РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
И АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ СТАТЕЙ

МОСКВА "НАУКА"
1992

УДК 575.826+574.23

Ценотические взаимодействия в тундровых экосистемах: Сб. науч. ст./ Науч. совет по проблемам экологии и антропогенной динамики биол. систем. – М.: Наука, 1992. – ISBN 5-02-004144-0

В сборнике обсуждаются ценотические и популяционные аспекты взаимодействия различных групп организмов в тундровых сообществах, в том числе симбиотические и конкурентные отношения высших растений с микроорганизмами, млекопитающих и насекомых с кормовыми растениями и растительными сообществами, песца и плотоядных птиц с их жертвами. Прослежены особенности соотношения трофических групп в тундровых сообществах. Выявлен ряд механизмов ценотической регуляции динамики популяций и сукцессионных смен. Предприняты попытки моделирования ценотических отношений в тундровых экосистемах.

Cenotic interactions in tundra ecosystems: Collection of papers / Scientific Council on the problems of ecology and anthropogenous dynamics of biological systems. – Moscow: Nauka, 1992. – 128 pp.

In this collection of papers cenotic and population aspects of interactions between different groups of organisms in tundra communities are discussed including symbiotic and competitive relationships between higher plants and microorganisms; between mammals and insects, from one side, and their food plants and plant communities, from the other; between polar fox and birds of prey and the animals they prey on. Characteristic features of ratio of different trophic groups in tundra communities are shown. A number of cenotic control mechanisms of population dynamics and successions is revealed. The attempts to create a model of cenotic relationships in tundra ecosystems are made.

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН
Ю.И. Чернов

Рецензенты
доктор биологических наук *Б.Д. Абатуров*,
кандидат географических наук *Р.И. Злотин*

Ц $\frac{1903040000=393}{042(02)=92}$ 472–92, I полугодие

© Издательство "Наука", 1992

ISBN 5=02=004144=0

УДК 574.2+591.9(211)+591.531.1

АБИОТИЧЕСКИЕ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ОТНОШЕНИЙ ЗЕЛЕНОЯДНЫХ НАСЕКОМЫХ С КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ В СУБАРКТИКЕ

И.А. Богачева

Институт экологии растений и животных УрО АН СССР, Свердловск

Взаимоотношения зеленоядных насекомых с их кормовыми растениями во многом определяются уровнем освоения листьев, что зависит от численности фитофагов. С тех пор, как было установлено влияние химизма поврежденного кормового растения на численность фитофагов через изменение их смертности и плодовитости, этому вопросу были посвящены усилия сотен исследователей. Данное направление получило название химической экологии [Hodkinson, Hudges, 1982; Schowalter et al., 1986]. Были попытки найти такую связь и в Субарктике [Haukioja, Hakala, 1975; Haukioja et al., 1978; MacLean, Jensen, 1985].

Пространственная гетерогенность освоения растений фитофагами зависит не только от кормовых качеств растения (биоценотический фактор), но и от пригодности данного кормового субстрата и биотопа как местообитания для насекомых, что обусловлено прежде всего микроклиматическими (абиотическими) факторами. Ко временной изменчивости сообществ насекомых и поврежденности растений также имеют отношение и абиотические факторы, и изменение качества кормового ресурса. Поэтому воздействие абиотических и биоценотических факто-

ров на пространственно-временную гетерогенность сообществ насекомых и поврежденности растений позволяет обсудить их относительную роль в формировании взаимоотношений насекомое–растение в Субарктике. В настоящей работе ограничимся краткой характеристикой наиболее существенных моментов, сопроводив ее несколькими иллюстрациями.

Исследования проводились в 1970–1980-х гг. в лесотундре низовий Оби и на Полярном Урале. Изучали состав консорций и поврежденность листьев и изъятие фотосинтезирующей поверхности у наиболее распространенных в данном регионе растений, в основном деревьев и кустарников. Модельными видами чаще всего были береза извилистая (Betula pubescens ssp. tortuosa) и ива филиколистная (Salix phylicifolia), а основным методом работы – анализ повреждений, оставляемых насекомыми на листьях растений. Кроме того, применялось энтомологическое кошение, а в необходимых случаях – также полевые и лабораторные эксперименты.

Временная изменчивость взаимоотношений растений и насекомых-филлофагов

Работая в Субарктике в течение многих лет, исследователь замечает, что в отдельные годы фауна заметно обогащается видами, обычными в лесной полосе [Богачева, Ольшванг, 1978]. В низовьях Оби отмечалось появление траурницы Nymphalis antiopae и серпокрылки Drepana lacertinaria (на березе), гарпии Harpyia vinula и листоеда Melasoma tremulae (на ивах), пяденицы Eulithis populata (на смородине шершавой) и других экзотических для Субарктики видов. Увеличивается и численность более обычных видов; некоторые сосущие насекомые (цикадки, клопы) в такие годы становятся доминантами в своих консорциях, а в годы низкой численности практически незаметны для наблюдателя. Третья группа видов имеет высокий и довольно стабильный уровень численности, но и эти виды (например, листоед Phytodecta pallidus на ивах) также синхронно увеличивают численность, что наиболее выражено на участках с самыми суровыми климатическими условиями (горная тундра).

Мы обнаружили связь уровня численности насекомых-филлофагов с температурой предшествующих вегетационных сезонов [Богачева, 1986]. При этом тесная связь обнаружена с температурой не одного, а двух предшествующих летних периодов (мы брали ее в виде суммы). Биологическая суть этой зависимости вполне ясна: численность растет в течение ряда теплых лет и резко падает после первого же холодного вегетационного сезона, но ее сложность не дает возможности адекватно отразить ее в виде коэффициентов корреляции, хотя их значения достаточно высоки для ряда южных групп (от +0,60 до +0,75 для клопов, цикадовых, чешуекрылых чешуекрылых.

Встает вопрос о механизмах снижения численности насекомых-филлофагов на южной границе Субарктики при пониженной температуре вегетационного сезона. Один из них мы показали для брюквенницы Pieris napi [Богачева, 1986]; август 1978 г. был очень холодным (среднемесячная температура +8,5°), и гусеницы не достигли стадии куколки и погиб-

ли во время зимовки. То же произошло с пилильщиком Croesus sp., у которого смогли завершить развитие только особи из самых ранних кладок. Но такой механизм наиболее вероятен для довольно крупных видов с летне-осенней фенологией развития личиночной фазы. Другие авторы [Ehrlich et al., 1972; Böcher, 1976] продемонстрировали действие иных механизмов, также приводящих к повышенной смертности либо по причине малой продолжительности вегетационного сезона, либо даже из-за прямого действия низких температур.

Виды, биологические особенности которых (весенняя фенология развития личинки, способность зимовать в стадии личинки, и затем продолжать питаться, и т.д.) снижают их зависимость от температуры вегетационного созона, не обнаруживают тесной связи с этим фактором, но они могут резко менять свою численность под влиянием других абиотических факторов. Так, открыто зимующие виды зависят от температуры зимовки. В целом, однако, для фитофагов лесотундры открытая зимовка не характерна и зимние температуры редко играют большую роль в динамике их численности.

Нами была показана и роль некоторых других факторов в динамике численности филлофагов. Так, численность некоторых видов зависит от количества осадков в период их развития, причем связь эта обратная [Богачева, 1986]. Мы объясняли эту зависимость прямым воздействием сильных и продолжительных дождей. Такие случаи приходилось наблюдать для ивовых пилильщиков рода Amauronematus.

В отношении насекомых-филлофагов возможно и опосредованное влияние погодных условий через изменение качества корма. Это действие биоценотических факторов. Их роль в Субарктике рассматривается в статье Хаукиойи и Хакалы [Haukioja, Hakala, 1975]. Высказаны представления об ослаблении защитных свойств растений в результате действия неблагоприятных климатических факторов (таковыми авторы считают низкую температуру вегетационного сезона).

Неблагоприятное непосредственное воздействие низких температур на насекомых, видимо, доминирует над благоприятным опосредованным. Поэтому после холодных вегетационных сезонов общая численность филлофагов снижается. Несколько уменьшается и поврежденность растений. Некоторое увеличение поврежденности растений и численности филлофагов наблюдается после теплых лет. Казалось бы, они должны быть благоприятными и для растений. Но высокие температуры вегетационного сезона сочетаются обычно с малым количеством осадков, что сказывается на растениях неблагоприятно. Поэтому после теплых (и сухих) летних сезонов на иве, особенно чувствительной к недостатку влаги, в неблагоприятных для нее биотопах (высокие слабо увлажняемые участки) наблюдали заметное увеличение поврежденности листьев, а в 1989 г. на фоне повторяющейся уже третий год жаркой и сухой погоды – и настоящее массовое размножение филлофагов (листоед Phytodecta pallida) с полным оголением крон.

Если состав консорций и поврежденность растений изменяются в основном под воздействием абиотических факторов, то сезонные измене-

ния обусловлены в первую очередь варьированием корма. Физические свойства и химический состав листьев претерпевают вполне закономерные сезонные изменения, многократно описанные для деревьев и кустарников лесной зоны. У древесных листопадных растений Субарктики они принципиально не отличаются. Это относится и к изменению состава консорций, виды которых довольно условно можно разделить на весенне-летнюю, летнюю и летне-осеннюю группы. Сроки питания разных видов заметно модифицируются и погодными условиями текущего года. Тем не менее особенности энергетики этих групп вполне соответствуют таковым у лесных насекомых средней полосы, поскольку зависят от сезонных изменений качества корма [Богачева, 1985]. Филлофаги весенне-летней группы имеют самую высокую интенсивность роста, которая обусловлена не столько высокой интенсивностью питания, сколько высоким коэффициентом использования съеденной пищи на рост. Он, в свою очередь, определяется высокой пищевой ценностью молодой листвы и почти не меняется при изменениях температуры [Богачева, Кулакова, 1985]. Это делает филлофагов весенне-летней группы относительно независимыми от температурного фактора и в конечном счете обусловливает ведущую роль таких видов в консорциях древесных растений. Впрочем, эта особенность присуща и лесной зоне [Niemela, 1983].

Пространственная изменчивость взаимоотношений растительности и насекомых-филлофагов

Гетерогенность кормовых ресурсов и условий обитания существует уже внутри кроны растения. Почти в любой период вегетационного сезона на древесных растениях с продолжительным ростом побегов (а таких в лесотундре большинство) сосуществуют молодые и старые листья. Вполне закономерные различия физических особенностей и химизма [Schultz, 1983] дают филлофагам возможность выбирать между световыми и теневыми листьями. Есть сообщения о различных питательных и защитных свойствах листьев разного размера [Whitham, 1983] и участков одного листа [Zucker, 1982].

Хотя крона древесного растения и занимает сравнительно небольшой объем, отдельные ее части могут существенно различаться по условиям обитания. Южная и западная стороны кроны, которые освещаются солнцем в середине и второй половине дня, наиболее сильно прогреваются. Например, в верхних частях кроны насекомое может использовать больше солнечной радиации.

Взяв в качестве модельного объекта березу извилистую, мы показали, что те части кроны, где температурный режим наиболее благоприятен, заселяются более плотно. Так, потребление листьев на южной стороне дерева в 1,5–4,0 раза выше, чем на северной [Богачева, 1984]. Многие интересные виды, не характерные для лесотундры, занимают преимущественно южную часть кроны березы (групповые и некоторые одиночные виды пилильщиков Tenthredinidae, пилильщики-ткачи Pamphiliidae, некоторые минеры). Эти же виды обычно предпочитают питаться в ниж-

ней части кроны. Потребление листьев на концевой части осевой ветви примерно вдвое выше, чем у ее основания [Богачева, 1989]. Подвижные виды, стремясь наилучшим образом использовать солнечные лучи, совершают суточные миграции в пределах ветви (пяденица E. autumnata, тля Euceraphis punctipennis) или даже всей кроны дерева (слоники). Использование южной и западной стороны кроны дерева, ее нижних уровней, питание на освещенных листьях – это обычные приспособления, которые используются филлофагами в тех условиях, когда ускорение развития необходимо для вида [Williams, 1981; Lincoln, Mooney, 1984; Grossmueller, Lederhouse, 1985].

Экологическая гетерогенность кроны для насекомых-филлофагов достаточно четко проявляется в более холодные вегетационные сезоны. Температурные оптимумы у северных насекомых невысоки (их рост угнетается при температуре выше 25°). Поэтому даже в условиях Приобского Севера листогрызущие насекомые имеют поведенческие адаптации, позволяющие им избегать перегрева (уходить на затененные части или нижнюю поверхность листьев, концентрироваться на затененных деревьях в плотных насаждениях и т.д.).

Размещение насекомых внутри кроны определяется непосредственным воздействием температуры. На нескольких видах филлофагов показано, что в лаборатории при прочих равных условиях они предпочитают питаться листьями, расположенными ближе к основанию осевой ветви. В природе, однако, эти же виды больше повреждают листья на концевых частях осевых ветвей, т.е. благоприятные экологические условия в данном случае оказываются более важными, чем кормовые качества [Богачева, 1989].

Большие различия поврежденности листьев внутри кроны дерева зависят и от их свойств (разница между разновозрастными листьями, т.е. между ауксибластами и брахибластами и между разными участками ауксибласта). Пожалуй, только групповые пилильщики используют листья неизбирательно. Неизбирательно питаются и весенние виды, но вследствие раннего их питания более полно осваиваются листья брахибластов. Летние же филлофаги имеют возможность выбора, и среди них выделяется группа видов, питающихся молодыми листьями на верхушках ауксибластов (например, слоники) и зрелой листвой. В результате потребление листьев у березы заметно выше на удлиненных побегах, чем на укороченных. На удлиненных побегах оно повышается от основания к верхушке (табл. 1).

Судить о роли экологических факторов и кормовых свойствах листьев для филлофагов можно по соотношению индивидуальной и биотопической изменчивости поврежденности растений: индивидуальная (если растения выбраны в однородных биотопах) определяется изменчивостью качества корма, а биотопическая – абиотическими факторами.

Биотопическая изменчивость плотности поселений филлофагов на растениях на Севере очень велика (табл. 2). Такие различия обусловлены особенностями микроклимата, почвы и др. Не всегда мы можем понять причину наблюдаемых различий, но если удается выделить биотопы,

Таблица 1

Изъятие площади листьев на разных побегах березы извилистой, окрестности Лабытнанги, 1984 г.

Категория побегов	Номер листа	Продолжительность жизни листа, дни	Общее изъятие, %	Суточное изъятие, %
Ауксибласты	1	60	4,22	0,070
	2	54	6,03	0,112
	3	52	5,17	0,099
	4	50	9,40	0,188
	5	47	7,15	0,152
	6	42	7,98	0,190
	7	36	11,26	0,313
	среднее	50,5	6,70	0,133
Брахибласты	среднее	60,0	1,61	0,027

Таблица 2

Потребление насекомыми-филлофагами листьев ивы филиколистной в разных участках ивовых зарослей в долине р. Собь, Полярный Урал, % от общей площади

Номер биотопа	1984	1985	1986	1987	1989
1	23,0±2,1	8,7±0,9	16,8±1,6	19,6±1,2	92,0±2,3
2	15,6±1,1	13,1±1,1	16,1±0,6	15,0±1,9	81,9±11,2
3	1,5±0,4	2,7±0,6	1,7±0,3	2,5±0,7	7,0±3,3
4	4,5±0,6	2,7±0,2	3,9±0,5	3,3±1,0	15,0±6,3

действительно различные по какому-то показателю, то в них оказывается и разное население и поврежденность растений [Богачева, 1987]. Так, в окрестностях пос. Лабытнанги на пологом склоне долины небольшого ручья сосущих насекомых разных групп (тли, цикадки, медяницы) в 4–10 раз меньше, чем на южном склоне, а слоников P. ruficornis нет совсем. На Полярном Урале, в долине р. Собь, биотопы 2 и 3 (см. табл. 2) расположены рядом и внешне очень похожи, но освоение листьев ивы различается в них в отдельные годы в 10 и более раз. Дело в том, что участок 3 (так же, как и участок 4) весной надолго заливается при весеннем половодье; это создает неблагоприятные условия для зимующих насекомых и надолго задерживает развертывание листьев.

При оценке индивидуальной изменчивости поврежденности необходимо учитывать внутрибиотопическую гетерогенность микроклимата. Обычно если подобраны сходные растения на небольшой однородной площадке, то изменчивость невелика; уровни изъятия листовой поверхности различаются от растения к растению всего в 1,5–2,0 раза. По мнению некоторых исследователей, в лесных сообществах средней полосы эта изменчивость высока и обусловлена чаще всего генетическими различиями содержания защитных веществ в растениях [Whitham, 1983] или фенологическими особенностями растений [Witter, 1983]. Но именно фенологические характеристики и среди них такая важнейшая, как сроки развертывания листьев, в нашем случае почти не варьировали внутри биотопа, зато заметно различались от биотопа к биотопу. Это показывает, что они определяются не наследственностью растений, а абиотическими факторами, общими для всего биотопа. При разногодичной изменчивости поврежденности растений в биотопе сохраняется определенный уровень заселенности насекомыми, что объясняется благоприятными абиотическими факторами.

В иные годы потребление листьев насекомыми может быть близким к 100% (см. табл. 2). В 1989 г. мы встретились с такой ситуацией впервые. По-видимому, высокий уровень потребления (как и погодные условия, вызвавшие его) повторяется весьма редко; но, возможно, что для проявления механизма биоценотической регуляции достаточно и гораздо меньших уровней потребления, которые достигаются раз в несколько лет. В 1984 г. нами показано, что ива филиколистная реагирует продуцированием новых облиственных побегов уже на отчуждение 12–15% поверхности листьев ([Богачева, 1987], в 1989 г. эта цифра была подтверждена). Параллельно с восстановлением фотосинтезирующей поверхности, как правило, происходят химические изменения в листве, ухудшающие ее привлекательность для филлофагов. Возможно, как раз это и произошло в биотопе 1, где растения были повреждены больше других. Во всяком случае, последующее изменение поврежденности растений (см. табл. 2, 1985 г. и далее) очень напоминает именно биоценотическую регуляцию численности филлофагов: резкий спад численности в годы после сильных повреждений и последующее постепенное ее восстановление, вплоть до массового размножения в 1989 г. Но это явление все же заметно отличается от того, что происходит в более южных зонах. Там биоценотическая регуляция охватывает обширные территории, вызывая действительно колебания численности филлофагов. В низовьях Оби она возможна лишь на небольших участках, где создается наивысшая плотность филлофагов. Существование таких плотностей обеспечивается благоприятностью микроклиматических и почвенных условий на этих небольших участках, что как бы снимает постоянно сдерживающий филлофагов Севера пресс абиотических факторов, давая возможность проявиться действию биоценотических.

Резюмируя данные о пространственно-временной изменчивости повреждаемости растений, можно отметить следующее. Нагрузка на растение увеличивается при ослаблении лимитирующего действия низких

температур вегетационного сезона и других абиотических факторов. Доминируют (и изымают основную долю листвы) в консорциях также виды, в наименьшей степени зависящие от температуры вегетационного сезона. Биоценотическая регуляция численности, еще возможная в южной лесотундре [Tenow, 1963], сменяется к северу регуляцией локальной плотности филлофагов, которая осуществляется на ограниченной площади благоприятных биотопов. В целом для Субарктики характерно постоянное лимитирующее действие абиотических факторов, в первую очередь низких температур, которое держит популяции насекомых-филлофагов на низком уровне, недостаточном для проявления механизмов биоценотической регуляции. Пространственная изменчивость поврежденности растений объясняется в основном абиотическими факторами. Только очень заметные различия химизма кормового растения (систематическая принадлежность растения, старая либо молодая листва) определяют выбор кормового объекта филлофагами; остальные критерии, по которым происходит выбор, – экологические. Чрезвычайно высокая пространственная и временная изменчивость сообществ насекомых, их численности и поврежденности растений свидетельствуют об особой важности многолетних стационарных исследований взаимоотношений насекомых и растений в условиях Крайнего Севера.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И.А. Распределение насекомых-филлофагов в кроне березы извилистой у северной границы древесной растительности // Экология. 1984. № 3. С. 60–66.

Богачева И.А. Сезонные различия роста и энергетики питания личинок северных видов листогрызущих насекомых // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 99–108.

Богачева И.А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности растительноядных насекомых Субарктики // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 10–25.

Богачева И.А. О биотопической и индивидуальной изменчивости поврежденности растений в северных биогеоценозах // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 4–6.

Богачева И.А. Поврежденность растений и ее связь с условиями освещенности // Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск, 1989. С. 7–8.

Богачева И.А., Кулакова Л.В. Основные характеристики роста и энергетики питания листогрызущих насекомых Севера при разных температурах // Энергетика роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 86–98.

Богачева И.А., Ольшванг В.Н. О проникновении некоторых южных видов насекомых в лесотундру // Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978. С. 16–18.

Böcher J. Population studies on Nysius groenlandicus (Zett) (Heteroptera: Lygaeidae) in Greenland with particular reference to climatic factors, especially the snowcover // Ved. medd. Dan. naturhist. foren. 1976. N 139. P. 61–89.

Ehrlich P.R., Breedlove D.E., Brussard P.F., Sharp M.A. Weather and the "regulation" of subalpine populations // Ecology. 1972. Vol. 53, N 2. P. 243–247.

Grossmueller D.W., Lederhouse R.C. Oviposition site selection: an aid to rapid growth and development in the tiger swallowtail butterfly, Papilio glaucus // Oecologia. 1985. Vol. 66, N 1. P. 68–73.

Haukioja E., Hakala T. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis // Rep. Kevo Subarct. Res. Stat. 1975. N 12. P. 1–9.

Haukioja E., Niemelä P., Iso-Iivari L. et al. Birch leaves as a resource for herbivores. 1. Variation in the suitability of leaves // Ibid. 1978. N 14. P. 5–12.

Hodkinson J.D., Hudges M.K. Insect herbivory. N.Y., 1982. 77 p.

Lincoln D.E., Mooney H.A. Herbivory on Diplacus aurantiacus shrubs in sun and shade // Oecologia. 1984. Vol. 64, N 2. P. 173–176.

MacLean S.F., Jensen T.S. Food plant selection by insect herbivores in Alaskan Arctic tundra: the role of plant life form // Oikos. 1985. Vol. 44, N 1. P. 211–221.

Niemelä P. Seasonal patterns in the incidence of specialism: Macrolepidoptera larvae on Finnish deciduous trees // Ann. zool. fenn. 1983. Vol. 20, N 3. P. 199–202.

Schowalter T.D., Hargrowe W.W., Crossley D.A. Herbivory in forested ecosystems // Annu. Rev. Entomol. 1986. Vol. 31. P. 177–196.

Schultz J.C. Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees // Variable plants and herbivores in natural and managed systems / Ed. R.F. Denno, M.S. McClure. N.Y.: Acad. press, 1983. P. 61–90.

Tenow O. Leaf-eating insects in the mountain birch at Abisco (Swedish Lapland) with notes on bionomics and parasites // Zool. bidr. Uppsala, 1963. Vol. 35. P. 545–568.

Whitham T.G. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defence against rapidly evolving pasts // Variable plants and herbivores in natural and managed systems / Ed. R.F. Denno, M.S. McClure. N.Y.: Acad. press, 1983. P. 15–41.

Williams E.N. Thermal influences on oviposition in the mountain butterfly Euphydryas gillettii // Oecologia. 1981. N 3. P. 342–346.

Witter J.A. The effect of differential flushing times among trembling aspen clones on lepidopteran caterpillar populations: a review // The role of insect-plant relationships in the population dynamics of forest pests / Ed. A.S. Isaev. Krasnoyarsk, 1983. P. 150–161.

Zucker W.V. How aphids choose leaves: the roles of phenolics in host selection by a galling aphid // Ecology. 1982. Vol. 63, N 4. P. 972–981.