

Разнообразие антофильных насекомых растений и биохимические особенности нектара-интродуцентов рода *Serratula*

© 2017. С. В. Пестов^{1,2}, к. б. н., доцент, н. с.,
 Н. И. Филиппов¹, к. б. н., н. с., К. Г. Уфимцев¹, к. б. н., н. с.,
 В. В. Володин¹, д. б. н., профессор, зав. лабораторией,
 С. О. Володина¹, к. б. н., с. н. с., А. Г. Донцов¹, к. х. н., с. н. с.,
 И. В. Бешлей¹, к. б. н., н. с.,

¹ Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
 167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,

² Вятский государственный университет,
 610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, 36,
 e-mail: Pestov@ib.komisc.ru

Исследования проводились в окрестностях г. Сыктывкар (Республика Коми). Объектами исследования являлись три интродуцированных вида рода *Serratula*: *S. coronata* L. (серпуха венценосная), *S. inermis* Gilib. (серпуха неколючая), *S. quinquefolia* M. Bieb. ex Willd. (серпуха пятилистная). В состав комплекса насекомых-опылителей трёх видов растений-интродуцентов рода *Serratula* входит 51 вид насекомых из пяти отрядов. Наибольшее разнообразие видового состава опылителей растений рода *Serratula* в консортивных комплексах отмечено для *S. coronata* и *S. inermis* (35–36 видов). Доминирующей группой антофильных насекомых являются шмели. Из наиболее распространённых – *Bombus jonellus* (Kirby), *B. pascuorum* (Scopoli) и *B. sporadicus* Nylander два последних включены в Красную книгу Республики Коми (2009). Наибольшая доля шмелей (до 94% общего числа опылителей) отмечена на *S. quinquefolia*. В нектаре всех трёх видов рода *Serratula* обнаружены 20-гидроксиэкдизон. В *S. coronata*, кроме того, обнаружены иннокостерон и минорный компонент – экдизон. В нектаре представителей рода *Serratula*, собранном в период массового цветения, нами обнаружено три основных углеводных компонента – сахароза, фруктоза и глюкоза. По количественному содержанию во всех видах доминирует сахароза. В нектаре *S. quinquefolia* её содержание достигает 50%. Присутствие экдистероидов в составе нектара растений говорит о возможном участии этих соединений как регуляторов, в ближних и дальних экологических связях в наземных экосистемах.

Ключевые слова: консортивный комплекс, насекомые-опылители, шмели, *Serratula*, экдистероиды, углеводы.

Anthophilous insects diversity and biochemical specificity of nectar and of the genus *Serratula*

S. V. Pestov^{1,2}, K. G. Ufimtsev¹, V. V. Volodin¹,
 S. O. Volodina¹, A. G. Dontsov¹, N. I. Filippov¹, I. V. Beshley¹,

¹ Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,
 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

² Vyatka State University,
 36 Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
 e-mail: atylotus@mail.ru

The study was conducted near the city of Syktyvkar (the Komi Republic). The objects of study were three introduced species of the genus *Serratula*: *S. coronata* L., *S. inermis* Gilib., *S. quinquefolia* M. Bieb. ex Willd. Comparative characterization of complexes of insect pollinators of three species of the genus *Serratula* in the middle taiga of the Komi Republic is shown. It is established that the complex includes 51 species of insects of five orders. The dominant group of anthophilous insects for representatives of the genus *Serratula* are bumblebees. Of the 21 species of bumblebees found on the plants, the most common are *Bombus jonellus* (Kirby), *B. pascuorum* (Scopoli) and *B. sporadicus* Nylander, two species – *B. sporadicus* and *B. schrencki* Morawitz, included in the Red Data Book of the Komi Republic (2009). The largest share of bumblebees was marked on *S. quinquefolia* (up to 94% of the total number of insect pollinators). In the nectar of all three species of the genus *Serratula* discovered 20-hydroxyecdysone. In *S. coronata*, also detected the minor component inokosterone and ecdysone. The nectar of the genus *Serratula*, assembled in the period of mass flowering, contains three main carbohydrate components: sucrose, fructose, and glucose. As for the quantitative content of all

types, sucrose dominates. In the nectar of *S. quinquefolia* its content reaches 50%. The presence of ecdysteroids in the composition of the nectar of plants speaks about possible involvement of these compounds as regulators in the near and far ecological relationships in terrestrial ecosystems.

Keywords: plant-insect interactions, pollinating insects, bumblebees, *Serratula*, ecdysteroids, carbohydrates.

К перспективным лекарственным растениям-медоносам, интродуцированным в средней тайге Республики Коми, относится серпуха венценосная (*Serratula coronata* L.) из трибы Cardueae сем. Asteraceae [1]. Известно, что нектар является основной пищей для многих насекомых. Он является мощным дополнительным фактором, наряду с окраской лепестков и наличием пыльцы, для привлечения растениями опылителей. Нектаром питаются почти все насекомые высших отрядов – перепончатокрылые (Hymenoptera), чешуекрылые (Lepidoptera) и двукрылые (Diptera). Питание пыльцой и впоследствии нектаром сыграло важную роль в эволюции насекомых и наложило определённый отпечаток, как на их морфологию, так на биологию и поведение [2]. Существует мнение, что нельзя рассматривать нектар только как средство привлечения насекомых-опылителей. В нектар входят гормоны стероидной группы, которые создают благоприятную среду для прорастания пыльцевых трубок и оплодотворения цветка [3].

В литературе имеются данные о химическом составе нектара [3, 4] и роли его в формировании состава опылителей [5]. Как известно, нектар состоит в основном из сахарозы, глюкозы и фруктозы. Соотношение этих углеводов в нектаре разных видов растений неодинаково. Кроме того, сахаристость нектара даже одного и того же вида растения, крайне непостоянна и зависит от ряда факторов (сорта растения, погодных и почвенных условий и др.). Поэтому в разных литературных источниках можно встретить данные об углеводном составе нектара одного и того же вида растения, которые в значительной степени отличаются. Несмотря на интенсивное изучение биологических особенностей и химического состава представителей рода *Serratula* [6], вопросы цветения, опыления и влияние на эти процессы химического состава нектара ещё слабо изучено.

Важнейшее значение в становлении эволюции энтомофильных растений имели насекомые-опылители, к которым относятся самые различные представители перепончатокрылых, в частности – пчелиные. Пчёлы сохранили свою ведущую роль в осуществлении перекрестного опыления возделываемых человеком растений. Среди диких представите-

лей энтомофауны существенное значение как опылители имеют шмели. Как показали исследования, шмели играют огромную роль в опылении различных растений при организации сельского хозяйства на Севере. Шмели – одни из самых холодостойких насекомых, хорошо приспособленных к жизни в суровых условиях севера, где численность других опылителей органичена. Они водятся далеко за Северным полярным кругом, доходят на севере до Гренландии, Новой Земли, Чукотки и Аляски, а также южнее любых других пчёл – на Огненной Земле у антарктической оконечности Южной Америки [7–10].

Соцветия серпухи имеют довольно крупные размеры и обильно выделяют нектар. Ранее нами были изучены консортивные связи *Serratula coronata* с позиции адаптации растений к новым условиям произрастания, а также возможного участия вторичных метаболитов серпухи венценосной – фитоэктистероидов, во взаимоотношениях с насекомыми [11–13].

Целью настоящего исследования является характеристика комплексов насекомых-опылителей в связи с определением содержания возможных экорегуляторов (эктистероидов) и важнейших компонентов питания – углеводов, в нектаре трёх видов растений рода *Serratula* (*S. coronata*, *S. inermis*, *S. quinquefolia*) в условиях средней тайги Республики Коми.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились в июне-августе 2011–2014 гг. в окрестностях г. Сыктывкара. Объектами исследования являлись три интродуцированных вида рода *Serratula*: *S. coronata* L. (серпуха венценосная), *S. inermis* Gilib. (серпуха неколючая), *S. quinquefolia* M. Bieb. ex Willd. (серпуха пятилистная). Активность опылителей оценивали визуально на учётных площадках. Учёты (по 10–12 для каждого растения) проводились в течение всего периода цветения. Для выявления видового состава после каждого учёта проводился сбор насекомых-консорттов (всего было собрано около 1500 особей).

Учёт опылителей производили в течение 20-минутного интервала в период цветения

растений. Нектар из соцветий некоторых представителей рода *Serratula* получали по описанной методике [14]. Компонентный состав экистероидов определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на аналитической ВЭЖХ-системе Varian Pro Star (США) по методике [15]. Компонентный состав и количественное соотношение сахаров определяли на аналитической ВЭЖХ-системе Knauer Smartline 2300 (Германия) по методике, описанной в [16]. На основании полученных данных количественного содержания и компонентного состава сахаров составлена формула нектара [4, 17].

Результаты и их обсуждение

На соцветиях исследованных видов *Serratula* нами обнаружен 51 вид насекомых из пяти отрядов. Самым большим разнообразием отличаются отряды двукрылых и перепончатокрылых. В видовом составе консортов интродуцированных видов перепончатокры-

лые составляют 30–60% видового состава. Наибольшее разнообразие видового состава опылителей растений рода *Serratula* в консортивных комплексах отмечено для *S. coronata* и *S. inermis* (35–36 видов) (рис.).

Доминирующей группой антофильных насекомых для представителей рода *Serratula* являются шмели. Обнаружен 21 вид, из которых к наиболее распространённым относятся *Bombus jonellus* (Kirby), *B. pascuorum* (Scopoli) и *B. sporadicus* Nylander. Два вида (*B. sporadicus* и *B. schrencki* Morawitz) включены в Красную книгу Республики Коми (2009) [18]. Наибольшая доля шмелей отмечена на *S. quinquefolia* (до 94% общего числа опылителей) [12].

По обобщённым данным, нектар большинства медоносных растений имеет в своем составе 50,9% сахарозы, 23,5% глюкозы и 25,5% фруктозы (соотношение можно представить как 1:0,5:0,5) [3, 17, 19]. В нектаре представителей рода *Serratula*, собранном в период массового цветения, нами обнаружено

Таблица 1

Видовой состав опылителей некоторых представителей рода *Serratula* Республики Коми (подзона средней тайги)

Группа опылителей	Виды растений		
	<i>S. coronata</i>	<i>S. inermis</i>	<i>S. quinquefolia</i>
Отр. HETEROPTERA	3	0	2
Сем. Miridae	1	0	1
Сем. Pentatomidae	2	0	1
Отр. COLEOPTERA	2	1	9
Сем. Coccinellidae	1	0	0
Сем. Cetoniidae	1	1	0
Отр. LEPIDOPTERA	5	3	0
Сем. Nymphalidae	1	2	0
Сем. Pieridae	1	1	0
Сем. Hesperidae	1	0	0
Сем. Noctuidae	1	0	0
Сем. Crambidae	1	0	0
Отр. HYMENOPTERA	1	1	1
Сем. Vespidae	0	0	1
Сем. Halictidae	1	1	0
Сем. Apidae	17	18	15
Отр. DIPTERA	0	1	0
Сем. Empididae	0	1	0
Сем. Syrphidae	5	10	4
Сем. Tephritidae	1	0	0
Сем. Muscidae	1	1	1
Сем. Tachinidae	0	1	0
Число видов	35	36	23

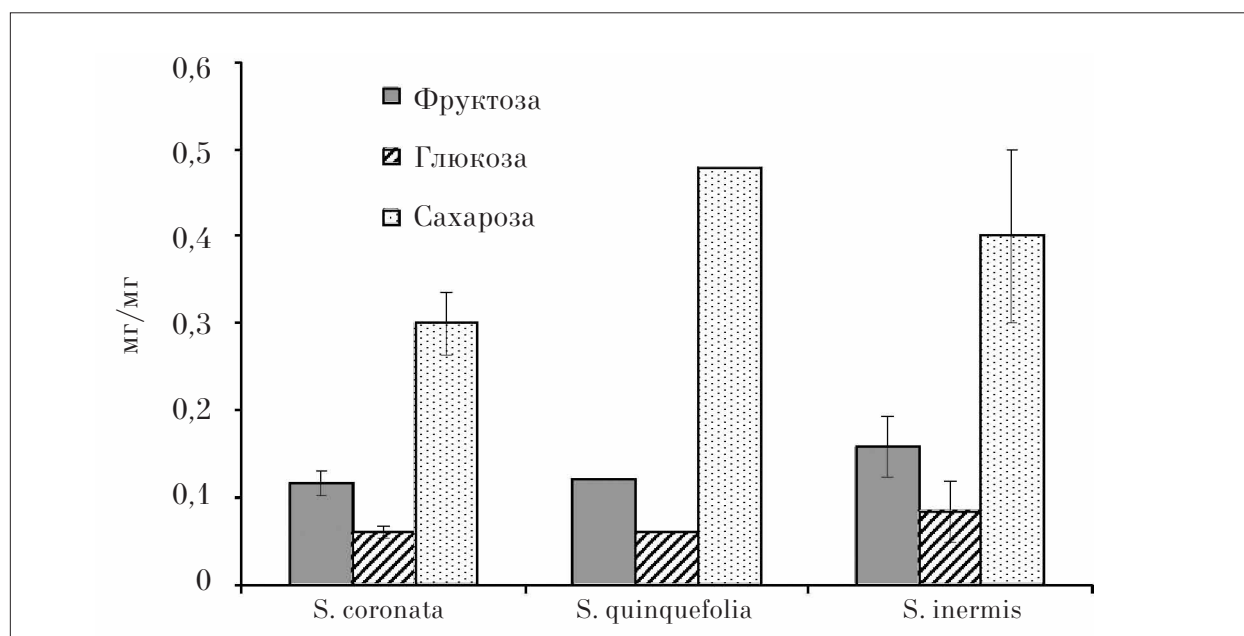


Рис. Содержание углеводов в образцах нектара трёх видов рода *Serratula*

Таблица 2

Компонентный состав экидистероидов в нектаре некоторых представителей рода *Serratula* L.

Вид растения	Экидизон	20-гидроксиэкидизон	Инокостерон
<i>S. coronata</i>	+	+	+
<i>S. inermis</i>	-	+	-
<i>S. quinquefolia</i>	-	+	-

Примечание: прочерк – экидистероид не обнаружен.

три основных углеводных компонента – сахара, фруктоза и глюкоза. По количественному содержанию во всех видах доминирует сахара (рис.). В нектаре *S. quinquefolia* её содержание достигает 50%. Формулы нектара, составленные по методике [4] для трёх видов серпухи, показывают отсутствие расхождения в компонентном составе углеводной части и могут быть представлены однозначно – SGF (S – сахара, G – глюкоза, F – фруктоза).

В природе любой организм взаимодействует со своим абиотическим и биотическим окружением. Помимо климатических и эдафических факторов, обычно учитываемых при интродукции, важным является выявление консортивных связей между видами. В практическом плане большой интерес представляет определение роли насекомых двух групп – фитофагов и опылителей. Значение насекомых-фитофагов для растения неоднозначно. С одной стороны, можно говорить об отрицательном воздействии фитофагов на растения, поскольку они отчуждают часть фитомассы. С другой стороны, биоповреждения мо-

гут приводить к индукции биосинтеза вторичных метаболитов, что имеет важное практическое значение в практике сельского хозяйства. Например, поражение тлей растений паслёна дольчатого *Solanum laciniatum* (Ait.) приводит к увеличению содержания соласодина в листьях [20], а повреждение личинками комарика *Bradysia impatiens* Joh. корней шпината (*Spinacia oleracea* L.) вызывает многократное увеличение концентрации 20-гидроксиэкидизона в растениях [21]. В литературе имеются и другие данные о разнообразном влиянии экзогенных экидистероидов на рост и развитие насекомых-фитофагов, позволяющие высказать предположение, что биохимическая изменчивость растений и разделение насекомых на устойчивых и чувствительных по отношению к экидистероидам особей является стратегией выживания растений и насекомых на видовом и популяционном уровнях [6, 22–24]. Из-за сложности изучения эволюционно сложившихся взаимоотношений между растениями и насекомыми-фитофагами вопрос о роли экидистероидов в жизни растений остается дискуссионным [6].

Нами впервые в нектаре трёх видов рода *Serratula* обнаружены экидистероиды. Во всех видах присутствует 20-гидроксиэкидизон, в *S. coronata*, кроме того, обнаружены инокостерон и минорный компонент – экидизон (табл. 2).

Присутствие экидистероидов в составе нектара растений говорит о возможном участии этих соединений в трофических цепях. Полученные данные позволяют в перспективе исследовать возможное участие фитоэкидистероидов, как экорегуляторов, в ближних и дальних экологических связях в наземных экосистемах.

Заключение

В составе антофильного комплекса насекомых-опылителей трёх видов растений рода *Serratula* (*S. coronata*, *S. inermis*, *S. quinquefolia*) в условиях средней тайги Республики Коми обнаружен 51 вид насекомых из пяти отрядов. Наибольшим разнообразием отличаются отряды двукрылых и перепончатокрылых. Доминирующая группа антофильных насекомых представлена шмелями, из которых наиболее распространёнными являются *Bombus jonellus* (Kirby), *B. pascuorum* (Scopoli) и *B. sporadicus* Nylander. Два вида – *B. sporadicus* и *B. schrencki* Morawitz, включены в Красную книгу Республики Коми (2009). Наибольшая доля шмелей отмечена на *S. quinquefolia* (до 94% общего числа опылителей). Состав углеводов соответствует «усреднённой» формуле нектара для медоносных растений (SGF) с преобладанием сахарозы. Впервые в нектаре трёх представителей рода *Serratula* обнаружены фитоэкидистероиды, присутствие которых позволяет предположить возможное участие этих соединений в трофических цепях.

Литература

1. Мишуров В.П., Зайнуллин В.Г., Рубан Г.А., Савиновская Н.С., Пунегов В.В., Башлыкова Л.А. Интродукция *Serratula coronata* L. на Европейском Северо-Востоке. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН. 2008. 192 с.
2. Гринфельд Э.К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 1978. 208 с.
3. Ковалёв А.М., Нуждин А.С., Полтеев В.И., Таранов Г.Ф. Учебник пчеловода. М.: Колос, 1970. 432 с.
4. Persival M.S. Types of nectar in angiosperms // *New Phytologist*. 1961. V. 60. Iss. 3. P. 235–281.
5. Нужнова О.К. Влияние широтного градиента на содержание сахаров в нектаре цветков *Taraxacum*

- officinale* Wigg. // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. 2011. Вып. 7. С. 29–36.
6. Фитоэкидистероиды / Под ред. В.В. Володина. СПб.: Наука. 2003. 293 с.
7. Андреев И.И. Об опылении растений шмелями. М.: Россельхозиздат. 1950. С. 41–45.
8. Гребенников В.С. Шмели-опылители клевера. М.: Россельхозиздат. 1984. 62 с.
9. Ушатинская Р.С. Основы холодостойкости насекомых. М.: Изд-во АН СССР. 1957. 314 с.
10. Чернышёв В.Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ. 1996. 304 с.
11. Пестов С.В., Расова Е.Е. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) в сообществах опылителей растений трибы Cardueae в средней тайге Республики Коми // Бизнес. Наука. Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы всероссийской научно-практической конференции-выставки экологических проектов с международным участием. Киров, 2013. С. 53–55.
12. Пестов С.В., Расова Е.Е., Филиппов Н. И., Володин В.В. Комплексы опылителей некоторых растений трибы Cardueae (Asteraceae) в условиях средней тайги Республики Коми // Известия Самарского НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3 (7). С. 2205–2209.
13. Пестов С.В., Уфимцев К.Г., Володин В.В., Володина С.О., Донцов А.Г. Консортивные связи экидистероидсодержащего растения *Serratula coronata* L. (Asteraceae) // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 1. С. 77–82.
14. Swanson C.A., Shuel R.W. The centrifuge method for measuring nectar yield // *Plant Physiologist*. 1950. V. 25. No. 3. P. 513–520.
15. Чадин И.Ф., Колегова Н.А., Володин В.В. Распределение 20-гидроксиэкидизона в генеративных растениях *Serratula coronata* L. // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 1. С. 49–53.
16. Тарабукин Д.В., Торлопов М.А., Володин В.В., Донцов А.Г. Получение порошковой целлюлозы и глюкозы ферментативным гидролизом целлюлозы в смеси с крахмалом // Биотехнология. 2009. № 4. С. 57–63.
17. Зауралов О.А., Яковлева Л.П. Состав сахаров нектара некоторых медоносных растений // Растительные ресурсы. 1973. Вып. 3. С. 444–451.
18. Красная книга Республики Коми / Под ред. А.И. Таскаева. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. 2009. 791 с.
19. Зауралов О.А., Акимова Н.Ф. Соотношение сахаров в нектарниках и нектаре некоторых видов // Растительные ресурсы. 1988. Вып. 3. С. 434–441.
20. Шаин С.С. Биорегуляция продуктивности растений. М.: Оверлей. 2005. 218 с.
21. Schmelz E.A., Grebenok R.J., Ohnmeiss T.E., Browers W.S. Interaction between *Spinacia oleracea* and *Bradysia impatiens*: A role for phytoecdysteroids // *Arch. of Insect Biochem. and Physiol.* 2002. V. 51 (4). P. 204–221.

22. Уфимцев К.Г., Ширшова Т.И., Володин В.В. Фитоэктистероиды – детерренты насекомых-фитофагов. Екатеринбург. 2009. 89 с.

23. Уфимцев К.Г., Ширшова Т.И., Володин В.В. Фитоэктистероиды как детерренты насекомых-фитофагов: действие растения серпухи венценосной *Serratula coronata* L. – продуцента эктистероидов, на египетскую хлопковую совку *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 3. С. 1–15.

24. Malausa T., Salles M., Marquet V., Guillemaud T., Alla S., Marion-Poll F., Lapchin L. Within-species variability of the response to 20-hydroxyecdysone in peach-potato aphid (*Myzus persicae* Sulzer.) // J. of Insect Physiol. 2006. V. 52 (5). P. 480–486.

References

1. Mishurov V.P., Zaynullin V.G., Ruban G.A., Savinovskaya N.S., Punegov V.V., Bashlykova L.A. Introduction of *Serratula coronata* L. in the European north-east. Syktyvkar: Komi Nauchnyy Tsentri UrO RAN. 2008. 192 p. (in Russian).

2. Grinfeld E.K. The origin and development of anthophylite of insects. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta. 1978. 208 p. (in Russian).

3. Kovalev A.M., Nuzhdin A.S., Polteev V.I., Taranov G.F. Beekeeper's tutorial. Moskva: Kolos, 1970. 432 p. (in Russian).

4. Persival M.S. Types of nectar in angiosperms // New Phytologist. 1961. V. 60. Iss. 3. P. 235–281.

5. Nuzhnova O.K. The effect of latitudinal gradient on the carbohydrate content of the nectar in the flowers of *Taraxacum officinale* Wigg. // Vestnik Baltiyskogo federalnogo universiteta im. I. Kanta. 2011. V. 7. P. 29–36 (in Russian).

6. Phytoecdysteroids / Ed. V.V. Volodin. St. Petersburg: Nauka. 2003. 293 p. (in Russian).

7. Andreev I.I. About pollination of plants by bumblebees. Moskva: Rosselhozizdat. 1950. P. 41–45 (in Russian).

8. Grebennikov V.S. Bumblebees-pollinators of clover. Moskva: Rosselhozizdat. 1984. 62 p. (in Russian).

9. Ushatinskaya R.S. Bases of cold resistance of insects. Moskva: Izdatelstvo AN SSSR. 1957. 314 p. (in Russian).

10. Chernyshev V.B. Ecology of insects. Moskva: Izdatelstvo MGU. 1996. 304 p. (in Russian).

11. Pestov S.V., Rasova E.E. Hover-flies (Diptera, Syrphidae) in pollinate community of plants Cardueae of tribes in middle taiga of The Republic of Komi // Biznes. Nauka. Ecologia rodnogo kraja: problemy i puti ich reshenis: Materialy vsrossijskoy nauch.-prakt. konferencii-

vystavki ekologicheskikh projectov s merzhdunarodnym uchastiem. Kirov, 2013. P. 53–55 (in Russian).

12. Pestov S. V., Rasova E.E., Filippov N.I. Volodin V.V. Pollinators complexes some plants of Cardueae tribae (Asteraceae) in middle taiga condition of The Republic of Komi // Izvestia Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. 2013. V. 15. No. 3 (7). P. 2205–2209 (in Russian).

13. Pestov S.V., Ufimtsev K.G., Volodin V.V., Volodina S.O., Dontsov A.V. The consortive interaction ecdysteroid-containing plants *Serratula coronata* L. (Asteraceae) // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2012. No. 4. P. 77–82 (in Russian).

14. Swanson C.A., Shuel R.W. The centrifuge method for measuring nectar yield // Plant Physiology. 1950. V. 25. No. 3. P. 513–520.

15. Chadin I.F., Kolegova N.A., Volodin V.V. Distribution of 20-hydroxyecdysone in generative plants of *Serratula coronata* L. // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2003. V. 4. P. 49–53 (in Russian).

16. Tarabukin D.V., Torlopov M.A., Volodin V.V., Dontsov A.G. The preparation of powder cellulose and glucose by enzymatic hydrolysis of cellulose in a mixture with starch // Biotekhnologiya. 2009. No. 4. P. 57–63 (in Russian).

17. Zauralov O.A., Yakovleva L.P. Composition of carbohydrates of the nectar of some honey plants // Rastitelnye resursy. 1973. No. 3. P. 444–451 (in Russian).

18. The Red Data Book of the Komi Republic / Ed. A.I. Taskaev. Syktyvkar: Institut biologii Komi NTs UrO RAN. 2009. 791 p. (in Russian).

19. Zauralov O.A., Akimova N.F. The ratio of carbohydrates in the nectaries and nectar of some species // Rastitelnyye resursy. 1988. No. 3. P. 434–441 (in Russian).

20. Shain S.S. Bioregulation of plant productivity. Moskva: Overlay. 2005. 218 p. (in Russian).

21. Schmelz E.A., Grebenok R.J., Ohnmeiss T.E., Browers W.S. Interaction between *Spinacia oleracea* and *Bradysia impatiens*: A role for phytoecdysteroids // Arch. of Insect Biochem. and Physiol. 2002. V. 51 (4). P. 204–221.

22. Ufimtsev K.G., Shirshova T.I., Volodin V.V. Phytoecdysteroids as deterrents of phytophagous insects. Yekaterinburg. 2009. 89 p. (in Russian).

23. Ufimtsev K.G., Shirshova T.I., Volodin V.V. Phytoecdysteroids as deterrents of phytophagous insects: influence of *Serratula coronata* on the Egyptian cotton leafworm *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) // Uspekhi sovremennoy biologii. 2009. V. 129. No. 3. P. 1–15 (in Russian).

24. Malausa T., Salles M., Marquet V., Guillemaud T., Alla S., Marion-Poll F., Lapchin L. Within-species variability of the response to 20-hydroxyecdysone in peach-potato aphid (*Myzus persicae* Sulzer.) // J. of Insect Physiol. 2006. V. 52 (5). P. 480–486.