

Der Einfluss von künstlichen Blattverletzungen an *Solanum tuberosum* L. auf die larvale Entwicklung von *Leptinotarsa decemlineata* Say und *Leptinotarsa haldemani* Rogers (Col., Chrysomelidae)

Autor(en): **Benz, G. / Jeker, T. / Mueller, C.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **58 (1985)**

Heft 1-4: **Fascicule-jubilé pour le 80e anniversaire du Prof. Dr. Paul Bovey = Festschrift zum 80. Geburtstag von Prof. Dr. Paul Bovey**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402142>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Der Einfluss von künstlichen Blattverletzungen an *Solanum tuberosum* L. auf die larvale Entwicklung von *Leptinotarsa decemlineata* Say und *Leptinotarsa haldemani* Rogers (Col., Chrysomelidae)

G. BENZ, TH. JEKER¹ & C. MUELLER

Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

The influence of artificial wounds on the leaves of Solanum tuberosum L. on the larval development of Leptinotarsa decemlineata SAY. and Leptinotarsa haldemani ROGERS (Col., Chrysomelidae) – Wounded solanaceous plants produce a chymotrypsin and trypsin inhibitor which may have a protective function against phytophagous insects. Experiments with larvae of the chrysomelide beetles Leptinotarsa decemlineata SAY, and L. haldemani ROGERS on control potato plants and on wounded potato plants showed that the development of both insects was only slightly delayed on wounded plants and that no differences in mortality and pupal weights could be observed. We have thus no evidence of a noticeable negative influence of the proteinase inhibitor on these insects which are adapted to feed on solanaceous plants and therefore may be resistant to the inhibitor. The result does not exclude a protective function of the inhibitor against other herbivores.

GREEN & RYAN (1972) entdeckten in Tomaten- und Kartoffelblättern sowie in Kartoffelknollen einen Inhibitor, der auf die tierischen Endopeptidasen Chymotrypsin und Trypsin hemmend wirkt. Der Titer dieses Inhibitors wurde in jungen Kartoffel- und Tomatenblättern stark erhöht, wenn Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) an den Blättern herumfressen. Auch durch künstliche rein mechanische Blattverletzungen konnte die Konzentration des Inhibitors erhöht werden. Es zeigte sich zudem, dass der Inhibitor nicht nur lokal an der eigentlichen Verwundungsstelle, sondern auch in benachbarten Blättern gebildet wird, sofern ein Hauptnerv verletzt wird. In diesem Fall wird ein transportables Wundhormon gebildet, das innerhalb der Pflanze rasch verbreitet wird und, wo es hinkommt, die Synthese des Inhibitors auslöst. Dieser Signalstoff wurde «proteinase inhibitor inducing factor» (PIIF) genannt. Die wundinduzierte lokale Bildung oder Freisetzung des PIIF sowie die Akkumulation des Proteinase-Inhibitors in den Blättern sind temperatur- und lichtabhängig (GREEN & RYAN 1973). Der Ort der Blattbeschädigung ist ebenfalls von Bedeutung. Eine Verletzung nahe den Blatthauptnerven induziert die Anhäufung des Inhibitors stärker als Verletzungen an der Blattperipherie. Zudem bewirkt eine grössere Zahl von Verletzungen eine stärkere Inhibitor-Synthese als nur wenige Verletzungen.

Nach APPLEBAUM (1963) können Proteinase Inhibitoren als von den Pflanzen im Laufe der Evolution gegen phytophage Insekten entwickelte Verteidigungsmechanismen interpretiert werden. GREEN & RYAN (1972) glauben, dass die Anhäufung eines Chymotrypsin- und Trypsininhibitors in Pflanzenblättern eine potentielle Gefahr für phytophage Insekten darstellt. Sie interpretieren deshalb die Synthese des Chymotrypsin- und Trypsin-Inhibitors in Solanaceen als Abwehrreaktion der Pflanzen gegen

¹ Gegenwärtige Adresse: Dr. Th. Jeker, c/o Dr. R. Maag AG., Chemische Fabrik, CH-8157 Dielsdorf

Schädlingsbefall. Diese Interpretation hat schon lange Eingang in ein Lehrbuch der Pflanzenphysiologie gefunden (KINDL & WOEBER, 1975).

Bis jetzt konnte jedoch noch keine negative Wirkung dieses Inhibitors auf irgend ein phytophages Insekt festgestellt werden. In der vorliegenden Arbeit wurde nun versucht, ob eine derartige Wirkung bei zwei Chrysomeliden nachweisbar sei, wobei als Testpflanze die Kartoffel (*Solanum tuberosum* L.) diente. Die Testinsekten waren der in Kartoffelfeldern gefürchtete Coloradokäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) und, zu Vergleichszwecken, eine verwandte Chrysomelide (*Leptinotarsa haldemani*), deren Wirtspflanzen ebenfalls innerhalb der Familie der Solanaceae zu finden sind, jedoch ein eigenes, für sie typisches Spektrum aufweisen (HSIAO, 1976). Im Feld sah man *L. haldemani* nie auf Kartoffelblättern fressen, doch lässt sie sich im Labor leicht auf Kartoffelpflanzen züchten.

Durch künstliche Blattverletzungen wurden Wirtspflanzen zur Synthese des Protease-Inhibitors angeregt und dann die larvale Entwicklung der beiden Käferarten untersucht. Falls der Protease-Inhibitor die larvale Entwicklung im Laborversuch stark stören würde, könnte er im Freiland auf Kartoffelfeldern ebenfalls populationsdynamisch wirksam werden. Dass solche negativen Rückkoppelungsmechanismen von einer phytophagen Insektengeneration auf die nächstfolgende in der Natur tatsächlich vorkommen, zeigen u. a. die Arbeiten von BENZ (1974, 1977), ROETTGER & KLINGAUF (1976) sowie HAUKIOJA & NIEMELAE (1976, 1977).

MATERIAL AND METHODEN

Pflanzen

Die in den Versuchen verwendeten Kartoffelpflanzen, Sorte Bintje, wurden von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Pflanzenbau (EFA), Zürich-Reckenholz, bezogen. Dort wurden die Kartoffelpflanzen, damit sie bei spätherbstlich geringen Lichtverhältnissen nicht etiolierten, mit Alar (Dimethylaminobernsteinsäure-hydrazid) behandelt. Im Alter von vier bis fünf Wochen hatten die Pflanzen eine Höhe von ca. 15 cm erreicht und wurden für die Versuche in ein Gewächshaus an der ETH transportiert. Dort wurden sie eingetopft, in zwei zufällige Gruppen aufgeteilt und räumlich in zwei nebeneinanderliegenden Gewächshauskabinen getrennt gehalten. Beide Kabinen hatten während 16 h pro Tag eine Zusatzbeleuchtung von Quecksilberdampflampen. In der einen Kabine wurden nur Kontrollpflanzen gehalten. An diesen Pflanzen wurden keine Manipulationen vorgenommen. In die andere Kabine wurden diejenigen Pflanzen gestellt, die künstlich verletzt werden sollten. Alle Blätter dieser Pflanzen wurden normalerweise an vier Stellen, kleinere Blätter an einer Stelle verletzt (Abb. 1). Die Verletzungen wurden durch Quetschen und Ausstanzen runder Blattstücke (Durchmesser 10 mm) mit einer stumpfen Ösenzange gemacht. Bei der relativ grossen Zahl von Quetschstellen und den günstigen Temperatur- und Lichtverhältnissen im Gewächshaus sollten diese Pflanzen eine grosse Menge Proteinase-Inhibitor bilden. Am folgenden Tag wurden auf den verletzten wie auch auf unverletzten Pflanzen frisch geschlüpfte Eilarven angesetzt.

Die Temperatur schwankte in der Kabine mit den verletzten Pflanzen zwischen 24 und 35°C; in der Kontrollkabine war sie um 1 bis 2°C tiefer.

Tiere

Leptinotarsa decemlineata stammte aus der Zucht der Firma Maag AG (Dielsdorf). Wir erhielten eine grosse Zahl von Eigelegen, die bis zum Schlüpfen in Feucht-

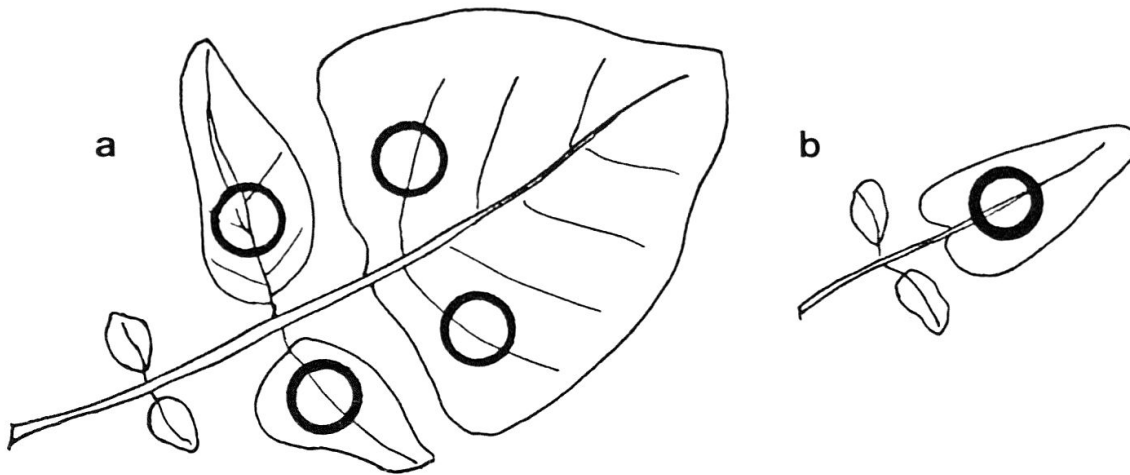


Abb. 1. Anordnung der Quetsch- oder Stanzstellen bei einem normalen Blatt (a) und einem kleinen Blatt (b).

kammern mit ca. 70% relativer Luftfeuchtigkeit (rLF) gehalten wurden.

Leptinotarsa haldemani stammte ursprünglich aus der Landwirtschaftlichen Universität Wageningen (NL). Die Zucht erfolgte auf Kartoffellaub bei 22 °C, ca. 70% relativer Luftfeuchtigkeit (rLF) und einer Photoperiode von 16,5 h.

Ansetzen der Larven und Larvenentwicklung

Für die Versuche mit *L. decemlineata* wurden 15 Eilarven je Kontrollpflanze und je verletzte Pflanze angesetzt. Die ersten Pflanzen wurden nach drei Tagen durch frische Pflanzen ersetzt, dann wurden an jedem folgenden Tag neue Pflanzen angeboten.

Bei den Versuchen mit *L. haldemani* wurden 15 oder 20 Eilarven je Kontrollpflanze und je verletzte Pflanze angesetzt. Die Versuchspflanzen wurden zum ersten Mal nach zwei Tagen und dann an jedem folgenden Tag durch frische Pflanzen ersetzt.

Durch einen Gazesack wurden die Tiere am Abwandern von den Pflanzen gehindert. Diese Gazesäcke waren 40 cm lang, hatten einen Durchmesser von ca. 22 cm und waren oben und unten offen. Das untere Sackende wurde jeweils mit einem Gummi am Topfrand befestigt und das obere Ende oberhalb der Pflanze mit einem Faden zugeschnürt. Dieser Faden wurde an der Decke befestigt und diente dazu, den Gazesack aufzuhängen.

Jedes Mal, wenn alte befallene Pflanzen gegen frische ausgewechselt wurden, wurden die Tiere jeder Pflanze gezählt und ihre Stadien bestimmt.

Einige Versuchspopulationen der beiden Käferarten mussten im L₄-Stadium von einer Pflanze auf zwei transferiert werden, da die Tiere wegen ihrer grossen Frassmenge bei nur täglichem Wechseln der Pflanzen hätten hungern müssen.

Präpuppen und Puppen

Sobald die Larven ausgewachsen sind, wandern sie zum Boden und graben sich ein (Präpuppenstadium). Jeden Tag wurden die alten Versuchspflanzen durch frische ersetzt und dabei die Larvenstadien auf die frischen Pflanzen gewechselt. Die Topferde der alten Pflanzen wurde mit einem Sieb (ca. 6 mm Maschenweite) gesiebt und vorhandene Präpuppen auf diese Art aus der Erde gewonnen. Die Methode hat den Vor-

teil, dass die Tiere selber, durch ihr Verhalten, den Übergang zum Präpuppenstadium anzeigen.

Die gewonnenen Präpuppen wurden, nach Versuchspopulationen getrennt, in Joghurtbecher gegeben, deren Boden mit einem Filterpapier bedeckt war. Die mit einem Deckel verschlossenen Becher wurden in eine Klimakammer mit 26 °C, ca. 80% rLF und einer Photoperiode von 16 h gebracht. Bei der täglichen Kontrolle wurden Übergänge ins Puppenstadium notiert und das Puppengewicht der Tiere ermittelt.

RESULTATE

Leptinotarsa decemlineata

Zeitliche Entwicklung

Die Entwicklung der Larven erfolgte auf Kontrollpflanzen und auf verletzten Pflanzen sehr ähnlich. Abb. 2 zeigt den Zeitpunkt und die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien. Die Prozentwerte beziehen sich auf die lebenden Tiere am zweiten Tag (s. unten: Anfangsmortalität). Man erkennt, dass die Entwicklung auf Kontrollpflanzen um einen halben bis ganzen Tag schneller verlief als auf verletzten Pflanzen. Diese kleine zeitliche Differenz ist bereits beim Wechsel ins L₂-Stadium vorhanden und dauert bis ins Puppenstadium an.

Prüft man die Verteilung der Tiere auf die verschiedenen Stadien mit einem Chi-Quadrat-Vierfeldertest oder mit einer 2 × 3 Kontingenztafel, so erhält man vom 2. bis zum 6. und vom 9. bis zum 11. Tag keine Gleichartigkeit zwischen Tieren auf Kontrollpflanzen und auf verletzten Pflanzen, ebenso am 14. und 19. Tag. Die Verteilung am 7. und 8. Tag konnte nicht geprüft werden, da auf den Kontrollpflanzen nur ein

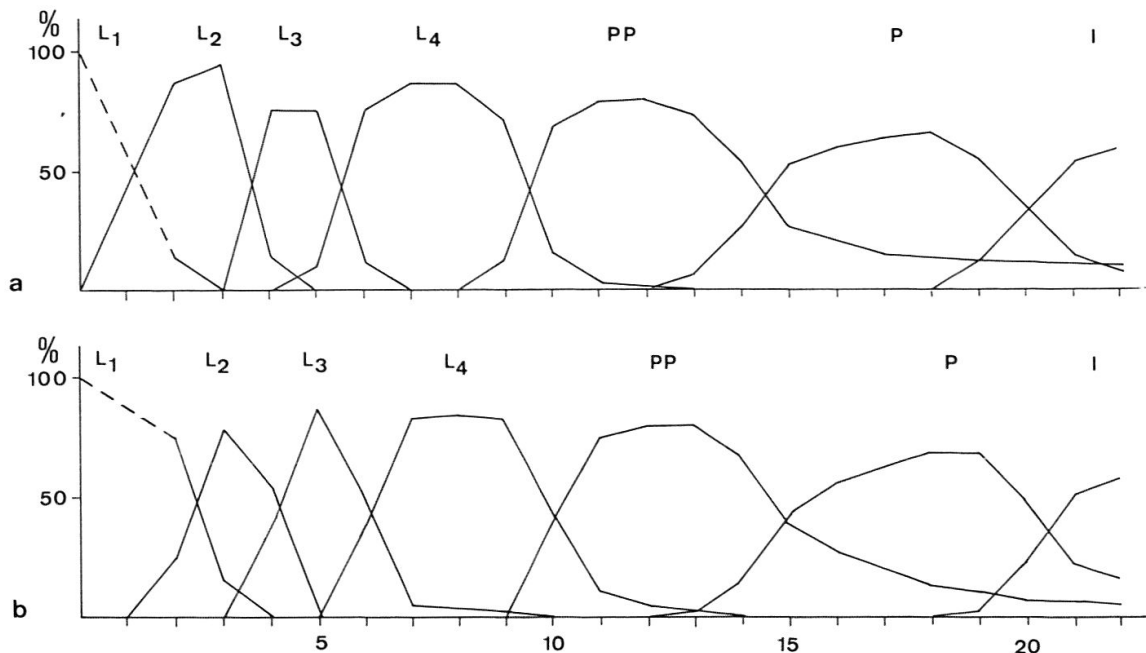


Abb. 2. Zeitliche Entwicklung und Stadienverteilung (L₁-L₄ = 4 Larvenstadien, PP = Präpuppen-, P = Puppen- und I = Imaginalstadium) von *Leptinotarsa decemlineata* auf Kontrollpflanzen (a) und auf verletzten Pflanzen (b). Die Prozentwerte auf den Ordinaten repräsentieren die überlebenden Tiere bezogen auf die lebenden L₁ am zweiten Tag nach dem Ansatz (a: 100% = 119 L₁; b: 100% = 106 L₁). Abszisse: Tage nach dem Ansatz.

Larvenstadium zu finden war. An den übrigen Tagen herrschte Gleichartigkeit. Dieser Befund bestätigte den kleinen zeitlichen Unterschied zwischen den beiden Versuchsgruppen, der vor allem in den kurzen larvalen Entwicklungsstadien gut zum Ausdruck kommt.

Mortalität

Da zwischen dem Ansetzen der Eilarven und der ersten Kontrolle der Tiere nach zwei Tagen viele Larven gestorben waren, wurde die Mortalität der ersten zwei Tage als Anfangsmortalität von der späteren Mortalität getrennt betrachtet, da angenommen wurde, dass die Anfangsmortalität nicht nur durch Resistenzfaktoren der Pflanze verursacht werde, sondern auch durch die Manipulationen beim Ansetzen der empfindlichen Eilarven. Aus Tab. 1 ist ersichtlich, dass die Anfangsmortalität bei den Larven auf verletzten Pflanzen um ca. 9% höher liegt als bei jenen auf Kontrollpflanzen. Nach dem Chiquadrat-Vierfeldertest verhalten sich die Larven beider Versuchsgruppen jedoch gleich (5% Niveau). Auch die Mortalität vom zweiten Tag nach dem Ansetzen der L_1 bis zum Versuchsende war mit 81% Überlebenden bei beiden Versuchsgruppen gleich.

Puppengewichte

Die Puppengewichte der Tiere auf Kontrollpflanzen und verletzten Pflanzen waren statistisch gleich. Die Mittelwerte selber differieren nur um 0,5 mg (s. Tab. 3).

Tab. 1. Anfangsmortalität (a) und Mortalität vom zweiten Tag nach dem Ansatz bis zum Versuchsende (b) bei den 10 Parallelversuchen mit *Leptinotarsa decemlineata*. Absolute Zahlen und Prozentwerte.

	auf Kontrollpflanzen		auf verletzten Pflanzen	
a)				
Angesetzte Tiere	150	100%	150	100%
Überlebende nach zwei Tagen	119	80%	106	71%
b)				
Überlebende nach zwei Tagen	119	100%	106	100%
Überlebende nach 22 Tagen (Versuchsende)	96	81%	85	81%

Leptinotarsa haldemani

Zeitliche Entwicklung

Die Abb. 3 und 4 zeigen die zeitliche Entwicklung der Tiere von zwei verschiedenen Ansätzen. In beiden Fällen betrug die Differenz zwischen den Tieren auf Kontrollpflanzen und auf verletzten Pflanzen rund einen halben Tag, doch verlief die Entwicklung weniger gleichmässig als bei *L. decemlineata*.

Auf eine statistische Beurteilung wurde verzichtet, da die Differenz in der zeitlichen Entwicklung zwischen den beiden Versuchsgruppen gering ist und da statistische

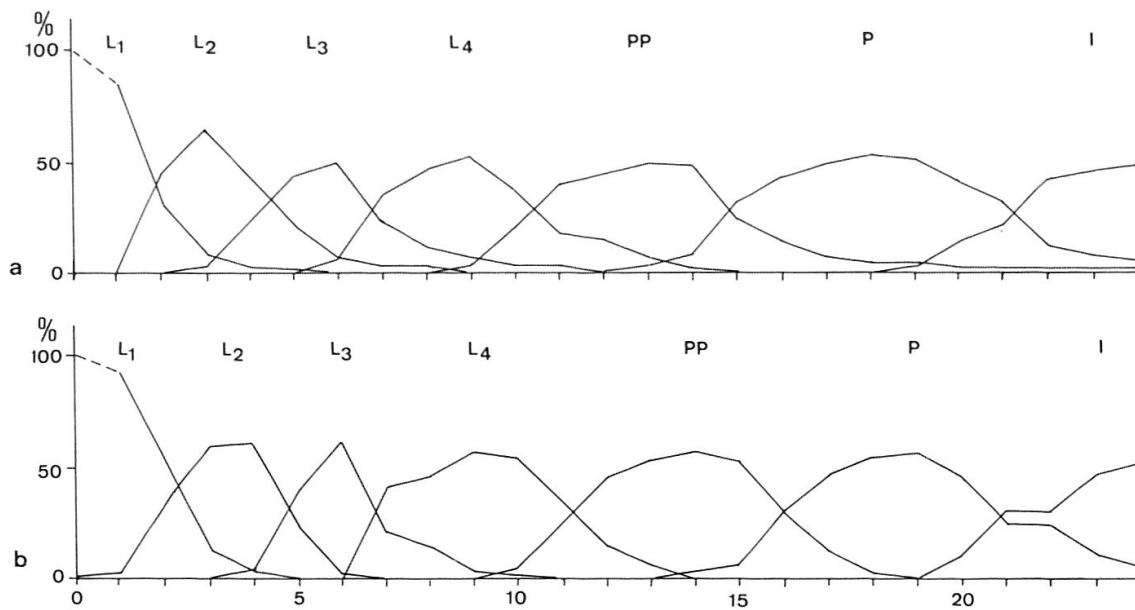


Abb. 3. Wie Abb. 2, jedoch erster Ansatz von *Leptinotarsa haldemani*. Die Prozentwerte beziehen sich auf die überlebenden L₁ am ersten Tag nach dem Ansatz (a: 100% = 92 L₁; b: 100% = 66 Tiere).

Teste bei den groben Einteilungskriterien (Stadien) nicht viel zur weiteren Information beigetragen hätten.

Mortalität

Da während des ersten Tages nach dem Ansetzen der Eilarven eine sehr hohe Mortalität auftrat, wurde für diese Zeit die Anfangsmortalität berechnet, ähnlich wie bei *L. decemlineata*. Auf Kontrollpflanzen gab es 65% Überlebende und auf verletzten Pflanzen sogar nur 58% (Tab. 2), doch sind die beiden Überlebenswerte statistisch nicht gesichert verschieden.

Die Mortalität, berechnet vom ersten Tag nach dem Ansetzen bis zum Versuchsende, ist mit 56% Überlebenden bei beiden Versuchsgruppen sehr hoch (Tab. 2).

Tab. 2. Anfangsmortalität (a) und Mortalität vom ersten Tag nach dem Ansatz bis zum Versuchsende (b) bei den 11 Parallelversuchen mit *Leptinotarsa haldemani*. Absolute Zahlen und Prozentwerte.

	auf Kontrollpflanzen		auf verletzten Pflanzen	
a)				
Angesetzte Tiere	180	100%	178	100%
Überlebende nach einem Tag	116	65%	102	58%
b)				
Überlebende nach einem Tag	116	100%	102	100%
Überlebende nach 22 Tagen (Versuchsende)	65	56%	57	56%

Puppengewicht

Bei beiden Versuchsgruppen waren die Puppen, statistisch gesehen, gleich schwer, auch wenn die Tiere nach dem ersten und dem zweiten Ansatz getrennt betrachtet wurden (Tab. 3). Interessant ist, dass die Puppengewichte des zweiten Ansatzes um rund 5 mg leichter sind als jene des ersten Ansatzes. Diese Tiere hatten sich auch etwas rascher entwickelt (Abb. 4) als jene des ersten Ansatzes (Abb. 3).

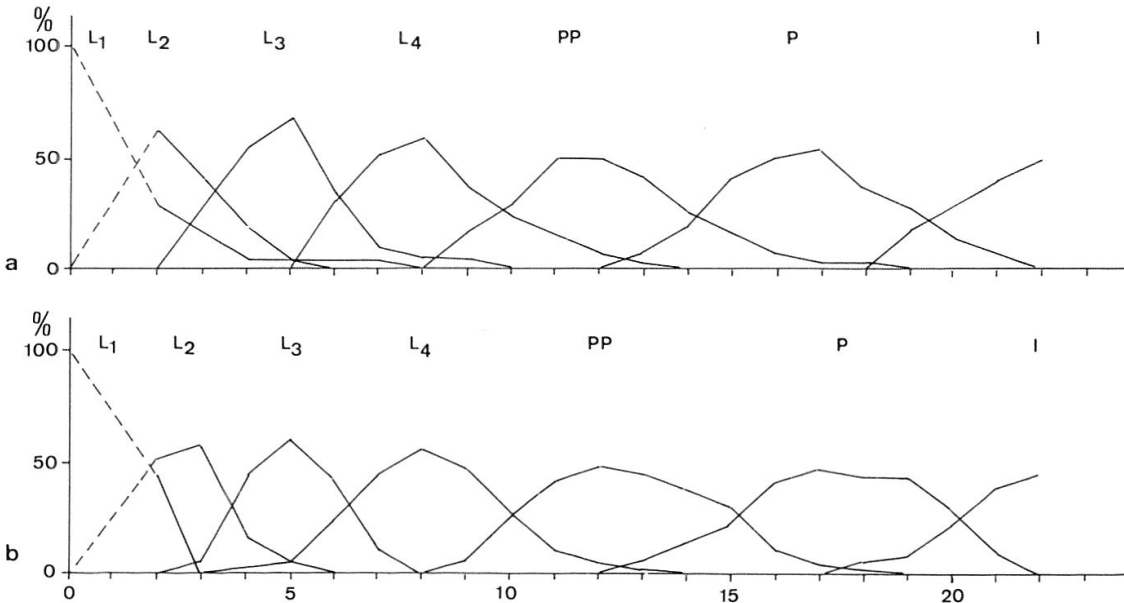


Abb. 4. Zweiter Ansatz von *L. haldemani*, sonst gleich wie Abb. 3 (a: 100% = 24 Tiere; b: 100% = 36 Tiere).

Tab. 3. Puppengewicht in mg von *Leptinotarsa decemlineata* (a) und *Leptinotarsa haldemani* (b). Stichprobenumfang, Mittelwert, Standardabweichung und Standardfehler des arithmetischen Mittels.

	n	\bar{x}	S_x	s_x
a)				
auf Kontrollpflanzen	90	132.23	21.51	2.3
auf verletzten Pflanzen	89	131.71	21.83	2.5
b)				
1. Ansatz:				
auf Kontrollpflanzen	51	130.70	16.96	2.4
auf verletzten Pflanzen	38	129.31	16.60	2.7
2. Ansatz				
auf Kontrollpflanzen	14	124.26	14.41	3.9
auf verletzten Pflanzen	19	125.87	15.29	3.6
beide Ansätze:				
auf Kontrollpflanzen	65	129.31	16.55	2.1
auf verletzten Pflanzen	57	128.116	16.12	2.2

DISKUSSION

Die Bedingungen für die Erhöhung des Chymotrypsin- und Trypsin-Inhibitors bei den verletzten Pflanzen waren gut. Trotzdem zeigten sich in der larvalen Entwicklung von *L. decemlineata* und *L. haldemani* nur geringfügige Unterschiede auf verletzten und unverletzten Pflanzen. Sie beschränkten sich auf eine kleine zeitliche Entwicklungsdifferenz von etwa einem halben Tag zugunsten der Kontrolltiere und auf kleine, statistisch nicht gesicherte Unterschiede in der Anfangsmortalität. Dies bedeutet, dass die Synthese des Proteinase-Inhibitors in Kartoffelpflanzen der Sorte Bintje schlecht verläuft oder, was wahrscheinlicher ist, dass die Larven beider Käferarten durch den Protease-Inhibitor nicht wesentlich gestört werden, d. h. eine Resistenz dagegen besitzen.

Obwohl beide getesteten Käfer Solanaceenfresser sind, war die Mortalität bei *L. haldemani* bedeutend höher als bei *L. decemlineata*. Dieser Befund zeigt, dass *L. decemlineata* gut, *L. haldemani* jedoch noch relativ schlecht an *Solanum tuberosum* adaptiert ist. Wie schon gesagt wurde, gehört *S. tuberosum* nicht zum eigentlichen Wirtsspektrum von *Leptinotarsa haldemani* (HSIAO, 1976). Da aber viele Solanaceen zur Synthese des Chymotrypsin-Trypsin-Inhibitors befähigt sind, dürften wohl auch beide *Leptinotarsa*-Arten immun gegen diesen Abwehrmechanismus sein. Dies bedeutet allerdings nicht, dass er nicht gegen andere Herbivoren wirksam ist. Vermutlich könnte die RAYAN'sche Schutz-Hypothese nur getestet werden, wenn ein polyphages Insekt zur Verfügung stünde, das in der Natur keine Solanaceen frisst, im Laboratorium aber Kartoffelkraut annimmt.

ZUSAMMENFASSUNG

Verletzte Solanaceen produzieren einen Chymotrypsin-Trypsin-Inhibitor, der von gewissen Autoren als Schutzstoff gegen phytophage Insekten interpretiert wird. An *Solanum tuberosum* wurde auf Kontrollpflanzen sowie verletzten Pflanzen, die den Proteinase-Inhibitor akkumulieren sollten, die larvale Entwicklung von *Leptinotarsa decemlineata* und *L. haldemani* geprüft. Es ergab sich bei beiden Arten nur eine kleine zeitliche Differenz in der Entwicklung zugunsten der Tiere auf Kontrollpflanzen. Die Mortalität und die Puppengewichte waren bei beiden Versuchsgruppen gleich. Ein wesentlicher negativer Einfluss des Protease-Inhibitors auf die Larven konnte damit nicht gezeigt werden. Vermutlich sind alle Solanaceenfresser immun gegen den Inhibitor. Dies schließt nicht aus, dass andere Herbivoren durch den Proteinase-Inhibitor geschädigt werden.

LITERATUR

- APPLEBAUM, S. W. 1964. *Physiological aspects of host specificity in the Bruchidae. 1. General considerations of developmental compatibility.* J. Insect Physiol. 10: 783–788.
- BENZ, G. 1974. *Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderungen der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera diniana (GUENEE) (Lep., Tortricidae).* Z. ang. Ent. 76: 196–228.
- BENZ, G. 1977. *Insect induced resistance as a means of self defence of plants.* Bull. SROP, 1977/3: Breeding for Resistance to Insects and Mites, pp. 155–159.
- GREEN, T. R. & RYAN, C. A. 1972. *Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: A possible defense mechanism against insects.* Science 175: 776–777.
- GREEN, T. R. & RYAN, C. A. 1973. *Wound-induced proteinase inhibitor in tomato leaves.* Plant Physiol. 51: 19–21.
- HAUKIOJA, E. & NIEMELAE, P. 1976. *Does birch defend itself actively against herbivores?* Rep. Keto Subarctic Res. Stat. 13: 44–47.
- HAUKIOJA, E. & NIEMELAE, P. 1977. *Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree.* Ann. Zool. Fennici 14: 48–52.
- HSIAO, T. H. 1974. *Chemical influence on feeding behaviour of Leptinotarsa beetles.* In BROWN, L. B., 1974, «Experimental analysis of insect behaviour». Springer Verlag, Berlin.
- KINDL, H. & WOEBER, G. 1975. «Biochemie der Pflanzen». Springer Verlag, Berlin.
- ROETTGER, U. & KLINGAUF, F. 1976. *Änderungen im Stoffwechsel von Zuckerrübenblättern durch Befall mit Pegomya betae CURT. (Muscidae: Anthomyiidae).* Z. ang. Ent. 82: 220–227.