалось через сито с отверстиями 0,1 мм. В навесках листьев определялись первоначальная и гигроскопическая влага, зола, общий азот и белковый по Кьельдалю, растворимые сахара по Бертрану, содержание общих липидов по Сокслету, содержание аминокислот методом бумажной хроматографии [4]. В листьях устанавливалось содержание фенолов, гидролизуемых и конденсируемых танинов, алкалоидов, пирогаллола, пирокатехина [5], цианогенных глюкозидов [6].

**Результаты и их обсуждение.** Нами было проведено определение содержания основных питательных веществ в кормовых растениях шелкопрядов на протяжении вегетации (рис. 1–3).

Исходя из данных рис. 1–3 следует отметить, что в начале и конце вегетационного периода концентрация растворимых углеводов, свободных аминокислот, жиров и воды в листьях всех растений характеризуется минимальными значениями, количество общего и белкового азота в листьях дуба и березы практически не изменяется, а в листьях ивы к концу вегетации несколько возрастает. Зольность листьев всех растений к концу вегетации незначительно понижается.

К концу вегетации в листьях дуба, березы и ивы накапливаются алкалоиды, фенолы и танины, но у дуба этот процесс протекает на более высоком уровне и более быстрыми темпами, чем у березы и ивы (табл.).

Установлено, что гидролизуемые танины, содержащиеся в дубе красном, снижают плодовитость непарного шелкопряда [7]. Изучено влияние возраста растений на состав вторичных метаболитов и влияние последних на усвоение пищи *Daphnis nerii* L. Предполагается, что биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими как фенолы и цианогенные глюкозиды, появляющиеся в старых листьях [8]. Ряд авторов считает, что сам факт повреждения растений фитофагами индуцирует химическую защиту у растений. Так, листья картофеля инфицировались *Myzus persicae*, что приводило с течением времени к увеличению продукции гликоалкалоидов в листьях, что повышало уровень индивидуальной эндогенной защиты растения против насекомых-вредителей. Химическая защита растений от насекомых-вредителей определяется не только веществами качественного действия (алкалоидами), но и веществами количественного действия – таннинами. Высокое содержание танинов и более эффективная химическая защита были у немирмекофильных видов, лишь факультативно связанных с муравьями в сравнении с облигатными мирмекофилами [9].

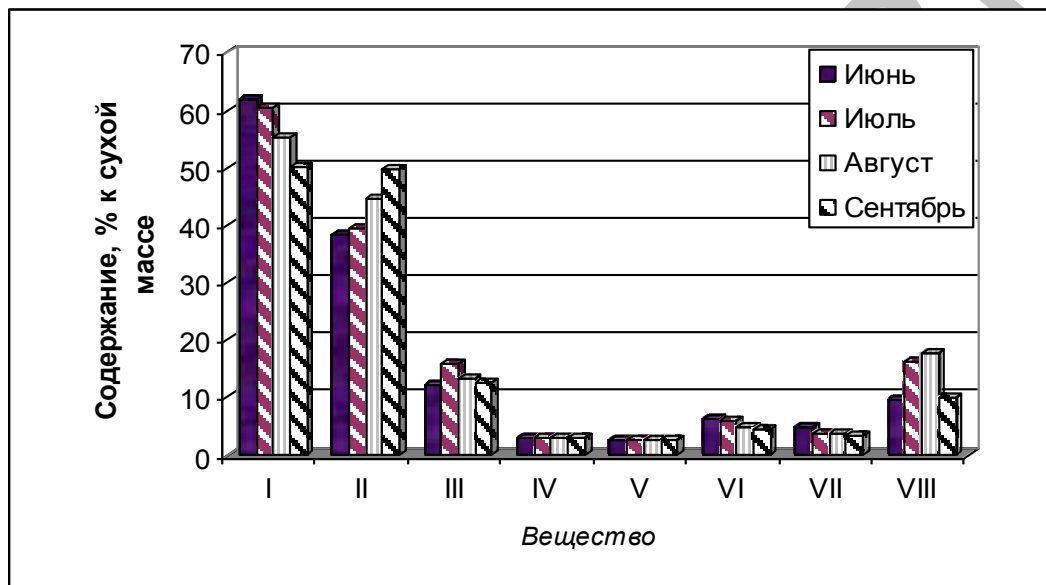


Рис. 1. Содержание первичных метаболитов в листьях дуба черешчатого на протяжении вегетации: 1 – вода; 2 – сухое вещество; 3 – растворимые углеводы; 4 – общий азот; 5 – белковый азот; 6 – зола; 7 – жиры; 8 – свободные аминокислоты.

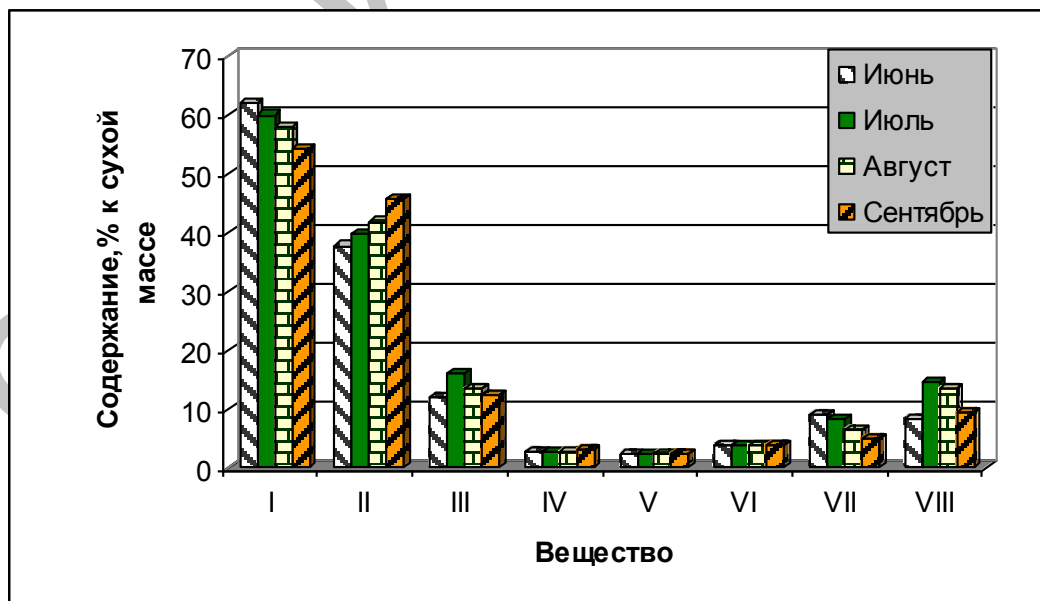


Рис. 2. Содержание первичных метаболитов в листьях березы бородавчатой на протяжении вегетации: 1 – вода; 2 – сухое вещество; 3 – растворимые углеводы; 4 – общий азот; 5 – белковый азот; 6 – зола; 7 – жиры; 8 – свободные аминокислоты.

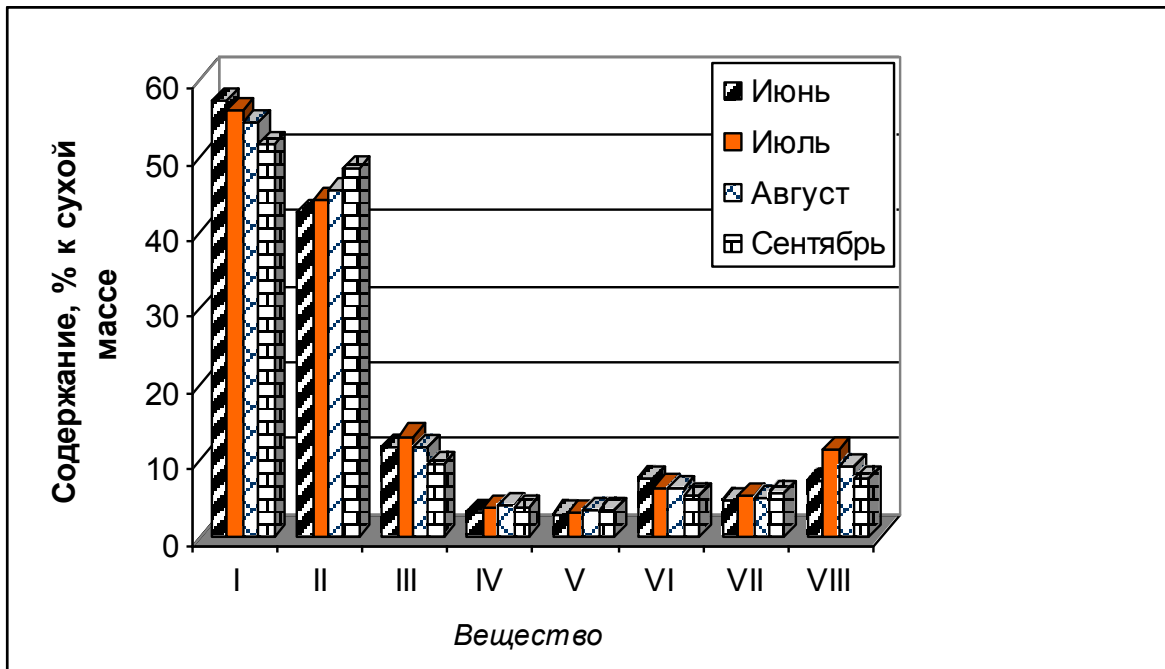


Рис. 3. Содержание первичных метаболитов в листьях ивы корзиночной на протяжении вегетации: 1 – вода; 2 – сухое вещество; 3 – растворимые углеводы; 4 – общий азот; 5 – белковый азот; 6 – зола; 7 – жиры; 8 – свободные аминокислоты.

Накопление фактического материала в данном направлении необходимо для разработки основных положений трофической теории динамики численности хвое- и листогрызущих насекомых. Но пока исследования такого типа не многочисленны и полученные нами данные о сезонной динамике некоторых вторичных и первичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, березы повислой, ивы корзиночной как кормовых растений китайского дубового шелкопряда актуальны и позволяют несколько восполнить имеющуюся нехватку экспериментального материала.

По мнению многих исследователей, трофические свойства растений изменяются во времени и пространстве и являются ведущим фактором, определяющим вспышки массового размножения насекомых вредителей [10–11]. С этой точки зрения исследования сезонной динамики некоторых вторичных и первичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, березы повислой и ивы корзиночной как кормовых растений китайского дубового шелкопряда весьма актуальны, потому что концентрации этих соединений во многом определяют пригодность растения в качестве кормового для насекомых фитофагов.

Анализ полученных данных, приведенных в табл., показал, что в листьях дуба черешчатого суммарное количество фенолов и алкалоидов увеличивается, причем возрастание содержания алкалоидов происходит более быстрыми темпами. Если к концу августа количество фенолов возросло по сравнению с июнем на 16,1%, то количество алкалоидов увеличилось за тот же период почти в 10 раз. Содержание гидролизуемых таннинов также возросло за тот же период почти в 3 раза, а количество конденсированных таннинов в 2,5 раза.

Что касается флавоноидных соединений пирогаллола и пирокатехина, то содержание пирокатехина практически не изменилось на протяжении вегетации, а концентрация пирогаллола возросла очень существенно, почти в 10 раз. Таким образом, важнейшие группы аллелохимиков (фенолы, таннины, алкалоиды), оказывающие, согласно данным многих авторов, значительное влияние на процессы питания насекомых-фитофагов, присутствуют в листьях дуба черешчатого и накапливаются к концу вегетативного периода различными темпами. Быстрее всех идет накопление алкалоидов, медленнее таннинов, а количество фенолов отличается более высокой концентрацией (их примерно в три раза больше по сравнению с таннинами и алкалоидами на протяжении всего периода вегетации) и незначительным увеличением содержания к концу вегетационного периода. Сходные данные динамики фенолов, таннинов и алкалоидов у других видов растений получены рядом авторов [12].

Исследование содержания вторичных метаболитов в листьях березы бородавчатой показало, что фенолов в листьях березы меньше, чем в листьях дуба, в среднем за исследуемый период в 2 раза, но тенденция к их возрастанию к концу лета также четко выражена, как и у дуба. Но увеличение концентрации фенолов происходит несколько интенсивнее. К концу лета, в августе, количество фенолов в листьях березы увеличивается на 29,2%, а в листьях дуба, как уже указывалось, лишь на 16,1%.

Таблиця

Сезонная динамика вторичных метаболитов в листьях кормовых растений китайского дубового шелкопряда (средние данные за 2015–2017 гг.)

Месяц	Влажность, % АБС	Зольность, % АБС	Сумма фенолов, % АБС	NXP склуфол	Гидролизир- емые таннины, % АБС	200°		Конденсиро- ванные тан- нины, % АБС	Сумма алка- лолов, мг, %	Цианоген- ные глюко- зиды, мг, %
						Пирогаллол, % АБС	Пирокатекин, % АБС			
Дуб черешчатый										
Июнь	11,8±0,25	14,3±0,21	1,24±0,13	28	0,36±0,03	0,16±0,01	0,12±0,01	0,56±0,01	0,14±0,01	–
Июль	12,1±0,28	17,3±0,16	1,37±0,01	32	0,57±0,04	0,24±0,01	0,16±0,01	0,69±0,02	0,81±0,01	–
Август	11,9±0,26	19,2±0,12	1,44±0,14	34	1,14±0,55	1,13±0,61	0,14±0,02	1,20±0,10	1,1±0,01	–
Береза бородавчатая										
Июнь	12,4±0,32	11,3±0,21	0,65±0,01	26	0,17±0,03	0,09±0,001	0,06±0,001	0,24±0,01	0,04±0,01	–
Июль	12,3±0,15	12,1±0,15	0,72±0,02	26	0,16±0,01	0,16±0,01	0,11±0,01	0,26±0,01	0,05±0,01	–
Август	12,4±0,17	14,7±0,19	0,84±0,05	26	0,18±0,01	0,17±0,02	0,16±0,01	0,29±0,01	0,12±0,01	–
Ива корзиночная										
Июнь	11,7±0,11	16,1±0,15	0,96±0,01	23	0,21±0,001	0,12±0,001	1,0±0,03	0,45±0,01	0,09±0,01	1,0±0,10
Июль	12,1±0,12	16,9±0,12	1,25±0,01	23	0,28±0,02	0,16±0,001	1,26±0,01	0,65±0,03	0,15±0,01	1,13±0,10
Август	12,6±0,10	17,8±0,13	1,37±0,04	23	0,38±0,001	0,18±0,001	1,26±0,03	0,93±0,05	0,29±0,02	1,26±0,11

Алкалоидов в листьях березы также меньше, чем в листьях дуба, на протяжении всех летних месяцев. При этом июньский лист как березы, так и дуба содержит минимальное количество алкалоидов, но в листьях березы их меньше в 3,5 раза. Июльский лист березы содержит алкалоидов в 16 раз меньше, чем у дуба, а августовский – в 10 раз меньше. И скорость накопления их у березы меньше, чем у дуба. В листьях березы концентрация алкалоидов к концу августа увеличивается примерно в 3 раза, а в листьях дуба – в 10 раз. Что касается содержания гидролизуемых и конденсированных таннинов в листьях березы, то их концентрация к концу вегетации медленно, но закономерно возрастает.

Сравнение данных показателей с аналогичными листа дуба показало, что гидролизуемых таннинов в листьях дуба больше, чем в листьях березы: в июне примерно в 3 раза, в июле – в 3,5 раза, а в августе – в 6 раз. Конденсированных таннинов также больше в листьях дуба, чем в листьях березы: в июне – в 2,5 раза, в июле – почти в 3 раза, в августе – в 4 раза. Пирогаллола в листьях березы намного меньше, чем у дуба: примерно в 1,5–2 раза в июне и июле и в 6 раз меньше – в августе.

Концентрация пирокатехина у листа березы увеличивается в течение вегетации в 2,5 раза, а у листа дуба содержание пирокатехина сохраняется приблизительно на одном уровне весь вегетационный период. Следует указать на такое различие: если в июне пирокатехина у листа дуба было больше, чем у листа березы, в 2 раза, то к августу его содержание стало примерно одинаковым. Что касается цианогенных глюкозидов, то нами они не обнаружены ни в листьях дуба, ни в листьях березы, хотя в литературных источниках имеются указания на то, что стареющие листья растений могут накапливать цианогенные глюкозиды [8]. Таким образом, лист березы по сравнению с листом дуба характеризуется меньшим содержанием фенольных соединений, алкалоидов и таннинов. Изучение содержания аллелохемиков в листьях ивы корзиночной в течение вегетации показало, что лист ивы имеет фенолов больше, чем лист березы, но меньше, чем лист дуба. К концу вегетации концентрация фенольных соединений ивы возрастает так же, как и у других исследуемых пород, и становится почти равной с содержанием фенолов в листьях дуба и превышает количество данных соединений в листьях березы примерно в 1,5 раза. Сумма алкалоидов у листа ивы возрастает в течение вегетации в три раза, но общее содержание алкалоидов в листьях ивы меньше, чем у дуба, примерно в 1,5 раза в июне, в 5 раз – в июле и 4 раза – в августе. Сравнение данного показателя с аналогичным показателем листа березы указывает на промежуточное положение листа ивы, т.е. лист ивы содержит алкалоидов меньше, чем лист дуба, но больше, чем лист березы (табл.). Гидролизуемых таннинов в листьях ивы также меньше, чем в листьях дуба, за тот же период наблюдений. Это различие сохраняется на протяжении всех трех месяцев и в среднем выражается цифрой в 2–2,5 раза меньше. При сравнении содержания гидролизуемых таннинов листа ивы с листом березы можно констатировать, что лист ивы по этому показателю превышает лист березы по всем месяцам примерно в 2 раза, т.е. и по содержанию гидролизуемых таннинов лист ивы занимает промежуточное положение между листом дуба и листом березы, аналогично содержанию алкалоидов. Конденсированные таннины по содержанию в листьях ивы приближаются к значениям этого же показателя в листьях дуба (имеются незначительные отличия на протяжении всего периода вегетации), т.е. концентрации конденсированных таннинов в листьях дуба и ивы примерно равны. Сравнение этого показателя с аналогичным в листьях березы указывает на то, что конденсированных таннинов в листьях ивы больше, чем в листьях березы, за весь период вегетации в 2–3 раза (табл.). Содержание пирогаллола и пирокатехина в листьях ивы незначительно, но возрастает с течением вегетации, а общий уровень пирогаллола сопоставим с таковым у листа березы, но резко отличается от уровня этого соединения в листьях дуба, особенно в августе, т.е. скорость накопления пирогаллола к концу вегетации в листьях ивы невелика в отличие от листа дуба. Так, количество пирогаллола в листьях ивы увеличивается в августе лишь в 1,5 раза по сравнению с июнем, в листьях дуба – в 6 раз, в листьях березы – в 2 раза. Пирокатехин в листьях ивы сохраняет стабильность концентрации так же, как и в листьях дуба, но превышает его содержание в листьях дуба примерно в 8 раз в июне, в 10 раз – в июле и августе. То есть лист ивы отличается от листа дуба и березы очень высоким содержанием пирокатехина, метаболита из группы флавоноидов. В листьях ивы обнаружены цианогенные глюкозиды в незначительных количествах, но их содержание увеличивается к концу вегетационного периода. Таким образом, лист ивы содержит довольно значительное количество фенолов, алкалоидов, конденсированных таннинов, самое большое среди исследуемых растений количество пирокатехина, а также характеризуется присутствием цианогенных глюкозидов в минимальных концентрациях.

**Заключение.** Установлено, что лист всех кормовых растений (дуб, береза, ива) имеет тенденцию к уменьшению концентрации воды, растворимых углеводов, жиров и свободных аминокислот к концу вегетации, лист березы содержит больше жиров по сравнению с листом дуба и ивы, а лист дуба достоверно превышает лист березы и ивы по содержанию свободных аминокислот. Выявленная нами динамика химических соединений листа кормовых растений дубового, непарного и березового шелкопрядов в течение вегетации имеет значение для изучения влияния первичных метаболитов на процессы питания дендрофильных чешуекрылых.

Самые высокие концентрации фенолов, алкалоидов и таннинов характерны для листа дуба на протяжении всего периода вегетации, самые низкие – у березы, а лист ивы занимает промежуточное положение по кон-

центрации вышеуказанных аллелохемиков. Кроме этих количественных изменений содержания основных аллелохемиков лист каждого растения характеризуется своими видоспецифичными чертами. У дуба черешчатого лист отличается стабильным содержанием флавоноида пирокатехина на протяжении всего вегетационного периода и самым высоким содержанием пирогаллола. Лист березы бородавчатой содержит минимальное количество пирокатехина и пирогаллола, а лист ивы корзиночной – максимальное количество пирокатехина и цианогенных глюкозидов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Scriber, J.M. Limiting effects of low leaf-water content of the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) / J.M. Scriber // *Oecologia*. – 1977. – Vol. 28, № 3. – P. 269–287.
2. Шумаков, Е.М. Современные представления о специфике питания насекомых-фитофагов / Е.М. Шумаков, Н.М. Эдельман // *Успехи современной биологии*. – 1979. – Т. 88, вып. 2. – С. 277–291.
3. Roberts, J.I. Effect of *Euphorbia esula* on growth and mortality of migratory grasshopper nymphs / J.I. Roberts, B.E. Olson // *J. Agr. and Urb. Entomol.* – 1999. – Vol. 16, № 2. – P. 97–106.
4. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянов. – М.: Просвещение, 1983. – 318 с.
5. Гринкевич, Н.И. Химический анализ лекарственных растений / Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. – М.: Высшая школа, 1983. – 175 с.
6. Ермаков, А.И. Методы биохимического исследования растений / А.И. Ермаков. – Л.: Колос, 1972. – 455 с.
7. Forster, M.A. Modelling gypsy moth-virus-leaf chemistry interactions: Implications of plant quality for pest and pathogen dynamics / M.A. Forster, J.C. Schultz, M.D. Hunter // *J. Anim. Ecol.* – 1992. – Vol. 61, № 3. – P. 509–520.
8. Babu, R. Effect of host plant secondary chemicals on food utilization of *Daphnis nerii* L. (Lepidoptera: Sphingidae) / R. Babu, N. Senthil Kumar, D. Jeyabalan, S. Sivaramakrishnan, R. Kavitha, K. Murugan // *Utar Pradesh. J. Zool.* – 1996. – Vol. 16, № 3. – P. 133–136.
9. Gero, Eck. Trade-of between chemical and biotic antiherbivore defense in the south east Asian plant genus *Macaranga* / Eck Gero, Brigitte Fiala, K.E. Linsenmair, R.B. Hashim, P. Proksch // *J. Chem. Ecol.* – 2001. – Vol. 27, № 10. – P. 1979–1996.
10. Радкевич, В.А. Экология листогрызущих насекомых / В.А. Радкевич. – Минск: Наука и техника, 1980. – 239 с.
11. Руднев, Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса / Д.Ф. Руднев // *Зоол. журнал*. – 1962. – Т. 4, вып. 3. – С. 313–329.
12. Агапова, М.В. К вопросу об активности фенольных и терпеноидных ингибиторов роста у различных по степени морозоустойчивости сортов яблоны / М.В. Агапова, Г.А. Селянинова, А.Л. Грайфер // В сб.: *Рост, развитие и адаптация растений к экстремальным факторам*. – Пермь, 1987. – С. 4–13.

## REFERWENCES

1. Scriber, J.M. Limiting effects of low leaf-water content of the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) / J.M. Scriber // *Oecologia*. – 1977. – Vol. 28, № 3. – P. 269–287.
2. Shumakov E.M., Edelman N.M. *Uspekhi sovremennoi biologii* [Success of Contemporary Biology], 1979, 88(2), pp. 277–291.
3. Roberts, J.I. Effect of *Euphorbia esula* on growth and mortality of migratory grasshopper nymphs / J.I. Roberts, B.E. Olson // *J. Agr. and Urb. Entomol.* – 1999. – Vol. 16, № 2. – P. 97–106.
4. Filippovich Yu.B., Yegorova T.A., Sevastyanov G.A. *Praktikum po obshchei biologii* [General Biology Practice Book], M., Prosveshcheniye, 1983, 318 p.
5. Grinkevich N.I., Safronich L.N. *Khimicheskii analiz lekarstvennykh rastenii* [Chemical Analysis of Medicinal Plants], M., Vysshaya shkola, 1983, 175 p.
6. Yermakov A.I. *Metodi biokhimicheskogo issledovaniya rastenii* [Methods of Biochemical Study of Plants], L., Kolos, 1972, 455 p.
7. Forster, M.A. Modelling gypsy moth-virus-leaf chemistry interactions: Implications of plant quality for pest and pathogen dynamics / M.A. Forster, J.C. Schultz, M.D. Hunter // *J. Anim. Ecol.* – 1992. – Vol. 61, № 3. – P. 509–520.
8. Babu, R. Effect of host plant secondary chemicals on food utilization of *Daphnis nerii* L. (Lepidoptera: Sphingidae) / R. Babu, N. Senthil Kumar, D. Jeyabalan, S. Sivaramakrishnan, R. Kavitha, K. Murugan // *Utar Pradesh. J. Zool.* – 1996. – Vol. 16, № 3. – P. 133–136.
9. Gero, Eck. Trade-of between chemical and biotic antiherbivore defense in the south east Asian plant genus *Macaranga* / Eck Gero, Brigitte Fiala, K.E. Linsenmair, R.B. Hashim, P. Proksch // *J. Chem. Ecol.* – 2001. – Vol. 27, № 10. – P. 1979–1996.
10. Radkevich V.A. *Ekologiya listogryzushchikh nasekomykh* [Ecology of Leaf Eating Insects], Minsk, Nauka i tekhnika, 1980, 239 p.
11. Rudnev D.F. *Zool. zh.* [Zoological Journal], 1962, 4(3), pp. 313–329.
12. Agapova M.V., Selianinova G.A., Graifer A.L. V sb. *Rost, razvitiye i adaptatsiya rastenii k ekstremalnym faktorom* [Growth, Development and Adaptation of Plants to Extreme Factors, Collection of Works], Perm, 1987, pp. 4–13.

Поступила в редакцию 19.10.2017

Адрес для корреспонденции: e-mail: kzoolog@vsu.by – Денисова С.И.