ISSN 0367-0597

Номер 6 Ноябрь - Декабрь 2002

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

http://www.maik.ru

"НАУКА"

МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

ЭКОЛОГИЯ, 2002, № 6, с. 449–454

УДК 630*164.4/5:630*453:630*182.5

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПОВРЕЖДЕНИЯ НАСЕКОМЫМИ ЛИСТЬЕВ ОПРЕДЕЛЕННОГО РАЗМЕРА И НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ЭТОГО ФЕНОМЕНА

© 2002 г. И. А. Богачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 23.04.2002 г.

На участке березового редколесья определяли площадь листьев на ауксибластах и брахибластах березы извилистой, а также их поврежденность комплексом грызущих филлофагов и минеров. Показано, что филлофаги, в первую очередь слоники, предпочитают питаться молодыми листьями на концах ауксибластов. Тем самым избирательно повреждаются более мелкие листья как на ауксибластах, так и в пробе в целом. Феномен избирательности весьма распространен и может проявляться по-разному как при разных моделях распределения площади листьев вдоль оси удлиненного побега, так и при разном пищевом предпочтении насекомых. Методы исследований, которые исходят из допущения неизбирательного повреждения насекомыми по отношению к размеру листа, должны быть пересмотрены.

Ключевые слова: береза извилистая, ауксибласты, брахибласты, площадь листа, поврежденность филлофагами, методы исследований.

В исследованиях, имеющих отношение к величине листа, используются методические приемы, основанные на априорно допускаемом равенстве первоначальных размеров неповрежденного и поврежденного листа в пробе. Между тем в 80–90-х годах в ряде работ, преимущественно зарубежных (Nielsen, 1978; Whitham, 1978, 1983; Fuentes, Etchegaray, 1983; Bultman, Faeth, 1986; Auerbach, Simberloff, 1989; Faeth, 1989; Higashiura, Kikuzawa, 1990; Hiroaki, 1991; Bogacheva, 1994), было показано, что насекомые чаще выбирают для повреждения более крупные или более мелкие листья, чем средний лист. Это явление было продемонстрировано как для отдельных видов филлофагов, так и для всего их комплекса. Исследователи связывали этот выбор с морфологическими и анатомическими особенностями, присущими листьям определенного размера, с их химическим составом или даже с величиной листа как таковой.

Ранее (Bogacheva, 1994) на материале проб, в которых просматривался феномен "выбора насекомыми размера листа", мы показали, что этот выбор обусловлен предпочтительным питанием насекомых на молодых листьях и существованием определенной модели распределения площадей листьев на удлиненном побеге. Таким образом, в действительности насекомые выбирают для своего питания листья определенного возраста, что давно и хорошо известно энтомологам, и только связь величины и возраста листа (о чем энтомологам, по-видимому, известно гораздо меньше) дает на рандомизированной пробе эффект предпочтения насекомыми более крупных, чем средний, либо, напротив, более мелких листьев. К сожалению, эта работа и вообще вся полемика относительно упомянутого феномена, по-видимому, прошли мимо внимания отечественных исследователей. Поэтому мы намерены еще раз показать существование феномена "выбора насекомыми размеров листа", его происхождение и специально остановиться на методических приемах, предполагающих равенство размеров листьев, поврежденных и не поврежденных насекомыми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проба веток березы *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* была взята в начале августа 2000 г. в ближайших окрестностях г. Лабытнанги (лесотундра низовьев Оби) на узком участке березового редколесья длиной около полукилометра. В конце 70–80-х годах на этом участке ("площадка 2": Богачева, 1990, 1997) проводились регулярные наблюдения за составом комплекса филлофагов и поврежденностью березы. Береза высотой до 5–6 м редко имеет здесь форму одноствольного дерева; гораздо чаще это высокий кустарник, причем кусты могут состоять из многих рамет. По одной ветке длиной около 40 см было взято с 33 деревьев; общий объем пробы – 1500 листьев. Ветки брали случайным образом в нижней (до 2 м) части кро-

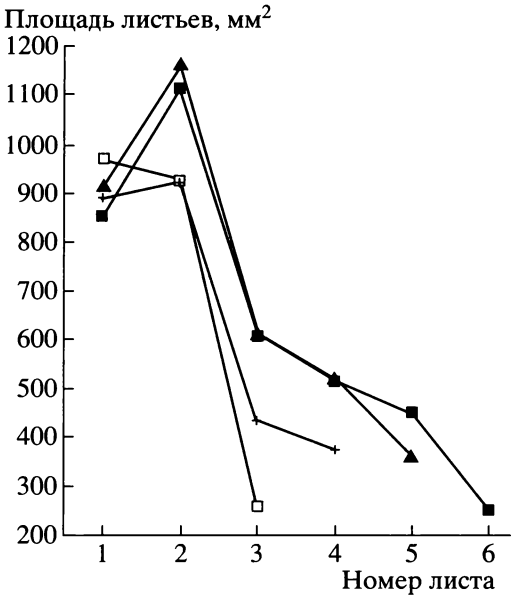

Рис. 1. Размер листьев на ауксибластах с разным числом листьев. Порядковые номера листьев начинаются от основания побега.

ны, с разных ее сторон. С поросли ветки для пробы не брали.

Площадь листьев предполагалось оценивать либо по их длине и ширине (через их произведение), либо по массе (через его массу и массу 1 см^2 листовой пластинки), так что каждый лист (листовая пластинка) в пробе был промерен с помощью линейки с точностью до 1 мм и взвешен на торзионных весах с точностью до 1 мг. Последующий расчет площади по этим данным потребовал введения специальной калибровочной шкалы, речь о которой пойдет ниже. Записи данных вели таким образом, чтобы из них была видна принадлежность каждого листа к удлиненному либо укороченному побегу, а на удлиненном – и положение листа вдоль оси побега. Порядковый номер листьев считался от основания побега. Поскольку некоторая часть листьев была утрачена вместе с их черешками, каждый удлиненный побег осматривали с лупой для установления возможных следов присутствия таких листьев. Это было необходимо, чтобы установить верный порядковый номер листа на побеге. Для каждого поврежденного листа пробы фиксировали также размер повреждения в баллах (Богачева, 1979) и его принадлежность к одной из выделенных ранее групп филлофагов (Богачева, 1990).

Для калибровочной шкалы взяли ветки такого же размера с 10 деревьев площадки. На этот раз воспользовались только неповрежденными листьями; их взвесили и обвели на миллиметровке, так что впоследствии получили данные по длине, ширине и площади каждого листа. Типы побегов, с которых брали листья, не регистрировали. Эта проба объемом 220 листьев была использована для установления соотношения линейных размеров листьев с их площадью, а также площади и массы листа.

При работе с калибровочной шкалой было установлено, что расчет площади по длине и ширине листа дает в среднем вдвое меньшие отклонения вычисленной площади листа от реальной, чем расчет по общей массе и массе 1 см^2 листовой пластинки (ошибка среднего составляет в первом случае 4.19%, во втором – 8.39% от среднего арифметического). Более того, поскольку связь массы и площади криволинейна, используя второй метод, мы переоцениваем площадь крупных и недооцениваем площадь мелких листьев. Первый метод также имеет то добавочное преимущество, что по длине и ширине листа мы без дополнительных поправок определяем не только площадь неповрежденных, но и большинства поврежденных листьев. Поэтому, вычислив соотношение произведения длины и ширины каждого листа в калибровочной шкале и площади этого листа, мы получили линейную зависимость: $S = 0.657\ ld - 2.187$, где S – площадь, l и d – соответственно длина и ширина листа. Этот способ определения площади листа встречается и в литературе (например, Vuorisalo et al., 1989).

У части поврежденных листьев (их в пробе было 72) нельзя было промерить длину либо ширину. Тогда недостающий промер определяли по формуле $d = 0.925\ l + 0.578$, также полученной из калибровочной шкалы по линейной зависимости длины и ширины листа. Затем по двум промерам площадь определяли по формуле, приведенной выше.

Наконец, 27 листьев в пробе были объедены так, что у них нельзя было промерить ни длину, ни ширину. Большинство их (25) располагалось на удлиненных побегах; их примерную площадь установили, воспользовавшись средними соотношениями размеров последовательных листьев на удлиненных побегах (см. рис. 1). Площадь двух листьев, расположенных на брахибластах, считали средней для брахибластов данной ветки.

Таким образом была рассчитана площадь каждого листа в пробе, как неповрежденного, так и поврежденного (до его повреждения, т.е. включая отчужденный к моменту взятия пробы участок листа), и весь массив данных был подготовлен для дальнейшей работы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение размеров листьев в пробе. Средний размер листа во взятой пробе составлял 761.3 мм^2 (см. таблицу). При этом общий материал пробы включал ветки с заметно разным сред-

Размер среднего листа в разных категориях листьев пробы, мм^2

Категория побегов	Категория листьев	Средняя площадь листа, $M \pm m$	Число листьев, n
Ауксибласты	Неповрежденные	838.6 ± 22.8 (126–1801)	186
	Поврежденные	570.6 ± 17.1 (116–1653)	389
	Все листья	657.6 ± 14.7 (116–1801)	575
Брахибласты	Неповрежденные	809.8 ± 12.1 (163–1805)	659
	Поврежденные	865.6 ± 20.4 (150–2166)	266
	Все листья	825.9 ± 10.5 (150–2166)	925
Вся проба	Неповрежденные	816.2 ± 10.7 (126–1805)	845
	Поврежденные	690.4 ± 14.3 (116–2166)	655
	Все листья	761.3 ± 8.2 (116–2166)	1500

ним размером листа – от 450.6 ± 17.1 (n = 59) до 1111.2 ± 48.4 мм^2 (n = 53). Некоторую долю изменчивости составляла здесь внутрикронная; поскольку крона дерева в данной пробе представлена одной веткой, количественно охарактеризовать эту составляющую общей изменчивости в нашем случае нельзя, хотя из предыдущих исследований мы знаем, что она относительно невелика (Bogacheva, 1994). Основная доля принадлежит индивидуальной изменчивости. Деревья с крупными и мелкими листьями, выделенные на участке при осмотре, сохраняли свой статус из года в год. Это была именно индивидуальная, а не микробиотопическая изменчивость, поскольку растения с крупными и мелкими листьями зачастую росли рядом. С возрастом растения величина листа тоже не могла иметь значительной корреляции, так как растения всех возрастов бывали и крупно-, и мелколистными.

Из 1500 листьев пробы 925 (61.67%) располагались на 449 брахибластах, остальные – на 135 ауксибластах. Средний размер листа брахибласта заметно (примерно на 25%) превышал таковой ауксибласта. И те и другие в пробе заметно варьировали, причем пределы варьирования у ауксибластов и брахибластов примерно одинаковы (см. таблицу). На ветке брахибласт с крупными листьями может соседствовать с брахибластом, листья которого в 2–3 раза мельче; такой же разброс размеров листьев может быть и внутри одного брахибласта. Изменчивость средних размеров листа ауксибластов внутри ветки значительно ниже, чем у брахибластов, но у них выше внутрипобеговые различия в размере листьев, включающие сериальную составляющую (Bogacheva, 1994), т.е. размеры листьев закономерно меняются вдоль оси побега: второй лист ауксибласта обычно (кроме побегов с 3 листьями) несколько больше первого, а дальше листья последовательно уменьшаются (рис. 1). Самые мелкие находятся на верхушках побегов, так что они являются и самыми молодыми; это обстоятельство имеет решающее значение для дальнейшего обсуждения.

Распределение повреждений в пробе. В пробе насчитывалось 655 поврежденных листьев, что составляет 43.7% от их общего количества. При этом отчуждение площади листьев составило 4.3%. Эти цифры вполне соответствуют среднему уровню для данной площадки, который неоднократно определяли в 70–90-х годах (Богачева, 1990, 1997).

Основная масса повреждений относилась к двум типам (Богачева, 1990): 1) погрызы листа разной величины, начинающиеся обычно от края листовой пластинки и принадлежавшие либо пяденице *Epirrita autumnata* Bkh., либо некоторым одиночным пилильщикам Tenthredinidae; 2) небольшие извилистые погрызы края листовой пластинки, принадлежавшие слоникам *Polydrusus ruficornis* Bonsd. Они встречались соответственно на 16.8 и 30.0% всех листьев. Еще около 2% листьев было повреждено листоедами *Phratora polaris* Schneid., и 5 типов повреждений, в основном мины, встречались единично. Следовательно, состав филлофагов тоже был типичным для площадки.

По веткам повреждения располагались весьма неравномерно: доля поврежденных листьев на ветке составляла от 20.5 до 91.7%. Вероятно, здесь велика доля микробиотопической изменчивости, особенно для слоников, но, несомненно, есть и некоторая доля внутрикронной (по уровням и сторонам кроны одного дерева) вариабельности.

Насекомые-филлофаги тяготели к ауксибластам, на которых они повредили в среднем 67.6% листьев, тогда как на брахибластах – только 28.8%. Это предпочтение выявлено у филлофагов обеих основных групп и явно обусловлено избирательным питанием на молодых листьях, так что листья на верхушках ауксибластов были повреждены почти полностью (рис. 2).

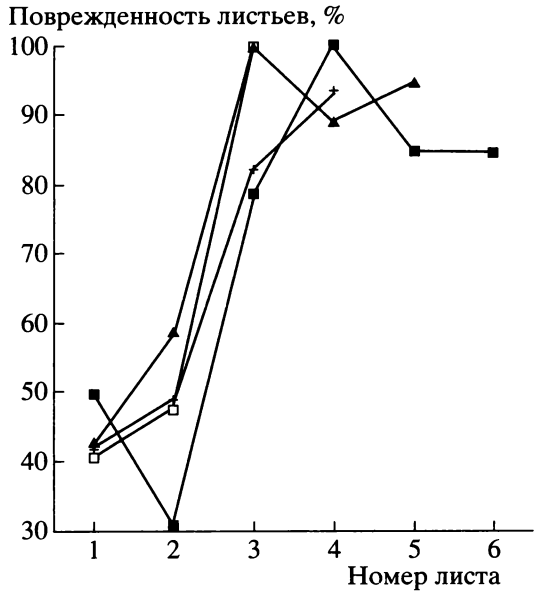

Рис. 2. Поврежденность листьев на ауксибластах с разным числом листьев.

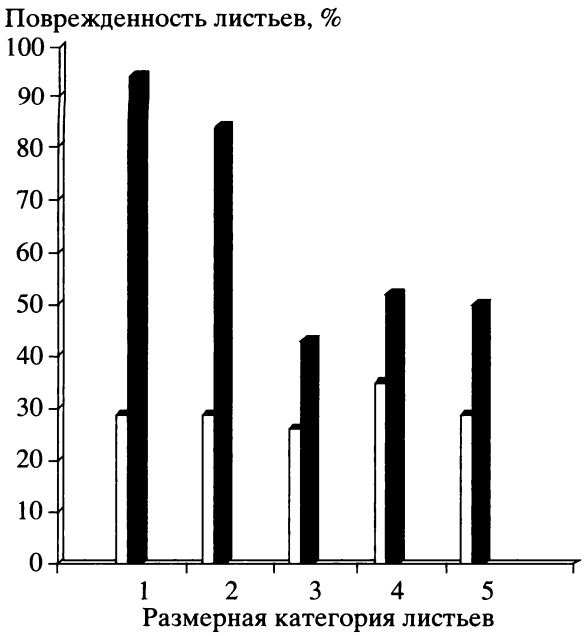

Рис. 3. Связь поврежденности и размера листьев на ауксибластах (черные столбики) и брахибластах. 1–5 – размер листа, мм^2: 1 – до 300; 2 – 301–600; 3 – 601–900; 4 – 901–1200; 5 – более 1200.

Связь поврежденности с размером листа. На общем материале пробы выявлена заметная избирательность насекомых в отношении размеров листа: размер среднего поврежденного листа заметно меньше размера среднего листа пробы (см. таблицу). Нас интересует причина этого явления.

Как было показано выше, от ветки к ветке пробы меняется как размер листьев, так и их поврежденность. Однако связи размера листа с поврежденностью в этом плане не найдено – как для общей поврежденности, так и для любого из двух основных типов повреждений: все вычисленные коэффициенты корреляции очень низкие. Следовательно, причиной предпочтения насекомыми мелких листьев не является выбор насекомыми (по каким-то неизвестным нам параметрам, возможно, только коррелирующим с размером листа) мелколистных деревьев на участке. Значит, причину такого предпочтения надо искать внутри дерева.

Мы выявим ее, если обратимся к избирательности насекомыми размеров листьев на брахибластах и ауксибластах. Приблизительно одинаковый размах изменчивости листьев как на брахибластах, так и на ауксибластах представляет насекомым одинаковые возможности для выбора предпочитаемых размеров листа, если таковой у них существует. Оказывается, однако, что в брахибластах все размерные классы листьев повреждаются примерно с одинаковой частотой (рис. 3), поэтому средний размер поврежденного листа не отличается от среднего листа брахибласта (см. таблицу). Напротив, в ауксибластах доля поврежденных мелких листьев значительно выше, чем крупных (см. рис. 3), поэтому средний поврежденный лист заметно мельче среднего листа ауксибласта. Мелкие листья, избирательно повреждаемые насекомыми, – это листья на верхушках ауксибластов (см. рис. 2), т.е. молодые листья. Таким образом, за "выбором насекомыми мелких листьев" стоит предпочтение ими молодых листьев, которое обнаруживают в природе многие группы насекомых. Если размер листа не связан с его возрастом (как на брахибластах, листья которых раскрываются одновременно), феномен "выбора размера листа" не обнаруживается.

ОБСУЖДЕНИЕ

"Выбор насекомыми листьев определенного размера" был обнаружен многими исследователями и широко обсуждался в литературе конца 70-х–начала 90-х годов. Чаще выявлялась избирательная повреждаемость более крупных листьев, что давало возможность либо предполагать в качестве первопричины этого явления размер листа как таковой, особенно для насекомых, которые не могут сменить лист в течение жизни, – например, трубковерты, минеры или галлообразователи (Auerbach, Simberloff, 1989; Faeth, 1989; Higashiura, Kikuzawa, 1990; Hiroaki, 1991), либо считать крупные листья листьями "хорошего качества", благоприятными для питания насекомых (Whitham, 1978, 1983; Zucker, 1982; Bultman, Faeth, 1986). Это определенно приводило к противоречиям,

когда в группе экологически сходных видов обнаруживались противоположные тенденции по отношению к размеру листа (Bultman, Faeth, 1986). Попытки обсуждать связь размеров листа с его возрастом (Rhomberg, 1984; Higashiura, Kikuzawa, 1990) не были должным образом осмыслены; обычно же в распоряжении исследователей была так называемая "рандомизированная проба", где принадлежность листа к типу побега была утрачена. Мы (Bogacheva, 1994) показали, что выбор листьев определенного возраста дает на рандомизированной пробе эффект, который характеризуется исследователями как "выбор размеров листа", и что одна и та же причина может порождать как "выбор крупного", так и "выбор мелкого" листа.

Избирательное повреждение более мелких листьев у березы извилистой мы продемонстрировали на материале конкретной пробы, взятой с определенного участка. Для этого участка, как и для других площадок в низовьях Оби, где слоники *Polydrusus ruficornis* составляют существенную часть березовых филлофагов, такая направленность избирательности будет постоянной. Она лишь несколько модифицируется конкретными погодными условиями данного года. В те годы, когда роль слоников уменьшается и на первое место выходят другие филлофаги (Богачева, 1997), этот эффект может быть в значительной мере стерт, поскольку другие важные в данном регионе филлофаги березы (пяденица *E. autumnata* и одиночные пилильщики) обычно не проявляют выраженного предпочтения к молодым листьям. Поэтому на тех площадках, где слоников нет, "выбора мелких листьев" можно было бы ожидать только в отдельные годы; так, в сухой вегетационный сезон 2000 г. предпочтение к молодым листьям проявили и одиночные пилильщики.

Существуют растения, у которых размер листа увеличивается от основания к верхушке побега; такова, например, ива. Тогда в случае преобладания филлофагов, проявляющих предпочтение к молодым листьям (т.е. листьям на верхушке побега), обнаруживается "выбор филлофагами крупного листа". Мы показали его в тех же условиях Приобской лесотундры на иве филиколистной *Salix phylicifolia* (Bogacheva, 1994).

Таким образом, избирательная повреждаемость филлофагами листьев определенного размера может быть неодинаковой для разных растений, для одного растения в различных местах и в разные годы, так как состав группировок насекомых-филлофагов может различаться. Внутри одной группировки можно найти виды с противоположными тенденциями к "выбору размеров листа" согласно экологии их питания, что могло бы препятствовать формированию тенденции, общей для всего комплекса видов. Тем не менее существование такой тенденции показано неоднократно (Nielsen, 1978; Fuentes, Etchegaray, 1983; Bogacheva, 1994), что заставляет нас по-новому взглянуть на некоторые методы, применяемые для разных целей как ботаниками, так и зоологами.

Ряд исследователей (Рафес и др., 1972; Haukioja, Koponen, 1975; Mauffette, Oechel, 1989) оценивает изъятие площади листа насекомыми, просто вычитая массу поврежденного листа из массы неповрежденного. При этом молчаливо предполагается, что до повреждения листья в среднем были равными. На самом деле это не так. Если насекомые, как в нашем случае, для своего питания используют более мелкие листья, то разница между поврежденным и неповрежденным листом включает не только массу съеденного участка, но и первоначальную разницу в их размерах (массе). Средний размер изъятия, вычисленный таким способом для нашей пробы, составил бы около 11.5%, в то время как на самом деле он немногим превышает 4%. Если же выбираются в среднем более крупные листья, то разница между поврежденным и неповрежденным листом, напротив, окажется меньше массы съеденного участка. Наконец, если первоначальное превышение было большим, чем размер отчужденной площади, поврежденный лист останется более крупным, чем неповрежденный, и применить этот метод будет просто невозможно.

Случаи, когда поврежденный лист в пробе сходен по размерам с неповрежденным или даже превышает его, некоторые исследователи (Носова, Фомичева, 1979; Рафес, 1980) считают доказательством компенсаторного роста поврежденного листа. В свете возможного выбора насекомыми для питания более крупных листьев понятно, что такое доказательство не имеет силы. В качестве примера нами (Bogacheva, 1994) была продемонстрирована ива филиколистная: повреждаемый лист в пробе оказался в среднем на 32% больше неповреждаемого, изъято же у повреждаемого листа было в среднем 18%, т.е. он даже после повреждения остался в среднем крупнее неповрежденного.

Наконец, у ботаников принято проводить различные сравнения, используя неповрежденные листья. Так, этим способом сравниваются размеры средних листьев брахибластов и ауксибластов (Ермолова и др., 2000). При этом предполагается, очевидно, что неповрежденные листья адекватно представляют средние листья побегов. На нашем материале мы убедились, что при существовании у насекомых избирательности в отношении листьев определенного размера это не так: если на брахибласте неповрежденный лист действительно не отличается от среднего, то на ауксибласте неповрежденными гораздо чаще остаются более крупные листья, у основания побега (см. рис. 1 и 2).

Сравнивая только неповрежденные листья брахибластов и ауксибластов в нашей пробе, мы решили бы, что эти побеги по величине листьев не различаются, тогда как на самом деле средний лист ауксибласта достоверно мельче (см. таблицу).

Поскольку из-за наличия избирательности неповрежденные листья не характеризуют адекватно и средний лист всей пробы, нельзя сравнивать по неповрежденным листьям размеры листьев разных видов растений, а также одного вида в разных местах и в разные годы: при изменении состава группировок насекомых-филлофагов может меняться и их избирательность в отношении размеров листа. Все эти сравнения следует проводить, используя и поврежденные, и неповрежденные листья в их естественном соотношении. Конечно, в ряде конкретных случаев избирательность насекомых в отношении размеров листа может отсутствовать, и тогда сравнения на неповрежденных листьях возможны; но следует еще выявить отсутствие избирательности, а эта операция все равно потребует работы и с неповрежденными, и с поврежденными листьями. Второй метод, дающий правильные результаты, – проводить сравнения только на одновозрастных листьях (если это возможно: например, при изучении пространственной и временной изменчивости размеров листьев одного вида). У таких деревьев, как береза, удобно использовать для этого листья брахибластов.

Суммируя сказанное выше, мы считаем, что установление факта избирательности насекомых в отношении размеров листа заставляет нас пересматривать некоторые методы исследований, в том числе устоявшиеся и кажущиеся естественными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И.А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УрО АН СССР, 1979. С. 110–116.

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов с кормовыми растениями и их адаптации к существованию в южной Субарктике. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1997. 45 с.

Ермолова Л.С., Уткин А.И., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А. Связь типов побегов со структурой листовой поверхности в пологе древостоев березы // Лесоведение. 2000. № 1. С. 68–78.

Носова Л.М., Фомичева Л.И. Особенности консортивных связей популяции лещины обыкновенной в лесах Подмосковья // Бюлл. МОИП. Отд.биол. 1979. Т. 84. № 2. С. 21–28.

Рафес П.М. Биогеоценологические исследования растительноядных лесных насекомых. М.: Наука, 1980. 168 с.

Рафес П.М., Гниненко Ю.И., Соколов В.К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. № 6. С. 8–19.

Auerbach M., Simberloff D. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth // Ecol.Entomol. 1989. V. 14. P. 131–140.

Bogacheva I.A. Leaf size selection by insects: a phenomenon created by random sampling // Oikos. 1994. V.69. № 1. P. 119–124.

Bultman T.L., Faeth S.H. Leaf size selection by leaf-mining insects on *Quercus emoryi* (Fagaceae) // Oikos. 1986. V. 46. № 3. P. 311–316.

Faeth S.H. Novel aspects of oak host tree resistance to leaf miners // Abstr. of lectures and posters of the 7-th Int. Symp. on Insect-Plant Relationships. Budapest, 1989. P. 13.

Fuentes E.R., Etchegaray J. Defoliation patterns in matorral ecosystems // Mediterranean Type Ecosystems: Role Nutrients. Berlin e.a., 1983. P. 525–542.

Haukioja E., Koponen S. Birch herbivores and herbivory at Kevo // Ecol. Stud. 1975. V. 17. P. 181–188.

Higashiura Y., Kikuzawa K. Oviposition site selection by eriocraniid moth in heterogeneous environments on *Alnus* leaves // Dev. Ecol. Perspect. 21st Cent., 5-th Int. Congr. Ecol., Yokohama. Aug. 23–30, 1990. Yokohama, 1990. P. 117.

Hiroaki S. Differential resource utilization and cooccurrence of leaf miners on oak (*Quercus dentata*) // Ecol. Entomol. 1991. V.16. № 1. P. 105–113.

Mauffette Y., Oechel W.C. Seasonal variation in leaf chemistry of the coast live oak *Quercus agrifolia* and implications for the California oak moth *Phryganidia californica* // Oecologia. 1989. V. 79. № 4. P. 439–445.

Nielsen B.O. Food resource partition in the beech leaf-feeding guild // Ecol. Entomol. 1978. № 3. P. 193–201.

Rhomberg L. Inferring habitat selection by aphids from the dispersion of their galls over the tree // Amer. Nat. 1984. V. 124. № 5. P. 751–756.

Vuorisalo T., Walls M., Niemelä P., Kuitunen H. Factors affecting mosaic distribution of galls of an eriophyid mite, *Eriophyes laevis*, in alder, *Alnus glutinosa* // Oikos. 1989. V. 55. № 3. P. 370–374.

Whitham T.G. Habitat selection by *Pemphigus* aphids in response to resource limitation and competition // Ecology. 1978. V. 59. P. 1164 –1176.

Whitham T.G. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defence against rapidly evolving pests // Variable plants and herbivores in natural and managed ecosystems. N.Y.: Acad. Press, 1983. P. 15–41.

Zucker W.J. How aphids choose leaves: the role of phenolic in host selection by a galling aphid // Ecology. 1982. V. 63. № 4. P. 972–981.