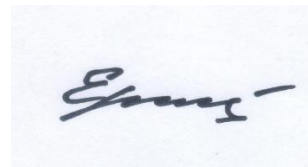


На правах рукописи



ЕРМОЛАЕВ Иван Владимирович

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ
ВСПЫШЕК МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ МИНИРУЮЩИХ
ЧЕШУЕКРЫЛЫХ ПРИ ПЕРИОДИЧЕСКИХ И НЕПЕРИОДИЧЕСКИХ
ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛНАХ**

Специальность 1.5.14 – Энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск – 2025

Работа выполнена в ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет».

Научный консультант: **Селиховкин Андрей Витимович**, доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова»

Официальные оппоненты: **Токарев Юрий Сергеевич**, доктор биологических наук, профессор РАН, ФГБУН «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», заведующий лабораторией патологии насекомых и биотехнологии;

Аникин Василий Викторович, доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Саратовский государственный университет», заведующий кафедрой морфологии и экологии животных;

Татаринов Андрей Геннадьевич, доктор биологических наук, профессор, ФГБУН «Институт биологии Коми НЦ УрО РАН», ведущий научный сотрудник, отдел экологии животных.

Ведущая организация: ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Субтропический научный центр РАН», г. Сочи

Защита диссертации состоится «24» марта 2026 г. в «10» часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 на базе ФГБУН «Институт систематики и экологии животных СО РАН» по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБУН «Институт систематики и экологии животных СО РАН» и на сайте организации <http://www.eco.nsc.ru>.

Автореферат разослан « » _____ 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила
Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Важнейшей характеристикой любой популяции являются особенности колебания её численности, определяющие параметры популяционных волн (далее – ПВ). Популяционные волны классифицируют как периодические и непериодические (далее – ППВ и НПВ соответственно) (Яблоков, Юсуфов, 2004). ППВ (в отличие от НПВ) имеет выраженные промежутки времени, через которые повторяются показатели максимума и минимума плотности популяции. Эти колебания у разных популяций могут иметь различия как по продолжительности, так и по амплитуде. Цикличность колебаний связана с адаптациями, которыми население вида в данной части его ареала отвечает на изменения биогеоценотической и внутривидовой ситуации (Северцов, 2013, с. 139). ППВ составляют абсолютное большинство известных случаев и сравнительно хорошо исследованы (например, Северцов, 1941; 1942; Ильинский и др., 1965; Воронцов, 1978; Исаев и др., 1984; Максимов, 1984; Berryman, 1988; Barbosa, Schultz, 1987; Шилов, 2000; Исаев и др., 2001; Бахвалов и др., 2010; Исаев и др., 2015; Ермаков, 2021).

Известно три типа НПВ: ландшафтная, инвазионная и НПВ, возникающая в результате сложного сочетания факторов. Ландшафтная НПВ крайне редка и образуется в результате уникального влияния ландшафта на взаимодействие популяции фитофага с его кормовым ресурсом. Например, скопление деревьев водовальной ольхи в долинах горных рек Северного Кавказа происходит на участках с определённым геологическим строением и на выходе этих рек на равнину. В результате на аллювиальных островах и косах со скоплением деревьев формируются хронические очаги златки *Agilus* sp. (Алексеев, Слепко, 1998). Инвазионная НПВ возникает в результате случайного завоза вида на новые территории с экологическими условиями, удовлетворяющими требованиям экологического стандарта вселенца. Недостаток эволюционно сложившихся форм регуляции в популяциях инвазионного вида приводит к резкому увеличению его численности и к возникновению значительных экологических и экономических последствий. НПВ, возникающая в результате сложного сочетания разных факторов, характеризуется частичным или полным разрушением (под действием антропогенных факторов) эволюционно сложившихся факторов регуляции со стороны паразитов, хищников и патогенов в популяциях аборигенных видов.

Минёры – широко распространенная экологическая группа эндобионтных потребителей хлорофиллоносных тканей, насчитывающая около 10 000 видов (Faeth, 1991). Такой способ питания фитофагов возник конвергентно у представителей четырех отрядов насекомых: Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera (Needham et al., 1928; Hering, 1951; 1957; Hespeneheide, 1991). Максимальное разнообразие минёров выявлено у чешуекрылых.

В большинстве случаев колебания численности в популяциях минирующих чешуекрылых не привлекают внимание специалистов. При этом плотность заселения кормового растения минёром невысока, а влияние насекомого на растение минимально. Например, наше четырехлетнее исследование сезонной динамики повреждения листьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в долине р. Сива

(Удмуртия) показало, что в течение вегетации доля листьев, минированных 8 аборигенными видами, не превышала 5% (Ермолаев, Васильев, 2022). При этом площадь изъятия листовой пластинки редко достигала 25%. Несмотря на это, существует ряд видов чешуекрылых-минёров, способных давать вспышки массового размножения и реализовывать эруптивные (более 1 мины на лист) (Auerbach et al., 1995) плотности заселения кормового растения на протяжении значительного промежутка времени (до 10 и более лет). Например, хронические очаги дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae) существовали на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В.М. Пескова в течение 14 лет (1997–2010 гг.) (Ermolaev et al., 2025a). В течение XX века хронические очаги тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Gracillariidae) функционировали в Москве на протяжении не менее 36 лет (Ермолаев, 2019). За 27 лет (1999–2025 гг.) существования популяций инвазионного вида липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata, 1963) под г. Ижевском эруптивная плотность минёра на постоянной пробной площади была отмечена нами в течение 18 лет.

Степень разработанности темы. Экологические механизмы, обеспечивающие реализацию эруптивных плотностей чешуекрылых-минёров при ППВ и НПВ, исследованы крайне слабо. Существующие работы сфокусированы преимущественно на изучении роли отдельных факторов смертности в случаях инвазионных НПВ. При этом механизмы, поддерживающие эруптивную плотность минёра при возникновении ППВ, а также НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, практически не изучены.

Цель работы: выявить экологические механизмы и последствия реализации эруптивных плотностей чешуекрылых-минёров при возникновении ППВ и НПВ.

Задачи исследования:

1. Определить типы ПВ, при реализации которых минирующие чешуекрылые дают вспышки массового размножения.
2. Исследовать экологические механизмы вспышки массового размножения *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) при реализации ППВ.
3. Изучить экологические механизмы вспышки массового размножения *Ph. populifoliella* и *Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972 при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.
4. Выявить экологические механизмы вспышки массового размножения *Ph. issikii* при реализации инвазионной НПВ.
5. Проанализировать трофические ассоциации паразитоидов с чешуекрылыми-минёрами.
6. Оценить экологические последствия реализации эруптивных плотностей чешуекрылого-минёра при возникновении ППВ и двух типов НПВ.

Научная новизна. Показано, что наряду с ППВ для популяций чешуекрылых-минёров характерна реализация инвазионной НПВ и НПВ, возникающей в результате сложного сочетания факторов.

На примере вспышки массового размножения осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (ППВ) впервые исследована роль паразитоидов как основного фактора смертности генераций минёра. Повышение зараженности

паразитоидами гусениц и куколок *Ph. apparella* до 70% привело к затуханию очага. Комплекс включает 26 видов паразитоидов, 8 видов эвлофид были впервые выявлены в качестве паразитоидов минёра.

Впервые показано, что существование эруптивной плотности *Protocryptis sibiricella* в случае НПВ, возникающий в результате сложного сочетания разных факторов, связано с тремя условиями. Во-первых, существованием эффективных адаптаций моли к состоянию дерева-хозяина: поведение гусениц чехлоноски при питании не приводит к необратимому ослаблению и потере резистентности лиственницы к вторичным вредителям; низкая летная активность бабочек и предпочтение ранее поврежденных лиственниц при откладке яиц определяет повторное заселение деревьев. Во-вторых, постоянной гетерогенностью состояния кормового растения в очаге обеспечивает устойчивость и продолжительность взаимодействия системы «лиственница – чехлоноска». В-третьих, низкой эффективностью факторов смертности. Пастбищная дигрессия приводит к локальному снижению численности паразитоидов чехлоноски. Затухание хронического очага минёра может происходить из-за конкурентных взаимоотношений насекомых-филлофагов, косвенного влияния патогенов дерева-хозяина или экстремального проявления действий абиотических факторов. Четыре вида наездников впервые выявлены в качестве паразитоидов *P. sibiricella*.

Впервые установлено, что в основе экологических механизмов вспышки массового размножения тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* при реализации НПВ, возникающей в городах в результате сложного сочетания факторов, лежат эффективные адаптации минёра к состоянию кормового растения и антропогенные воздействия, влияющие на выживаемость моли. Поведение гусениц *Ph. populifoliella* при питании обуславливает гетерогенность повреждения кроны дерева и не приводит к гибели кормового растения. Первое обеспечивает как разнородность проявления регуляционных факторов в рамках экологического пространства очага, так и смену заселенности деревьев во времени, второе – длительность взаимоотношений в системе «растение – филлофаг». Поведение яйцекладущих самок позволяет максимально распределить потомство в пределах кроны, что значительно снижает внутрипопуляционную конкуренцию гусениц при низкой и средней плотности заселения. Слабая летная активность бабочек определяет постоянство локализации очага. Значительная концентрация в зеленых насаждениях города видов тополей, наименее резистентных по отношению к минёру, определяет существование значительного кормового ресурса *Ph. populifoliella* и возможность быстрого увеличения численности моли. Тепловое и химическое загрязнение городов может оказывать положительное влияние на выживаемость как гусениц и куколок во время их развития, так и имаго в период зимовки. Впервые показано, что комплекс паразитоидов *Ph. populifoliella* в Удмуртии на примере гг. Ижевска и Глазова включает 40 видов, 20 из которых были впервые выявлены как паразитоиды минёра.

На примере инвазионной НПВ липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* выявлены факторы, оказывающие влияние на динамику численности минёра. Высокая скорость инвазии *Ph. issikii* связана широким распространением насаждений дерева-хозяина и слабым регулирующим влиянием со стороны представителей третьего трофического уровня. Кроме того, этому способствует возможность

перехода минёра с би- на моновольтинный цикл развития, особенность его расселения посредством анемохории и возможность трансформации соотношения внутривидовых форм под влиянием плотности популяции. Детально исследованы комплексы энтомофагов минёра. Впервые исследованы комплексы паразитоидов *Ph. issikii* в ряде точек вторичного ареала минёра: на примере городов Братислава (23 вида), Москва (9 видов), Нижний Новгород (6 видов), Казань (6 видов), Ижевск (29 видов), Пермь (2 вида), Уфа (11 видов), Екатеринбург (7 видов), Тюмень (10 видов), Тобольск (8 видов), Омск (7 видов). Дополнены материалы по Новосибирску (на 7 видов). Выделены доминанты, изучена связь с плотностью заселения минёра, оценена роль комплекса в смертности генерации моли, 27 видов наездников были впервые указаны в качестве паразитоидов *Ph. issikii*. Впервые выявлены два вида хищников минёра.

Анализ экологических последствий ППВ листовенничной чехлоноски *P. sibiricella* впервые показал возможность гибели кормовых деревьев и заселение их насекомыми-ксилофагами. Полная дефолиация листовенниц минёром оказала достоверное и негативное влияние на продуктивность выживших деревьев. Исследование экологических последствий вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при реализации инвазионной НПВ (на примере *Ph. issikii*) и НПВ, возникающий в результате сложного сочетания разных факторов (на примере *P. sibiricella*), впервые показало негативное влияние высоких плотностей заселения молей на прирост и генеративные характеристики дерева-хозяина.

Теоретическая и практическая значимость работы. Исследованы экологические механизмы вспышек массовых размножений в популяциях чешуекрылых-минёров при реализации ППВ (*Ph. apparella*), НПВ, возникающей в результате сложного сочетания факторов (*P. sibiricella* и *Ph. populifoliella*) и инвазионной НПВ (*Ph. issikii*).

Выявлено 59 новых для науки трофических ассоциаций паразитоидов с чешуекрылыми-минёрами: для *P. sibiricella* – 4, для *Ph. apparella*, *Ph. populifoliella* и *Ph. issikii* – 8, 20 и 27 соответственно. При этом материалы о видовой структуре экологических комплексов паразитоидов для *P. sibiricella* выросли на 23,5%, для *Ph. apparella*, *Ph. populifoliella* и *Ph. issikii* – 21,6, 26,0 и 40,3% соответственно.

Впервые показаны особенности функционирования комплекса паразитоидов в период вспышки массового размножения минирующего чешуекрылого при реализации ППВ. Выявлено, что со временем происходит структурное и функциональное усложнение комплекса паразитоидов. Этот процесс идет с участием вида эдификатора и сменой доминирующих видов как за счет усиления конкуренции за минёра первичных паразитоидов, так и за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма. Развитие комплекса паразитоидов во времени приводит к росту показателя зараженности хозяина. Полученные результаты меняют методический подход к исследованию комплексов паразитоидов филлофага как динамичной системе.

Результаты нашей работы показали, что комплексы паразитоидов разных видов одного рода минёров, экологически связанные с одним родом кормовых растений, имеют один вид эдификатора. Если это окажется общим эволюционным правилом, на котором построены взаимодействия в системе «филлофаг – паразитоид», то это

позволит эффективно подавлять вспышку массового размножения фитофага путем выпуска определенного вида эдификатора, который запустит механизм структурных и функциональных изменений всего комплекса паразитоидов. Этот подход может быть особенно важен в случае регуляции инвазионных видов.

Анализ экологических последствий вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при возникновении ПВ разных типов позволяет отнести их к группе экономически значимых филофагов и свидетельствует о необходимости разработки системы мониторинга за состоянием их популяций. Данные диссертации использованы при подготовке лекционных курсов по следующим дисциплинам бакалавров и магистров УдГУ: экология беспозвоночных, систематика и экология животных, зоогеография, этология, теория эволюции.

Положения, выносимые на защиту:

1. Наряду с ППВ чешуекрылые-минёры имеют два типа НПВ, формирующиеся под влиянием антропогенных факторов. Первый возникает в результате сложного сочетания разных факторов, второй связан с биологическими инвазиями.

2. Функционирование комплекса паразитоидов в очаге минёра при реализации ППВ связано с его структурными и функциональными изменениями во времени.

3. Длительное существование эруптивных плотностей при НПВ поддерживается за счет эффективности адаптаций минёра к состоянию кормового растения, постоянной гетерогенности состояния кормовых растений в очаге и низкой эффективности факторов смертности.

4. Реализация НПВ, возникающей в результате сложного сочетания факторов, в популяции минёра происходит на фоне локального антропогенного разрушения эволюционно сложившихся факторов регуляции фитофага, реализация инвазионной НПВ – на фоне их слабой выраженности.

5. Эруптивная плотность чешуекрылого-минёра при любой ПВ оказывает негативное влияние как на продуктивность, так и на генеративные характеристики дерева-хозяина.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты исследования и основные положения, выносимые на защиту, были доложены автором на международных, всероссийских и региональных научных конференциях, симпозиумах и совещаниях: II, III и IV Всероссийской конференции «Экология и проблемы окружающей среды» (Красноярск, 1995; 1996; 1997), на конференции ИЮФРО «Динамики популяций, влияние и интегральное управление лесных дефолирующих насекомых» (Баньска-Штявница, Словакия, 1996), Всероссийской конференции «Актуальные проблемы биологии» (Сыктывкар, 1998), международном симпозиуме ИЮФРО «*Larix-98*» (Красноярск, 1998), конференции, посвященной 275-летию РАН «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири» (Красноярск, 1999), международном совещании «Жизнь и факторы биогенеза» (Ижевск, 1999), международной конференции «Биоразнообразие и динамики экосистем Северной Евразии» (Новосибирск, 2000), пятой Российской университетско-академической научно-практической конференции (Ижевск, 2001), конференции «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии» (Екатеринбург, 2001), международной конференции по экологической физиологии растений (Сыктывкар, 2001), XII съезде РЭО, (Санкт-Петербург, 2002),

на VI, VII, IX и X Всероссийских популяционных семинарах (Нижний Тагил, 2002; Сыктывкар, 2004; Уфа, 2006; Ижевск, 2008 соответственно), второй международной конференции «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере» (Сыктывкар, 2003), конференции «Биоразнообразие природных и антропогенных экосистем» (Екатеринбург, 2005), межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоологической конференции) «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2006), на 1, 2, 3, 4, 7 и 12 чтениях памяти О.А. Катаева (Санкт-Петербург, 2008, 2009, 2010, 2011, 2013; Москва, 2022), международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011), на IV международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2022), XII Европейском конгрессе по энтомологии (Крит, 2023), Всероссийской научной конференции «80 лет экологической науке на Урале» (Екатеринбург, 2024), VI Евроазиатском симпозиуме по перепончатокрылым насекомым (Саранск, 2025).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 56 статей: 55 в рецензируемых российских журналах из Перечня ВАК и 1 в иностранном журнале. Среди публикаций 55 статей из «Белого списка» (из них 36 первого уровня). В 55 статьях из 56 диссертант является первым автором.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка сокращений, списка литературы и 18 приложений. Общий объём рукописи составляет 462 страницы, в том числе: 432 страницы основного текста, 59 таблиц, 79 рисунков. Список литературы включает 1371 библиографический источник, в том числе 568 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Представленная диссертация – результат многолетнего (1995–2025 гг.) исследования автора. Диссертант непосредственно принимал участие во всех этапах исследования: в планировании и проведении исследований, сборе оригинального полевого и лабораторного материала, статистической обработке и анализе полученных результатов, написании и публикации статей, представлении результатов на конференциях, написании и оформлении рукописи диссертации.

Благодарности. Автор выражает сердечную благодарность своему научному консультанту – д.б.н., профессору, президенту РЭО А.В. Селиховкину за постоянное внимание, поддержку и помощь в работе, а также научным наставникам – д.б.н. С.Ю. Синёву, д.б.н. С.А. Белокобыльскому (Зоологический институт РАН), д.б.н. З.А. Ефремовой (The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University), д.б.н. Д.Л. Мусолину (European and Mediterranean Plant Protection Organization), д.б.н. В.И. Пономареву (Ботанический сад УрО РАН), к.б.н. Ю.Н. Баранчикову (Институт леса СО РАН) за ценные советы и помощь при выполнении исследования.

Автор благодарен за помощь в построении карт к.г.н. Е.А. Рублевой, в проведении агрохимического анализа почв к.б.н. Н.Г. Зыкиной (Удмуртский государственный университет), а также за подтверждение правильности определения членистоногих: к.б.н. С.В. Барышниковой (Gracillariidae), д.б.н. С.А. Белокобыльскому (Braconidae), к.б.н. Н.В. Голуб (Psocoptera), д.б.н. Д.Р. Каспаряну (Ichneumonidae), д.б.н. И.М. Кержнеру (Hemiptera), к.б.н. А.Л. Лобанову (Cerambycidae), к.б.н. А.Ю. Матову (Noctuidae), к.б.н. В.Г. Миронову (Geometridae), д.б.н. С.В. Миронову (Anystidae), д.б.н. М.И. Фальковичу (Coleophoridae), к.б.н. С.А.

Филимоновой (Anystidae), к.б.н. Е.В. Целих (Pteromalidae), к.б.н. Н.Н. Юнакову (Curculionidae) (все Зоологический институт РАН), д-ру Х. Бауру (Hannes Baur) (Chalcidoidea) (Natural History Museum, Bern), д.б.н. В.Б. Голуб (Hemiptera) (Воронежский государственный университет), д-ру Г. Грабенвегера (Giselher Grabenweger) (Chalcidoidea) (Natural History Museum, Bern), к.б.н. М.Л. Данилевскому (Cerambycidae) (Институт проблем экологии и эволюции РАН), д.б.н. С.В. Дедюхину (Coccinellidae), к.б.н. В.И. Рощиненко (Elateridae) (Удмуртский государственный университет), к.б.н. Е.Н. Егоренковой (Tetrastichinae) (Ульяновский государственный педагогический университет), д.б.н. С.Л. Есюнину (Aranei) (Пермский государственный национальный исследовательский университет), д.б.н. З.А. Ефремовой (Eulophidae) (The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University), к.б.н. О.В. Кошелевой (Eulophidae), д.б.н. З.А. Федотовой (Cecidomyiidae) (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений), д-ру Йоз. Лукашу (Josef Lukáš) (Braconidae) (Comenius University), д.б.н. М.Ю. Мандельштаму (Scolytidae) (Научно-исследовательский институт экспериментальной медицины РАМН), д.б.н. А.И. Мирошникову (Cerambycidae) (Научно-исследовательский институт горного лесоводства и экологии леса), к.б.н. В.Н. Ольшвангу (Tortricidae), к.б.н. А.Н. Созонтову (Aranei) (Институт экологии растений и животных УрО РАН), к.б.н. В.И. Рожиной (Thysanoptera) (Калининградская межрайонная ветеринарная лаборатория), к.б.н. А.В. Шаврину (Staphylinidae) (Daugavpils University, Institute of Systematic Biology, Daugavpils), д-ру М. Шварцу (Martin Schwarz) (Ichneumonidae) (Biologiezentrum Linz Dornach). Отдельная благодарность моим ученикам: к.б.н. Н.В. Ижболдиной, к.б.н. Д.А. Зорину, к.б.н. О.В. Сидоровой и 62 дипломникам, оказавшим посильную помощь на отдельных этапах выполнения данной работы.

Защита диссертации поддержана в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (FEWS-2024-0011).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Факторы динамики численности и вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров при периодических и непериодических волнах

Минирующие чешуекрылые дают вспышки массового размножения при реализации как ППВ, так и двух типов НПВ: волны, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов и инвазионной волны (Таблица 1). В случае ППВ вспышка массового размножения аборигенного вида минёра происходит при отсутствии антропогенной нагрузки и имеет три фазы: нарастание, кульминация, кризис. Разрушение нормальной работы биотических факторов под действием локальных антропогенных факторов может приводить к вспышке массового размножения аборигенного вида при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов. Это создает условия для продолжительного колебания плотности минёра близ ее эруптивного значения. В результате локально

формируется хронический очаг, функционирующий на протяжении до десяти и более лет. Существование вспышки массового размножения при реализации инвазионной НПВ происходит у инвазионного вида на фоне нехватки эволюционно сложившихся факторов регуляции. Это также приводит к формированию хронического очага минёра.

Таблица 1. Характеристики вспышки массового размножения минирующих чешуекрылых при реализации популяционных волн разных типов

Название / тип ПВ	Характеристика				
	вид минирующего чешуекрылого	вспышка массового размножения	период существования эруптивной плотности	эффективность биотических факторов в популяциях минёра	экологический и экономический ущерб
ППВ /периодический	аборигенный	не связана с деятельностью человека	определенный (в соответствии с фазой кульминации)	высокая	локальный и кратковременный
НПВ, возникающая в результате сложного сочетания факторов / хаотический	аборигенный	напрямую связана с деятельностью человека	неопределенный, продолжительный	низкая (нарушения в работе под действием локальных антропогенных факторов)	локальный и продолжительный
Инвазионная НПВ / хаотический	инвазионный	косвенно связана с деятельностью человека	неопределенный, продолжительный	крайне низкая (нехватка эволюционно сложившихся факторов регуляции)	глобальный и продолжительный

Экологический и экономический ущерб от вспышки массового размножения минирующего чешуекрылого при реализации обоих типов НПВ (в отличии от ППВ) носит продолжительный характер. При этом в случае инвазионной НПВ проблемы охватывают значительно бóльшие территории, чем в случае НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.

Ссылки на работы по теме диссертации: Ермолаев, 2014; 2019; 2024а; б; Ermolaev et al., 2025а.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований

Объекты исследований – дендробионтные минирующие чешуекрылые, дающие вспышки массового размножения при реализации одного из трех вариантов популяционных волн: ППВ, инвазионной НПВ и НПВ, возникающей в результате сложного сочетания факторов. Основные исследования были проведены в популяциях осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella*, тополевой моли-

пестрянки *Ph. populifoliella*, липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Gracillariidae) и листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (Coleophoridae).

Регионы исследований. Основные исследования в популяциях *Ph. apparella*, *Ph. populifoliella*, *Ph. issikii*, а также *P. sibiricella* были проведены в течении 1999–2025 гг. близ г. Ижевска (Удмуртская Республика). Экологические механизмы существования хронических очагов *P. sibiricella* были исследованы в период 1995–1999 гг. в Ширинском районе Республики Хакасия.

Экологические механизмы ППВ на примере вспышки массового размножения *Ph. apparella* исследовали стационарно в очаге минёра близ г. Ижевска. Работу провели с момента появления очага (в 2014 г.) до его исчезновения (в 2018 г.). Исследование проводили на 40 постоянных модельных деревьях (*Populus tremula* L.). Ежегодно в период окукливания *Ph. apparella* (первая декада июля) проводили учеты плотности заселения минёром. С этих же ветвей собирали 70–80 листьев. Мины вырезали ножницами и помещали в пластиковые боксы с номером модельного дерева. Боксы содержали в условиях полевой лаборатории биостанции УдГУ «Сива». Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно. За время исследования было вырезано 13343 мин, выведено 5800 экз. *Ph. apparella* и 2649 экз. паразитоидов.

Экологические механизмы НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, на примере *Ph. populifoliella* изучали в г. Ижевске.

Оценку выживания и паразитирования куколок первой генерации минёра проводили в условиях полевой лаборатории в 2010 г. в г. Ижевске. С этой целью в разных районах города (включая центр и периферию) было выбрано 41 модельное дерево тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) со средней плотностью заселения минёром от 0,4 до 20 мин на лист. В период окукливания моли собирали в среднем по 60 листьев с минами. В общей сложности 4338 мин вырезали ножницами и поместили в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно. За период исследования было выведено 2978 экз. *Ph. populifoliella* и 345 экз. паразитоидов.

Экологические механизмы НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, на примере *P. sibiricella* исследовали в период 1995–1998 гг. в лесостепной зоне предгорьев Кузнецкого Алатау близ стационара «Черное Озеро» Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Ширинский район Хакасии). Пробная площадь была заложена в 1995 г. в 20 квартале Озерного лесничества Копьевского спецлесхоза близ поселка Черное Озеро. Древостой был представлен чистым листовенничником (*Larix sibirica* Ledeb.) разнотравным, колкового типа. Участок был подвержен регулярному выпасу скота. Режим прогона скота – 200 коров в сутки.

Учеты плотности популяции моли проводили на 127 постоянных модельных деревьях, отобранных методом случайной выборки в мае 1995 г.

Роль факторов, ограничивающих численность листовенничной чехлоноски, оценили на примере генерации минёра 1995–1996 гг. методом таблиц выживаемости (Варли и др., 1978) на 52 модельных деревьях.

Видовой состав комплекса паразитоидов чехлоноски исследовали весной 1995 и 1996 гг. в полевой лаборатории. Для этого во второй половине июня с 60 деревьев разной плотности заселения было собрано и помещено в чашки Петри до 100

пронимф чехлоноски. Отродившихся бабочек и паразитоидов фиксировали ежедневно.

Экологические механизмы инвазионной ННВ исследовали на примере *Ph. issikii* в период 1999–2025 гг. в г. Ижевске. С этой целью были заложены четыре пробные площади размером около 1 га с разной структурой древостоя, в соответствии с рекомендациями А.И. Ильинского (Ильинский и др., 1965, с. 55): «Малиновая гора», «Питомник», «Парк им. С.М. Кирова», «Телевышка» (далее по тексту площади № 1, 2, 3 и 4 соответственно).

Плотность заселения первым поколением *Ph. issikii* лип на пробной площади № 4 оценивали ежегодно с 2007 г. на примере 150–160 модельных деревьев. Расчет суммы эффективной температуры, необходимой для развития первой генерации липовой моли-пестрянки, проводили по работе В.Л. Мешковой (2009).

Полиморфизм бабочек липовой моли-пестрянки изучали в 2002–2005 гг. С этой целью в период окукливания моли собирали с каждого модельного дерева минированные листья. В лаборатории мины вырезали ножницами и помещали в чашки Петри. Время появления бабочек моли в условиях полевой лаборатории оценивали как количество суток, прошедшее с момента появления первой особи. Длину тела бабочек первого поколения моли оценивали в 2002 г. для представителей с площадки № 1, в 2003–2005 гг. – для бабочек со всех площадей. Цвет моли и длину левого переднего крыла определяли на пробных площадях № 1–3. В общей сложности исследовано более 18 тысяч бабочек.

Таблица. 2. Выборка при оценке выживаемости и смертности гусениц и куколок первого поколения *Ph. issikii* (экз.) в разных популяциях вторичного ареала минёра

Годы	Место	Количество				
		пробных площадей	модельных деревьев	вырезанных мин	выведенных	
					<i>Ph. issikii</i>	паразитоидов
2001-2005	г. Ижевск	3	16 – 41	34348	24368	1393
2015	г. Ижевск	3	40	12166	9338	395
2016	г. Москва	1	30	4719	3500	79
2017	г. Н. Новгород	1	11	983	801	24
2017	г. Казань	1	11	989	721	14
2017	г. Екатеринбург	1	20	1102	881	59
2017	г. Тюмень	1	19	1248	754	214
2018	г. Новосибирск	1	30	2904	2472	56
2019	г. Пермь	1	20	2433	2170	33
2019	с. Куккуяново	1	20	1971	1040	253
2019	г. Уфа	1	20	1526	1075	210
2019	с. Толбазы	1	20	2264	1127	333
2019	Оз. Медвежье	1	29	2754	1590	319
2019	г. Тобольск	1	20	1931	1626	93
2019	г. Омск	1	14	888	264	222

Показатели выживаемости и смертности гусениц и куколок первого поколения *Ph. issikii* (экз.) в разных популяциях вторичного ареала минёра изучали в течение

2001–2019 гг. В общей сложности из листьев липы было вырезано 72 226 мин и выведено 51 727 экз. *Ph. issikii* и 3 697 экз. паразитоидов (Таблица 2).

Экологические последствия ППВ на примере скоротечного очага *Protocryptis sibiricella* исследовали в период 2000–2002 гг. на примере защитной придорожной полосы лиственниц близ п. Подшивалово Завьяловского района Удмуртской Республики. Влияние повреждения филлофагом на линейный прирост выживших лиственниц оценивали в сентябре 2002 г. У 30 деревьев, подвергшихся в 2000 г. полной дефолиации, на высоте 2 м промерили по 10 ауксибластов 2000, 2001 и 2002 гг. и подсчитали количество заложённых на них аксиллярных почек. Контролем были выбраны 30 деревьев из той же полосы, находившихся в непосредственной близости от очага и не имевших каких-либо видимых следов повреждения чехлоноской в год реализации очага.

Анализ состава и распределения насекомых-ксилофагов по стволу погибших лиственниц провели в сентябре 2001 г. на примере 10 модельных деревьев по методике А.И. Воронцова и др. (1991).

Экологические последствия ППВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, на примере лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* изучили в 1998 г. в Ширинском районе Хакасии. Для этого у лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) на высоте 2 м промерили по 10 ауксибластов 1995, 1996, 1997 гг. и просчитали количество заложённых на них аксиллярных почек. Эти работы провели на юго-восточной стороне кроны дерева.

Влияние чехлоноски на образование генеративных органов лиственницы 1996 г. оценили в 1997 г. по количеству образованных микро- и макростробил на метровом апикальном отрезке скелетной ветви каждого модельного дерева.

Экологические последствия инвазионной ННВ на примере *Ph. issikii* оценили в 2007–2009 гг. на пробной площади № 4. В сентябре каждого года в нижнем ярусе одной экспозиции каждого из 165 модельных деревьев измерили длину 10 случайно выбранных удлинённых побегов текущего года и подсчитали количество сформированных на них почек.

Методика оценки влияния липовой моли-пестрянки на репродуктивные характеристики липы рассмотрена была описана ранее в статье (Ермолаев, Зорин, 2011а).

Во всех случаях рассчитывали среднеарифметическое значение и его ошибку. При статистической обработке материала был использован корреляционный (*r*-Пирсона) и дисперсионный анализ (Ивантер, Коросов, 2011), эргодические цепи Маркова. При сравнении средние данные, выраженные в процентах, предварительно преобразовывали как $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{x}$.

ГЛАВА 3. Экологические механизмы вспышки массового размножения осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* при реализации ППВ

Осиновая моль-пестрянка *Ph. apparella* – голарктический вид. Первичный ареал охватывает Евразию, вторичный – Северную Америку (Davis, Deschka, 2001).

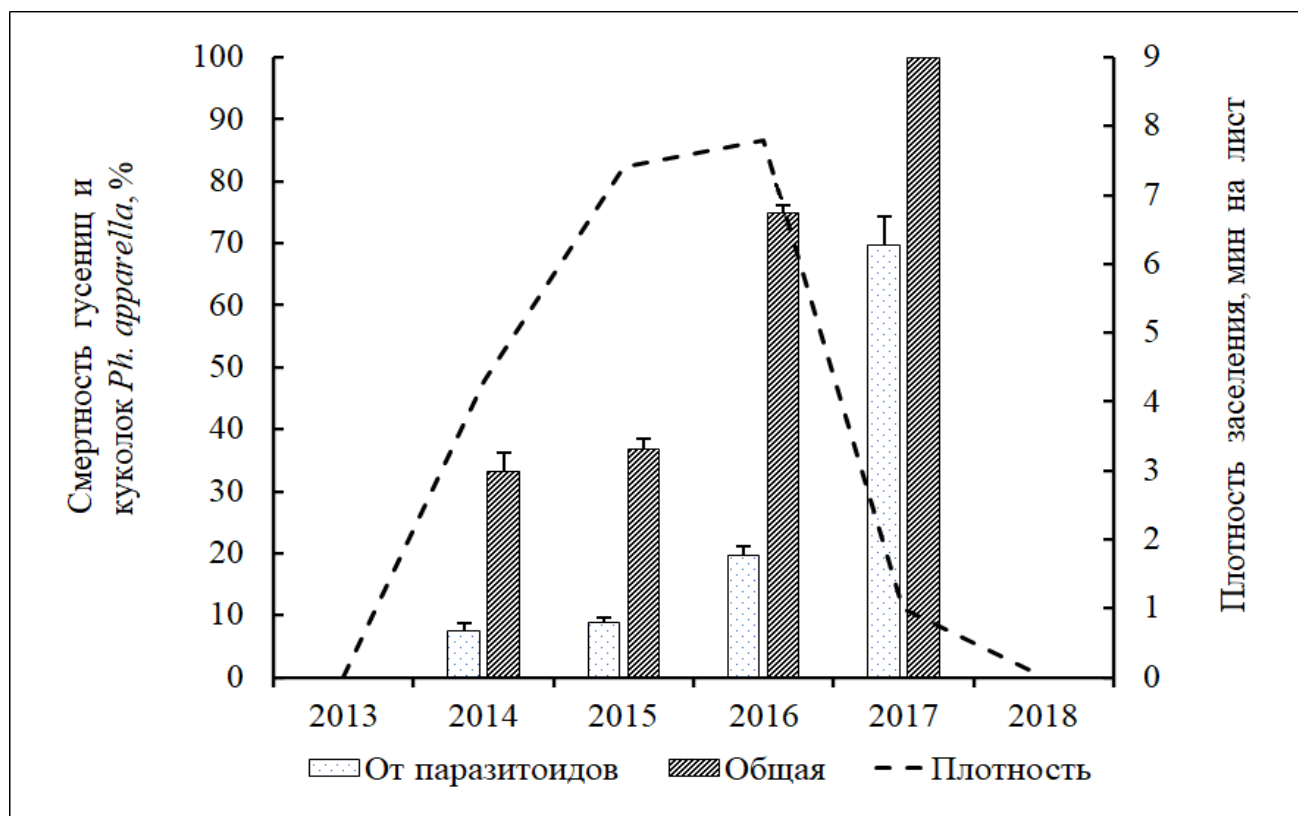


Рисунок. 1. Динамика плотности и смертности *Ph. apparella* в очаге минёра близ г. Ижевска

В Удмуртии *Ph. apparella* имеет однолетнюю генерацию. Эруптивные (более 1 мины на лист) (Auerbach et al., 1995) плотности *Ph. apparella* на территории Удмуртской Республики были отмечены преимущественно в молодых осинниках. Очаги носили локальный характер, их местоположение не зависело от наличия и степени антропогенной нагрузки.

Исследуемый очаг *Ph. apparella* (площадью около 2 га) просуществовал с 2014 по 2017 гг. (Рисунок 1). В 2014 г. плотность заселения осины на пробной площади составила $4,3 \pm 0,4$, в 2015, 2016 и 2017 гг. – $7,4 \pm 0,4$, $7,8 \pm 0,4$ и $1,0 \pm 0,1$ мин на лист соответственно.

В течение существования очага выживаемость генерации минёра падала. Если в 2014 г. этот показатель составил $66,9 \pm 3,2\%$, то в 2015, 2016, 2017 гг. – $63,2 \pm 1,7$, $25,2 \pm 1,4$ и 0% (во всех случаях $n = 40$) соответственно.

В 2014–2016 гг. смертность *Ph. apparella* была обусловлена главным образом факторами неизвестной природы, значение которых со временем возрастало. В 2014 г. смертность минёра составляла $25,7 \pm 2,2$, то в 2015 и 2016 гг. – уже $28,1 \pm 1,7$ и $55,2 \pm 2,1\%$ соответственно. В 2017 г. роль смертности от факторов неизвестной природы стала второстепенной и составила $30,2 \pm 4,8\%$. Связь смертности, вызванной неизвестными факторами, с плотностью заселения дерева в 2014 и 2016 гг. была достоверно отрицательной ($r = -0,37$; и $r = -0,33$; $P < 0,05$), в 2015 г. отсутствовала, а в 2017 г. была достоверно положительной ($r = 0,43$; $P < 0,05$).

Таблица 3. Видовая структура комплекса паразитоидов осиновой моли-пестрянки (*Ph. apparella*) на пробной площади, %

Вид	Процент от общего числа особей			
	2014	2015	2016	2017
Eulophidae				
<i>Cirrospilus pictus</i> (Nees, 1834)* ●	0,2±0,2	0	13,6±2,3	0
<i>C. vittatus</i> Walker, 1838* ●	0	0	0,1±0,1	0,1±0,1
<i>Hyssopus geniculatus</i> (Hartig, 1838)* ●	0	0	0,6±0,3	0,1±0,1
<i>Pnigalio mediterraneus</i> Ferrière et Delucchi, 1957* +	0	0,2±0,2	0	0
<i>P. pectinicornis</i> (Linnaeus, 1758)* ●	0	0	0	0,1±0,1
<i>P. soemius</i> (Walker, 1839)* ●	0	0	0,6±0,2	0
<i>Sympiesis acalle</i> (Walker, 1848)* ●	0	0	1,0±0,4	0
<i>S. dolichogaster</i> Ashmead, 1888* ● +	0	0	1,5±0,5	0
<i>S. gordius</i> (Walker, 1839)* ●	1,6±1,6	0,3±0,2	7,8±1,7	0,5±0,3
<i>S. sericeicornis</i> (Nees, 1834)* ●	3,1±3,1	4,1±1,7	5,4±1,1	2,5±0,8
<i>Zagrammosoma variegatum</i> (Masi, 1907)* +	0	0	0	0,1±0,1
<i>Achrysocharoides</i> sp.	0	0	0,9±0,4	0
<i>Chrysocharis amarus</i> (Walker, 1839) ●	0	0	0	1,9±0,5
<i>Ch. laomedon</i> (Walker, 1839) ●	1,8±1,1	1,6±0,7	6,4±1,1	5,4±1,2
<i>Ch. longitarsus</i> Hansson, 1985+	0	0	0	2,3±1,0
<i>Ch. nephereus</i> (Walker, 1839) ●	0	0	2,7±0,7	0,6±0,3
<i>Ch. pentheus</i> (Walker, 1839) ●	0	0,5±0,4	0	64,4±3,9
<i>Ch. phryne</i> (Walker, 1839) ● +	0	0	1,8±0,5	0
<i>Ch. pubicornis</i> (Zetterstedt, 1838) ● +	0	0	0	2,5±0,6
<i>Ch. viridis</i> (Nees, 1834)	0	0	2,0±0,6	1,8±0,7
<i>Closterocerus trifasciatus</i> Westwood, 1833	0	20,5±3,6	33,4±2,7	0,8±0,3
<i>Neochrysocharis cuprifrons</i> Erdős, 1954 ● +	0	0	0	0,4±0,2
<i>N. formosus</i> (Westwood, 1833) ● +	0,9±0,8	12,8±2,5	0	1,7±0,5
<i>Baryscapus</i> sp.	0	0	0	9,1±3,2
<i>Minotetrastichus frontalis</i> (Nees, 1834)* ●	0	45,1±5,0	12,5±2,2	1,6±0,6
Braconidae				
<i>Pholetesor circumscriptus</i> (Nees, 1834)	92,4±3,7	14,9±3,6	9,7±1,4	4,1±1,7
Число экз.	228	312	782	1327

Примечание. * – эктопаразитоид. ● – паразитоид общий с *Ph. issikii*. + – вид указан впервые как паразитоид *Ph. apparella*. Красным жирным шрифтом выделены доминирующие виды.

Смертность гусениц и куколок *Ph. apparella* от паразитоидов увеличивалась в 2015–2017 гг. Если в 2015 г. этот показатель составил $8,7 \pm 0,9$, то в 2016–2017 гг. наблюдали его стремительный рост – $19,6 \pm 1,6$ и $69,8 \pm 4,8\%$ соответственно. В 2014 и в 2017 гг. смертность от паразитоидов падала при росте плотности заселения дерева минёром ($r = -0,48$ и $r = -0,43$; $P < 0,05$), в 2015 и 2016 гг. связь была не достоверна.

За четыре года существования очага из мин *Ph. apparella* было выведено 26 видов паразитоидов. Комплекс включал 25 видов Eulophidae и 1 вид Braconidae (Таблица 3). Из них восемь видов (*Pnigalio mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *Zagrammosoma variegatum*, *Chrysocharis longitarsus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis cuprifrons* и *N. formosus*) были впервые указаны в качестве паразитоидов этой моли.

В течение 2014–2017 гг. в комплексе паразитоидов *Ph. apparella* наблюдали ежегодное увеличение количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно)

и сменой доминантных видов ((*P. circumscriptus*) – (*C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*C. pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Ch. pentheus*) соответственно) (Таблица 3). Увеличение числа видов могло происходить двумя путями: во-первых, за счет усиления конкуренции за минёра первичных паразитоидов; во-вторых, за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма и прежде всего за счет первичного эндопаразитоида *Ph. apparella* – *P. circumscriptus*. Если в 2014 г. доля бракониды в комплексе состояла $92,4 \pm 3,7\%$, то в 2015, 2016 и 2017 гг. – $14,9 \pm 3,6$, $9,7 \pm 1,4$ и $4,1 \pm 1,7\%$ соответственно. За время существования очага *Ph. apparella* гиперпаразиты снижали эффективность *P. circumscriptus*. В результате были созданы условия для повышения эффективности других первичных паразитоидов. *Ph. circumscriptus* выполняет здесь роль своеобразного эдификатора. Вид определяет развитие всего комплекса паразитоидов *Ph. apparella*.

Ссылки на работы по теме диссертации: Ермолаев и др., 2019, 2022.

ГЛАВА 4. Экологические механизмы вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

4.1. Экологические механизмы вспышки массового размножения тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

Хронические очаги аборигенного вида *Ph. populifoliella* часто связаны с историческим центром города. Исследование хронических очагов *Ph. populifoliella* методом картографирования, проведенное в 2005–2007 гг. в Ижевске (Ермолаев, Трубицын, 2008), также показало наличие максимальной плотности заселения тополя в центре города. Общая площадь указанной территории составила около 363 га. Миграционные очаги на периферии Ижевска возникали в результате расселения моли посредством анемохории. При этом плотность заселения тополей была существенно ниже, чем в центральной части города.

Расселение бабочек *Ph. populifoliella* по ветру впервые доказана нами экспериментально. Оценка дальности разлета тополевой моли-пестрянки показала, что 64,6% бабочек не отлетали от источника далее 5 м, 18,4, 8,8 и 6,1% – далее 15, 25 и 50 м соответственно. На расстоянии 75 м было собрано 2,1% особей. Доля экземпляров, собранных с северной (35,4%) и восточной (27,2%) сторонах, превысила результаты по южной и западной сторонам (21,1 и 16,3% соответственно). Распределение бабочек по сторонам света совпадало с направлениями ветра в период исследования. Таким образом, бабочки тополевой моли-пестрянки имеют низкую летную активность, при этом используют воздушные потоки.

Ph. populifoliella является узким олигофагом и может повреждать 12 видов рода *Populus*: *P. alba*, *P. balsamifera*, *P. deltoides*, *P. koreana*, *P. laurifolia*, *P. maximowiczii*, *P. nigra*, *P. pseudosimonii*, *P. simonii*, *P. suaveolens*, *P. talassica* и *P. tremula* (Ермолаев и др., 2020). При этом устойчивость тополей по отношению к минёру снижается в

ряду: белые тополя секции *Populus* (*P. alba*, *P. tremula*) – дельтовидные тополя секции *Aigeiros* (*P. nigra*, *P. deltoides*) – бальзамические тополя секции *Tacamahaca* (*P. balsamifera*, *P. koreana*, *P. laurifolia*, *P. maximowiczii*, *P. suaveolens*). Таким образом, специфика зеленого строительства в городах СССР обеспечила для *Ph. populifoliella* создание значительного и наименее резистентного кормового ресурса.

Эффективность факторов смертности *Ph. populifoliella* оценили на примере г. Ижевска. В 2010 г. выживаемость *Ph. populifoliella* положительно и достоверно была связана со средней плотностью популяции моли ($r = 0,29$; $n = 41$; $P < 0,05$) и составила $63,7 \pm 2,7 \%$. Общая смертность гусениц и куколок *Ph. populifoliella* была $36,3 \pm 2,7 \%$ и имела обратную зависимость от средней плотности заселения ($r = -0,29$; $n = 41$; $P < 0,05$). При этом смертность от неизвестных причин составила $29,0 \pm 2,6 \%$, а от паразитоидов – $7,3 \pm 0,7 \%$. В первом случае достоверная связь с плотностью заселения минёром деревьев не выявлена ($r = -0,22$; $n = 41$; $P > 0,05$), во втором связь была достоверно отрицательной ($r = -0,30$; $n = 41$; $P < 0,05$).

Наше исследование в гг. Ижевске (Ermolaev et al., 2016) и Глазове (Ermolaev et al., 2025b) позволило выявить 40 вида паразитоидов *Ph. populifoliella* из трех семейств Pteromalidae, Eulophidae и Braconidae. Соотношение экто- и эндопаразитоидов в видовой структуре паразитокомплекса *Ph. populifoliella* 19 : 21. Двадцать видов были впервые указанных в качестве паразитоидов *Ph. populifoliella*: *Pteromalus semotus*, *Cirrospilus elongatus*, *Elachertus fenestratus*, *E. gallicus*, *Pnigalio mediterraneus*, *Sympiesis laevifrons*, *Chrysocharis amarus*, *Ch. crassiscapus*, *Ch. gemma*, *Ch. laomedon*, *Ch. pentheus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Ch. prodice*, *Ch. viridis*, *Neochrysocharis aratus*, *N. cuprifrons*, *N. formosus*, *Pediobius metallicus*, *Baryscapus pospelovi*.

Основу паразитокомплекса тополёвой моли-пестрянки г. Ижевска составили *Sympiesis sericeicornis* (22,6%), *Chrysocharis laomedon* (17,2%) и *S. gordius* (14,2%). Из трех видов только *S. gordius* имел достоверную отрицательную связь со средней плотностью заселения минёра ($r = -0,37$; $n = 41$; $P < 0,05$). *S. sericeicornis* и *C. laomedon* достоверных связей с плотностью хозяина не имели ($r = -0,02$; $n = 41$; $P > 0,05$) и ($r = 0,13$; $n = 41$; $P > 0,05$) соответственно.

Материалы нашей работы показали, что комплексы паразитоидов разных видов одного рода минёров (*Phyllonorycter apparella* и *Ph. populifoliella*), экологически связанные с одним родом кормовых растений (*Populus tremula*, *P. balsamifera* и *P. × jackii*), имеют один вид эдификатора (*Pholetesor circumscriptus*). Если это окажется общим эволюционным правилом, на котором построены взаимодействия в системе «фитоллофаг – паразитоид», то это позволит эффективно подавлять вспышку массового размножения фитофага путем выпуска определенного вида эдификатора, который запустит механизм структурных и функциональных изменений всего комплекса паразитоидов. Этот подход может быть особенно важен в случае регуляции инвазионных видов.

4.2. Экологические механизмы вспышки массового размножения лиственничной чехлоноска *Protocryptis sibiricella* при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

Лиственничная чехлоноска *Protocryptis sibiricella* – аборигенный, моновольтильный вид. Возникновение хронических очагов лиственничной чехлоноска приурочено к местам с ухудшенными лесорастительными условиями или участкам леса, подверженным значительной антропогенной нагрузке (Плешанов и др., 1978; Плешанов, 1982). В частности, на территорию хронического очага лиственничной чехлоноска близ с. Черного Озера (Республика Хакасия) оказывал влияние регулярный выпас крупного рогатого скота. По свидетельству очевидцев в 1995 г. очаг существовал на протяжении более 10 лет. При низких плотностях заселения чехлоноска поврежденность хвои на лиственнице росла с верхнего яруса кроны к нижнему и от основания стволовой ветви к вершине.

Таблица 4. Таблица выживаемости генерации *P. sibiricella* 1995–1996 гг. при разных плотностях заселения лиственницы

Период	Стадия развития	Плотность заселения дерева (X), яиц / брахибласт					
		X < 1 (n=16)		1 ≤ X < 2 (n=20)		X ≥ 2 (n=16)	
		lx	qx	lx	qx	lx	qx
Лето-осень 1995 г	Е- L3	1000	26,8±3,7 ab	1000	40,8±4,5 ac	1000	58,3±4,6 bc
Зима 1995-1996 гг.	L3	731,8±37,1 AB	38,8±5,9	591,9±45,0 AC	27,6±3,4 d	417,2±46,2 BC	40,5±4,1 d
Весна 1996 г	L3- L4	448,3±52,4 D	37,5±5,0	421,6±33,3 E	40,7±5,0 e	238,8±25,7 DE	25,5±4,5 e
Лето 1996 г	L4- I	268,7±35,2 F	56,9±4,7	252,5±31,0	53,3±4,3	177,7±22,7 F	44,5±4,8
Лето 1996 г	I	128,4±30,7		128,9±23,5		102,1±15,8	

Примечание: Е – яйцо; L3, L4 – гусеницы 3 и 4 возраста; I – имаго; lx - часть группы (1000), выжившей к началу следующего периода; qx - смертность в конкретный период, (%); достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами: большие буквы для показателя lx, малые – для qx; n – число модельных деревьев.

Влияние биоценологических факторов, ограничивающих численность *P. sibiricella*, изучили на примере генерации 1995–1996 гг. Начальная плотность минёра на 121 модельном дереве составила $1,5 \pm 0,1$ яиц на 1 брахибласт. Общая смертность чехлоноска в первый период (стадии яйца и минирующих гусениц первого и второго возраста) положительно и достоверно ($r = 0,53$, $P < 0,05$, $n = 52$) была связана с плотностью отложенных яиц и составила $41,9 \pm 3,0\%$ ($n = 52$) от их числа (Таблица 4). Смертность минёра на стадии яйца была невелика: около 4% отложенных яиц было не оплодотворено, около 1% погибло вследствие механических повреждений, вызванных, по всей вероятности, взаимодействием соседних ветвей при сильном ветре. Основным фактором смертности в этот период, по-видимому, была

индуцированная реакция лиственницы на минирующих гусениц первого и второго возраста. Большинство гусениц погибло в мине и не имело видимых следов повреждений или поражений.

Число яиц, отложенных самками *P. sibiricella* на лиственнице, положительно и достоверно было связано с весенней плотностью заселения дерева. Такое предпочтение приводило к повторному заселению уже сильно поврежденных предыдущей генерацией деревьев. Общеизвестно, что в поврежденной хвое лиственниц активизируется синтез эфирных масел (Баранчиков и др., 1991), фенолов, в том числе процианидинов и таннинов (Habermann, 2000), изменяется количественное соотношение монотерпенов в сторону увеличения более ядовитых по отношению к филофагу компонентов (в частности, Δ^3 -карена) (Рожков и др., 1979), повышается содержание гемицеллюлоз (Каверзина, 1978) и лигнина (Benz, 1974). Степень проявления индуцированных реакций зависит от степени повреждения деревьев. В результате смертность минирующих гусениц чехлоноски первого и второго возраста растет с увеличением плотности отложенных яиц (Таблица 4).

Общая смертность зимующих гусениц *P. sibiricella* третьего возраста не была связана с начальной плотностью второго периода ($r = 0,16$, $P > 0,05$, $n = 52$) и составила $20,8 \pm 2,1\%$ ($n = 52$) от числа отложенных яиц. Численность минёра снижалась под влиянием синиц *Periparus ater* (Linnaeus, 1758) и *Poecile montanus* (Conrad von Baldenstein, 1827). Начало питания птиц гусеницами минёра в конце сентября было связано с нехваткой альтернативной пищи в осенний период. В это время синицы собирались группами по 30–40 особей и искали пищу внутри крон лиственницы, целиком склевывая готовящихся к зимовке или зимующих гусениц минёра третьего возраста. При этом передвижение синиц внутри крон деревьев носило случайный характер.

Общая смертность весенних гусениц *P. sibiricella* третьего и четвертого возрастов не имела связи с начальной плотностью третьего периода ($r = -0,05$, $P > 0,05$, $n = 52$) и составила $13,9 \pm 1,6\%$ ($n = 52$) от числа отложенных яиц. Основная смертность чехлоноски в этот период также была связана с птицами. С появлением весной альтернативной пищи синицы переключались на другие кормовые объекты, хотя отдельные случаи питания гусеницами моли четвертого возраста одиночными особями наблюдали до начала июня.

Общая смертность прониимф и куколок *P. sibiricella* не была связана с начальной плотностью четвертого периода ($r = 0,16$, $P > 0,05$, $n = 52$) и составила $11,4 \pm 1,1\%$ ($n = 52$) от числа отложенных яиц. Основными факторами смертности стали паразитоиды и причины неизвестной природы (объекты не имели признаков поражения патогенами).

В 1995 и 1996 гг. число вышедших бабочек чехлоноски положительно и достоверно ($r = 0,25$, $n = 59$, $P < 0,05$ и $r = 0,31$, $n = 60$, $P < 0,05$ соответственно) было связано с весенней плотностью заселения лиственниц. В 1995 г. выход имаго составил $42,3 \pm 3,0\%$, в 1996 г. – $50,6 \pm 2,7\%$ от числа собранных прониимф. В 1995 г. смертность прониимф и куколок по неизвестным причинам составила $35,8 \pm 2,6\%$, в 1996 г. – $18,1 \pm 1,9\%$. В обоих случаях смертность не имела корреляции с весенней плотностью заселения деревьев ($r = 0,06$, $n = 59$, $P > 0,05$ и $r = -0,05$, $n = 60$, $P > 0,05$ соответственно). В 1995 г. и 1996 гг. смертность прониимф и куколок от паразитоидов

достоверно росла с уменьшением весенней плотности заселения лиственниц ($r = -0,45$, $n = 59$, $P < 0,05$ и $r = -0,29$, $n = 60$, $P < 0,05$ соответственно) и составила $23,9 \pm 2,3\%$ и $32,3 \pm 2,6\%$ соответственно.

Наше исследование позволило установить паразитоидов лиственничной чехлоноски из четырех семейств: Eupelmidae, Eulophidae, Ichneumonidae и Braconidae. Всего выявлено девять видов паразитоидов: *Cirrospilus pictus* Nees, 1834, *Elachertus fenestratus* Nees, 1834, *Chrysocharis nephereus* Walker 1839, *Neochrysocharis formosus* (Westwood, 1833), *Diadegma laricinellum* (Stobl, 1904), *Gelis* sp., *Scambus* sp., *Diaglyptidea* sp. и *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844). Четыре вида (*E. fenestratus*, *Ch. nephereus*, *N. formosus*, *D. laricinellum*) были впервые отмечены в качестве паразитоидов лиственничной чехлоноски *P. sibiricella*.

В 1995 г. смертность чехлоноски от паразитоидов *Elachertus fenestratus*, *Diadegma laricinella*, *Gelis* sp. и *Agathis pumilus* достоверно ($P < 0,05$) снижалась с увеличением плотности заселения минёром лиственницы. В 1996 г. такая же связь была выявлена для *Chrysocharis nephereus*, *Closterocerus formosus* и *Gelis* sp. При этом количество представителей Eupelmidae имело положительную и достоверную связь с количеством чехлоноски.

Основная причина неэффективности комплекса паразитоидов кроется в разрушении (в нашем случае домашним скотом) эволюционно сложившихся растительных сообществ. Отсутствие значительного числа растений приводит к уменьшению количества альтернативных хозяев паразитоидов и источников их дополнительного питания. Комплекс паразитоидов *P. sibiricella* в исследуемом очаге имеет только два узких специалиста с одной генерацией в год – *D. laricinella* и *A. pumila*. Отсутствие альтернативных хозяев в весенний и раннелетний период приводит к массовому нападению неспециализированных и мультивольтильных паразитоидов *C. pictus* и *Ch. nephereus* на гусениц чехлоноски, уже заселенных *Diadegma laricinella* и *Agathis pumila*. В результате численность специалистов резко падает, а «неспециалистов» – растёт (1995 и 1996 гг.). Отсутствие альтернативы для «неспециалистов» в летний и осенний периоды служит «бутылочным горлышком» и приводит к резкому снижению их численности. Таким образом, к новому весеннему и раннелетнему периодам с синхронизацией на чехлоноске паразитоидов опять крайне мало и эффективность их низка.

Общая выживаемость генерации моли 1995–1996 гг. не была связана с плотностью отложенных яиц ($r = -0,02$, $P > 0,05$, $n = 52$) и составила $12,0 \pm 1,4\%$ ($n = 52$) от числа отложенных яиц. В 1996 г. на 121 модельном дереве было отложено $1,3 \pm 0,1$ яиц на 1 брахибласт. Начальная плотность генерации 1996–1997 гг. не имела достоверного различия с аналогичным показателем генерации 1995–1996 гг.

На примере 121 модельного дерева в 1995–1996 гг. изучили динамику перехода лиственниц из одной группы заселения в другие. Результаты суммировали в таблице 5. Из нее видно, что из деревьев I группы, имевших весной 1995 г. плотность менее 0,25 гусеницы на 1 брахибласт, весной 1996 г. заселенность не изменилась у 70% деревьев. У остальных заселение повысилось и 22,5% деревьев перешли во II группу (0,25–0,5 гусениц на 1 брахибласт), 5% – в III (0,5–0,75 гусениц на 1 брахибласт) и 2,5% – в IV группу заселения (0,75–1,0 гусениц на 1 брахибласт). Таким же образом было определено, что во II группе осталось 42,1% деревьев, в III и IV – 22,2 и 11,1

деревьев соответственно. Показано, что на всех без исключения максимально заселенных деревьях V группы (более 1 гусеницы на 1 брахибласт) к весне 1996 г. плотность понизилась: 18,8% из них перешло в IV группу, а 25, 37,4 и 18,8% в III, II и I группы соответственно.

Таблица 5. Доля модельных деревьев (%), принадлежащих весной 1995 г. к одной группе заселения лиственничной чехлоносой, в группах заселения минёром весной 1996 г.

Модельные группы	I (1996)	II (1996)	III (1996)	IV (1996)	V (1996)
I (1995)	70,0*	22,5	5,0	2,5	0
II (1995)	15,8	42,1*	21,1	10,5	10,5
III (1995)	33,4	37,0	22,2*	0	7,4
IV (1995)	27,8	27,8	16,7	11,1*	16,6
V (1995)	18,8	37,4	25,0	18,8	0*

Примечание: * – лиственницы с одним диапазоном плотности заселения минёром в течение двух лет.

Анализ данных таблицы 5 демонстрирует наличие двух процессов: повышения плотности заселения на деревьях с малой и уменьшения – на деревьях с большой плотностью. Переходы лиственниц из одной группы заселения в другую поддерживают гетерогенность экологического пространства очага и создают перспективу его дальнейшего функционирования.

Ссылки на работы по теме диссертации: Ермолаев, Ермолаева, 2003; Ермолаев, 2008, Ермолаев, Трубицын, 2008; Ермолаев 2009, Ермолаев, Трубицын, 2009; Ермолаев 2011а; б; Ермолаев и др., 2011, Ермолаев 2014а; б; Ермолаев и др., 2014; Ermolaev et al., 2016; Ермолаев, 2019; Ермолаев и др., 2020; Ermolaev et al., 2025b.

ГЛАВА 5. Экологические механизмы вспышки массового размножения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* при реализации инвазионной НПВ

Липовая моль пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – инвазионный вид дальневосточного происхождения (Kirichenko et al., 2022; Lu et al., 2022). В первичном и в значительной части вторичного ареала (Западная, Центральная Европа) минёр в течение вегетации дает две генерации. В РФ по линии Ярославль – Ижевск – Екатеринбург – Тюмень – Омск – Новосибирск преобладает одна генерация.

Наше исследование, проведенное на протяжении 25 лет в г. Ижевске на постоянной пробной площади, показало преобладание на этой территории одной генерации *Ph. issikii* в сезоне (68% случаев) (Таблица 6). При этом средняя продолжительность развития первой генерации моли составляет 6–9 недель. В Центральной Европе этот показатель составляет всего 5–7 недель (Šefrová, 2002).

Столь значительные отклонения связаны как с разной степенью растянутости яйцекладки материнским поколением (продолжительность яйцекладки у самок *Ph. issikii* может составлять до трех недель), так и различиями текущих погодных условий. Средняя сумма эффективных температур (при нижней пороговой температуре 10 °С) в 2001–2005 гг. на трех пробных площадях для самцов составила $308,3 \pm 6,1$, для самок – $307,5 \pm 6,2$ °С.

Наше наблюдение за индивидуальными особями *Ph. issikii*, проведенное в 2017 г. на пробной площади № 4, показало, что развитие гусеницы происходило в течение $20,9 \pm 0,2$ дней ($n = 66$). При пороговой температуре 10 °С сумма эффективных температур, необходимая для прохождения стадии, составила $115,3 \pm 1,7$ °С. Развитие куколки наблюдали в течение $12,8 \pm 0,2$ дней ($n = 66$). При пороговой температуре 10 °С сумма эффективных температур, необходимая для прохождения стадии, составила $117,1 \pm 1,2$ °С.

Таблица 6. Сроки развития, количество генераций и плотность заселения липы (мин на 100 листьев) *Ph. issikii* на пробной площади № 4 (г. Ижевск)

Год	Дата раскрытия листьев липы	Дата, когда набирается 307 °С (при нижней пороговой температуре 10 °С)	Количество генераций моли	Плотность заселения липы первым поколением моли
2001	5 мая	15 июля	1	$42,2 \pm 3,8$
2002	15 мая	13 июля	1	$135,6 \pm 10,3$
2003	18 мая	14 июля	1	$301,9 \pm 11,7$
2004	19 мая	6 июля	1	$634,8 \pm 18,8$
2005	9 мая	2 июля	1	$505,0 \pm 16,3$
2006	17 мая	28 июня	2	$584,3 \pm 18,4$
2007	16 мая	3 июля	1	$100,6 \pm 6,6$
2008	16 мая	12 июля	1	$150,5 \pm 9,6$
2009	17 мая	9 июля	1	$317,7 \pm 12,6$
2010	11 мая	25 июня	2	$57,0 \pm 4,4$
2011	22 мая	6 июля	1	$1,6 \pm 0,4$
2012	29 мая	3 июля	1	$52,3 \pm 4,6$
2013	15 мая	26 июня	2	$212,7 \pm 12,3$
2014	13 мая	2 июля	1	$146,1 \pm 10,8$
2015	8 мая	22 июня	2	$597,1 \pm 19,6$
2016	5 мая	26 июня	2	$99,6 \pm 7,0$
2017	20 мая	21 июля	1	$101,9 \pm 9,6$
2018	18 мая	9 июля	1	$647,2 \pm 19,8$
2019	11 мая	7 июля	1	$423,3 \pm 9,7$
2020	9 мая	10 июля	1	$400,8 \pm 14,2$
2021	10 мая	18 июня	2	$518,2 \pm 12,7$
2022	14 мая	12 июля	1	$113,6 \pm 3,8$
2023	4 мая	1 июля	1	$537,7 \pm 17,4$
2024	15 мая	28 июня	2	0*
2025	9 мая	23 июня	2	$5,8 \pm 0,2$

Примечание: * – снижение связано с проявлением экстремальных абиотических факторов.

Существование второй генерации *Ph. issikii* в Удмуртии зависит от климатических особенностей сезона. Вторую генерацию моли наблюдали при условии, что первая генерация бабочек успевала завершить свое развитие в третьей декаде июня (например, 2006, 2010, 2013, 2015, 2016, 2021, 2024, 2025 гг.) (Таблица 6). В случае, если это происходило в июле, то второго поколения не было. При этом большинство молей нового поколения в течение недели залезало в трещины коры липы и уходило в состояние диапаузы. Скопления бабочек находили на обратной стороне коры сухостойных хвойных деревьев на высоте 2 и более метров. При формировании второго поколения *Ph. issikii* продолжительность его развития составляла не менее 6–8 недель.

Механизм, обеспечивающий строгую синхронизацию сезонного цикла насекомого к локальным условиям в местах их обитания, как правило, чрезвычайно сложен (Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004) и для *Ph. issikii* остается не изученным. Колебание числа поколений минёра в Удмуртии, по всей вероятности, является результатом влияния температуры на сдвиг календарных сроков развития. При этом гусеницы (реагирующие на фотопериодические условия) попадают на периоды с разной продолжительностью дня (Данилевский, 1961, с. 189).

Изменчивость фенологии оказывает влияние на динамику численности инвазионного вида. Наши наблюдения показали, что плотность заселения лип минёром в текущем году росла (2002, 2003, 2004, 2006, 2008, 2009, 2012, 2013, 2015, 2018, 2021, 2023 гг.), если в предыдущем сезоне было только одно поколение моли (Таблица 6). Исключение из этого правила составили 2010 и 2019 гг. с экстремально жарким и холодным, дождливым летом соответственно. Плотность *Ph. issikii* в текущем году падала (2007, 2011, 2014, 2016 и 2022 гг.), если в предыдущем сезоне было два поколения. Плотность минёра в текущем году может изменяться слабо, если в предыдущем году было как одно (2005 и 2020 гг.), так и два поколения (2017 и 2025 гг.).

Снижение численности *Ph. issikii* в год с двумя поколениями происходит по двум причинам.

1. Показатель фактической плодовитости (числа отложенных самкой *Ph. issikii* яиц) летом ниже, чем весной. Высокая среднесуточная температура в середине лета оказывает негативное влияние как на продолжительность жизни, так и на плодовитость бабочек.

2. Выживаемость второй генерации *Ph. issikii* существенно ниже, чем у первой. Это связано с повышением концентрации энтомофагов в месте развития первого поколения моли. Результаты нашего исследования показали, что в 2015 г. средняя выживаемость минёра первого и второго поколения на пробной площади № 4 составила 88,4 и 45,5% соответственно. Средняя смертность гусениц и куколок первой и второй генерации от паразитоидов была 1,0 и 17,6%, от факторов неизвестной природы – 10,6 и 36,9% соответственно. Ранее нами было выявлено, что среди паразитоидов второе поколение *Ph. issikii* на указанной пробной площади успешно атакуют *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. gordius* (Walker, 1839), *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *Chrysocharis laomedon* Walker, 1839 и *Minotetrastichus frontalis* Nees, 1834 (Hymenoptera, Eulophidae). Например, в 2015 г. преобладали *S. sericeicornis*, *M. frontalis* и *S. gordius*. Доля этих видов в общем комплексе

паразитоидов составила 41,5, 24,4 и 21,9% соответственно (Ермолаев и др., 2018). Часть гусениц и куколок минёра было уничтожено хищниками: стафилином *Anthophagus caraboides* (Linnaeus, 1758) (Staphylinidae), клопом *Anthocoris nemorum* (Linnaeus, 1761) (Anthocoridae), трипсом *Haplothrips subtilissimus* (Haliday, 1852) (Phlaeothripidae) и клещом *Anystis* sp. (Anystidae). Два последних вида впервые отмечены в качестве хищников *Ph. issikii*.

Во вторичном ареале с доминированием однолетней генерации *Ph. issikii* способна проходить три фазы инвазии (появления, становления и распространения) (Liebhold, Tobin, 2008; Liebhold et al., 2023) за три года. Экстремальное проявление абиотических факторов 2010 г. в виде жаркой и сухой погоды привело к исчезновению липовой моли-пестрянки по всем липовым насаждениям Удмуртии. В результате появилась уникальная возможность проследить динамику нарастания численности моли при заселении ею липняка. Если в 2011 г. плотность заселения первой генерации моли на пробной площади «№ 4» была $1,6 \pm 0,4$ ($n = 150$, где n – количество модельных деревьев) мин на 100 листьев, то в 2012 и 2013 гг. этот показатель составил $51,6 \pm 7,9$ ($n = 143$) и $213,0 \pm 12,3$ ($n = 140$) мин на 100 листьев соответственно. Если в 2011 г. только отдельные модельные деревья липы на пробной площади были заселены молью, то уже в 2012 г. число заселённых деревьев составило 100%. При этих плотностях начинают работать внутрипопуляционные механизмы, направленные на расселение вида.

Липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* имеет две морфы (Kumata, 1963a). Наши исследования показали, что «светлые» и «темные» морфы *Ph. issikii* встречаются в каждой генерации. Это же было отмечено и работе Клепикова (Клепиков, 2005). Отношение между ними широко варьирует в зависимости от года и места исследования.

Повышение плотности заселения липы липовой молью-пестрянкой индуцирует изменение структуры популяции минёра. Анализ общей картины за период 2002–2005 гг. показал, что увеличение плотности заселения модельных деревьев приводит к снижению доли «светлых» бабочек-самок на всех пробных площадях: № 1 ($r = -0,49$; $n = 159$; $P < 0,001$), № 2 ($r = -0,43$; $n = 157$; $P < 0,001$) и № 3 ($r = -0,61$; $n = 160$; $P < 0,001$).

Положительно зависимое повышение доли темнокрылые особи, достоверно ($P < 0,05$) отличающихся бóльшей длиной крыла и плодовитостью от светлокрылых особей, может способствовать расселению вида. Использование при расселении вида восходящих воздушных течений (анемохория) позволяет им перемещаться на большое расстояние. Этим можно объяснить высокий показатель радиальной скорости инвазии (Tobin et al., 2015) *Ph. issikii*: 42,2 км в год.

Видовая структура комплексов паразитоидов *Ph. issikii* во вторичном ареале минёра исследована слабо. В настоящий момент известно о 58 видов. Из них 27 видов были впервые выявлены в качестве паразитоидов в ходе наших исследований в европейской части РФ, Урале и Западной Сибири (Ермолаев и др., 2011; Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016; Ермолаев и др., 2018; 2019; Ермолаев и др., 2023, 2024). Комплексы паразитоидов вторичного ареала *Ph. issikii* представлены полифагами. Практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи,

в том числе, с представителями четырех отрядов минирующих насекомых (Universal Chalcidoidea Database, 2023).

Таблица 7. Выживаемость и смертность гусениц и куколок первого поколения *Ph. issikii* (%) в разных популяциях вторичного ареала минёра

Годы	Место	n	Выживаемость, %	Смертность, %		Соотношение экто- и эндо-паразитоидов
				от паразитоидов	по неизвестной причине	
2001	г. Ижевск ¹	19	61,5 ± 2,0	2,5 ± 0,7	36,0 ± 2,0	10 : 6
	г. Ижевск ²	38	53,2 ± 2,5	9,9 ± 1,6	36,9 ± 2,1	
	г. Ижевск ³	41	63,9 ± 1,6	12,5 ± 0,9	23,6 ± 1,8	
2002	г. Ижевск ¹	18	64,5 ± 2,1	3,7 ± 1,3	31,8 ± 2,6	13 : 6
	г. Ижевск ²	36	65,8 ± 2,1	11,7 ± 1,2	22,5 ± 2,2	
	г. Ижевск ³	36	70,9 ± 1,5	8,8 ± 0,8	20,3 ± 1,3	
2003	г. Ижевск ¹	16	70,7 ± 1,5	2,7 ± 0,8	26,6 ± 1,7	8 : 3
	г. Ижевск ²	37	78,6 ± 1,4	6,2 ± 0,8	15,2 ± 1,2	
	г. Ижевск ³	21	73,8 ± 1,4	1,8 ± 0,5	24,4 ± 1,4	
2004	г. Ижевск ¹	16	71,4 ± 1,8	1,3 ± 0,3	27,3 ± 1,8	7 : 3
	г. Ижевск ²	27	81,6 ± 0,9	2,2 ± 0,3	16,2 ± 0,9	
	г. Ижевск ³	15	76,9 ± 1,2	0,9 ± 0,2	22,2 ± 1,1	
2005	г. Ижевск ¹	16	79,6 ± 1,7	1,4 ± 0,3	19,0 ± 1,7	11 : 5
	г. Ижевск ²	30	78,7 ± 1,3	3,5 ± 0,5	17,8 ± 1,2	
	г. Ижевск ³	19	73,9 ± 1,6	1,5 ± 0,3	24,6 ± 1,6	
2015	г. Ижевск ¹	40	89,0 ± 1,5	1,6 ± 0,3	9,4 ± 1,4	11 : 7
	г. Ижевск ²	40	86,2 ± 1,8	0,6 ± 0,2	13,2 ± 1,8	
	г. Ижевск ³	40	61,8 ± 2,8	0,9 ± 0,4	37,3 ± 2,9	
2016	г. Москва	30	73,5 ± 3,4	1,8 ± 0,4	24,7 ± 3,2	6 : 3
2017	г. Н. Новгород	11	81,1 ± 1,7	2,1 ± 0,5	16,8 ± 1,8	3 : 3
2017	г. Казань	11	72,8 ± 4,4	1,4 ± 0,4	25,8 ± 4,5	4 : 2
2017	г. Екатеринбург	20	80,2 ± 2,4	6,9 ± 1,9	12,9 ± 1,4	4 : 3
2017	г. Тюмень	19	62,2 ± 3,6	15,5 ± 2,4	22,3 ± 2,5	7 : 3
2018	г. Новосибирск	30	84,3 ± 2,1	1,9 ± 0,4	13,8 ± 2,1	6 : 4
2019	г. Пермь	20	89,7 ± 1,0	1,3 ± 0,3	9,0 ± 1,0	2 : 0
2019	с. Кукуяново	20	52,7 ± 3,0	13,0 ± 1,2	34,3 ± 2,9	7 : 1
2019	г. Уфа	20	70,7 ± 2,4	14,1 ± 1,2	15,2 ± 2,7	6 : 5
2019	с. Толбазы	20	49,9 ± 2,1	14,9 ± 1,2	35,2 ± 2,1	6 : 6
2019	Оз. Медвежье	29	57,5 ± 1,9	11,8 ± 1,2	30,7 ± 1,8	4 : 3
2019	г. Тобольск	20	83,5 ± 2,4	5,0 ± 0,6	11,5 ± 2,3	7 : 1
2019	г. Омск	14	33,7 ± 4,9	23,7 ± 3,3	42,6 ± 4,0	5 : 2

Примечание: Ижевск^{1, 2, 3} – номер пробной площади; *n* – количество модельных деревьев; соотношение экто- к эндопаразитоидам рассчитывали с учетом определенных до вида.

Результаты нашего исследования (Таблица 7) показали несостоятельность комплекса паразитоидов как основного фактора регуляции динамики численности *Ph. issikii* во вторичном ареале моли. Например, для популяций *Ph. issikii* на территории РФ средний показатель зараженности паразитоидами первой генерации минёра составил всего 7,0%. При этом выживаемость генераций варьировала от 33,7

$\pm 4,9$ (г. Омск) до $89,7 \pm 1,0$ (г. Пермь). Для сравнения: исследования, проведенные в 2021 г. в первичном ареале *Ph. issikii* (дендрарий Горнотаежной станции (ГТС) ДВО РАН), показали заражённость паразитоидами минёра около 40 % (Кириченко и др., 2022).

Комплекс паразитоидов локальной популяции *Ph. issikii* во вторичном ареале минёра не проявляет развития структуры во времени. Это показало наше пятилетнее исследование комплексов паразитоидов *Ph. issikii* на трех пробных площадях близ г. Ижевска (Ермолаев и др., 2011). В период 2001–2005 гг. увеличения числа видов, входящих в структуру комплекса паразитоидов не происходит. Если в 2001 г. минёра атаковало 17 видов, то в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. – 19, 11, 10 и 16 видов соответственно. Спустя 10 лет (в 2015 г.) на этих же пробных площадях и модельных деревьях видовая структура комплекса паразитоидов была сопоставима исходной (Ермолаев и др., 2018). Другой особенностью комплекса паразитоидов во вторичном ареале *Ph. issikii* является отсутствие смены доминирующих видов со временем. Так, в период 2001–2005 гг. на трех пробных площадях в г. Ижевске доминировал одиночный эктопаразитоид *Pnigalio soemius*.

Ссылки на работы по теме диссертации: Ермолаев, Мотошкова, 2007; 2008; Ермолаев, Сидорова, 2009; Ермолаев, Зорин, 2010; Ермолаев и др., 2010; 2011; Ермолаев, Сидорова, 2011; Ермолаев, Зорин 2011б; Ермолаев, Сидорова, 2012; Ермолаев Ижболдина, 2012; Ермолаев 2014; Ермолаев, Токарева, 2015; Ермолаев, Ефремова, 2015; Ермолаев, 2016; Ермолаев, Рублева, 2017; Ермолаев и др., 2018а; б; Ермолаев и др., 2019; Ермолаев, Домрачев, 2020; Ермолаев, 2022; 2023; Ермолаев и др., 2023; Ермолаев, 2024; Ермолаев и др., 2024б; 2025.

ГЛАВА 6. Экологические последствия вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при реализации различных вариантов популяционных волн

6.1. Экологические последствия в случае ППВ (на примере лиственничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella*)

Лиственничные чехлоноски *Protocryptis* spp. при реализации ППВ могут образовывать скоротечные очаги.

Реализацию скоротечного очага минёра наблюдали на примере защитной придорожной полосы лиственниц близ деревни Подшивалово Завьяловского района. В начале июня 2000 г. плотность заселения лиственниц гусеницами чехлоноски четвертого возраста в центре очага превысила 2,0 гусениц на 1 брахибласт. В этот период (начало окукливания моли) повреждение древостоя было завершено. Общая площадь очага составила 1 га. Деревья на четверти площади очага были дефолиированы полностью, еще четверть имели 70–80%-ное повреждение хвои. На оставшихся растениях сохранилось только 50% хвои. При этом повреждение по кроне дерева было крайне неравномерным: верхняя часть была повреждена полностью,

нижняя осталась зеленой. Значительная часть лесополосы не имела каких-либо следов повреждения гусеницами чехлоноски.

В 2001 г. весенняя плотность заселения лиственниц минёром на месте очага не превышала 0,01–0,1 гусениц на 1 брахибласт. Более 400 лиственниц, полностью дефолированных чехлоноской, погибли и были заселены ксилофагами. Среди деревьев, имевших 70–80%-ное повреждение, погибли единичные растения. Деревья с меньшим повреждением восстановились.

Анализ 10 погибших деревьев показал преобладание комлевого типа заселения, главным образом ребристым рагием (*Rhagium inquisitor* L.), а также сибирским (*Acanthocinus carinulatus* Gebl.) и малым серым (*A. griseus* F.) длинноусыми усачами (Cerambycidae). К тому же 40% вершин деревьев было заселено короедом пожариц (*Orthotomicus suturalis* Gyll.) (Curculionidae). При этом середина ствола оказалось без каких-либо поселений ксилофагов.

Реализация скоротечного очага лиственничной чехлоноски негативно повлияла на продуктивность дерева-хозяина. Дефолиация деревьев привела к уменьшению ($P < 0,001$) величины образующихся ауксибластов и количества почек на них как в год повреждения, так и в последующие два сезона.

6.2. Экологические последствия в случае НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов (на примере лиственничной чехлоноски *P. sibiricella*)

Дефолиация лиственниц в хроническом очаге *P. sibiricella* носит ежегодный и частичный характер. Основное повреждение наносят гусеницы четвёртого возраста в весенний и раннелетний период.

Высокие плотности заселения минёром 1995 и 1996 гг. снижали величину ауксибластов лиственниц и количество образованных на них почек. Достоверная линейная связь со степенью повреждения дерева была обнаружена с длиной ауксибластов 1995 г. ($r = -0,23$; $n = 116$; $P < 0,01$). В 1996 г. на лиственницах со средней плотностью заселения чехлоноской наблюдали усиленный рост побегов. В результате на этих деревьях величина ауксибластов и количество образованных на них почек достоверно ($P < 0,001$) превышали показатели лиственниц с максимальными и минимальными плотностями заселения.

В конце августа 1996 г. после экстремального проявления абиотических факторов в районе исследования плотности заселения лиственниц минёром были снижены практически до нуля. Это позволило исследовать влияние последствий дефолиации 1996 г. на приросты 1997 г. Деревья с высокими и средними плотностями имели достоверно большую длину ауксибластов и количество почек на них. Полученные результаты связаны с высокой интенсивностью рефолиационных процессов поврежденных ранее лиственниц.

Дефолиация лиственницы чехлоноской негативно влияла на генеративные характеристики дерева-хозяина. При высоких плотностях заселения лиственниц минёром происходило достоверное сокращение числа микро- и макростробил. При этом количество образованных микро- и макростробил, а также отношение числа микро- к макростробилам имели достоверную линейную связь со средней

весенней плотностью заселения моделей: ($r = -0,24$; $n = 123$; $P < 0,01$) и ($r = -0,18$; $n = 123$; $P < 0,05$) соответственно.

Весенние и раннелетние повреждения лиственниц чехлоносой фенологически совпадали с фазой заложения кроющих чешуй. В этот период строение апексов брахибластов и потенциальных генеративных почек не имеет существенных отличий (Тренин, 1986, с. 9). Изменения в обмене вторичных метаболитов поврежденных деревьев подавляло детерминацию как будущих микро-, так и макростробил. При этом весенние плотности заселения лиственниц чехлоносой более 0,5 гусениц на 1 брахибласт приводили к трехкратному снижению образующихся генеративных органов. Значительная продолжительность функционирования хронических очагов минёра на одном месте приводила к существенному угнетению естественного возобновления лиственничников.

Практические рекомендации. Полученные результаты исследования позволили сформулировать ряд практических рекомендаций:

1) В потенциальных местах возникновения хронических очагов (места с ухудшенными лесорастительными условиями и высокими антропогенными нагрузками) необходимо проводить регулярный лесопатологический мониторинг плотности заселения лиственниц чехлоносой.

2) Порогом вредоносности является весенняя плотность заселения лиственницы более 0,5 гусениц на 1 брахибласт. Превышение этого порога оказывает негативное влияние как на линейные приросты, так и на генеративные характеристики дерева.

3) Запрет выпаса скота и выкашивания травостоя в лесу обеспечат нормальное функционирование комплекса энтомофагов. Наличие дополнительного питания и альтернативных хозяев позволит формировать необходимую для регуляции минёра численность паразитоидов.

6.3. Экологические последствия в случае инвазионной НПВ (на примере липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*)

Высокие плотности заселения липы *Ph. issikii* были отмечены в зоне преобладания однолетней генерации минёра. Согласно нашим наблюдениям в 2015 г. на пробной площади № 1 (г. Ижевск), плотность заселения листа липы первым поколением минёра достигала 35 мин на лист. Дефолиацию деревьев в очагах липовой моли-пестрянки можно охарактеризовать как раннелетнюю, частичную и ежегодную. При успешном развитии второго поколения в Удмуртии на его долю приходилось не более 20–30% общего повреждения двух поколений *Ph. issikii*.

Повышение плотности заселения дерева липовой молью-пестрянкой достоверно ($P < 0,05$) и негативно влияло как на величину удлиненных побегов, так и количество сформированных на них почек. Эту закономерность наблюдали в 2007, 2008 и 2010 гг. при плотностях моли более 1 мины на лист. В 2009 г. плотности минёра на пробной площади значительно выросли и деревьев с плотностью до 1 мины на лист не осталось. В результате достоверное снижение величины удлиненного побега и количества сформированных на нем почек наблюдали при плотностях более 3 мин на лист.

Результаты исследования показали отрицательное и достоверное ($P < 0,05$) влияние липовой моли-пестрянки на репродуктивные характеристики дерева-хозяина. Повышение плотности заселения липы минёром приводило к достоверному снижению количества образующихся соцветий и цветков.

Повышение плотности заселения липы минёром имело отрицательную связь с общим количеством сахара в нектаре цветков дерева: для 2009 г. – ($r = -0,49$; $n = 107$; $P < 0,001$), для 2010 г. – ($r = -0,76$; $n = 93$; $P < 0,001$). Достоверное снижение этого показателя в 2009 г. наблюдали при плотностях более 3, в 2010 г. – более 1 минны на лист. Очаги *Ph. issikii* создают прямую угрозу продуктивности регионального пчеловодства.

Практические рекомендации. Полученные результаты исследования позволили сформулировать ряд практических рекомендаций по работе с хроническими очагами липовой моли-пестрянки:

1) Результаты исследования впервые позволяют отнести липовую моль-пестрянку к группе экономически значимых филлофагов липы и свидетельствуют о необходимости разработки системы мониторинга за состоянием ее популяций.

2) Мониторинг популяций *Ph. issikii* необходимо вести с учетом структуры насаждений. Местами первичных очагов минёра являются наиболее плотные и затененные насаждения с участием липы. При мониторинге вида можно использовать светоловушки. Показано, что бабочки моли активно летят на свет, в том числе лампы ДРЛ–300 и ДРЛ–400 (Шмытова, 2005а; б; 2007; Сусарев, 2014), светоловушку Яласа (Барышникова, Дубатолов, 2007).

3) Выявлены пороги вредоносности минёра.

4) Для создания средств эффективного учета и сдерживания плотности *Ph. issikii* необходимо проведение работ по выявлению и изучению полового феромона моли.

Ссылки на работы по теме диссертации: Ермолаев, Ермолаева, 2003; Ермолаев, 2004; Ермолаев Зорин, 2011а; 2011в; 2011г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема динамики численности насекомых-фитофагов – одна из фундаментальных в энтомологии. Антропогенное развитие биосферы приводит как к биологическому загрязнению экосистем новыми видами, так и к локальным нарушениям функционирования эволюционно сложившихся факторов регуляции в популяциях аборигенных видов. Эти обстоятельства создают условия для разнообразия сценариев реализации всплеск массового размножения растительноядных видов.

Исследование вспышки массового размножения аборигенного вида – осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* при реализации периодической популяционной волны убедительно показало, что основным фактором смертности вида являются паразитоиды. Функционирование комплекса паразитоидов минёра

происходит при отсутствии значительной антропогенной нагрузки и связано с его структурным и функциональным изменением во времени. Усложнение видовой структуры комплекса паразитоидов идёт с участием вида эдификатора и сменой доминирующих видов. Развитие комплекса паразитоидов во времени приводит к росту показателя зараженности хозяина. В результате очаг минёра прекращает свое существование.

Полученные материалы могут открыть перспективы в создании технологии биологической защиты растений, основанной на новых принципах. В результате нашей работы было показано, что комплексы паразитоидов, экологически связанные с одними родами минёров и их кормовых растений, могут иметь схожие виды эдификаторов. Если это окажется общим эволюционным правилом, на котором построены взаимодействия в системе «филлофаг – паразитоид», то это позволит эффективно подавлять вспышку массового размножения фитофага путем выпуска определенного вида эдификатора, который запустит механизм структурных и функциональных изменений всего комплекса паразитоидов. Этот подход может быть особенно важен в случае регуляции инвазионных видов.

Существование вспышки массового размножения при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, (в отличие от инвазионной НПВ) связано с прямым локальным влиянием антропогенных факторов. Так, функционирование хронических очагов *Ph. populifoliella* в городах определяется следующими причинами: 1. специфика зеленого строительства в городах обеспечила для минёра создание значительного и наименее резистентного по отношению к минёру кормового ресурса; 2. тепловое загрязнение города способствует выживанию моли в зимний период; 3. отсутствие мест зимовки и / или дополнительного питания оказывает негативное влияние на эффективность хищников и паразитоидов *Ph. populifoliella*. Существование хронических очагов *P. sibiricella* связано с постоянной пастбищной дигрессией, которая вызывает разрушение эволюционно сложившихся растительных сообществ. Отсутствие значительного числа растений приводит к уменьшению количества альтернативных хозяев паразитоидов и источников их дополнительного питания. В результате происходит снижение эффективности комплекса паразитоидов минёра.

На примере инвазионного вида – липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* выявлен ряд экологических механизмов, способствовавших быстрому распространению вида в липовых насаждениях Европы и Западной Сибири. Изучение биологии вида показало, что на значительной части ареала *Ph. issikii* в РФ преобладает однолетняя генерация минёра. За 25 лет стационарных наблюдений (2001–2025 гг.) за популяцией вида под г. Ижевском формирование однолетней генерации моли наблюдали в 68% случаев. Эта особенность обеспечивает ранний уход минёра на диапаузу и влияет на высокую выживаемость этой генерации. В результате происходит рост плотности заселения деревьев на следующий год. При успешном развитии двух генераций *Ph. issikii* плотность заселения лип минёром на следующий год как правило снижалась. Повышение плотности заселения деревьев приводит к трансформации морфологической структуры популяции: среди самцов и самок начинают преобладать темнокрылые особи. Результаты наших исследований показали, что эти особи обладают большей длиной крыла и плодовитостью.

Использование при расселении вида восходящих воздушных течений (анемохория) позволяет им перемещаться на большое расстояние. Этим можно объяснить высокий показатель радиальной скорости инвазии (Tobin et al., 2015) *Ph. issikii*: 42,2 км в год. Крайне слабая эффективность местных энтомофагов позволяет *Ph. issikii* иметь выживаемость генерации до $89,7 \pm 1,0\%$ и быстро наращивать плотность локальной популяции. В результате три фазы инвазии (появления, становления и распространения) (Liebhold, Tobin, 2008; Liebhold et al., 2023) вид проходит всего за три года. Это позволило минёру стать доминирующим филлофагом липы.

Анализ экологических последствий вспышек массового размножения минирующих чешуекрылых при реализации ППВ и НПВ позволяют отнести эти виды к группе экономически значимых филлофагов и свидетельствуют о необходимости ведения мониторинга состоянием их популяций. Экологический и экономический ущерб от вспышки массового размножения минирующего чешуекрылого при реализации обоих типов НПВ (в отличии от ППВ) носит продолжительный характер. При этом в случае инвазионной НПВ проблемы охватывают значительно бóльшие территории, чем в случае НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.

ВЫВОДЫ

1. Чешуекрылые-минёры дают вспышки массового размножения при реализации как периодических, так и двух типов непериодических популяционных волн: инвазионной и волны, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.

2. Вспышка массового размножения аборигенного для Евразии вида *Phyllonorycter apparella* при реализации периодической популяционной волны включает три фазы: нарастание, кульминацию и кризис. Функционирование комплекса паразитоидов минёра происходит при отсутствии значительной антропогенной нагрузки и связано с его структурным и функциональным изменением во времени. Усложнение видовой структуры комплекса паразитоидов идет с участием вида эдификатора (*Pholetesor circumscriptus*) и сменой доминирующих видов как за счет усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма.

3. Функционирование вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра при реализации обоих типов непериодических популяционных волн, связано с тремя условиями.

1) Эффективностью адаптаций минёра к состоянию кормового растения: 1. развитие гусениц связано с одним деревом-хозяином, что обеспечивает регуляцию плотности консумента за счет физиологического состояния растения и/или внутривидовой конкуренции; 2. питание гусениц моли не приводит к гибели дерева, что оказывает влияние на продолжительность взаимоотношений в системе «растение – филлофаг»; 3. слабая миграционная способность минёров обеспечивает повторное заселение кормовых растений и относительное постоянство границ очага.

II) Постоянной гетерогенностью состояния кормовых растений в очаге: 1. разнородность проявления регуляционных факторов в рамках всего экологического пространства очага; 2. смена заселенности деревьев во времени.

III) Низкой эффективностью факторов смертности.

4. Вспышка массового размножения аборигенного минёра при реализации неперiodической популяционной волны, возникающей в результате сложного сочетания факторов, происходит на фоне локального антропогенного разрушения эволюционно сложившихся факторов регуляции фитофага, вспышка при реализации инвазионной неперiodической популяционной волны – на фоне крайне низкой эффективности факторов смертности.

5. Выявлено 59 новых для науки трофических ассоциаций паразитоидов с чешуекрылыми-минёрами: для *P. sibiricella* – 4, для *Ph. apparella*, *Ph. populifoliella* и *Ph. issikii* – 8, 20 и 27 соответственно. Выявлено два новых хищника *Ph. issikii*.

6. Вспышка массового размножения чешуекрылого-минёра при реализации как перiodической, так и двух типов неперiodических популяционных волн может оказывать достоверное и негативное влияние на ростовые и генеративные характеристики дерева-хозяина. Впервые показано, что вспышка массового размножения листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* при реализации перiodической популяционной волны может приводить к необратимому ослаблению листовенниц и гибели деревьев в результате заселения их комплексом насекомых-ксилофагов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в Перечень ВАК

1. **Ермолаев, И.В.** Оценка влияния листовенничной чехликовой моли на прирост и генеративную сферу листовенницы сибирской / И.В. Ермолаев, М.В. Ермолаева // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – № 2. – С. 224–230.
2. **Ермолаев, И.В.** Экологические последствия скоротечных очагов листовенничной чехлоноски в Удмуртии / И.В. Ермолаев // Экология. – 2004. – № 4. – С. 292–296.
3. **Ермолаев, И.В.** Липовая моль-пестрянка / И.В. Ермолаев, Н.В. Мотошкова // Защита и карантин растений. – 2007. – № 5. – С. 40–42.
4. **Ермолаев, И.В.** Роль поведения листовенничной чехлоноски при питании и расселении в существовании хронических очагов минёра / И.В. Ермолаев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2008. – Вып. 182. – С. 113–121.
5. **Ермолаев, И.В.** Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Lithocolletis issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae): особенности взаимоотношения минёра с кормовым растением / И.В. Ермолаев, Н.В. Мотошкова // Энтомологическое обозрение. – 2008. – Т. 87. – № 1. – С. 15–25.

6. **Ермолаев, И.В.** Опыт картографирования очагов тополевой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, А.В. Трубицын // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2008. – Вып. 185. – С. 61–65.
7. **Ермолаев, И.В.** Членистоногие-филлофаги липы мелколистной Ижевска / И.В. Ермолаев, О.В. Сидорова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2009. – Вып. 187. – С. 124–131.
8. **Ермолаев, И.В.** Экспериментальная оценка дальности разлета тополевой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, А.В. Трубицын // Защита и карантин растений. – 2009. – № 2. – С. 52.
9. **Ермолаев, И.В.** Лиственничная чехлоноска сибирская / И.В. Ермолаев // Защита и карантин растений. – 2009. – № 6. – С. 42–43.
10. **Ермолаев, И.В.** Липовая моль-пестрянка – экономически значимый вид / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Защита и карантин растений. – 2010. – № 12. – С. 37–38.
11. **Ермолаев, И.В.** Факторы смертности *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Н.В. Ижболдина // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2010. – Вып. 192. – С. 93–101.
12. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Н.В. Ижболдина // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 1. – С. 24–32.
13. **Ермолаев, И.В.** Поведение лиственничной чехлоноска (*Protocryptis sibiricella*) в природных очагах. Сообщение 1. / И.В. Ермолаев // Зоологический журнал. – 2011а. – Т. 90. – № 2. – С. 156–161.
14. **Ермолаев, И.В.** Поведение лиственничной чехлоноска (*Protocryptis sibiricella*) в природных очагах. Сообщение 2. / И.В. Ермолаев // Зоологический журнал. – 2011б. – Т. 90. – № 3. – С. 325–330.
15. **Ермолаев, И.В.** Сезонная динамика повреждения липы мелколистной комплексом членистоногих-филлофагов / И.В. Ермолаев, О.В. Сидорова // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 5. – С. 552–558.
16. **Ермолаев, И.В.** Экологические последствия инвазии *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в липовых лесах Удмуртии / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Зоологический журнал. – 2011а. – Т. 90. – № 6. – С. 717–723.
17. **Ермолаев, И.В.** Особенности распределения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в естественных насаждениях / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Зоологический журнал. – 2011б. – Т. 90. – № 10. – С. 1193–1196.
18. **Ермолаев, И.В.** Пороги вредоносности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2011в. – Вып. 196. – С. 37–45.
19. **Ермолаев, И.В.** Трофические предпочтения тополевой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, Н.Ю. Сунцова, А.В. Трубицын // Защита и карантин растений. – 2011. – № 8. – С. 50.
20. **Ермолаев, И.В.** Анализ фитосанитарного риска липовой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Защита и карантин растений. – 2011г. – № 10. – С. 28–29.

21. **Ермолаев, И.В.** Особенности повреждения липы мелколистной липовой молю-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в городе Ижевске / И.В. Ермолаев, О.В. Сидорова // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – № 3. – С. 310–315.
22. **Ермолаев, И.В.** Влияние плотности популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) на соотношение внутривидовых форм / И.В. Ермолаев, Н.В. Ижболдина // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91. – № 1. – С. 131–142.
23. **Ермолаев, И.В.** Непериодическая популяционная волна на примере листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (Lepidoptera, Coleophoridae) // Зоологический журнал. – 2014а. – Том 93. – № 8. – С. 967–981.
24. **Ермолаев, И.В.** Комплекс паразитоидов в хроническом очаге листовенничной чехлоноски / И.В. Ермолаев // Защита и карантин растений. – 2014б. – № 2. – С. 40–41.
25. **Ермолаев, И.В.** Инвазия листовенничной чехлоноски *Proctoptytis laricella* (Hbn.) (Lepidoptera, Coleophoridae) в Северной Америке: история, экологические последствия, биологические программы контроля / И.В. Ермолаев // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. – 2014. – Вып. 2. – С. 63–72.
26. **Ермолаев, И.В.** Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 3. – С. 423–433.
27. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, А.В. Трубицын // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2014. – Вып. 207. – С. 20–28.
28. **Ермолаев, И.В.** Особенности разлета бабочек липовой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, П.С. Токарева // Защита и карантин растений. – 2015. – № 2. – С. 50.
29. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова // Евразийский энтомологический журнал. – 2015. – Т. 14. – № 3. – С. 217–223.
30. **Аимбетова, С.И.** Паразитоиды четырех инвазионных видов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) г. Братислава / С.И. Аимбетова, **И.В. Ермолаев** // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2016. – Т. 26. – № 1. – С. 105–111.
31. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в г. Братислава / И.В. Ермолаев, С.И. Аимбетова // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2016. – Т. 26. – № 1. – С. 118–125.
32. **Ermolaev, I.V.** Parasitoids of *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) on *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) in western European Russia (Lepidoptera: Gracillariidae) / I.V. Ermolaev, Z.A. Yefremova, A.V. Trubitsyn // SHILAP Revista de lepidopterología. – 2016. – Vol. 44. – no. 174. – P. 303–312.

33. **Ермолаев, И.В.** О трофической специализации липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2016. – Т. 26. – № 4. – С. 60–68.
34. **Ермолаев, И.В.** История, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Евразии / И.В. Ермолаев, Е.А. Рублёва // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – Т. 10. – № 1. – С. 2–19.
35. **Ермолаев, И.В.** Кормовые растения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, Е.А. Рублёва, С.Л. Рысин, М.В. Ермолаева // Российский журнал биологических инвазий. – 2018а. – Т. 11. – № 2. – С. 2–13.
36. **Ермолаев, И.В.** О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Т.Б. Домрачев // Зоологический журнал. – 2018а. – Т. 97. – № 4. – С. 401–407.
37. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) разных городов Российской Федерации и роль этих паразитоидов в смертности инвазивного вида / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Н.А. Герасимова, Е.А. Королёва, Н.Н. Лушников, А.И. Петров, А.А. Пчельников // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 4. – С. 407–414.
38. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) в очаге минёра в Удмуртии / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Е.А. Рублёва, Ю.С. Куропаткина // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 5. – С. 525–534.
39. **Ермолаев, И.В.** Экологические механизмы непериодической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки – *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80. – № 6. – С. 451–476.
40. **Ермолаев, И.В.** Трофическая специализация тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, Е.А. Рублева, С.Л. Рысин, А.А. Коженкова, М.В. Ермолаева // Энтомологическое обозрение. – 2020. – Т. 99. – № 2. – С. 271–288.
41. **Ермолаев, И.В.** Влияние количества генераций на динамику численности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) в Удмуртии / И.В. Ермолаев, Т.Б. Домрачев // Российский журнал биологических инвазий. – 2020. – Т. 13. – № 4. – С. 66–80.
42. **Ермолаев И.В.** Насекомые-фитофаги дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала / И.В. Ермолаев, В.И. Пономарев, А.А. Васильев, М.С. Кумаева // Зоологический журнал. – 2021. – Т. 100. – № 6. – С. 640–651.
43. **Ермолаев, И.В.** Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Ю.С.

Куропаткина, Е.Н. Егоренкова // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 4. – С. 409–416.

44. **Ермолаев, И.В.** Сезонная динамика повреждения насекомыми-филлофагами листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала / И.В. Ермолаев, А.А. Васильев // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 5. – С. 525–536.
45. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera) как фактор смертности *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев // Российский журнал биологических инвазий. – 2022. – Т. 15. – № 2. – С. 18–37.
46. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera) *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев // Российский журнал биологических инвазий. – 2023. – Т. 16. – № 2. – С. 56–67.
47. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Зауралье и Западной Сибири / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, С.А. Белокобыльский, Ю.А. Тюлькин, Е.Н. Егоренкова // Зоологический журнал. – 2023. – Т. 102. – № 7. – С. 790–798.
48. **Ермолаев, И.В.** Первая находка *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859) и *Obolodiplosis robiniae* Haldeman, 1847 близ г. Воронежа / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, А.А. Абдулхакова // Российский журнал биологических инвазий. – 2023. – Т. 16 – № 3. – С. 55–60.
49. **Ермолаев, И.В.** Экологические связи аборигенных дендробионтных членистоногих с инвазионным видом – липовой молью-пестрянкой *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) / И.В. Ермолаев // Российский журнал биологических инвазий. – 2024. – Т. 17. – № 1. – С. 28–35.
50. **Ермолаев, И.В.** Кормовые растения дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, И.О. Яценко, С.Л. Рысин, А.А. Абдулхакова // Российский журнал биологических инвазий. – 2024а. – Т. 17 – № 3. – С. 102–112.
51. **Ермолаев, И.В.** Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Предуралье / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, С.А. Белокобыльский, В.В. Курбатов, Е.Н. Егоренкова // Зоологический журнал. – 2024б. – Т. 103. – № 4. – С. 58–65.
52. **Ermolaev, I.V.** Parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Eulophidae, Braconidae) of the leaf blotch miner moth *Acrocercops brongniardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Ufa City outskirts / **I.V. Ermolaev**, O.V. Kosheleva, E.V. Tselikh, S.A. Belokobylskij // Russian Entomological Journal. – 2024. – Vol. 33. – no. 3. – P. 374–382.
53. **Ермолаев, И.В.** Поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении / И.В. Ермолаев // Журнал общей биологии. – 2024. – Т. 85. – № 5. – С. 372–385.
54. **Ермолаев, И.В.** Роль абиотических и биотических факторов в динамике численности чешуекрылых-минёров / И.В. Ермолаев // Журнал общей биологии. – 2024. – Т. 85. – № 5. – С. 386–403.

55. **Ermolaev, I.V.** Parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae) of the leaf blotch moth *Acrocercops brongniardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) of the Voronezh State Nature Biosphere Reserve / **I.V. Ermolaev**, Z.A. Yefremova, D.R. Kasparyan, S.A. Belokobylskij // Russian Entomological Journal. – 2025a. – Vol. 34. – no. 1. – P. 109–115.
56. **Ермолаев, И.В.** Влияние температур на динамику численности популяций липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) во вторичном ареале минёра / И.В. Ермолаев, Н.М. Дэви, М.О. Бубнов, В.А. Бессонова // Российский журнал биологических инвазий. – 2025. – № 2. – С. 60–68.

Подписано в печать 23.12.2025.
Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 2,0
Тираж 120 экз. Заказ №

Отпечатано в типографии
Издательского центра «Удмуртский университет»
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1
Тел. +7 (3412) 91-73-05
E-mail: tipograf@udsu.ru