

УДК 595.773.4.(471.45/6)

**ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛИ ИЗ РОДА *LIPARA* MEIGEN
(DIPTERA: CHLOROPIDAE) НА ТРОСТНИКЕ (*PHRAGMITES AUSTRALIS*),
ИХ ИНКВИЛИНЫ И ПАРАЗИТЫ
НА ВОСТОКЕ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ**

Э.П. Нарчук

*Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
E-mail: chlorops@zin.ru*

Поступила в редакцию 07.05.07 г.

Галлообразователи из рода *Lipara* Meigen (Diptera: Chloropidae) на тростнике (*Phragmites australis*), их инквиллины и паразиты на востоке Восточно-Европейской равнины. – Нарчук Э.П. – Даны сведения о злаковых мухах рода *Lipara* Meigen (Diptera, Chloropidae) – галлообразователях на тростнике (*Phragmites australis*), инквиллинах в галлах и паразитах галлообразователей на юго-востоке Европейской части России. Обсуждаются проблемы поселения близких видов галлообразователей и инквиллинов на тростнике и значение галлообразования.

Ключевые слова: двукрылые, злаковые мухи, тростник, галлообразование, инквиллины.

Gallformers of the *Lipara* Meigen (Diptera: Chloropidae) genus on common reed (*Phragmites australis*), their inquillines and parasites on east of the East-European plain. – Narchuk E.P. – Data on gallformers of the *Lipara* Meigen genus, their grassfly inquillines (Diptera, Chloropidae) and parasites of gallformers living on common reed (*Phragmites australis*) on southeast of the European Russia are given. Some problems of gallforming, feeding of close species of gallformers and inquillines on *Phragmites australis* are discussed.

Key words: Diptera, Chloropidae, *Phragmites australis*, gallformation, inquilline.

ВВЕДЕНИЕ

Тростник (*Phragmites australis*) – одно из самых обычных растений во влажных местообитаниях на юго-востоке Восточно-Европейской равнины, в особенности в поймах рек. Обширные заросли имеются в поймах рек Волги, Ахтубы, Урала, более мелких рек и вокруг озер. С этим растением ассоциировано большое число насекомых фитофагов. Наибольшее число связанных с тростником видов относится к семейству злаковых мух Chloropidae (Нарчук, 1996). В Палеарктике на нем живет 25 видов растительноядных злаковых мух из 6 родов. Из них наиболее известны галлообразователи из рода *Lipara* Meigen, так как вызываемые ими галлы хорошо заметны. С галлами *Lipara* ассоциированы другие виды растительноядных злаковых мух, а также паразиты этих фитофагов. Образование на одном виде злака большого сообщества двукрылых из одного семейства, в данном случае видов монофагов из семейства злаковых мух (Chloropidae), – явление неординарное. В связи с этим возникает ряд экологических вопросов о взаимоотношении насекомых и растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе экспедиций Зоологического института РАН совместно с Саратовским государственным университетом им. Н.Г. Чернышевского в 2004 – 2005 гг. в Нижнее Поволжье и Зауралье в 8 пунктах в разных областях в летние месяцы были собраны галлы на тростнике. Места сбора показаны на картосхеме (рис. 1). Галлы в течение последующей зимы хранились в холодильнике. В апреле – мае следующего года они были перемещены в лабораторию и из них вылетели галлообразователи из рода *Lipara*, их паразиты и инквилины. Количество выведенных насекомых приведено в таблице. Предварительные данные за 2004 г. были опубликованы ранее (Нарчук, 2005). Галлы собирались в разные сроки, количество собранных галлов в каждом пункте было различным. Этим в некоторой мере определяется различие в составе выведенных насекомых.

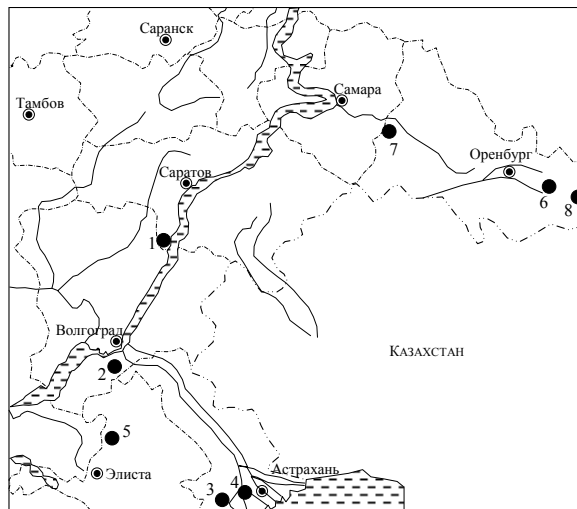


Рис. 1. Места сбора галлов *Lipara*. Номера на карте соответствуют номерам в таблице

Галлообразователи из рода *Lipara*, их инквилины и паразиты

№	Территория	Виды насекомых	Число экземпляров
1	2	3	4
Саратовская область			
1	5 км Ю с. Нижней Банновки (Красноармейский р-н), пойма р. Волги	<i>Lipara lucens</i>	1 ♂, 1 ♀
		<i>L. rufitarsis</i>	3 ♂, 1 ♀
		<i>Cryptonevra flavitarsis</i> .	1 ♂
		<i>Polemochartus liparae</i>	1
		<i>P. melas</i>	1
		<i>Stenomalina liparae</i>	1
Волгоградская область			
2	Окрестности с. Цаца (Светлоярский р-н)	<i>Lipara lucens</i>	1 ♂
		<i>L. rufitarsis</i>	1 ♂, 1 ♀
		<i>Cryptonevra flavitarsis</i> .	2 ♂, 1 ♀
		<i>Polemochartus liparae</i>	1
Астраханская область			
3	4 км С с. Линейное (Наримановский р-н)	<i>Lipara lucens</i>	11 ♂, 5 ♀
		<i>Polemochartus liparae</i>	4

Окончание таблицы

1	2	3	4
4	Окрестности г. Астрахани	<i>Lipara lucens</i>	2 ♂, 4 ♀
		<i>L. rufitarsis</i>	2 ♂, 1 ♀
		<i>Cryptonevra diadema</i> .	7
		<i>C. flavitarsis</i> .	6
		<i>C. consimilis</i>	6
		<i>C. nigritarsis</i>	5
		<i>Polemochartus liparae</i>	5
	<i>P. melas</i>	3	
Республика Калмыкия			
5	Окрестности с. Годжур (Кетченеровский р-н)	<i>Lipara lucens</i>	1 ♂
		<i>L. rufitarsis</i>	5 ♂, 3 ♀
		<i>L. pullitarsis</i>	4 ♂, 3 ♀
		<i>Cryptonevra flavitarsis</i> .	3
		<i>C. consimilis</i>	5
		<i>Polemochartus liparae</i>	1
	<i>P. melas</i>	1	
Оренбургская область			
6	4 км В с. Ильинки (Кувандыкский р-н), пойма р. Урала	<i>Lipara lucens</i>	2 ♂, 2 ♀
		<i>L. pullitarsis</i>	3 ♂, 4 ♀
		<i>Cryptonevra flavitarsis</i> .	7
		<i>C. consimilis</i>	3
		<i>C. nigritarsis</i>	6
7	Бузулукский бор (Бузулукский р-н), пойма р. Боровки	<i>Lipara lucens</i>	3 ♂, 4 ♀
		<i>L. pullitarsis</i>	5 ♂, 6 ♀
		<i>Cryptonevra flavitarsis</i> .	5
8	Ащисайский участок Степного заповедника (Светлинский р-н)	<i>L. pullitarsis</i>	4 ♂, 5 ♀
		<i>Cryptonevra flavitarsis</i> .	5
		<i>Calamoncosis minima</i>	1

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди галлообразователей оказалось 3 вида *Lipara* из 5 известных в Восточной Европе. Наиболее обычный и отмеченный почти во всех обследованных пунктах *L. lucens* Meigen – наиболее крупный вид рода, имаго до 8 – 10 мм в длину. Этот вид не был найден только на зарослях тростника, растущего вокруг искусственного водоема на Ащисайском участке Степного заповедника в Оренбургской области. *L. lucens* вызывает образование наиболее крупных галлов с сильным одревеснением укороченных междоузлий, внутри которых зимует личинка. Распространен этот вид по всей Европе, в Казахстане и Средней Азии.

На втором месте по встречаемости и по численности среди выведенного материала оказался *L. rufitarsis* Loew, он найден в 4 пунктах. Размер взрослых мух этого вида значительно меньше – до 5 мм. Вызываемые им галлы более мелкие и без одревеснения междоузлий. Этот вид распространен в Европе и отмечен в Японии. К сожалению, нет сведений о том, сплошной или дизъюнктивный ареал у этого вида.

Третьим по встречаемости и численности видом оказался *L. pulitarsis* Doskočil, Chvála. У этого вида такие же крупные галлы и одревесневшие междоузлия, как у *L. lucens*, но размер взрослых мух меньше, как у предыдущего вида, – до 5 мм. Распространен данный вид по всей Европе, но восточная граница ареала не выяснена. За Уралом, в Ащисайской степи, на участке Степного заповедника в Оренбургской области он был найден.

Из инквилинов, поселяющихся в верхней части галлов *Lipara*, оказались представители двух родов. Из рода *Calamoncosis* встретился только 1 вид: *C. minima* Strobl в одном пункте – в Ащисайской степи. Этот вид широко распространен от Европы до Японии. Более разнообразно был представлен род *Cryptonevra* Lioy. Наиболее высокая встречаемость и численность отмечена у *C. flavitarsis* Meigen, этот вид встречен во всех исследованных пунктах. Вид широко распространен в Палеарктике от Европы до Японии. *C. consimilis* Collin вывелся из галлов, собранных только в более южных пунктах – Калмыкии и Астраханской области. Только в Астрахани найдены *C. diadema* Meigen и *C. nigritarsis* Duda. Последний вид известен из Средней и Южной Европы и Казахстана, а *C. diadema*, кроме Палеарктики, встречается и в Ориентальной области.

Из паразитов вывелись только паразиты видов *Lipara*, большинство из сем. Braconidae (Hymenoptera). Средний процент заражения по всем пунктам около 24%. Бракониды начинают вылетать из галлов до вылета галлообразователей. Из Chalcidoidea появился только 1 экз. из с. Н. Банновки Красноармейского района Саратовской области. Это обычный паразит *Lipara* – *Stenomalina liparae* (Giraud) (Pteromalidae).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Среди инквилинов, поселяющихся в верхней части галлов *Lipara*, известны несколько видов злаковых мух Chloropidae: 4 вида из рода *Cryptonevra* Lioy – *C. flavitarsis* Meigen, *C. diadema* Meigen, *C. nigritarsis* Duda и *C. consimilis* Collin, 2 вида из рода *Calamoncosis* Enderlein – *C. minima* Strobl и *C. duinensis* Strobl и один вид рода *Microcercis* Beschovski – *I. zuercheri* Duda. Два последних вида не были встречены в данном исследовании. Из рода *Calamoncosis* встретился только 1 вид – *C. minima* Strobl, а из рода *Cryptonevra* – все вышеперечисленные. Роды *Calamoncosis* и *Microcercis* относятся к подсем. Oscinellinae, к которому относится и род *Lipara*, а род *Cryptonevra* – к другому подсемейству – Chloropinae.

В Палеарктике обитают 11 видов рода *Lipara* Meigen. В западной части, в Европе, известно 5 видов рода, в восточной части, в Японии, – также 5, но только один из них общий – *L. rufitarsis* Loew. Все виды *Lipara* – монофаги, вызывают образование сигаровидных галлов на вершине побега тростника. Галл образуется вследствие укорочения верхних междоузлий побега, в результате чего листья, отходящие от узлов, накладываются друг на друга (рис. 2). Листовые пластинки, отходящие от верхних узлов, при этом не раскрываются полностью, а остаются недоразвитыми, свернутыми и прикрытыми листьями, отходящими от узлов, расположенных ниже. Эти свернутые листья в верхней части галла заселяются другими видами злаковых мух. Их можно рассматривать как инквилинов галлообразовате-

лей. Все инквилины – также монофаги и ассоциированы только с тростником. Ареалы ряда видов *Lipara* частично или полностью перекрываются и, кроме того, эти виды не только частично симпатричны, но и частично синтопичны, обитая

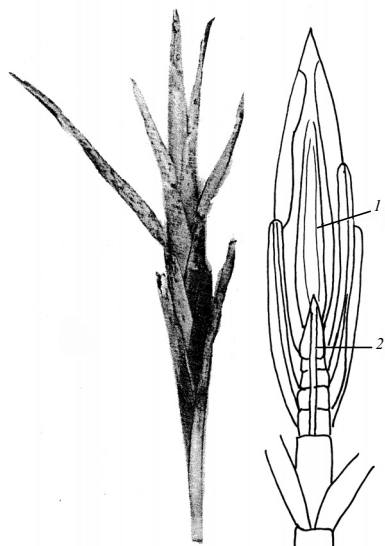


Рис. 2. Структура галла и места обитания галлообразователей и инквилинов. Слева – галл *Lipara lucens* Meigen, справа – вершина галла в разрезе: 1 – место питания галлообразователей, 2 – место питания инквилинов

нередко совместно на одном и том же участке тростниковой заросли. Разделение ниш между ними связано с заселением стеблей разной толщины. Известны также предкопуляционные механизмы изоляции, так как самцы и самки производят вибрационные сигналы, при этом сигналы самцов видоспецифичны, а сигналы самок более сходны.

Роды *Calamoncosis* Enderlein и *Lipara* относятся не только к одному подсемейству, но и к одной трибе Liparaini. В ней они наиболее близкие роды. Кроме двух упомянутых видов еще один вид, *Calamoncosis aprica* Meigen, связан с тростником, но живет, как инквилин, в побегах, поврежденных другим видом злаковых мух – *Platycephala planifrons* Fabricius. Всего в роде *Calamoncosis* известно 25 видов в Палеарктике. Остальные виды *Calamoncosis* обитают на других злаках. Виды *Calamoncosis*, обитающие на тростнике, наиболее близки к роду *Lipara*, и *C. minima* очень сходен с *L. pulitarsis* и *L. rufitarsis*, последние отличаются от него большими размерами и рядом других признаков, связанных с размерами. Взаимоотношение этих родов и входящих в

них видов можно представить в виде схемы (рис. 3). Согласно этой схеме можно предположить такой сценарий. Виды *Calamoncosis*, за небольшими исключениями, обитатели злаков, растущих по берегам водоемов. *C. glyceriae* Nartshuk живет на видах рода *Glyceria*, а *C. aspistylina* Duda – на злаке *Digraphis arundinaceae*. Некоторые виды рода освоили тростник. Вероятно, один из «тростниковых» видов *Calamoncosis* стал вызывать образование галлов, возможно, вследствие проникновения внутрь стебля. Этому способствовал большой диаметр стебля (соломины) тростника по сравнению с более мелкими злаками. Личинки других видов злаковых мух питаются только тканями конуса нарастания злаков и недоразвитыми молодыми листьями и не проникают внутрь соломины, возможно, из-за ее небольшого диаметра. Иногда, как, например, у известного вредителя зерновых злаков зеленоглазки *Chlorops pumilionis* Vjerkander, личинка выгрызает бороздку на внешней стороне соломины. В этом случае растение также реагирует увеличением роста, утолщением соломины. Проникнув внутрь соломины, личинка воздействует на рост междоузлий тростника, вызывая их укорочение. Переход к галлообразованию в свою очередь вызвал увеличение размеров личинок, так как галл доставляет

больше пищевого ресурса, а это соответственно привело к увеличению размера имаго. Изменение размеров мух привело к изменению строения головы за счет развития широкого плоского киля, разделяющего антеннальные ямки (расширение головы), и вызвало изменение характера опушения и хетотаксии тела у *Lipara*. Таким образом, возник каскадный эффект.

Род *Cryptonevra* Liou принадлежит к другому подсемейству злаковых мух Chlogorinae. Из рода *Cryptonevra* в Палеарктике обитают 7 видов, образ жизни известен для 5 из них и все они монофаги и связаны с галлами *Lipara*. Подсемейство Chlogorinae более продвинутое по сравнению с более генерализованным Oscinellinae, и, по-видимому, освоение видами *Cryptonevra* галлов тростника произошло позднее, чем у *Calamoncosis*. Дивергенция у видов этого рода проходила по географическому сценарию. Все 5 тростниковых видов парапатричны, и их ареалы различаются. *C. flavitarsis* широко распространен и далее всех идет к северу. Ареалы *C. diadema* и *C. nigritarsis* более южные, причем *C. diadema* распространен далеко на восток до Японии, а *C. nigritarsis* не известен восточнее Центрального Казахстана.

При обсуждении взаимоотношений насекомых и растений чаще всего рассматривается такая ситуация: берется многочленный таксон насекомого и анализируется распределение его родов или видов по разным растениям. В обсуждаемом случае имеется одно растение и комплекс развивающихся на нем видов насекомых, принадлежащих к одному таксону, данному случаю семейству. При обсуждении фауны злаковых мух – фитофагов тростника – возникают несколько экологических вопросов: какие факторы способствовали образованию богатой фауны фитофагов на этом растении и поддерживают ее, каким образом происходит разделение ниш у близких видов фитофагов и каков исходный фактор, тот начальный толчок, который приводит к разделению ниш и в конечном итоге к дивергенции исходных видов, т.е. к видообразованию как у галлообразователей, так и у инквилинов? Если на первые два вопроса можно попытаться найти ответ, то подходы к объяснению третьего вопроса не совсем ясны.

Вопрос, почему одни растения более привлекательны для насекомых и имеют богатую фауну фитофагов, а другие менее, разные исследователи объясняют по-разному. Одни большое значение придают размеру растения, сложности его морфологической дифференциации, размеру ареала или обширности популяции (Lawton, Schröder, 1977; Strong, Levin, 1979; Price, 1980; Southwood et al., 1982), другие – месту, занимаемому растением в растительном покрове, т.е. в конечном итоге его численности и постоянству присутствия в биоценозе (Емельянов, 1967).

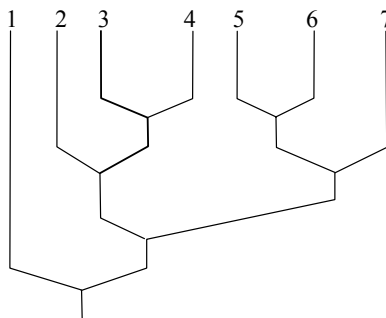


Рис. 3. Схема взаимоотношений видов родов *Calamoncosis* и *Lipara*: 1 – *Calamoncosis* ssp., 2 – *C. aprica* Meigen, 3 – *C. duinensis* Strobl, 4 – *C. minima* Strobl, 5 – *Lipara flavitarsis* Loew, 6 – *L. pullitarsis* Doskočil et Chvála, 7 – *L. lucens* Meigen

Этот автор отмечал, что насекомые-олигофаги приурочены в основном к доминантам растительного покрова. Действительно, крупные растения представляют насекомым большее разнообразие ресурсов, а растения-доминанты обладают высокой численностью и постоянством произрастания в данном ландшафте, что обеспечивает насекомым постоянное наличие пищи. Авторы, рассматривающие растение как остров, считают, что обилие видов, развивающихся на каком-либо виде растения, определяется размером ареала растения в согласии с принципами островной биогеографии МакАртура и Вильсона (MacArthur, Wilson, 1967; Opler, 1974). Чем обширнее ареал растения, тем большее количество видов насекомых с ним связано.

Тростник – один из крупных злаков. Злаки с еще более мощной вегетативной сферой *Arundo donax* и бамбуки не имеют такой богатой фауны злаковых мух, хотя некоторые виды ассоциированы с этими злаками. Так как злаковые мухи имеют относительно мелкие размеры, то тростник, по-видимому, имеет наиболее подходящие для злаковых мух – обитателей стеблей (каулифагов) – размер побегов. Кроме того, важное значение имеют и другие факторы: возраст вида, произрастание этого злака большими чистыми массивами, обширный географический ареал, приспособленность к произрастанию в разных условиях. Это растение устойчиво и к затоплению, и к засолению почвы. Тростник принадлежит к одной из древнейших групп злаков и, по-видимому, существует уже с палеогена. Он относится к трибе Arundineae, большинство видов которой приурочено к южному полушарию. Н.Н. Цвелев (1987) считает, что эволюция этой группы происходила главным образом на частях бывшей Гондванны. Отпечатки листьев, сходных с листьями современных тростников, встречаются в верхнемеловых ископаемых флорах (Цвелев, 1976), а *Phragmites australis* в ископаемом состоянии отмечен в миоцене (De la Cruz, 1978). В роде *Phragmites* выделяют от 3 до 5 видов (Цвелев, 1976; Engler, 1964). В настоящее время тростник – обыкновенный космополит, в Евразии он произрастает всюду, кроме Арктики, на север доходит до 70° с.ш.

Растение тростник как пищевой ресурс для насекомых, по крайней мере, в настоящее время, практически неограничен, его зеленая масса не используется полностью насекомыми-фитофагами, среди них нет конкуренции за кормовой ресурс. По данным Скугравы (Skuhrový, 1980) для бывшей Чехословакии, где тростник изучался как модельное растение влажного биотопа, только 30% стеблей растения было повреждено беспозвоночными, и ими потреблялось только 13 – 14% первичной продукции. Можно предположить, что в период становления тростника как вида, когда это растение было немногочисленным, среди поселяющихся на нем видов насекомых могла быть конкуренция за пищу и в этот период «узкого горлышка» произошло разделение ниш между его фитофагами из насекомых. К сожалению, достоверных палеонтологических сведений, на которые могло бы опираться это предположение, не имеется.

Галлообразование широко распространено среди растенияядных беспозвоночных, включая насекомых, клещей и нематод. Среди двукрылых насекомых оно свойственно большинству галлиц Cecidomyiidae и встречается у некоторых видов практически во всех других семействах, в которых имеются личинки-фитофаги: Chloropidae, Tephritidae, Anthomyiidae, Lauxaniidae и Agromyzidae (Коломоец и др.,

1989). Значение галлообразования и его роль в эволюции галлообразователей и растений обсуждались многими авторами, и выдвигались различные гипотезы. Обзор и тестирование высказанных гипотез были сделаны П.В. Прайсом с соавторами (Price et al., 1987). Они обсуждали 6 гипотез: инадаптивную, мутуалистическую, защитную реакцию растений от потребителя, пищевую, микроклиматическую и защитную для галлообразователя от врагов. По мнению этих авторов, три первые гипотезы не заслуживают внимания, так как растение не получает никаких преимуществ и взаимоотношение растение – галлообразователь более сходно с взаимоотношением хозяин – паразит.

Протестируем три последние гипотезы по отношению к галлообразователям *Lipara*. Галл представляет для видов *Lipara* значительно больший резерв пищи, так как питательные вещества растения не расходуются на рост междоузлий и частично листьев, ибо верхние листья не достигают нормальной величины. За счет большого поступления ресурсов и потребления их личинкой виды *Lipara* наиболее крупные среди других растительноядных представителей семейства Chloropidae. Длина *L. lucens* доходит до 8 – 10 мм, других видов рода – до 5 – 6 мм, в то время как обычный размер мух этого семейства 1 – 4 мм. Можно предположить, что развитие личинок под покровом наложенных друг на друга листьев защищает их от высыхания и, возможно, от других неблагоприятных микроклиматических факторов. Однако личинки в галле не защищены от хищников. Зимой галлы раскрываются птицами, в основном синицами, и личинки съедаются. Не защищены личинки в галлах и от паразитов. В настоящем исследовании зараженность личинок составила в среднем 24%. Всего с разными видами *Lipara* в Палеарктике ассоциировано 49 видов паразитических Нумепортера, преимущественно специализированных паразитов: 23 вида Chalcidoidea из 7 семейств и 26 видов Ichnemonoidea из 2 семейств (Нарчук, 2006). Таким образом, пищевая и микроклиматическая гипотезы находят подтверждение на примере галлообразователей из рода *Lipara*, но гипотеза защиты от врагов не согласуется с имеющимся материалом.

Автор благодарен доктору биологических наук С.А. Белокобыльскому (Зоологический институт РАН) за определение паразитов (Нумепортера).

В ходе работы использована коллекция Зоологического института РАН (УФЛ ЗИН рег. №2-2.20), контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0.001.070).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №05-04-48258а и №06-04-63009к), гранта Президента РФ для поддержке ведущих научных школ (НШ-4686.2006.4), а также поддержана программами Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов», «Происхождение и эволюция биосферы» и Программой ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Емельянов А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1967. С. 28 – 65.

Коломоец Т.П., Мамаев Б.М., Зерова М.Д., Нарчук Е.П., Ермоленко В.М., Дьякончук Л.А. Насекомые-галлообразователи культурных и дикорастущих растений Европейской части СССР (Двукрылые). Киев: Наук. думка, 1989. 168 с.

- Нарчук Э.П.* Система растение – фитофаг на примере тростника и его консументов // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57, №5. С. 628 – 641.
- Нарчук Э.П.* Злаковые мухи (Diptera, Chloropidae) – обитатели тростника (*Phragmites australis*) на востоке Европейской части России // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. 2005. Вып. 4. С. 93 – 95.
- Нарчук Э.П.* Паразиты злаковых мух (Diptera, Chloropidae) из отряда перепончатокрылых (Hymenoptera) в Голарктике // Энтотомол. обозрение. 2006. Т. 85, вып. 2. С. 414 – 440.
- Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 1788 с.
- Цвелев Н.Н.* Система злаков (Poaceae) и их эволюция // Комаровские чтения. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 1 – 75.
- Cruz A.A. de la.* The production of pulm from marchgrass // Econ. Botany. 1978. Vol. 32. P. 46 – 50.
- Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2. Angiosperm. Berlin: Gebruder Bomtraeger. 1964. 666 p.
- Lawton J.H., Schröder D.* Effect of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants // Nature (London). 1977. №265. P. 137 – 140.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* Theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Opler P.A.* Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects // American Sciences. 1974. Vol. 62, №1. P. 57 – 73.
- Price P.W.* Evolutionary biology of parasites (Monographs in population biology). Princeton: Princeton Univ. Press, 1980. 237 p.
- Price P.W., Fernandes G.W., Waring G.L.* Adaptive nature of insects galls // Environmental Entomology. 1987. Bd. 16. S. 15 – 24.
- Skuhravý V.* Diptera attacking common reed stands in Czechoslovakia (*Phragmites communis*) // Acta Univ. Carolinae. Biologica. 1980. P. 417 – 418.
- Southwood T.R.E., Moran V.C., Kennedy C.E.J.* The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees // J. Amer. Ecol. 1982. Vol. 51. P. 635 – 649.
- Strong D.R., Levin D.A.* Species richness of plant parasites and growth form of their hosts // Amer. Natur. 1979. Vol. 114, №1. P. 1 – 22.