РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 г.

ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД

3

1992

МОСКВА • «НАУКА»

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

№ 3 май—июнь 1992

МЕТОДИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 595.7 : 578.087 : 632.038

© 1992 г. И. А. БОГАЧЕВА

СРАВНЕНИЕ МЕТОДОВ УЧЕТА ПОТЕРЬ ПЛОЩАДИ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ ОТ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ

Дан общий обзор методов, применяемых для этой цели. Подробно обсуждается весовой метод (сравнение средней массы поврежденного и неповрежденного листьев в пробе). На конкретном материале сравниваются результаты оценки, полученной планиметрическим и весовым методами; исследуются причины расхождений. Точность и одновременно быстрота оценки лучше всего обеспечиваются применением современных планиметров и глазомерной (балльной) оценкой съеденной доли листа. Предложено отказаться от использования весового метода. Обсуждается также влияние роста листа на правильность оценки размеров отверстия в нем в конце вегетационного сезона.

Древесные филлофаги, изъятие листовой поверхности, методы измерения, рост листа и отверстия в нем, береза, ива.

Методы оценки доли фотосинтезирующей поверхности, изъятой грызущими филлофагами, разрабатывались и широко обсуждались в 60—70-х годах. В это время в рамках Международной биологической программы накапливались первичные данные по количественным закономерностям перехода вещества с одного трофического уровня на другой, необходимые для понимания функционирования различных экосистем и их отдельных звеньев. Эти задачи были выполнены, и, насколько можно судить по современным публикациям, период «глобального обследования» кончился. Оценки изъятия фотосинтезирующей поверхности в настоящее время чаще применяются для характеристики либо роли того или иного филлофага (сельское хозяйство, лесозащита и др.), либо нагрузки филлофагов на кормовые растения в рамках изучения их взаимоотношений; такие работы сейчас весьма популярны, особенно за рубежом.

Просмотр текущей литературы убеждает, что неясности, вызывавшие у исследователей сомнения в правомерности использования некоторых методов оценки изъятия листовой поверхности 20 лет назад, к сожалению, сохраняются и по сей день. С другой стороны, десятилетиями используются методы, которые дают ненадежные результаты. Цель настоящей статьи — кратко ознакомить исследователя со всем разнообразием методов, применяемых для решения этой задачи, и предостеречь его от методически неверных решений.

Все методы оценки изъятия фотосинтезирующей поверхности подразделяются на две большие группы в зависимости от того, что является отправным пунктом оценки: сам филлофаг или следы его деятельности на растении (погрызы).

Первая группа методов

В качестве исходных величин для расчета используются показатели численности и некоторые энергетические характеристики; обычно это бывает потребление корма (в абсолютных величинах или в процентах от массы тела) за определенный период времени — сутки, личиночный возраст или весь период развития. Эти показатели определяются исследователем экспериментально; он может также использовать литературные данные и некоторые собственные допущения. Вторая необходимая величина — сезонные изменения численности; наблюдатель получает их при полевых исследованиях. В результате рассчитывается потребление корма на единицу учета (1000 листьев, модельное растение, единица площади проективного покрытия и т. д.) всеми особями филлофага за сезон.

Для определения искомой величины — изъятой доли площади (или фитомассы) листьев необходимо еще знать эту площадь. Определять ее следует в период питания филлофага или вводить поправку на рост листьев, делая это в конце сезона, иначе рассчитанная величина изъятия окажется заниженной. В целом метод довольно трудоемок, требует частых оценок численности филлофага в течение сезона и скорее может быть применен для оценки роли какого-либо одного вида [19, 27]. Но в отдельных случаях метод применялся и для оценки потребления листвы всеми членами сообщества, например листогрызущими насекомыми дуба и граба [21].

К этой же группе методов относится еще простой, правда, редко применяемый метод оценки съеденной фитомассы по массе экскрементов филлофага. Ловушки для экскрементов устанавливают на земле, попавший в них материал взвешивают; для оценки съеденной фитомассы необходимо теперь только знать коэффициент ассимиляции, определяемый путем эксперимента. Как рассчитать изъятую долю фитомассы листьев, говорилось ранее.

Трудность этой группы методов — наличие «огрызков», не поедаемых, но отторгаемых участков листовой пластинки. Поскольку в понятие «доля отчуждаемой фитомассы» входят не только съеденные ткани, но и «огрызки», их количество надо определять. По отношению к поедаемому корму они могут составлять очень разную долю, вплоть до количества, близкого к потребленной фитомассе [1]. Следует иметь в виду, что не только разные филлофаги на одной породе, но и один филлофаг на разных породах производит разное количество «огрызков». Для его оценки можно собирать «огрызки» в ловушки как экскременты [21], либо определять их количество в каждом данном случае методом полевого эксперимента [1].

Вторая группа методов

В качестве исходного пункта предполагается непосредственное измерение отверстий, сделанных насекомыми в листьях. Существуют три основных метода определения величины этих отверстий: планиметрический метод (измерение площади отверстий по миллиметровке, планиметрами и т. д.); весовой метод; глазомерная оценка величины выеденных участков листа.

Планиметрические методы. Простейший вариант — подсчитывать площадь выеденного участка листа, наложив лист на миллиметровую бумагу [13, 28]. Для мелких отверстий предложено использовать окуляр-микрометр [7]. Но и то и другое — однообразный и малопроизводительный труд. Поэтому многие исследователи пытались механизировать его, используя разного рода планиметры, или предлагали хотя бы ускорить работу в поле, получая там фотографические отпечатки листьев и измеряя отверстия в них уже в лабораторной обстановке.

Для хвои существует модификация планиметрического метода: масса съеденной хвои устанавливается по длине сгрызенного участка хвоинок [5]. Видимо, можно использовать этот метод и для других растений с линейными листьями.

Весовой метод определения количества съеденного корма предполагает определение разницы между массами среднего поврежденного и неповрежденного листьев в пробе; эта разница принимается за массу съеденного участка листа [11, 12, 18, 23]. Нам неизвестно, пробовал ли кто-нибудь сравнивать результаты, полученные этим методом, с тем, что получается, скажем, при использовании планиметрического метода. Мы провели такую работу и приведем здесь результаты нашего сопоставления. Но сначала выскажем теоретические соображения.

В последнее время довольно часто появляются сообщения, что насекомые избирательно питаются листьями какого-то определенного размера [14, 26, 31]. Не будем сейчас обсуждать причины этого феномена, но сам он показан довольно убедительно. Обычно такое предпочтение демонстрируется для отдельных видов; поскольку даже в компактных экологических группах существуют виды с разными тенденциями предпочтения [14], в комплексе видов эти тенденции могли бы компенсировать друг друга. Однако в реальных сообществах, как правило, имеются доминирующие виды со своим предпочтением к размеру листа. Поэтому тенденцию выбора листьев определенного размера (например, более крупных) находят и для комплекса видов филлофагов [17].

Но если для своего питания насекомые выбирают в среднем более крупный лист, то разница между поврежденным и неповрежденным листом окажется меньше массы съеденного участка поврежденного листа. И наоборот, если насекомые предпочитают более мелкий лист, то разница между поврежденным и неповрежденным листом включает не только массу съеденного участка, но и первоначальную разницу в их размерах (массе).

Чтобы проверить эти теоретические соображения, мы оценили изъятие в одних и тех же пробах планиметрическим и весовым методами. Был использован материал по березе извилистой Betula pubescens ssp. tortuosa и иве филиколистной Salix phylicifolia, взятый в окрестностях г. Лабытнанги (низовья Оби, зона лесотундры) в 1989 и 1990 гг. На березе брали пробы с отдельных деревьев; проба включала 5—6 веток с общим числом листьев около 300. Каждый лист в пробе был взвешен. Размеры отверстий на поврежденных листьях измеряли по миллиметровке и затем путем взвешивания листовых высечек определенного размера переводили в единицы массы. Материал по иве представлен в виде одной общей пробы, взятой с нескольких рядом растущих кустов; он обработан так же, как и пробы с березы.

При оценке изъятой площади листьев планиметрическим методом изъятую фитомассу (площадь отверстий, переведенную в единицы массы) относили к общей массе листьев в пробе; ее получали путем сложения массы неповрежденных, массы поврежденных листьев и изъятой фитомассы. Используя весовой метод, изъятую фитомассу определяли как разницу в средней массе поврежденного и неповрежденного листа, умноженную на число поврежденных листьев. Эту величину относили к общей массе листьев в пробе, определенной, как в предыдущем случае.

Из табл. 1 видно, что результаты, полученные весовым методом, могут в несколько раз отличаться от величины, полученной планиметрическим методом. На участках, где брали пробы с березы, среди ее филлофагов обычно преобладают слоники Polydrusus ruficornis [3]; в таком случае (деревья 2, 4 и 7—14, табл. 2) оценка, полученная весовым методом, обычно завышена. Дело в том, что слоники — летний вид, предпочитающий питаться на молодых листьях, т. е. на верхушке ауксибласта. Размеры листьев уменьшаются у березы от основания к верхушке ауксибласта. Таким образом, получается, что слоники как бы выбирают для повреждения наиболее мелкие листья в кроне, и поврежденный лист изначально меньше неповрежденного. Эта величина входит в разницу между массой поврежденного и неповрежденного листа, которую при использовании весового метода целиком принимают за изъятую фитомассу. При данном составе консорций это ошибка однонаправленная. Если же меняется состав консорций и преобладают

Таблица 1

Сравнение оценок изъятой доли листовой поверхности березы, полученных планиметрическим и весовым методами

Номер дерева	Неповрежденные листья (1)		Поврежденные листья (2)		Разница в массе (1) и (2), мг	Масса изъятого материала, мг	Оценка изъятия, % от общей площади листьев	
	n	средняя масса листа, мг	*n*	средняя масса листа, мг			планиметрическая	весовая
				1989 г.				
1	298	153,9	81	150,5	3,4	10,3	1,42	0,47
2	240	215,4	241	179,4	36,0	7,9	1,97	8,37
3	342	147,6	117	139,9	7,7	5,3	0,92	1,33
4	237	166,9	228	154,0	12,9	3,9	1,18	3,79
5	242	187,1	198	176,2	10,9	20,2	4,75	2,74
6	238	216,2	165	203,3	13,0	6,8	1,30	2,46
				1990 г.				
7	192	142,4	134	125,2	17,2	6,3	1,88	4,97
8	53	136,0	267	131,1	4,9	4,9	3,01	3,01
9	68	204,0	204	182,9	21,1	5,0	1,95	7,76
10	39	141,9	332	134,8	7,1	6,2	3,93	4,48
11	67	239,3	162	226,0	13,3	9,8	2,93	3,93
12	142	167,9	163	131,2	36,7	8,3	2,90	11,68
13	149	181,5	134	155,9	25,6	10,4	2,82	6,68
14	95	136,5	209	125,3	11,1	7,3	3,75	5,69

Таблица 2

Поврежденность листьев березы разными группами филлофагов, %

Номер дерева	Слоники	Листоеды	Пяденица Epirrita autumnata и одиночные пилильщики	Общая, включая минеров
		1989 г.		
1	4,5	0,0	17,4	21,4
2	36,8	0,0	15,2	50,1
3	2,4	2,4	20,3	25,5
4	36,8	0,4	14,4	49,0
5	0,0	3,0	37,5	45,0
6	7,4	3,7	30,5	40,9
		1990 г.		
7	24,2	1,5	11,3	41,1
8	82,2	2,5	1,2	83,4
9	70,6	0,4	5,9	75,0
10	86,8	1,6	7,8	89,5
11	67,7	5,2	8,7	70,7
12	38,7	2,3	8,5	53,4
13	27,9	3,2	18,0	47,3
14	58,9	0,0	11,5	68,8

виды, предпочитающие не мелкие, а крупные листья (например, питающиеся на брахибластах), отклонения могут быть противоположными (табл. 1 и 2, деревья 1 и 5).

Наконец, при предпочтении насекомыми крупных листьев и отчуждении небольшой доли листа использовать весовой метод часто бывает вообще нельзя — в случаях, когда размер отчуждения меньше первоначальной разницы

между поврежденным и неповрежденным листом. Такая ситуация складывается на ивах, у которых наиболее крупные листья находятся в верхней части побега, где предпочитают питаться насекомые [4]. Для обработанной нами пробы для ивы S. phylicifolia средняя масса неповрежденного листа составляла 39,1 мг ($n = 402$), поврежденного — 53,1 мг ($n = 196$). Изъятие, оцененное планиметрическим методом, составляло 5,5%; применить весовой метод невозможно.

Подытоживая все сказанное о весовом методе, считаю, что пользоваться им можно было бы только при отсутствии разнолистности у растения либо избирательности питания у насекомых. Поскольку правилом является обратная ситуация (или по крайней мере для выяснения ситуации требуется самостоятельное исследование), использовать весовой метод мы не рекомендуем.

Глазомерная оценка изъятой доли листовой поверхности также применяется довольно часто. Принцип ее был изложен в «Программе и методике биогеоценологических исследований» [9]. Он заключается в том, что повреждение каждого листа оценивается визуально и относится к одной из принятых заранее категорий (например, 0%; 1—5; 6—10; 11—25% и т. д.) изъятия. Исходя из средней доли изъятия для каждой категории, изъятие для всей пробы определяется как средневзвешенное. В таком виде (с небольшими вариациями) этот метод обычно и используется [6, 16, 20, 22, 24]. Мы в свое время предлагали использовать этот же метод [2] с тем отличием, что доля изъятия для каждой категории не принимается как средняя, а каждый раз оценивается заново (путем измерения определенного числа листьев по миллиметровке). Мы показали, что при объеме пробы около 1500 листьев оценка, полученная этим методом, удовлетворительно совпадает с планиметрической; отклонение не превышает 15%. При этом глазомерная оценка менее трудоемка, не требует специального оборудования, дает большую экономию времени в полевых условиях и поэтому намного расширяет возможности исследователя.

Интересный метод быстрой оценки изъятия предложили Л. Р. Фокс и П. А. Морроу [16]. Изучая повреждаемость эвкалиптов, они установили, что доля изъятой фитомассы хорошо коррелирует: у слабо повреждаемых видов — с долей неповрежденных листьев; у сильно повреждаемых видов — с долей сильно поврежденных листьев ($r^2 = 0{,}88$). Метод позволяет определить изъятие с точностью, вполне достаточной для экологических целей. Правда, он требует большой предварительной работы для установления калибровочной шкалы, и шкала эта своя для каждого вида растений (добавим к этому утверждению авторов: и для любой ситуации, могущей изменить состав консорций). Однако при длительных работах с одним и тем же видом растений в стабильной ситуации метод вполне пригоден.

Увеличение отверстий при росте листа

Необходимо рассмотреть суть возражений против измерения отверстий в листе, которые заставляют многих исследователей принципиально отвергать сам этот подход. Они сводятся к тому, что лист растет, отверстие растягивается с ростом листа и при измерении его в конце сезона оказывается больше первоначальных размеров. Надо сразу сказать, что это возражение должно относиться к любому способу измерения отверстий в листе, производятся ли они в единицах площади, массы или (как при глазомерной оценке) в баллах; возражать против планиметрической и балльной оценки [10, 11] и использовать по этим соображениям весовой метод [11, 12] — простое недоразумение.

Обратимся теперь к сути возражений. Возражения типа «отверстие растягивается с ростом листа» [8] не имеют силы, если отверстие растягивается пропорционально всей площади листа, так как в процентном отношении оно остается одним и тем же в любой момент сезона. Другое дело, когда против этого способа выступают исследователи, ставящие своей задачей определить не изъятую долю площади, а реально съеденную насекомыми фитомассу листьев:

Таблица 3

Рост листа и отверстия в нем у разных древесных пород

Вид растения	*n*	Кратность изменения размеров за время опыта		Отверстие, % от площади листа		Изменение относительных размеров отверстия, % от первоначального
		листа	отверстия	до опыта	после опыта	
Береза пушистая	16	2,41	2,77	6,00	6,87	+14,50
Яблоня	10	1,28	1,41	4,73	5,19	+9,73
Черемуха Маака	14	1,19	1,24	3,13	3,26	+4,15
Сирень обыкновенная	7	2,82	2,75	7,44	7,27	-2,28
Сирень персидская	12	2,48	2,14	5,77	4,98	-13,69

измерение ее в конце сезона по отверстиям в листе действительно приводит к завышению оценки [25, 30]. Для этих целей надо вводить поправку на рост листа.

Наконец, некоторые авторы [10, 29] указывают, что отверстие в листе растягивается не пропорционально площади листа, а зарастает либо, напротив, загнивает с краев. Впрочем, не все исследователи это подтверждают. Так, при изучении роста листьев тюльпанного дерева Liriodendron tulipifera было показано, что и лист, и отверстие в нем увеличиваются одинаково [25]. Если же непропорциональность обнаруживается, то хотелось бы знать, насколько она велика.

В поисках ответа на этот вопрос в начале вегетационного сезона 1990 г. в Ботаническом саду г. Екатеринбурга мы нанесли искусственные повреждения листьям пяти видов деревьев. Круглая высечка размером 0,5 см^2 не пересекала центральную жилку и не касалась края листа. Лист до начала наблюдения, а по окончании — лист и отверстие измеряли по миллиметровке. Результаты приводятся в табл. 3.

Опыт занял чуть больше 2 мес. К концу этого срока рост листьев, находившихся под наблюдением, давно завершился. Для разных видов растений были получены разные результаты: при новом измерении отверстие составляет либо бо́льшую, либо меньшую долю от площади выросшего листа. При этом ни в одном случае не было отмечено «загнивания края» либо, напротив, «зарастания» отверстия. Но было обнаружено, что у одних видов растений (персидская сирень) край отверстия остается цельным, но плоскость листа при этом приобретает заметную кривизну. По миллиметровке мы в этом случае измеряли, собственно, площадь не самого отверстия, а его проекции. В других случаях (береза, яблоня) лист оставался плоским, но тогда край отверстия не сохранял цельности, а надрывался в нескольких местах. При этом отверстие утрачивает форму круга и несколько увеличивается. Очевидно, это две возможности сохранить пропорциональность всех участков листа (в том числе и отверстия в нем) при его росте в условиях, когда опробковевшая ткань края отверстия не способна к нормальному растяжению.

Отмеченные явления относятся скорее к области математики (топология), нежели биологии. Для наших целей в полученных результатах важно следующее: 1) процесс идет по-разному у разных видов растений; 2) отверстие в листе при его росте растягивается в общем пропорционально площади листа (табл. 3); 3) отмеченная непропорциональность не связана ни с размерами листа, ни с кратностью его роста за период наблюдений; 4) она невелика, и можно ею пренебречь, так как при реальных возможностях наблюдений в поле нам все равно приходится мириться с тем, что и биомасса растений, и численность насекомых оцениваются лишь с точностью до 10—15%, а в некоторых случаях и более низкой. Приближенно можно считать, что доля поверхности листьев, изъятая насекомыми, не меняется при росте листьев и может оцениваться в конце вегетационного сезона.

Заключение. Исходя из полученных нами результатов для оценки изъятой доли площади листьев мы рекомендуем планиметрический метод. Современные планиметры позволяют использовать для измерения площадей компьютеры [15]; авторы предполагают, что дальнейшее развитие этой техники еще более убыстрит работу исследователя. Но при отсутствии техники или невозможности ее использовать вполне можно обойтись глазомерной оценкой повреждений, дающей достаточно верное представление о доле изъятой листовой поверхности. Как видно из текста статьи, в ряде случаев применимы и многие другие методы, хотя они менее универсальны и более трудоемки. От применения весового метода лучше отказаться. Измерения можно выполнять в конце лета, не вводя поправку на рост листа.

Список литературы

1. *Баранчиков Ю. Н.* Поток энергии в местообитаниях олиго- и политрофных чешуекрылых — консументов древесных растений//Экологическая оценка местообитания лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. С. 40—50.
2. *Богачева И. А.* Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятой листогрызущими насекомыми//Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 110—116.
3. *Богачева И. А.* Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия//Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 45—68.
4. *Богачева И. А.* Экология и энергетика двух видов слоников и их роль в некоторых экосистемах Севера//Экологическая энергетика животных. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1988. С. 135—146.
5. *Гримальский В. И.* Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 151 с.
6. *Иерусалимов Е. Н.* Определение интенсивности повреждения листвы деревьев насекомыми в окрестностях стационара Буон-Лой//Фауна и экология животных Вьетнама. М.: Наука, 1983. С. 170—178.
7. *Медведев Л. Н., Каландадзе Н. И.* Опыт учета потребления листвы березы фитофагами//Лесоведение. 1972. № 1. С. 67—70.
8. *Петренко Е. С., Корсакова Т. И., Дрянных Н. М.* Характеристика процесса сезонного освоения листового аппарата древесных растений комплексом насекомых//Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1979. С. 45—55.
9. Программа и методика биогеоценологических исследований/Ред. Н. В. Дылис. М.: Наука, 1974. 403 с.
10. *Рафес П. М.* Принципы определения ущерба, наносимого насекомыми лесу//Тр. МОИП. Отд. биол. 1970. Т.38. С. 154—171.
11. *Рафес П. М.* О взаимодействиях между листогрызущими насекомыми и кормовым растением//Докл. АН СССР. 1972. Т. 207. № 2. С. 491—494.
12. *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.
13. *Bray J. R.* Primary consumption in three forest canopies//Ecology. 1964. V. 45. № 1. P. 165—167.
14. *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.
15. *Crossley D. A., Gist C. S., Hargrove W. W. et al.* Foliage consumption and nutrient dynamics in canopy insects//Forest Hydrol. and Ecol. Coweeta; New York e.a.: Springer, 1988. P. 193—205.
16. *Fox L. R., Morrow P. A.* Estimates of damage by herbivorous insects on Eucalyptus trees//Austral. J. Ecol. 1983. V. 8. № 2. P. 139—147.
17. *Fuentes E. R., Etchegaray J.* Defoliation patterns in matorral ecosystems//Mediterranean type ecosystems: Role nutrients. Berlin e.a.: Springer, 1983. P. 525—542.
18. *Haukioja E., Koponen S.* Birch herbivores and herbivory at Kevo.//Ecol. Studies. 1975. V. 17. P. 181—188.
19. *Haukioja E., Niemelä P.* Applicability of laboratory measurements of consumption to field populations of Dineura virididorsata (Retz.) (Hymenoptera, Tenthredinidae) larvae//Ann. Zool. Fennici. 1974. V. 11. P. 297—299.
20. *Hippa H., Koponen S.* On the damage caused by the species of Galerucella (Col., Chrysomelidae) on the cloudberry (Rubus chamaemorus L.) in Finland and northern Norway//Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 1975. V. 12. P. 54—59.
21. *Kozmarek M., Wasilewski A.* Dynamics of numbers of the leafeating insects and its effect on foliage production in the «Grabowy» reserve in the Kampinos National Park//Ekol. pol. 1977. V. 25. № 4. P. 653—673.
22. *Luck R. F., Schriven G. T.* The elm leaf beetle, Pyrrhalta luteola, in Southern California: its pattern of increase and its control by introduced parasites//Environ. Entomol. 1976. V. 5. № 3. P. 409—416.
23. *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. № 44. P. 439—445.

24. *Meijden E. van der, Wijn M., Verkaar H. J.* Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores//Oikos. 1988. V. 51. № 3. P. 355—363.
25. *Reichle D. E., Goldstein R. A., VanHook R. I. et al.* Analysis of insect consumption in a forest canopy//Ecology. 1973. V. 54. № 5. P. 1076—1084.
26. *Rhomberg L.* Inferring habitat selection by aphids from the dispersion of their galls over the tree//Am. Nat., 1984. V. 124. № 5. P. 751—756.
27. *Selman B. J., Lowman M. D.* The biology and herbivory rates of Novocastria nothofagi Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on Nothofagus moorei in Australian temperate rainforests//Aust. J. Zool., 1983. V. 31. № 2. P. 179—191.
28. *Silkstone B. E.* The consequences of leaf damage for subsequent insect grazing on birch (Betula spp.): a field experiment//Oecologia. 1987. V. 74. № 1. P. 149—152.
29. *Smith P. H.* The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice//J. Anim. Ecol. 1972. V. 41. № 3. P. 567—587.
30. *Varley G. C.* The effect of grazing by animals on plant productivity//Secondary productivity of terrestrial ecosystems. 1967. V. 2. P. 773—778.
31. *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 systems, New York: Acad. Press, 1983. P. 15—41.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург

Поступила в редакцию
26.06.1991

I. A. BOGACHEVA

A COMPARISON OF METHODS TO ESTIMATE LOSSES OF LEAF AREA DUE TO PHYLLOPHAGOUS INSECTS

The methods to estimate losses of leaf area due to phyllophagous insects are discussed. The estimation by comparison of an average mass of damaged and intact leaves in a cample is criticized. The leaf losses, measured by this way, are shown to be several times as much as those, obtained by a planimetric method. The reasons of differences are analysed. Besides of using planimeters, it is possible to estimate damage by sight, what is fast and accurate enough for ecological studies The influence of the leaf growth on the estimation of leaf losses in the end of a growing period is discussed.