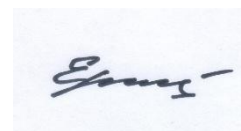


Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Удмуртский государственный университет»

УДК 595.782

На правах рукописи



ЕРМОЛАЕВ Иван Владимирович

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

1.5.14 – Энтомология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук, профессор
Селиховкин Андрей Витимович

Новосибирск – 2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. Факторы динамики численности и вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров при периодических и непериодических волнах.....	13
1.1. Введение.....	13
1.2. Факторы динамики популяций чешуекрылых-минёров.....	15
1.2.1. Поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении.....	15
1.2.2. Факторы, ограничивающие численность чешуекрылых-минёров.....	26
1.2.2.1. Абиотические и случайные факторы в динамике численности чешуекрылых-минёров.....	27
1.2.2.2. Факторы, действующие внутри трофического уровня.....	29
1.2.2.3. Факторы, действующие между трофическими уровнями.....	32
1.3. Вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров при периодических и непериодических популяционных волнах.....	43
1.3.1. Вспышки массового размножения при реализации ППВ.....	43
1.3.2. Вспышки массового размножения при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.....	48
1.3.3. Вспышки массового размножения при реализации инвазионной НПВ.....	51
1.4. Заключение.....	65
ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований.....	68
2.1. Объекты исследований.....	68
2.1.1. Особенности биологии осиновой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter apparella</i>	68
2.1.2. Особенности биологии тополевой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter populifoliella</i>	72
2.1.3. Особенности биологии липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i> и	103

история	инвазии	минёра	в	
Евразии.....				122
2.1.4. Особенности биологии лиственничной чехлоноски <i>Protocryptis sibiricella</i>				126
2.2. Регионы исследований.....				
2.2.1. Физико-географическая характеристика г. Ижевска и его окрестностей.....				129
2.2.2. Физико-географическая характеристика Ширинского района Республики Хакасия.....				132
2.3. Методы исследования.....				132
2.3.1. Вспышка массового размножения <i>Phyllonorycter apparella</i> при реализации ППВ.....				
2.3.2. Вспышка массового размножения тополевой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter populifoliella</i> при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.....				134
2.3.3. Вспышка массового размножения лиственничной чехлоноски <i>Protocryptis sibiricella</i> при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.....				138
2.3.4. Вспышка массового размножения липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i> при реализации инвазионной НПВ.....				144
2.3.5. Экологические последствия вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при реализации различных вариантов популяционных волн.....				156
2.4.				
Заключение.....				159
ГЛАВА 3. Экологические механизмы вспышки массового размножения осиновой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter apparella</i> при реализации ППВ.....				160
3.1. Экологические механизмы вспышки массового размножения <i>Ph. apparella</i> при реализации ППВ в Удмуртии.....				160
3.2.				167
Заключение.....				
ГЛАВА 4. Экологические механизмы вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания				

разных факторов.....	169
4.1. Экологические механизмы вспышки массового размножения <i>Phyllonorycter populifoliella</i> при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.....	169
4.2. Экологические механизмы вспышки массового размножения листовенничной чехлоноски <i>Protocryptis sibiricella</i> при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов.....	182
4.2.1. Особенности биологии <i>P. sibiricella</i>	182
4.2.2. Особенности взаимодействия в системе «лиственница – чехлоноска».....	191
4.2.3. Экологические механизмы вспышки массового размножения <i>P. sibiricella</i>	195
4.3. Заключение.....	206

ГЛАВА 5. Экологические механизмы вспышки массового размножения липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i> при реализации инвазионной НПВ.....	208
5.1. Особенности биологии <i>Ph. issikii</i> во вторичном ареале минёра.....	208
5.2. <i>Ph. issikii</i> – доминирующий филлофаг <i>Tilia cordata</i>	228
5.3. Влияние плотности популяции липовой моли-пестрянки на соотношение внутрипопуляционных форм.....	238
5.4. Факторы смертности <i>Ph. issikii</i> во вторичном ареале минёра.....	248
5.4.1. Влияние абиотических факторов.....	253
5.4.2. Влияние биотических факторов.....	274
5.5. Заключение.....	

ГЛАВА 6. Экологические последствия вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при реализации различных вариантов популяционных волн.....	276
6.1. Экологические последствия в случае ППВ (на примере листовенничной	

чехлоноски <i>Protocryptis sibiricella</i>).....	276
6.2. Экологические последствия в случае НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов (на примере листовенничной чехлоноски <i>P. sibiricella</i>).....	280
6.3. Экологические последствия в случае инвазионной НПВ (на примере липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i>).....	284
6.4.....	296
Заключение.....	
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	297
ВЫВОДЫ	300
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	302
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	303
ПРИЛОЖЕНИЯ	434

ВВЕДЕНИЕ

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 внутрипопуляционной ситуации (Северцов, 2013, стр. 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 *Agrilus* 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 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, 1991b). Такой способ питания фитофагов возник конвергентно у представителей 4 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., 2025). 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.

Реализация эруптивной плотности чешуекрылого-минёра может приводить к значительным экологическим и экономическим потерям. Так, функционирование очага минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966 (Yponomeutidae) в Бурятии на протяжении семи лет обеспечило снижение общего прироста древесины сосновых насаждений в объеме 3,5 тысяч м³ (Позмогова, 1972). Вспышки массового размножения минирующих молей в яблоневых садах Куба-Хачмасского массива Азербайджана (более 30 тысяч га) носили хронический характер с 1962 по 1975 гг. и приводили к значительному экономическому ущербу (Минирующие моли..., 1975).

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 лётная 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 внутрипопуляционных 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 лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* впервые показал возможность гибели кормовых деревьев и заселение их насекомыми-ксилофагами. Полная дефолиация лиственниц 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 характеристика 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 филлофагов и свидетельствует о необходимости разработки системы мониторинга за состоянием их популяций. Данные диссертации использованы при подготовке лекционных курсов по следующим дисциплинам бакалавров и магистров Удмуртского государственного университета: 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 минера 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 1370 библиографических источников, в том числе 567 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. Грабенвегеру (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).

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

1.1. Введение

Общей чертой насекомых, объединенных в экологическую группу минёров, является питание личинок внутри хлорофиллоносных растительных тканей, по крайней мере на протяжении их ранних возрастов. В качестве пищевого объекта минёры могут использовать листья, хвою, стебли или плоды растений.

Минирование растительной ткани как способ питания насекомых-фитофагов возникло в ходе конвергентной эволюции в четырех отрядах насекомых: Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera (Needham et al., 1928; Hering, 1951; 1957; Hespenehede, 1991; Chen et al., 2022). Современная фауна минёров включает представителей из 51 семейства насекомых и составляет приблизительно 10 000 видов (Faeth, 1991b). Больше всего минёров известно среди Lepidoptera. Эти виды принадлежат к 34 семействам (Needham et al., 1928; Hering, 1951; 1957; Connor, Taverner, 1997; Chen et al., 2022).

Согласно экспертным оценкам (Rozefelds, Sobbe, 1987; Rozefelds, 1988; Labandeira, 2002), минирование возникло в триасовом периоде мезозойской эры (248–206 миллионов лет назад). Принято считать, что этот тип повреждения листьев появился позже других форм повреждения, таких как скелетирование (260 миллионов лет), образование галлов (300 миллионов лет), скручивание (310 миллионов лет) и прокалывание (400 миллионов лет) (Labandeira, 2002).

Большинство минёров малы. Обычно длина тела не превышает 6–8 мм (Connor, Taverner, 1997). Различают облигатных и факультативных минёров (Hering, 1951; Герасимов, 1952). К первой группе относят насекомых, полное личиночное развитие которых проходит внутри ткани растения. Ко второй – насекомых, развивающихся в минах лишь на протяжении первых личиночных возрастов. Вторая группа минёров, по всей вероятности, сформировалась из представителей с относительно большими (чем облигатные минёры) размерами тела, что и привело к необходимости смены пищевого поведения для завершения развития личиночных стадий (Gaston et al., 1991).

Выделяют три гипотезы, объясняющие возникновение минирования (Connor, Taverner, 1997; Sinclair, Hughes, 2010): 1) избегание врагов; 2) регуляция окружающей средой; 3) избегание защиты растения-хозяина. Согласно первой, мина защищает ее обитателя от паразитоидов, хищников и патогенов (Needham et al., 1928; Hering, 1951). Согласно второй, мина является убежищем минёра от неблагоприятных эффектов действия ультрафиолета и

высыхания (Connor, Taverner, 1997). Подтверждением этого тезиса является тот факт, что минёры активно восстанавливают поврежденную мину. Так, при повреждении мины дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae) гусеница стягивает края образованного отверстия нитью паутины (Санина, 1949). Через 5–7 минут сеть уплотняется и отверстие затягивается. Особенности строения мины влияют на микроклимат в ней (Pincebourde, Casas, 2006a; b). Считается, что влажность воздуха в мине относительно стабильна и тем самым снижает риск гибели личинок от высыхания (Strong et al., 1984). Кроме того, температура в мине отличается от температуры вне листа. Исследование *Cameraria hamadryadella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) на дубах *Quercus alba* Linnaeus, 1753 и *Q. macrocarpa* Michaux, 1801 (Connor, Taverner, 1997) показало, что температура внутри мины более чем на 1 °C ниже, чем на ее поверхности. Таким образом, мина обеспечивает экологический буфер для проявления экстремальных температур на поверхности листа. Авторы предположили, что подобный механизм может создавать своего рода «парниковый эффект» для видов, развивающихся осенью. Кроме того, минёры защищены от прямого и косвенного влияния ультрафиолета. Экспериментальные исследования показали, что более 95% всех волн ультрафиолетового спектра поглощается эпидермисом мины (Connor, Taverner, 1997). Согласно третьей гипотезе, минёры питаются только определённым типом ткани и тем самым могут избегать как внешних (трихомы, воск), так и внутренних защит в виде вторичных компонентов растения-хозяина (Feeny, 1970; Cornell, 1989).

Минирующие насекомые по сравнению со свободноживущими филлофагами имеют ряд преимуществ: 1) более короткие жизненные циклы; 2) микроклиматические условия, спасающие от высыхания; 3) защита от прямого и косвенного влияния ультрафиолета; 4) избегание защиты растения-хозяина вследствие высокой эффективности питания; 5) низкая степень поражения инфекционными заболеваниями (Герасимов, 1932; Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997). Недостатками такого образа жизни являются: 1) небольшие размеры тела и низкая плодовитость; 2) низкая мобильность и как следствие высокая смертность от паразитоидов; 3) высокая смертность при преждевременном опадании листьев (Герасимов, 1932; Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997).

Вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров могут оказывать негативное влияние на рост и генеративные характеристики кормового растения (Liu et al., 2015) и даже убивать его (Boyd et al., 2021). Многие виды минёров являются экономически значимыми видами (Батиашвили, 1965; Холченков, 1973; Goane et al., 2008; Dantas et al., 2021). В большинстве случаев экологические механизмы вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров остаются неисследованными. Для решения этой проблемы необходимо

понять специфику действия экологических факторов, определяющих динамику численности этих видов.

1.2. Факторы динамики популяций чешуекрылых-минёров

Динамика численности чешуекрылого-минёра, как и любого другого биологического объекта, может быть рассмотрена как результат реализации биотического потенциала его популяций в условиях конкретных биоценозов. У минирующих чешуекрылых известны колебания плотности заселения более чем в 5 000 раз. Например, перепады плотности минёра *Cameraria hamadryadella* составляют от 0,004 до 22,8 мин на лист (Connor, Beck, 1993).

1.2.1. Поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении

Особенности поведения при питании. Большинство чешуекрылых-минёров – высокоспециализированные фитофаги. Так, значительное число представителей рода *Phyllonorycter* Hübner, 1822 (Gracillariidae) являются узкими специалистами одного рода или даже одного вида растений (Lopez-Vaamonde et al., 2003). Специализация видов идёт и по жизненной форме (дерево – куст – трава) и месту минирования (верхняя или нижняя сторона листа). Например, нижнесторонняя минирующая яблонная моль *Ph. pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) может откладывать яйца на листья вишни, сливы и груши, но при этом все гусеницы, развивающиеся не на яблони, погибают (Верещагина и др., 1968). Самки *Paraclemensia acerifoliella* (Fitch, 1854) (Incurvariidae) могут откладывать яйца на листья *Acer nigrum* Michaux (1818), *A. saccharum* Marshall, 1785 и *A. rubrum* Linnaeus, 1753 (Ross, 1962). Развитие гусеницы до имаго известно только на первых двух видах кленов. Дубовая одноцветная моль *Tischeria ekeblasella* (Bjerkander, 1795) (Tischeriidae) на Кавказе предпочитает заселять восточный дуб (*Quercus macranthera* Fischer & C.A. Mey & Hohenacker, 1838), значительно реже грузинский (*Q. petraea* subsp. *iberica* Steven ex M. Bieberstein, 1808) и крайне редко – араксинский дуб (*Q. robur* var. *araxina* Trautvetter, 1873) (Мирзоян, 1977). Представители *Eriocrania* spp. (Eriocraniidae) предпочитают березу *Betula pubescens* Ehrhart, 1789, тогда как *Coleophora serratella* (Linnaeus, 1761) (Coleophoridae) – *B. pendula* (Valladares, Hartley, 1994).

В некоторых случаях по комплексу минёров можно определить даже вид растения. Так, два доминирующих и филогенетически близких вида дуба из Японии *Quercus crispula* Blume, 1851 и *Q. dentata* Thunberg, 1784, а также их гибриды легко идентифицируются как по

морфологическим особенностям, так и по комплексу представителей рода *Phyllonorycter* Hübner, 1822 (Ishida et al., 2003).

Химические особенности растения-хозяина оказывают влияние на основные качественные характеристики минёра. Так, вес куколок самцов сиреневой моли *Gracillaria syringella* (Fabricius, 1794) (Gracillariidae), гусеницы которых проходили питание на растениях рода *Fraxinus* Linnaeus, 1753, был заметно меньше куколок самцов, гусеницы которых развивались на растениях родов *Syringa* Linnaeus, 1753 или *Ligustrum* Linnaeus, 1753 (Kiziroglu, 1976). Скорость роста гусениц моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schaffer, 1855) была выше на *Populus grandidentata* Michaux, 1803, чем на *P. tremuloides* Michaux, 1803 и *P. balsamifera* Linnaeus, 1753 (Auerbach, Alberts, 1992). При этом куколки самцов были достоверно тяжелее самок при питании минёра на *P. grandidentata* и *P. tremuloides*, но не на *P. balsamifera*.

В зависимости от расположения мин на разных органах растения-хозяина различают листовых, стеблевых и плодовых минёров. Подавляющее число минёров повреждают листья цветковых растений. Небольшое число видов минируют хвою голосеменных растений. Например, в Неарктике 28 видов Lepidoptera питается на хвойных растениях: *Picea* spp., *Abies* spp., *Tsuga canadensis*, *Larix* spp., *Juniperus* spp., *Thuja occidentalis* Linnaeus, 1753 (Freeman, 1967).

По характеру повреждения тканей листа выделяют четыре типа мин: двусторонние, верхнесторонние, нижнесторонние и эпидермальные (Hering, 1951; Герасимов, 1952). К первому типу относят мины с полностью съеденной паренхимой листа и ограниченные нетронутым верхним и нижним эпидермисом. В случае выборочного повреждения палисадной или губчатой паренхимы мины классифицируют, соответственно, как верхнее- или нижнесторонние. При повреждении только эпидермиса листа мину относят к эпидермальным. Стеблевые и плодовые мины редки. Первые известны по находкам на черешках листьев и стеблях травянистых растений. Вторые – на частях плодов растений, содержащих хлорофилл. Например, гусеницы *Argyresthia loricella* Kearfott, 1908 (Argyresthiidae) минируют зеленые ауксибласты лиственниц Северной Америки (Eidt, Sippell, 1961). Гусеницы *Spulerina corticicolla* Kumata, 1964 (Gracillariidae) образуют мину длиной от 15 до 30 см под эпидермисом молодых побегов *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast., 1879, *Pinus strobus* Linnaeus, (1753), *P. parviflora* Siebold & Zuccarini (1842) и *Larix leptolepis* (Lambert) Carrière, 1856 (Pinaceae) (Kumata, 1964). Моль-малютка *Ectoedemia sericopeza* (Zeller, 1839) (Nepticulidae) минирует крылатки плодов клена (Гусев, 1984).

Размер мины и плотность заселения листа связаны с характеристиками кормового растения. На примере *Eriocrania semipurpurella* Stephens, 1835 (Eriocraniidae) показано, что площадь мины положительно и достоверно связана с площадью листа березы (Белов, Белова,

2003). Количество мин платановой моли *Phyllonorycter platani* Staudinger, 1870 (Gracillariidae) на листе *Platanus orientalis* Linnaeus, 1753 может достигать 170 шт. (Авакян, 1953), а моли-малютки *Stigmella malella* (Stainton, 1854) (Nepticulidae) на листе яблони – до 200 шт. (Холченков, 1973). Форма мины одного и того же вида чешуекрылого-минёра зависит от особенностей жилкования листа, расположения мины на листе, а также от наличия мин по соседству (Жижилашвили, 1952).

Заметность мин на растении делает минёров уязвимыми для паразитоидов и хищников (Hawkins et al., 1997). Существует и противоположное мнение: сложные рисунки мин в виде множественных разветвлений, перекрещивания и развороты могут затруднять работу паразитоидов (Katô, 1985; Ayabe et al., 2008; Aoyama, Ohshima, 2019).

Трофические предпочтения гусениц чешуекрылых-минёров из семейств Gracillariidae, Epiryropidae и Phyllocnistidae могут меняться с возрастом. Это связано с наличием у этих видов гиперметаморфоза (Герасимов, 1952). Для гусениц младших возрастов характерно плоское тело с развитыми сегментами груди без грудных и брюшных ног, прогнатический тип постановки головы. Гусеницы старших возрастов имеют цилиндрическую форму тела с грудными и брюшными ногами и гипогнатической головой. Морфологические адаптации гусениц связаны с разными стратегиями питания: если гусеницы младших возрастов сосут сок растения (plasmophaga), то гусеницы старших возрастов питаются тканями листа (histophaga) (Герасимов, 1952). Предполагается, что гиперметоморфоз позволяет гусеницам занимать различные пищевые ниши и оптимизировать их пищевые потребности (Body et al., 2015). Если гусеницы младших возрастов большинства видов формируют нитевидные эпидермальные мины, то питание гусеницы старших возрастов охватывает разные слои паренхимы внутри листа. Так, гусеница *Acrocercops transecta* Meyrick, 1931 (Gracillariidae) первых двух возрастов делают узкую линейную мину в верхнем эпидермисе, гусеница третьего возраста формирует в верхнем эпидермисе плоскую мину в виде пятна, гусеница четвертого и пятого возраста выедает столбчатую и губчатую паренхиму и формирует широкую пятнообразную мину (Aoyama, Ohshima, 2019).

Филогения каждой группы минёров связана с определенной морфологией мины (Lopez-Vaamonde et al., 2003). Четкая приуроченность минирующих насекомых к определенным тканям конкретного вида растения-хозяина, видовая специфичность формы проделанной мины и положение в ней экскрементов насекомого часто дают точные диагностические признаки для определения видовой принадлежности владельца мины (Довнар-Запольский, 1969).

В целом развитие минирующих насекомых проходит значительно быстрее, чем у свободноживущих филлофагов, поскольку минёры не используют в пищу трудно перевариваемые ткани листа (Герасимов, 1932; 1952). Так, большинство минёров избегает

питаться жилками листа (Scheirs et al., 2001; Almeida-Cortez, Melode-Pinna, 2006), а поедает его высококачественные ткани (Yamazaki, 2010). Так, гусеницы многих видов чешуекрылых-минёров сначала предпочитают питаться в губчатой, а затем в столбчатой паренхиме (Reavey, Gaston, 1991). Например, гусеницы минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966 (Yponomeutidae) выедают всю внутреннюю часть хвоинки сосны, оставляя лишь гиподерму и эпидермис. Нетронутыми остаются и смоляные каналы. В случае перегрызания смоляных каналов мина заливается смолой, и гусеница погибает (Позмогова, 1969).

По всей видимости, эффективность питания гусениц минёров высока. Так, эффективность использования потребленного корма на прирост тела у гусениц трех минёров *Tischeria quercitella* Clemens, 1863, *T. purinosella* Chambers, 1875, *T. badiella* Chambers, 1875 (Tischeriidae), питающихся на дубе *Quercus alba*, была в два раза выше, чем у шести видов свободноживущих чешуекрылых, выкармливаемых на этих же листьях: 24% против 10% (Connor, Tavener, 1997).

Следует отметить, что у отдельных видов минёров развитие гусениц может быть весьма продолжительным. Так, гусеница моновольтильного эндемика Израиля *Phyllonorycter quercus* (Amsel & Hering, 1931) (Gracillariidae) может развиваться в листьях дуба *Quercus calliprinos* Linnaeus, 1753 до 10,5 месяцев (Auerbach, Simberloff, 1989). Гусеница доминантного моновольтильного монофага *Quercus emoryi* Torrey, 1848 в Центральной Аризоне – *Cameraria* sp. развивается также около 11 месяцев (Faeth, 1990b). Развитие гусеницы *Coptotriche japoniella* Rupley & Diškus, 2003 (Tischeriidae) на листьях вечнозеленого дерева *Eurya japonica* Thunberg, 1783 (Theaceae) продолжается (включая диапаузу) около 9 месяцев (Oishi, Sato, 2007). Кроме того, развитие одного из поколений минёра в течение сезона может существенно отличаться от предыдущих. Моль-пестрянка *Ph. crataegella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) в Коннектикуте даёт три генерации в год (Maier, 1981). При этом если на полное развитие первого и второго поколения моли требовалось от 1,25 до 2 месяцев, то развитие третьего поколения, включая зимовку, продолжается 9 месяцев.

Насекомые-минёры питаются специфичными тканями и тем самым избегают защитных механизмов растений (Feeny 1970; Cornell, 1989). Так, минёр *Perthida glyphopa* Common, 1969 (Incurvariidae) ограничивает свое питание тканями листа с низким содержанием защитных веществ (Mazanec, 1983). Только 1 из 18 видов листовых минёров на дубах северной Флориды избегал питаться тканями листа, содержащими таннин (Faeth et al., 1981a). Анализ растений семейства Миртовые (Myrtaceae Juss., 1789) из Юго-Восточной Австралии, показал, что виды, имеющие в своей консорции минёров, обладают достоверно более высокой концентрацией фенолов в листьях, чем виды растений, экологически не связанные с минёрами (Sinclair,

Hughes, 2008). Авторы предположили, что минёры, выбирая богатые фенолом растения, могут защищаться от ультрафиолета и / или снижать конкуренцию со стороны других фитофагов.

Особенности поведения при расселении. У большинства видов чешуекрылых-минёров бабочки не нуждаются в дополнительном питании. При этом вся жизнь имаго происходит за счет пластических компонентов жирового тела, накопленных на стадии гусеницы. Так, тридцать бабочек обоих полов *Acrocercops amurensis* Kuznetsov, 1960 (Gracillariidae) изолировали в бязевом мешке на ветке дуба (Кузнецов, 1960). Спустя месяц все особи оказались живы.

Вследствие малых размеров чешуекрылых-минёров их самостоятельная летная активность не высока и ограничена сотнями метров. Так, бабочки южной можжевелевой моли *Gelechia senticetella* (Staudinger, 1859) (Gelechiidae) хорошо отлавливаются на световые ловушки на расстоянии до ста метров от мест обитания (Корнилов, 1990).

В отличие от свободноживущих филлофагов минёры имеют небольшой размер тела и невысокую плодовитость (Connor, Taverner, 1997). Например, количество яиц у *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Gracillariidae) может составлять до 152 шт. (Trimble, 1986a). Самка *Paraclemensia acerifoliella* с длиной тела 6,5 мм имела в яичниках 123 яйца, самка с длиной тела всего 4,7 мм – только 90 яиц (Ross, 1962).

Минирующие чешуекрылые, как и большинство свободноживущих, имеют растянутые периоды лёта и откладки яиц. Например, периоды яйцекладки краевой кармашковой моли *Callisto denticulella* (Thunberg, 1794) (Gracillariidae) и моли-пестрянки *Phyllonorycter blancardella* могут продолжаться до 40 и более дней (Болотникова и др., 1979). Столько же летают бабочки широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Завада, 1987). Лёт бабочек осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Криволюцкая, 1962) и *Eriocrania* spp. (Кутенкова, 1999) длится до месяца. Благодаря длительному периоду лёта яйцо и затем гусеница минёра попадают в бóльший диапазон сочетаний абиотических и биотических условий. В целом такая стратегия оказывает положительное влияние на общую выживаемость новой генерации.

Особенности распределения гусениц чешуекрылых-минёров определяются поведением яйцекладущих самок (Hespenheide, 1991, Faeth, 1991a; b; Sinclair, Hughes, 2010). Самки последовательно выбирают сначала биотоп, затем растение-хозяина, отдельный лист и только потом место на листе. Такое поведение обеспечивает неслучайное распределение минёров в пространстве (Cornelissen, Stiling, 2008). В большинстве случаев поведение минирующих чешуекрылых при яйцекладке можно охарактеризовать как форму заботы о потомстве. Выбор самками чешуекрылых-минёров растения-хозяина и его состояние напрямую определяют выживаемость и плодовитость потомства (Faeth, 1991b).

Особенности распределения в биотопе. Структура и характеристики насаждения оказывают значительное влияние на распределение чешуекрылого-минёра в биотопе. Так, амурская минирующая моль *Acrocercops amurensis* встречается в десяти ботанических ассоциациях с участием дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fischer ex Ledebour, 1850) (Кузнецов, 1960). При этом максимальные плотности минёра наблюдали в вейниково-разнотравных дубравных лиственничниках с полнотой 0,5–0,7, а минимальные – в дубравно-редкотравных сосновых борах с полнотой 0,2–0,3. Более поздние исследования этого вида минёра (Малахова, Умнова, 1980) показали, что процент поврежденных молью листьев в леспедеевом дубняке был в 2,5 раза выше, чем в лещинном. Несмотря на то, что моль-пестрянка *Parornix ermolaevi* Kuznetsov, 1979 (Gracillariidae) биологически связана с разными представителями семейства березовые (Betulaceae), на юге Дальнего Востока вид предпочитает питаться лещиной разнолистной (*Corylus heterophylla* Fischer ex. Besser, 1834) в разреженных лещинно-леспедеевых дубняках (Ермолаев, 1981). Моль-пестрянка *Cameraria niponica* Kumata, 1963 (Gracillariidae) повреждает листья клена *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Komarov, 1904 преимущественно в дубово-широколиственных лесах (Ермолаев, 1979а).

Распределение минёра в биотопе может зависеть и от особенностей ландшафта. Так, анализ распределения дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* в заповеднике «Лес на Ворскле» показал, что в массе мины встречались в низких, защищенных от ветра местах (Санина, 1949). В 2008 г. повреждение дуба *A. brongniardella* в нагорных лесах Теллермановского лесного массива составила до 25–30, а в пойменных – до 50% (Жиренко, 2010).

Особенность структуры древостоя может оказывать влияние на место выбора зимовки. Так, мины весенней генерации *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) (Gracillariidae) в Южной Европе на каштанах *Castanea* spp. и дубах *Quercus* spp. находили только, если дерево-хозяина окружали хвойные деревья, на которых моль предпочитала зимовать (Delucchi, 1958). Бабочки осиновой моли-пестрянки *Ph. apparella* предпочитают зимовать под корой *Pinus resinosa* Solander ex Aiton, 1789 и других хвойных деревьев (Auerbach, 1991; Auerbach et al., 1995).

Ряд видов минёров предпочитает заселять опушечные деревья. Например, минёры *Phyllonorycter japonica* (Kumata, 1963) и *Caloptilia monticola* (Kumata, 1966) (Gracillariidae) размножаются в массе на опушках дубовых (Ермолаев, 1979а) и кленовых лесов (Ермолаев, 1979б) соответственно.

Особенности распределения на растении-хозяине. Выбор самки чешуекрылого-минёра при яйцекладке зависит от истории взаимоотношений и уровня адаптаций к кормовому растению. При наличии альтернативы самки предпочитают растения, на которых выживаемость новой генерации будет максимальной. Так, при выборе из десяти альтернативных растений

семейства Solanaceae (6 видов культурных и 4 диких вида) самки томатной минирующей моли *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Gelechiidae) предпочитали откладывать яйца на томат *Solanum lycopersicum* Linnaeus, 1753 (Silva et al., 2021). При этом смертность генерации минёра на этом растении была одной из самых низких.

При поиске кормового объекта минёры, как и многие другие насекомые, ориентируются на определенные инфохемики (Vet, Dicke, 1992), выделяемые растением-хозяином. Исследования, проведенные в штате Вирджиния (США), показали, что минёр *Cameraria hamadryadella* более обилён на видах дубов подрода *Lepidobalanus* (например, *Quercus alba* и *Q. robur* Linnaeus, 1753), чем на дубах подрода *Erythrobalanus* (например, *Q. rubra* Linnaeus, 1753). Самки избегали откладывать яйца на представителей второго подрода несмотря на то, что гусеницы успешно проходят развитие на всех вышеперечисленных видах дубов (Connor, 1991).

Выбор растения-хозяина при яйцекладке одним видом минёра может варьировать в разных частях его ареала. Так, в Северо-Западной Аргентине степень заселения цитрусовым минёром *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Gracillariidae) деревьев лимона (*Citrus limon* (Linnaeus) Osbeck, 1765), апельсина (*C. × sinensis* (Linnaeus) Osbeck, 1765) и грейпфрута (*C. × paradisi* Macfadyen, 1830) не имеет достоверных различий (Goane et al., 2008). В то же время в Йемене моль явно отдаёт предпочтение *C. paradisi* (var. grape fruit) (Ba-Ahgood, 1978). На этом дереве плотности моли на порядок выше, чем на других, например, *C. aurantium* (var. sour orange).

Распределение мин чешуекрылого-минёра по ветвям дерева-хозяина не носит случайный характер. Это показано на примерах минёра *Stilbosis quadricustatella* (Chambers, 1880) (Gracillariidae) (Simberloff, Stiling, 1987), а также минёра *Cameraria* sp. (Faeth, 1991a; b).

Древесные растения обладают индивидуальной изменчивостью. Например, листья дуба *Quercus acutissima* Carruth., 1961 (Oishi et al., 2006) в верхней части кроны имеют достоверно меньшую площадь, большую толщину, большую сухую массу на единицу площади, меньшее содержание воды, большее содержание азота и более высокий индекс азота / углерода, чем листья с нижней части кроны. Дуб *Quercus dentata* на севере Японии (Kitamura et al., 2007) имеет широкую изменчивость по площади листьев, плотности трихом, времени распускания листьев из почек, а также в содержании общих фенолов, конденсированных танинов и азота. При этом выявлена значительная индивидуальная изменчивость деревьев в потере площади листьев при питании минёров *Phyllonorycter* spp. и *Stigmella* spp.

Самка чешуекрылого-минёра при откладке яиц имеет свои видоспецифичные предпочтения внутри кроны дерева-хозяина. Так, чехлоноски *Coleophora serratella* предпочитает повреждать верхнюю часть кроны берёзы *Betula papyrifera* Marshall, 1785 (Bryant, Raske, 1975). Плотность минёра *Phyllonorycter pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) (Gracillariidae) на

яблоне увеличивается в направлении с верхнего яруса кроны к нижнему (Опаренко, 1975). Исследование распределения минёра *Coleotechnites* sp. (Gelechiidae) по кроне сосны *Pinus jeffreyi* A. Murray bis et al., 1853 показало, что самки для откладки предпочитают верхний ярус дерева (Unruh, Luck, 1982). Анализ очагов *Epinotia meritana* Heinrich, 1923 (Tortricidae) в штате Калифорния 1965 г. выявил, что наибольшие повреждения минёр наносит в центральной и нижней части крон пихт *Abies magnifica* A. Murray bis, 1853 и *A. concolor* (Gordon) Lindley ex Hildebrand (1861) (Struble, 1968). Осиновая моль-пестрянка *Ph. apparella* в лесах Западной Сибири предпочитает откладывать яйца в средней части кроны дерева-хозяина (Криволицкая, 1962). Моль *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (Gracillariidae) преимущественно заселяет нижнюю часть кроны *Populus tremuloides* (Condrashoff, 1964). Одноцветная моль *Tischeria ekebladella* (Bjerkander, 1795) предпочитает нижний ярус подроста дуба (Санина, 1949; Баганич, 1964; Евстафьев, 1981). В большинстве случаев факторы, определяющие особенности распределения минёра по кроне дерева, остаются неизвестными.

Специальные исследования показали, что выбор яйцекладущей самкой определенной части кроны дерева зависит от двух групп факторов.

Во-первых, поведение бабочек может быть связано с влиянием абиотических факторов. Так, роль освещенности можно показать на примере двух молей-пестрянок дуба монгольского *Quercus mongolica*. Если *Acrocercops amurensis* предпочитает листья с верхней части кроны, то *Phyllonorycter crenata* (Kumata, 1957) (Gracillariidae) повреждает преимущественно подрост и листья из нижнего яруса (Ермолаев, 1977). Высокие плотности ильмовой кривоусой моли *Bucculatrix ulmicola* Kuznetsov, 1962 (Bucculatricidae) отмечены с восточной и южной экспозиции дерева-хозяина (Мирзоян, 1977). Минёр *Ph. japonica* откладывает яйца преимущественно на затененные листья лещины особенно у подножья гор (Ермолаев, 1979а). Освещенность верхних и средних частей дерева-хозяина определяет их предпочтение яйцекладущими самками восточной кленовой моли *Caloptilia monticola* (Ермолаев, 1979б). Самки сиреневой моли *Gracillaria syringella* выбирают для откладки яиц затенённые листья (Лазарева и др., 1985; Коричева, 1990б).

Распределение яиц по кроне дерева может зависеть от наличия ветра в период яйцекладки минёра. Например, серебристая моль *Callisto denticulella* предпочитает заселять центральные участки кроны кормовых растений, защищенные от ветра (Кузнецов, 1999). Постоянный сильный ветер в верхнем ярусе растения-хозяина определяет яйцекладку платановой моли *Ph. platani* на листьях в среднем и нижнем ярусе дерева (Мирзоян, Саркисян, 1967).

Во-вторых, поведение бабочек может зависеть от возраста листьев растения-хозяина. Так, самки *Caloptilia pulvereana* Kumata, 1966 (Gracillariidae) отдают предпочтение верхушечным

молодым листьям подроста ольхи японской *Alnus japonica* (Thunberg) Steudel (1845) (Ермолаев, 1979а). Среди 18 видов минёров, встречающихся на дубах *Quercus falcata* Michaux, 1801, *Q. nigra* Linnaeus, 1753 и *Q. hemisphaerica* Bartram ex Willd., 1805 в штате Флорида США, 4 вида питаются только на молодых листьях (Faeth et al., 1981а). При этом *Eriocraniella* sp. и *Dyseriocrania* sp. (Eriocraniidae) встречаются только на растущих весенних листьях. Ореховая моль-пестрянка *Phyllonorycter juglandicola* (Kuznetsov, 1975) (Gracillariidae) повреждает нижний ярус леса, особенно молодые деревья (Шерниязова, 1984). Самки *Coptodisca negligens* Braun, 1920 (Heliozelidae) откладывают яйца на нижнюю сторону молодых листьев клюквы *Vaccinium macrocarpon* Aiton 1789 (Maier, 1988). Самки *Ph. apparella* в США предпочитают откладывать яйца на подрост (до 5 м) *Populus tremuloides* (Auerbach et al., 1995). Сиреневая моль *Gracilaria syringella* интенсивнее заселяет молодые деревья ясеня (*Fraxinus*), чем старые (Kiziroglu, 1976). Два бивольтинных вида минёров *Acrocercops* sp. и *Neurobathra strigifinitella* (Clemens, 1860) (Gracillariidae) питаются только молодыми вторичными листьями дуба *Quercus nigra* (Auerbach, Simberloff, 1984). При этом плотность первого поколения молей положительно и достоверно коррелирует со вторичной продукцией листьев. Распределение мин липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kimura, 1963) (Gracillariidae) на листьях порослевых побегов липового пня имеет достоверные отличия от аналогичного распределения на листьях дерева (Kozlov, Koricheva, 1991).

Известны случаи, когда выбор яйцекладущей самки определяется индивидуальными особенностями листьев. Так, минёр *Phyllonorycter* sp. предпочитает откладывать яйца на листья более длинных побегов *Salix lasiolepis* Benth, 1857 (Preszler, Price, 1995). Платановая моль *Ph. platani* избегает откладывать яйца на высохшие листья и листья с хлорозом (Авакян, 1953).

Особенности распределения на листе. При выходе из яйца гусеницы чешуекрылых-минёров не выходят на поверхность листа, а вгрызаются в него, пробуравливая основание яйца (Герасимов, 1952), поэтому поведение яйцекладущих самок определяет пространственное положение их будущего потомства на растении-хозяине. Большинство минёров откладывают по одному яйцу на лист, что снижает вероятность конкуренции гусениц одного вида за кормовой ресурс. Такое поведение известно, например, для *Paraclemensia acerifoliella* (Ross, 1962), *Caloptila monticola* (Ермолаев, 1979б), *Phyllonorycter apparella* (Auerbach, 1991), *Stilbosis quadricustatella* и *Cameraria hamadryadella* (Auerbach et al., 1995). У небольшого числа групповых минёров гусеницы расходятся в mine в разные стороны. Так, моль *Eriocrania cicatricella* (Zetterstedt, 1839) (Eriocraniidae) предпочитает одновременно откладывать на лист по два-три яйца (Кутенкова, 1999). При этом гусеницы младших возрастов проделывают общую мину, задевая друг друга боками, среднего – располагаются веером, касаясь только задними концами тела, старшего – расходятся по всей mine и живут самостоятельно. Другой вариант

взаимодействий между гусеницами, живущими в одной мине, известен у *Acrocercops brongniardella*. Здесь гусеница первого возраста индивидуально выедает мину, затем ходы гусениц (от 2 до 9 шт. на одном листе) объединяются в общую узкую камеру, из которой каждая гусеница делает свой самостоятельный ход (Санина, 1949).

Положение яйца минёра на поверхности листа видоспецифично и не носит случайный характер (Stiling et al., 1987; Auerbach, Simberloff, 1989; Shibata et al., 2001). Так, одноцветная моль *Tischeria ekebladella* образует верхнесторонние мины (Куропатова, 1964). Самки *Acrocercops brongniardella* откладывают яйца на верхней стороне молодого листа, вдоль основной жилки (Санина, 1949). Яйцо *Cameraria macrocarpa* Freeman, 1970 (Gracillariidae) расположено преимущественно с верхней стороны близ центральной жилки листа дуба *Quercus macrocarpa* (Still, Wong, 1973). Сиреневая моль *Gracilaria syringella* откладывает яйца на нижней стороне листа, обычно в верхней его трети или сбоку, на некотором расстоянии от середины, располагая их в ряд вдоль боковых жилок или у верхней части центральной жилки (Строков, 1956). Самки *Chrysopeleia ostryaella* Chambers, 1874 (Cosmopterygidae) при яйцекладке предпочитают нижнюю сторону листа хмелеграба виргинского *Ostrya virginiana* (Miller) K. Koch, 1873 рядом со средней жилкой (Lindquist, Bowser, 1966). *Stilbosis quadricustatella* откладывает яйцо на главную или латеральную жилку верхней стороны листа *Quercus* sp. (Mopper et al., 1984). Яйцо *Phyllonorycter crataegella* чаще всего встречается в нижней трети листа растения-хозяина в середине между средней жилкой и краем листа (Green, Prokopy, 1991). Самки *Ph. quercus* предпочитают для откладки яиц нижнюю сторону и дистальную часть листа дуба *Q. calliprinos* (Auerbach, Simberloff, 1989). Самки *Cameraria hamadryadella* откладывают яйца на среднюю жилку верхней поверхности листа *Q. alba* (Auerbach et al., 1995), а бабочки *Eriocrania sparrmannella* (Bosc, 1791) (Eriocraniidae) – близ средней жилки в базальной половине листа березы (Козлов, 1988). Минёр Фризе *Ocnerostoma friesei* откладывает яйца на вершине хвои сосны чаще по одному, иногда по 3–6 шт. (Позмогова, 1971). Самки *Epinotia meritana* предпочитают откладывать одиночные яйца на вогнутую часть хвоинки пихты *Abies concolor* близ ее основания (Yarger, Brewer, 1977). При этом в 65% случаев яйца были отложены на 3–5-летнюю хвою.

Точный механизм выбора при яйцекладке определенного листа неизвестен и, вероятно, включает в себя как химические, так и тактильные сигналы (Faeth, Simberloff, 1981a). На место яйцекладки и выживаемость чешуекрылых-минёров могут оказывать влияния три аспекта: 1) структура поверхности листа; 2) особенности кутикулы и эпидермиса; 3) внутренняя структура листа (Reavey, Gaston, 1991).

Лист любого растения неоднороден по структуре. Например, верхняя и нижняя поверхность листа может различаться формой кутикулы (Juniper, Jeffree, 1983), её толщиной

(Metcalfе, Chalk, 1979), наличием эпикутикулярного воска (Juniper, Jeffree, 1983) и химическим составом (Stránský et al., 1967). При этом кутикула обычно толще на верхней поверхности, на нижней больше воска (Metcalfе, Chalk, 1979; Juniper, Jeffree, 1983). Кроме того, нижняя поверхность листьев более влажная и холодная (Willmer, 1982; 1986), поскольку в большинстве случаев на ней находятся клетки устьиц.

Особенности строения верхней и нижней поверхности листа растения-хозяина оказывают влияние на предпочтение самок чешуекрылых-минёров при яйцекладке. Так, из 227 видов чешуекрылых-минёров Англии (представители двенадцати семейств с преобладанием Nepticulidae (88 видов), Gracillariidae (85 видов) и Coleophoridae (21 вид)) 21% откладывают яйца только на верхней, 73% – только на нижней поверхности листа и 6% – на обеих сторонах (Reavey, Gaston, 1991). При этом на нижнюю сторону листьев достоверно чаще откладывают яйца виды, питающиеся на деревьях, чем на траве. Следует отметить, что с изменением плотности заселения растения-хозяина предпочтения минёра верхней или нижней стороне листа могут меняться. Например, при высоких плотностях платановая моль *Phyllonorycter platani* начинает откладывать яйца с верхней стороны листа (Авакян, 1953).

Толщина кутикулы листа также может оказать влияние на яйцекладку самки минирующего чешуекрылого. Так, самки *Acrocercops brongniardella* могут откладывать яйца только на молодые несформированные листья дуба (Завада, 1987). То же отмечено для представителей рода *Eiocrania* Zeller, 1851 (Кутенкова, 1999). Это связано необходимостью подготовки будущего места яйцекладки: самка делает полость для яйца, утрамбовывая ткани листа стилетом.

Особую роль в распределении яиц минёра может играть опушённость листьев. Самка яблонной моли-малютки *Stigmella malella* предпочитает откладывать яйца на сорта яблонь с умеренно опушёнными листьями (Холченков, 1973). Обнаружена достоверная положительная связь между плотностью трихом на листе дуба *Quercus dentata* и плотностью чешуекрылых-минёров (Kitamura et al., 2007).

Выбор листа при яйцекладке может зависеть от его размеров. Так, на всех ветвях дуба *Quercus emoryi* листья, минированные *Cameraria* sp., достоверно больше, чем неминированные (Faeth, 1991a; b). Положительная и достоверная связь между площадью листа и количеством отложенных на него яиц показана на примере *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Полежаев, 1934; 1939a), *Ph. quercus* (Auerbach, Simberloff, 1989), *Gracilaria syringella* (Полежаев, 1939b), *Stilbosis quadricustatella* (Mopper et al., 1984). Известны и противоположные примеры. Так, плотность мин *Phyllonorycter* spp. выше на маленьких и тонких листьях дуба *Quercus dentata* (Shibata et al., 2001). При этом выживаемость гусениц младших возрастов не зависит от размеров листа.

Самка чешуекрылого-минёра избегает откладывать яйца на уже заселенные этим видом листья. По всей вероятности, это обеспечивается маркировкой яиц специфичным инфохемиком (Vet, Dicke, 1992). О существовании такого механизма свидетельствуют особенности распределения на одном листе двух и более мин одного чешуекрылого. Так, при наличии отложенного яйца на листе дуба *Quercus calliprinos* самки *Phyllonorycter quercus* достоверно предпочитают откладывать яйца на противоположной по отношению к центральной жилке стороне листа (Auerbach, Simberloff, 1989). В большинстве случаев две мины *Stilbosis quadricustatella* на листьях дубов *Q. geminata* и *Q. nigra* в северной Флориде разделены центральной жилкой (Stiling et al., 1987). При наличии трех более мин на лист также доминирует распределение, когда одна (или несколько) мин находятся относительно центральной жилки в противоположных участках листа. Такое поведение самок при яйцекладке снижает внутривидовую конкуренцию гусениц и обеспечивает большую выживаемость минёров, поскольку такие листья реже преждевременно опадают (Stiling et al., 1987). На поведение яйцекладущих самок оказывает влияние инфохемические сигналы (Vet, Dicke, 1992) видов конкурентов. Так, специальное исследование показало, что один лист может быть использован самками разных видов рода *Eriocrania* (Кутенкова, 1999).

Выбор самкой при яйцекладке уже поврежденного или неповрежденного листа, по-видимому, видоспецифичен. Так, самки *Stilbosis juvantis* (Hodges, 1964) (Cosmopterigidae) предпочитают откладывать яйца на неповрежденные листья *Quercus emoryi* (Faeth, 1985). В кроне дуба *Q. emoryi* самки минёров предпочитают неповреждённые листья искусственно подрезанным (Faeth, 1986). Известны случаи предпочтения минёром уже поврежденных свободноживущими филлофагами участков ассимиляционного аппарата. Так, гусеницы младших возрастов *Pulicalvaria piceaella* (Kearfott, 1903) (Gelechiidae) предпочитает минировать хвою в местах питания свободноживущих филлофагов: *Zeiraphera* sp., *Epinotia nanana* (Treitschke, 1835), *Griselda radicana* (Heinrich, 1923), *Choristoneura fumiferana* (Clemens, 1865) и *Dioryctria albietella* (Denis & Schiffermuller, 1775) (McLeod, 1966). При этом мины появляются либо близ поврежденного места, либо в частично поврежденной хвое, отмечены также отдельные случаи питания в мертвой хвое.

1.2.2. Факторы, ограничивающие численность чешуекрылых-минёров

Биотические факторы, ограничивающие численность минирующих насекомых, можно условно разделить на действующие внутри трофического уровня филлофагов и оказывающие влияние со стороны первого и третьего трофических уровней. Среди первых можно отметить внутривидовую конкуренцию и влияние конкурирующих фитотрофных консортов.

Среди вторых – влияние растения-хозяина, патогенных микроорганизмов, хищников и паразитов. Особое значение для динамики популяций минёров имеют абиотические факторы.

Индивидуальное развитие большинства видов чешуекрылых-минёров связано с одним экземпляром кормового растения. Развитие всех постоянных минёров ограничено одним листом, большинства факультативных минёров – одной кроной. Последнее доказано экспериментально: чехлики 1000 свободноживущих активных гусениц третьего возраста факультативного минёра *Protocryptis laricella* (Hübner, 1817) (Coleophoridae) маркировали. Затем гусениц поместили в 20–30 см от ствола трехметровой лиственницы. За девять дней только четырем гусеницам с маркированным чехликом удалось подняться на дерево (Eidmann, 1965, стр. 102). Среди минёров смена кормового растения известна лишь у некоторых представителей рода *Incurvaria* Haworth, 1828 (Герасимов, 1952, стр. 130). Таким образом, в отличие от свободноживущего филлофага гусеница минёра не может поменять кормовое растение, например, при нехватке корма при перенаселении. Это обстоятельство создает условие для существования зависимых от плотности механизмов регуляции численности минёров: через внутрипопуляционную конкуренцию и физиологическое состояние кормового растения.

Выживаемость генерации аборигенного чешуекрылого-минёра может значительно варьировать в зависимости от проявления различных факторов смертности. Выживаемость *Phyllonorycter pyrifoliella* в садах Воронежской и Липецкой областей составляет от 1 до 6% (Рябчинская, Харченко, 2006). Выживаемость минёра *Cameraria hamadryadella* в 1984 г. (год высокой плотности заселения) была 0,6%, а в 1990 (год с низкой плотностью) – 6,3% (Сопног, Векс, 1993). При этом в 1984 г. смертность генерации минёра от паразитоидов составила 21,2%, хищников – 24,7%, «от других причин» – 53,5%. В 1990 г. смертность моли от паразитоидов была 17,9%, хищников – 38,1%, «от других причин» – 37,9%.

1.2.2.1. Абиотические и случайные факторы в динамике численности чешуекрылых-минёров

Абиотические факторы. Прямое действие абиотических факторов на динамику минёров оценивается редко. Однако именно эти факторы могут оказывать кардинальное влияние как в сторону резкого повышения, так и снижения численности минёра.

Повышение температуры окружающей среды ускоряет прохождение стадий развития и увеличивает количество генераций чешуекрылых-минёров в течение вегетации. Так, увеличение температуры с 20 до 35 °С приводило к сокращению эмбрионального периода цитрусового минёра *Phyllocnistis citrella* в 2,7, периода личиночного развития в 1,8, а периода

куколки в 2,1 раза (Ba-Angood, 1978). Теплая зима и весна 1991 г. ускорили развития генераций минёра *Cameraria hamadryadella* и привели к образованию третьего факультативного поколения моли впервые за десять лет наблюдений (Connor et al., 1994).

Низкие температуры могут значительно снижать численность популяций чешуекрылых-минёров. Так, заморозки приводили к гибели 24% куколок *Phyllonorycter blancardella*, зимующих в опавших листьях яблони (Pottinger, LeRoux, 1971). Низкие весенние температуры вызывали гибель имаго и яиц тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* в Москве и Подмосковье (Белова, 1985а). Внезапные сильные холода во второй декаде декабря 1968 г. в Крыму привели к массовой гибели не успевших окуклиться гусениц нижнесторонней минирующей яблонной моли *Ph. pyrifoliella* (Холченков, 1973). При отсутствии снежного покрова и минимальных температур воздуха ($-25,8^{\circ}\text{C}$) в Донецкой области смертность гусениц и куколок *Ph. pyrifoliella* составляла 48,3% (Опаренко, 1975). Тот же эффект наблюдали после резкого снижения температуры после оттепели или после раннего заморозка. Так, ранний заморозок ($-3,0^{\circ}\text{C}$) 24 сентября 1973 г. привел к 100% смертности гусениц третьего и 96,5% смертности четвертого возраста третьего поколения моли (Опаренко, 1975).

Согласно экспертным оценкам (Staley et al., 2006), засуха в 20% случаев оказывает положительное, а в 80% отрицательное влияние на обилие минёров. Так, засуха в Забайкалье в 1963–1965 гг. привела к снижению устойчивости сосновых насаждений и создала благоприятные условия для массовых размножений минёра Фризе (Позмогова, 1969; 1972). С другой стороны, засуха способна негативно влиять на выживаемость отдельных стадий развития и особенно яиц минёра. Исследование популяции сиреневой моли *Gracilaria syringella* в 1973 г. в Баварии (Kiziroglu, 1976) показало, что от 25 до 33% яиц минёра погибло по этой причине. Засуха может приводить к преждевременному опадению листьев и тем самым снижать выживаемость гусениц, например, у *Ph. apparella* (Auerbach, 1991).

Роль разной степени освещенности листьев на выживаемость минёра убедительно доказана в опытах Е.Ф. Коннора (Connor, 2006). Горшечные растения дуба *Quercus alba* с одинаковой плотностью *Cameraria hamadryadella* поместили на солнце и в тени. Смертность гусениц от «неизвестного фактора» была достоверно выше у растений, растущих на солнце. По мнению автора, этот эффект может быть связан с прямым влиянием на минёра яркого солнечного света или опосредовано через фотохимические индуцированные изменения в качестве листьев (Connor, 2006).

Атмосферные осадки также могут влиять на плотность популяций минёра. Результаты девятилетнего исследования популяций минёров, обитающих в Северной Японии на дубе *Quercus dentata*, показали, что высокий уровень атмосферных осадков снижал смертность гусениц *Phyllonorycter* spp. (Nakamura et al., 2008). Интересно отметить, что влияние осадков на

плотность минёра зависит от морфологических особенностей растения-хозяина. Так, гибель гусениц и куколок *Ph. messaniella* вследствие ветра и сильного дождя (без града) на каштанах *Castanea* была значительно выше (от 52,1 до 90%), чем на дубах *Quercus* (от 32,2 до 62%) (Delucchi, 1958). Сочетание осадков с низкой температурой резко снижает летную активность имаго. Этот факт отмечен на примере популяций *Ph. blancardella* (Maier, 1984).

Проявление экстремальных абиотических факторов может влиять на синхронизацию времени яйцекладки и пригодность молодых листьев растения-хозяина. Так, засуха 1988 г. и необычно холодная весна 1989 г. в Миннесоте (США) привели к экстремально позднему распусканию листьев на *Populus tremuloides* (Auerbach, 1991). В результате плотности *Phyllonorycter apparella* были снижены до фоновых.

Абиотические факторы могут косвенно влиять на выживаемость минёра, воздействуя на синхронизацию определенной стадии с отдельными биотическими факторами. Так, в год с относительно теплой весной бабочки *Phyllonorycter blancardella* выходят из листьев яблони, лежащих на земле, до того, как листья будут уничтожены дождевым червём *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758 (Laing et al., 1986). В год с холодной весной время выхода бабочки из куколки затягивается и почти все листья уничтожаются червём вместе с минёром и его паразитоидами (Laing et al., 1986).

Случайные влияния. Снижение численности минёра может быть связано с качеством отложенных яиц. Так, исследования популяции *Phyllonorycter apparella* в штате Миннесота показали, что неоплодотворенные яйца минёра составляли менее 10% от их общего количества (Auerbach, 1991). Иногда гусеница не может выйти из яйца. Так, в популяциях *Phyllonorycter quercus* по этой причине погибло в среднем 22,8% особей (Auerbach, Simberloff, 1989).

1.2.2.2. Факторы, действующие внутри трофического уровня

Внутривидовая конкуренция. Кормовая база чешуекрылого-минёра ограничена объемом листовой массы индивидуального растения-хозяина. Увеличение плотности заселения приводит к обострению внутрипопуляционной конкуренции (Auerbach, Simberloff, 1989; Auerbach, 1991). В связи с этим существует порог плотности заселения минёром растения-хозяина, ниже которого внутривидовая конкуренция не проявляется. Так, минёры, имеющие на листе одну мину, имели достоверно большую выживаемость, чем на листьях с двумя или тремя минами (Cornelissen, Stiling, 2008). Исследование популяции *Cameraria* sp. при плотностях заселения дуба *Quercus emoryi* Torrey, 1848 менее одной мины на лист показало отсутствие регулирующего влияния со стороны внутрипопуляционной конкуренции (Faeth, 1991a; b).

Смертность гусениц *Cameraria hamadryadella* вследствие внутрипопуляционной конкуренции была зависима от плотности при значениях более одной мины на лист (Auerbach et al., 1995).

Внутривидовая конкуренция может оказывать негативное влияние на качественные характеристики популяции чешуекрылого-минёра. Так, куколка *Cameraria* sp. с листа дуба *Quercus emoryi*, имеющего на себе две отдельные мины, весила больше, чем с листа, имеющего две слившиеся мины (Bultman, Faeth, 1986b). Самки листовенничной чехлоноски *Protocryptis laricella* (Hübner, 1817) (Coleophoridae), развивавшиеся на листовенницах при высокой плотности заселения, имели меньшее количество яиц, чем самки, развивавшиеся при низких плотностях (Schwenke, 1958). Однако известен и противоположный пример. Масса куколок *Stilbosis quadricustatella* имела слабую, но достоверную положительную корреляцию с плотностью минёра внутри дерева (Mopper, Simberloff, 1995).

Крайней формой взаимодействия конкурирующих личинок минёра является каннибализм (Позмогова, 1969; Condrashoff, 1964; Murai, 1974; Auerbach, Simberloff, 1989). Так, если две мины *Phyllonorycter apparella* объединяются, одна гусеница атакует и убивает другую. При объединении до четырех мин выживает только одна гусеница. В редких случаях погибают все. Конкуренция гусениц происходит только в первых трех личиночных возрастах. Одна из гусениц нападает и образует отверстие в центральной части брюшка второй гусеницы. При этом первая питается жидкими тканями второй (Martin, 1956; Auerbach, 1991). При объединении двух или более мин *Ph. blancardella* одна гусеница атакует другую и убивает ее проколом тела в грудные или брюшные сегменты (Pottinger, LeRoux, 1971). Это явление было названо «конкурентным каннибализмом», поскольку победитель питается гемолимфой побежденного (Pottinger, LeRoux, 1971).

Смертность от каннибализма прямо связана с плотностью заселения растения минёром. Это показано на примере *Ocnerostoma friesei* (Позмогова, 1969), *Phyllonorycter populifoliella* (Полежаев, 1934; Мирзоян, 1977; Белова, 1985a), *Ph. ringoniella* (Matsumura, 1931) (Matsumura, 1931) (Sekita, Yamada, 1979), *Phyllocnistis populiella* (Condrashoff, 1964), *Cameraria hamadryadella* (Connor, Beck, 1993), *Stilbosis quadricustatella* (Auerbach et al., 1995). Часто смерть от каннибализма – единственный фактор смертности, зависимый от плотности популяции (Sekita, Yamada, 1979; Auerbach, Simberloff, 1989). Влияние внутрипопуляционной конкуренции на численность минёра может быть значительной. Так, средняя смертность гусениц тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* от каннибализма за 1979–1981 гг. на трех пробных площадях составила 35,1% (Белова, 1985a). Общая смертность от каннибализма у *Ph. apparella* на американской осине *Populus tremuloides* и *Phyllonorycter ringoniella* на яблоне *Malus* sp. достигала 53 (Martin, 1956) и 50% (Sekita, Yamada, 1979) соответственно.

Максимальное перенаселение кормового объекта может приводить также к гибели

минёра не только вследствие обострения внутривидовой конкуренции, но и вследствие полного уничтожения паренхимы растения до окончания развития личинок. Этот факт описан на примере взаимодействия минёра *Perthida glyphopa* с эвкалиптом (Wallace, 1970). Другим примером является моль-малютка *Stigmella malella*, дающая в Крыму четыре поколения (Холченков, 1973). По окончании развития первого поколения моли на 100 листьев яблони сорта Ранет Шампанский наблюдали в среднем 98 мин, после второго и третьего – до 1800 и 3000 (в некоторых случаях до 6000) мин соответственно. При этом число одновременно питающихся на одном листе гусениц достигало 200 шт. В результате значительное большинство гусениц минёра погибало вследствие недостатка пищи.

Межвидовая конкуренция. Прямая межвидовая конкуренция между минёрами – явление крайне редкое. В связи с этим межвидовая конкуренция играет незначительную роль в регуляции размеров популяций минёров при их фоновых плотностях (Faeth, Simberloff, 1981a). Существование пищевых, пространственных и временных различий в утилизации листьев растения-хозяина обеспечивает минимизацию конкурентных отношений между разными видами. Это убедительно показано на примере комплекса минёров дуба *Quercus dentata* в Хоккайдо (Sato, 1991). Гусеницы *Eriocrania* spp. и *Coleophora serratella* встречаются на одних и тех же листьях березы реже, чем это могло быть случайно (Valladares, Hartley, 1994). При этом *Eriocrania* spp. предпочитают березу *Betula pubescens*, а березовая коричневая чехлоноска *C. serratella* – *B. pendula* Roth, 1788. Существует мнение (Yamazaki, 2010), что видимые на листе повреждения минёра могут быть сигналом для других фитофагов избегать питания минированным листом.

Межвидовая конкуренция между минёрами и свободноживущими филлофагами – явление обычное. При этом гибель яиц и личинок минёра может происходить как вследствие случайного поедания, так и при повреждении целостности мины. По мнению экспертов (Auerbach, 1991; Connor, Beck, 1993), от 3 до 8% смертности некоторых видов минёров связано с питанием более крупных свободноживущих филлофагов. Этот фактор смертности, вероятно, напрямую зависит от плотности свободноживущих филлофагов (Auerbach, 1991). Например, повышение численности пяденицы *Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794) (Geometridae) на березе *Betula pubescens* в течение 1955–1957 гг. привело к снижению плотности *Eriocrania* spp. на этих же деревьях до нуля (Bylund, Tenow, 1994). Так, минёр *Stigmella* sp., развивающийся на дубе *Quercus gilva* Blume 1850 в Центральной Японии, успешно завершал свое развитие даже в преждевременно опавших листьях (Yamazaki, Sugiura, 2008). Однако пятнистый олень (*Cervus nippon centralis* Kishida 1936) поедал как опавшие, так и листья, находящиеся на дереве (со скоростью $8,6 \pm 1,9$ листьев в минуту), и тем самым сокращал выживаемость генерации минёра.

Свободноживущие филлофаги могут влиять на минёров через изменение качества растения-хозяина. Так, повреждение свободноживущими филлофагами листьев дуба *Quercus dentata* положительно влияло на выживаемость *Phyllonorycter* spp. (Shibata et al., 2001). Тем не менее, существует ряд работ убедительно доказывающих, что плотность и выживаемость минёра выше на неповрежденных листьях (Mopper et al., 1984; Auerbach, Simberloff, 1989).

Минёры также могут оказывать влияние на свободноживущих филлофагов. Так, поврежденная хвоя лиственниц в хроническом очаге чехлоноски *Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972 (Coleophoridae) содержала на 20% больше фенольных соединений и в 2,5 раза больше эфирных масел, чем хвоя контрольных деревьев. В результате гусеницы непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Erebidae) при питании хвоей, поврежденной минёром, росли в 2 раза медленнее (Баранчиков и др., 1991).

1.2.2.3. Факторы, действующие между трофическими уровнями

Растение-хозяин. Предполагается, что минёры, в отличие от свободноживущих филлофагов, менее зависимы от биохимических особенностей растения-хозяина по трем причинам (Faeth, 1991b).

Во-первых, минёры высоко специализированы и имеют более совершенные физиологические и поведенческие адаптации к пище. Так, в течение сезона количество воды и белка в листьях дуба *Quercus robur* снижается, а количество танина растет (Feeny, 1970). При этом большинство видов минёров развивается на дубе именно в период высоких концентраций танина в листьях растения (Feeny, 1970). Исследование в Северной Флориде (Mopper et al., 1984) показало, что минёр *Stilbosis quadricustatella* имеет высокую плотность заселения на дубе *Quercus geminata* Small, 1897 и низкую – на *Q. nigra*. И это несмотря на то, что средняя площадь листа, а также среднее количество азота в нем у дуба *Q. geminata* была ниже, чем у *Q. nigra*. При этом средняя продолжительность развития гусениц минёра на *Q. geminata* была выше, чем у гусениц, развивающихся на *Q. nigra* (Mopper et al., 1984).

Во-вторых, личинки минёров питаются только определёнными тканями (Needham et al., 1928; Hering, 1951; 1957) с меньшим содержанием волокон и вторичных компонентов.

В-третьих, морфологические и фенологические особенности пищи для минёров часто играют более важную роль (Faeth, 1991b). Так, количество видов семейства Gracillariidae на растении *Arbutus xalapensis* Kunth 1819 (Ericaceae) с гладкими листьями было выше, чем на растении с опушенными (Ezcurra et al., 1987). Например, изменчивость растения-хозяина при

распускании почек может напрямую оказывать влияние на встречаемость минёров через пригодность листьев для яйцекладки. Известно, что некоторые дубы *Quercus geminata* в Северной Флориде имеют постоянно высокую плотность минёра *Stibosis quadricostatella*, а некоторые – постоянно низкую (Mopper, Simderloff, 1995). Исследование показало, что слабо заселяемые минёром деревья раскрывают листья раньше и продуцируют достоверно меньшие по площади листья, чем деревья с высокой плотностью заселения моли. Анализ данных показал, что фенология листа объясняет 61% вариации плотностей минёра, площадь листа – 13% (Mopper, Simderloff, 1995). Так, минёр *Cameraria* sp. в норме развивается на зрелых листьях дуба *Quercus emoryi*, но может откладывать яйца и на молодые вторичные листья (Faeth, 1987). При этом выживаемость минёра на молодых листьях выше из-за меньшей вероятности опадения.

Известно, что повреждение растительной ткани фитофагом вызывает в организме растения индуцированные реакции. Такие реакции проявляется в изменении содержания основных и вторичных метаболитов и обычно носят неспецифичный характер. Насекомые-минёры, подобно свободноживущим филлофагам, вызывают изменения в химических характеристиках растения-хозяина. Так, минированные листья имеют меньшее содержание воды, чем неповрежденные (Hartley, Lawton, 1987). Плотности минёров листьев трёх дубов *Quercus falcate*, *Q. nigra* и *Q. hemisphaerica* имели негативную и достоверную связь с содержанием азота в листьях деревьев (Faeth et al., 1981a). Листья березы, минированной *Eriocrania* spp., имели в среднем на 10,3% больше фенолов, чем неповрежденные листья (Valladares, Hartley, 1994). Повреждение листьев мангрового дерева *Avicennia marina* (Forsskål) Vierhapper, 1907 минёром *Phyllocnistis citrella* приводило к снижению содержания хлорофилла, углеродных и азотных компонентов (Chen et al., 2016).

Индукцированные реакции растения-хозяина могут оказывать негативное влияние на характеристики чешуекрылых-минёров. Так, гусеницы чехлоноски *Coleophora serratella*, выращенной на березе с механически поврежденными листьями, развивались в среднем на три дня дольше контроля (Bergelson et al., 1986). Удаление 25% площади листа дуба, содержащего *Phyllonorycter* spp., показало увеличение смертности гусениц на 50–100% (West, 1985). Особое значение в индуцированных реакциях имеют вторичные метаболиты растения. Например, искусственное нанесение на листья дуба *Quercus emoryi* раствора танинов достоверно снижало массу куколок *Cameraria* sp. (Faeth, Bultman, 1986).

Растение-хозяин может влиять на численность минёра путем индукции преждевременного сбрасывания минированных листьев. Такая реакция растения-хозяина возникает при взаимодействии с рядом эндофагов: не только минёров (Faeth, 1991b; Hespenheide, 1991), но и кокцид (Hill, 1980) и галлообразующих тлей (Williams, Whitham, 1986).

Существование индукции опадения листьев растения-хозяина может приводить к отбору черт насекомых, уменьшающих смертность от этого фактора. Например, увеличение мобильности и сокращение сроков развития у кокцид, питающихся листвой, в противоположность проходящим питание на стеблях растения (Hill, 1980); чередование растения-хозяина у галлообразующих тлей (Williams, Whitham, 1986); ускорение личиночного развития минёров листьев (Герасимов, 1952; Auerbach, Simberloff, 1989). Кроме того, минёры при заселении могут выбирать листья растения, не предрасположенные к раннему опадению (Faeth, 1990a; Stiling et al., 1991).

В ходе эволюции чешуекрылые-минёры выработали механизм, задерживающий преждевременное опадение листьев. На примере отдельных представителей Nepticulidae и Gracillariidae известно, что благодаря повышению содержания цитокинина минёры могут задерживать созревание мезофилла листа и тем самым продлевают его использование как ресурса (Engelbrecht et al., 1969). Существует три гипотезы относительно источника цитокинина (Giron et al., 2007). Согласно первой, высокий уровень цитокинина в минированных листьях является результатом работы генов растения, которые продуцируют цитокинин в зоне повреждения. Согласно второй, цитокинин в минированных тканях — результат аккумуляционных процессов. Известно, что питание минёров меняет биофизические характеристики листа и влияет на его дыхательные и транспирационные характеристики (Pincebourde, Casas, 2006a; b; Pincebourde et al., 2006). Такие процессы меняют транспорт веществ внутри листа и могут потенциально привести к аккумуляции цитокинина в минированных тканях. Согласно третьей, минёры сами могут синтезировать цитокинин (Giron et al., 2007). Известно, что цитокинин обладает притягивающим питательные вещества действием. Это важная особенность может оказать влияние на белковый и углеводный обмен поврежденных минёром листьев. Так, в течение жизни листа яблони уровень белков и углеводов уменьшается, но листья, минированные *Phyllonorycter blancardella*, имеют уровень протеинов и углеводов, схожий с нестарым неповрежденным зеленым листом (Giron et al., 2007).

Задержка преждевременного опадения листа имеет особое значение для чешуекрылых-минёров с длительным периодом развития стадии гусеницы. Так, минёр *Coptotriche japoniella* развивается в листьях вечнозелёного дерева-хозяина *Eurya japonica* около девяти месяцев и, по всей вероятности, может ингибировать преждевременное опадение листьев (Oishi, Sato, 2007). Тем самым повышается выживаемость гусениц.

Совпадение периода преждевременного опадения листьев кормового растения с фазой развития гусениц младших возрастов определяет степень негативного влияния растения на популяцию чешуекрылого-минёра.

До недавнего времени исследователи не исключали, что преждевременное опадение листьев растения-хозяина может быть индуцировано не их повреждением, а существованием некоторых физиологических особенностей листьев, выбранных самками во время яйцекладки (Simberloff, Stiling, 1987). Этот вопрос был решен в работе Р. Пресзлера и П. Прайса (Preczler, Price, 1993). С листьев ивы *Salix lasiolepis*, выбранных при откладке яиц самками *Phyllonorycter* spp., удалили яйца филофага и сравнили интенсивность их преждевременного опадения с таковой минированных и не минированных листьев. Оказалось, что листья с удаленными яйцами минёра и не минированные листья сбрасывались деревом менее интенсивно, чем листья с минами.

Механизм, осуществляющий преждевременное опадение листьев растения, не известен. Однако исследователи сходятся во мнении, что данная реакция растения является скорее общим ответом на повреждение листа, чем специфической реакцией против насекомого-фитофага (Pritchard, James, 1984; Stiling, Simberloff, 1989).

Вероятность преждевременного опадения минированных листьев положительно связана с плотностью минёра. Эта зависимость была показана на примере *Stilbosis quadricustatella* и *Quercus geminata* (Simberloff, Stiling, 1987), *Phyllonorycter quercus* и *Q. calliprinos* (Auerbach, Simberloff, 1989), *Cameraria hamadryadella* (Gracillariidae) и *Quercus alba* (Connor, Beck, 1993).

Интенсивность преждевременного опадения листа растения варьирует между деревьями (Auerbach, Simberloff, 1989) и напрямую зависит от фенологического времени нанесения повреждения (Pritchard, James, 1984). Так, механическое повреждение листьев ивы *Salix lasiolepis*, равное по размерам минам *Phyllonorycter* sp. сделанное 26 июня 1991 г., вызывало их раннее опадение, в то время как аналогичные повреждения в более поздние сроки не приводили к увеличению опадения листьев (Preszler, Price, 1993). Преждевременное опадение листьев выше у листьев, находящихся на солнце, чем в тени (Bultman, Faeth, 1986a). Интересно отметить, что листья с двумя минами опадают раньше, чем листья с одной (Maier, 1989). А вот вероятность преждевременного опадения листа с двумя или тремя минами не имеет достоверных различий (Auerbach, Simberloff, 1989).

Как правило, гусеницы в преждевременно опавших листьях погибают. Преждевременное опадение листьев *Quercus calliprinos* было доминирующим источником смертности гусениц *Phyllonorycter quercus*, который составил в среднем 42,7% (Auerbach, Simberloff, 1989). Для сравнения смертность от внутривидовой конкуренции достигла 6,1, от паразитоидов – 5,2, от неизвестных причин – 19,4%. Смертность минёра *Stilbosis quadricustatella* от преждевременного опадения листа *Quercus geminata* составила не менее 55% (Simberloff, Stiling, 1987). До 34% минёров *Tischeria citrinipenella* (Clemens, 1859) (Tischeriidae) погибали от преждевременного опадения листьев дуба *Quercus virginiana* Miller, 1768 (Faeth et al., 1981b). Повреждения

Phyllonorycter sp. вызвали преждевременное опадение листьев ивы *Salix lasiolepis* (в 1990 г. – 34,4, в 1991 г. – 24,5%) и значительно снижало выживаемость минёра в упавших листьях (Preszler, Price, 1993).

Однако существует и ряд примеров, демонстрирующих слабое влияние преждевременного опадения минированного листа на численность минёра. Выживаемость минёра в опавших листьях может быть относительно высокой, если в минах находятся личинки старших возрастов и лист быстро не усыхает из-за относительно высокой влажности почвы (Kahn, Cornell, 1983; Pritchard, James, 1984; Stiling, Simberloff, 1989). Исследование видов *Phyllonirycer* spp., развивающихся на *Fagus sylvatica* Linnaeus, 1753 и *Quercus ilex* Linnaeus, 1753, показало, что смертность минёров от преждевременного опадения листьев не превышала 2,8% от общей смертности (Pritchard, James, 1984). Смертность минёра *Cameraria hamadryadella* в 1984 г. (год высокой плотности заселения) от преждевременного опадения листьев составила лишь 0,5% (Connog, Beck, 1993). Минёр *Stigmella* sp., развивающийся на дубе *Quercus gilva* в Центральной Японии, успешно завершал свое развитие даже в преждевременно опавших листьях (Yamazaki, Sugiura, 2008). Сравнение показателей выхода минёра на опавших листьях с листьями, оставшимися на дереве, показало отсутствие достоверных различий между ними. Исследование взаимоотношений минёров с дубом *Quercus nigra* в Северной Флориде показало, что опадение листьев обычно происходит или после успешного выхода хозяина или его гибели от других факторов смертности (Stiling, Simberloff, 1989). Около 90% гусениц *Coptodisca negligens* в опавших листьях черники *Vaccinium macrocarpon* выживали и окукливались (Maier, 1989). Высокая выживаемость минёра была связана с тем, что листья опадали с гусеницами четвертого возраста.

В некоторых работах (Kahn, Cornell, 1983) продемонстрировано, что преждевременное опадение листьев может быть даже полезно в некоторых случаях, поскольку минёры в подстилке могут избегать влияния паразитоидов.

Видовая принадлежность растения-хозяина определяет формирование факторов, ограничивающих численность минёра. Так, основными факторами смертности моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella*, развивающейся на *Populus tremuloides* и *P. balsamifera*, были прежде всего паразитоиды и смерть от неизвестных причин. В то время как на *P. grandidentata* доминировала смерть от неизвестных причин, затем смертность от хищников и только потом от паразитоидов (Auerbach, Alberts, 1992).

Патогенные микроорганизмы. Высокая влажность и относительная стабильность температурного режима внутри мины создают предпосылки для успешного заражения ее обитателя патогенными грибами и бактериями. Тем не менее, такие случаи редки. Эмпирический анализ статей из 11 журналов за период 1981–1991 гг., содержащих анализ

факторов смертности (Connog, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных насекомым минёрам, только в 2,6% выделяется смертность от патогенов. В то время как для свободноживущих филлофагов смертность от патогенов указана в 22% из 2537 статей.

Наибольшее значение для минёров имеют энтомопатогенные грибы из семейств Cordycipitaceae и Clavicipitaceae. Так, исследование в популяциях *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Gracillariidae) в Литве позволило выявить восемь видов энтомопатогенных грибов минёра: *Akanthomyces lecanii* (Zimm.) Spatafora et al., 2017, *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., 1912, *Cordyceps fumosorosea* (Wize) Kepler et al., 2017, *C. farinose* Kepler et al., 2017, *C. tenuipes* Kepler et al., 2017, *Lecanicillium aphanocladii* Zare & Gams, 2001, *L. psalliotae* (Treschew) Zare & Gams, 2001 (Cordycipitaceae), *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin, 1883 (Clavicipitaceae) (Nedveckytė et al., 2021). При этом стадию гусеницы поражали только два вида: *B. bassiana* и *L. aphanocladii*. Стадию куколки – все восемь патогенов (Nedveckytė et al., 2021). Известны случаи, когда патогены у минёра не были выявлены даже при проведении специального микробиологического исследования (Позмогова, 1969).

Слабое влияние патогенов в регуляции численности популяций чешуекрылых-минёров обусловлено тремя причинами. Во-первых, при выходе из яйца гусеница сразу попадает в лист через нижнюю стенку хориона. В результате входное отверстие всегда скрыто под оболочкой и изолировано от попадания грибных спор и бактерий. Во-вторых, гусеница, образуя мину в тканях растения-хозяина, содержащих хлорофилл, изолирует себя от патогенов, используя естественную защиту самого растения. Кроме того, некоторые минирующие насекомые не дают повода для развития патогенов, удаляя из мин экскременты, как это делают, например, гусеницы *Coleophora* spp., *Tischeria* spp. (Санина, 1949) и *Cosmopteryx* spp. (Герасимов, 1952). В-третьих, повреждение растительной ткани может индуцировать повышение содержания в ней таннинов и других фенолов, обладающих бактерицидными и фунгицидными свойствами (Rhoades, 1978; Swain, 1979). Так, искусственное нанесение на листья дуба *Quercus emoryi* раствора таннинов достоверно повышало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов и снижала от других факторов (Faeth, Bultman, 1986). Последнее обстоятельство авторы связывают с бактерицидными и фунгицидными свойствами таннинов (Swain, 1979). Тот же эффект дала искусственная подрезка листьев дуба *Quercus emoryi* (Faeth, 1986).

Заражение гусениц и куколок патогеном происходит вне мины тремя способами: 1) на стадии выхода из яйца, как у минёра кофе *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville, 1842) (Lyonetiidae) (Villacorta, 1983); 2) на стадии открыто живущих гусениц старших возрастов, как у минёра хлопка *Bucculatrix thurberiella* Busck, 1914 (Bucculatricidae) (Bell, Romine, 1982); 3) при окукливании в земле, как у минёров из рода *Epinotia* Hübner, 1793 (Tortricidae) (Munster-Swendsen, 1991).

Заражению чешуекрылых-минёров патогенными грибами способствует высокая влажность воздуха. Так, дождливое и теплое лето 1933 г. привело к гибели гусениц тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* от микоза (Полежаев, 1934). Сырая зима и дождливое лето в Азербайджане вызвали массовую гибель куколок моли-малютки *Stigmella malella* от патогенных грибов (Минирующие моли..., 1975). При этом для *S. malella* известно четыре вида энтомофторовых грибов: *Cephalosporium lecanii* Zimmermann, 1899, *Trichothecium roseum* (Persoon) Link, 1809, *Cladosporium* sp. и *Fusarium* sp. (Чагелишвили, 1972).

Минирование, по всей вероятности, может создавать условия для проникновения и колонизации на листьях растения-хозяина эндофитных грибов. Например, повреждение хвои сосны *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, 1838 гусеницами младших возрастов *Eucordylea canusella* (Freeman, 1965) (Gelechiidae) создаёт условия проникновения в растение гриба *Aureobasidium pullulans* (de Bary & Löwenthal) G. Arnaud, 1918 (Sacrotheciaceae) (McLeod, 1969). Патоген приводит к гибели хвоинки и дальнейшее развитие минёра происходит в её мертвой ткани. Так, встречаемость мин *Cameraria* sp. была связана с высоким уровнем заражения листьев дуба *Quercus emoryi* эндофитными грибами (*Ophiognomosa cryptica*, *Plectophomella* sp., *Asteromella* sp.) (Faeth, Hammon, 1997a). При этом в течение двух лет листья с живыми гусеницами имели большую степень заражения, чем неминированные листья. В один год степень заражения была выше на листьях с мертвыми гусеницами, чем с живыми. По мнению авторов (Faeth, Hammon, 1997a), повышение степени заражения листьев эндофитными грибами не связано с увеличением уровня смертности минёра. Подтверждение этого тезиса было получено в экспериментах с опрыскиванием листьев суспензией, содержащей споры *Asteromella* sp. (Faeth, Hammon, 1997b). Результаты исследования показали, что смертность и масса куколок минёра *Cameraria* sp. на обработанных ветвях не имела достоверных различий от контроля (Faeth, Hammon, 1997b). Тем ни менее, существует предположение (Hammon, Faeth, 1992), что эндофиты могут снижать численность минёра через преждевременное опадение листьев.

Хищники. Хищники являются обычным фактором динамики численности насекомых-минёров. Эмпирический анализ статей из 11 журналов за период 1981–1991 гг., содержащих анализ факторов смертности (Сопног, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных минёрам, в 9,6% выделяется смертность от хищников. В то время как для свободноживущих филофагов смертность от хищников указана только в 6,4% из 2537 статей. По всей вероятности, минёры чаще становятся жертвами хищников, чем свободноживущие филофаги из-за своих малых размеров.

Среди беспозвоночных минёрами наиболее активно питаются муравьи. В условиях лесопарка муравьи *Formica rufa* Linnaeus, 1761 могут собирать практически всех куколок

сиреневой моли *Gracilaria syringella* из подстилки глубиной до 2 см (Строков, 1956). Муравьи *F. uralensis* Ruzsky, 1895 собирали гусениц минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* в радиусе от муравейника до 60 м (Позмогова, 1969). При этом наиболее интенсивное питание муравьёв минёром наблюдали на расстоянии до 23 м от муравейника. Гибель от хищников в популяции минёра *Eriocraniella* sp. на дубе *Quercus nigra* при исключении муравьёв составил только 4%, тогда как на контрольных деревьях этот показатель достигал от 25 до 42% (Faeth, 1980). Смертность минёров *Phyllonorycter similis* Kumata, 1982 и *Ph. leucocorona* (Kumata, 1957) (Gracillariidae), обитающих на листьях дуба *Quercus dentata*, в результате хищничества на деревьях, содержащих муравьёв *F. yessensis* Wheeler, 1913, составила в среднем 24,7%, на деревьях без муравьёв (после обработки репеллентом) – только 12% (Sato, Higashi, 1987). При этом смертность паразитоидов была выше на деревьях без муравьёв (27,7%), чем на деревьях с муравьями (12,8%).

В некоторых случаях высокая смертность минёра связана с представителями семейства златоглазок (Chrysopidae). Так, смертность от хищника куколок второго поколения *Phyllonorycter blancardella* в яблоневых садах Висконсина составляла до 60% общей (Ridgway, Mahr, 1985). Значительная смертность от личинок *Chrysopa* sp. была отмечена для дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Санина, 1949).

Наибольшее значение среди хищников чешуекрылых-минёров имеют насекомоядные птицы. Так, синицы рода *Parus* Linnaeus, 1758 названы главными хищниками минёра *Cameraria hamadryadella* (Connor, Beck, 1993). То же было обнаружено при исследовании комплекса хищников во вторичном ареале *C. ohridella* (Grabenweger et al., 2005b). При этом синицы уничтожали от 2 до 4% популяции минёра. Обыкновенный зяблик *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758) и крапивник *Troglodytes troglodytes* (Linnaeus, 1758) охотно поедают гусениц ряда минёров плодовых культур Болгарии (Иванов, Славов, 1986). В г. Тбилиси отмечено летнее и зимнее питание воробьёв гусеницами платановой моли *Phyllonorycter platani* (Жижилашвили, 1952). В течение сентября – октября 1975 и 1976 гг. близ Оулу (Финляндия) синицы *P. major* Linnaeus, 1758 and *P. montanus* (Conrad von Baldenstein, 1827) повреждали мины с куколками *Phyllonorycter froelichiella* и *Ph. strigulatella* в количестве 18,9 и 13,7% соответственно (Itämielä, Ojanen, 1977).

Отсутствие птиц может приводить к значительному увеличению плотности заселения минёров растения-хозяина. Так, гусеницы и куколки *Cameraria hamadryadella* имели большую смертность от хищников на аборигенных видах дубов, чем на интродуцентах (Connor, 1991). Такой эффект, по всей вероятности, связан с избеганием основными хищниками – синицами (*Parus* spp.) экзотических растений.

Высокая эффективность птиц связана с особенностями их пищевого поведения. Известно, что синицы могут ежедневно потреблять пищу, равную по массе их телу. Например, для московки *P. ater* (Linnaeus, 1758) этот показатель равен 114% от их веса (Gibb, Betts, 1963). При таком потреблении переключение синиц на минирующих насекомых, обладающих сравнительно малыми размерами, может приводить к существенному снижению их численности. Теоретические расчеты демонстрируют, что при среднем весе, например, большой синицы, равном около 20 г., особь должна потреблять до 8–9 тысяч личинок и куколок минёров рода *Phyllonorycter* (Itämies, Ojanen, 1977). Интенсивность нападения синиц на минёров не зависит от степени опушенности листьев растения-хозяина (Hedges, Lawton, 1983).

Хищничество птиц на различных видах минёров ограничено определенными временными рамками, что, по всей вероятности, связано с периодическим появлением более предпочитаемого корма. Так, синицы охотятся на листовёртку *Cydia conicolana* (Heylaerts, 1874) (Tortricidae) в период с октября по январь (Gibb, 1958), а на виды рода *Phyllonorycter*, живущих на дубах, – только во время зимних месяцев (Szöcs, 1959a).

Влияние птиц на численность минёра может значительно варьировать между годами и местообитаниями и зависит от плотности популяции фитофага. Нападение синиц *P. major* и *P. montanus* на минёров *Phyllonorycter froelichiella* (Zeller, 1839) и *Ph. strigulatella* (Lienig & Zeller, 1846) наблюдали лишь при наличии, по крайней мере, 10% минированных листьев (Itämies, Ojanen, 1977). При этом интенсивность нападения хищников росла с плотностью заселения минёрами листьев.

В целом хищники оказывают слабое регулирующее влияние на популяции чешуекрылых-минёров. Например, увеличение плотности поселения *Stilbosis quadricustatella* слабо влияло на интенсивность нападения его хищников (Stiling et al., 1991; Mopper, Simberloff, 1995). Общая смертность минёра *Cameraria hamadryadella* от хищников падала при увеличении плотности заселения минёром растения-хозяина (Connor, Beck, 1993).

Паразитоиды. По сравнению с другими экологическими группами минёры обладают самым богатым в видовом отношении комплексом паразитоидов (Hawkins, Gross, 1992). Сравнение данных из работ по 470 видам свободноживущих и 200 видам минирующих филлофагов (Hawkins, 1994) показало, что среднее богатство видов паразитоидов на минёрах почти в 2 раза превышает таковое у свободноживущих насекомых. Эмпирический анализ статей из 11 журналов за период 1981–1991 гг., содержащих анализ факторов смертности (Connor, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных насекомым минёрам, в 40,3% выделяется смертность от паразитоидов. В то время как для свободноживущих филлофагов смертность от паразитоидов указана только в 18,8% из 2537 статей.

В состав комплекса паразитоидов входят как коинобионты, так и идиобионты (Askew, Shaw, 1986). К первой группе относят паразитоидов с высоким репродуктивным потенциалом и узким диапазоном хозяев. При этом паразитоиды заражают ранние стадии хозяина, позволяя хозяину продолжить свое развитие. Большинство коинобионтов являются эндопаразитоидами (Тобиас, 2004; Harvey et al., 2013). Ко второй группе относят паразитоидов с низким репродуктивным потенциалом и широким диапазоном хозяев. В этом случае паразитоиды заражают поздние стадии развития минёра, сразу убивая хозяина. Согласно экспертным оценкам (Hawkins et al., 1990), до 82% фауны паразитоидов минёров составляют идиобионты, причем это значение схоже для разных территорий. Отношение между коино- и идиобионтами в отдельных родах минёров варьирует. Например, в комплексах паразитоидов рода *Phyllonorycter* среднее отношение между этими группами составляет 1 : 6 (Askew, 1980). Другими словами, 85,7% комплекса являются идиобионтами.

Видовая структура комплекса паразитоидов в популяции минёра может носить региональную специфику. В частности, на каждый вид минёра в Великобритании приходится в среднем по 10 видов паразитоидов (Askew, Shaw, 1974; Askew, 1980; Hawkins, Lawton, 1987). Так, исследование видовой структуры комплекса паразитоидов 12 видов рода *Phyllonorycter* Южной Англии (Rott, Godfray, 2000) показало, что с каждым видом минёра связано $10,8 \pm 0,9$ видов паразитоидов. При этом общий список паразитоидов составил всего 27 видов (Rott, Godfray, 2000). В результате сравнения комплексов паразитоидов рода *Phyllonorycter* на двух дубах *Quercus dentata* и *Q. mongolia* в Северной Японии с двумя дубами *Q. acutissima* и *Q. variabilis* в Центральной Японии (Sato, 1995) выявлено, что количество видов паразитоидов на один вид минёра для Японии (3,1) схоже с таковым для Великобритании (4,1). При этом количество идиобионтов превышает количество коинобионтов (62,5%). Полученные результаты позволили автору (Sato, 1995) сделать предположение о том, что организация комплекса паразитоидов является результатом межвидовой конкуренции.

Видовая структура комплекса паразитоидов разных генераций одного вида минёра также часто различна. Результаты исследования взаимоотношений в системах «виды рода *Phyllonorycter* дуба и берёзы – их паразитоиды» (Askew, Shaw, 1979a) показали, что у представителей первого поколения молей-пестрянок основную смертность давали экто-, а у второго – эндопаразитоиды. При этом хищничество паразитоидов в виде дополнительного питания происходит преимущественно на первых трёх возрастах гусениц, эктопаразитоиды снижают численность главным образом двух последующих возрастов и куколок, эндопаразиты могут нападать на разные стадии, но убивают личинку только после четвертого возраста.

Видовая структура комплексов паразитоидов чешуекрылых-минёров связана с таксономической принадлежностью растения-хозяина. Например, комплексы паразитоидов

рода *Phyllonorycter* более разнообразны на деревьях, чем на кустах или травянистых растениях (Askew, 1980). Степень зараженности паразитоидами минёра *Stilbosis quadricustatella* на дубе *Quercus geminata* был достоверно выше, чем на дубе *Q. nigra* (Mopper et al., 1984).

Формирование трёх трофических уровней – процесс эволюционный. При этом комплектование представителей третьего трофического уровня идёт, по всей вероятности, медленнее, чем второго. Так, менее чем за 20 лет в Северной Флориде на деревьях-интродуцентах *Castanea crenata* Siebold & Zuccarin, 1846 и *Quercus acutissima* сформировался свой комплекс насекомых-минёров (Auerbach, Simberloff, 1988). При этом выживаемость минёров вследствие слабой регуляции со стороны паразитоидов была максимально высокой на *C. crenata*, средней на *Q. acutissima* и низкой на аборигенном дубе *Quercus nigra*. Однако существуют и противоположные примеры. Так, гусеницы и куколки *Cameraria hamadryadella* имели большую зараженность паразитоидами на интродуцированных видах дубов, чем на аборигенных (Connog, 1991). По мнению автора, этот эффект, по-видимому, связан с более продолжительным развитием минёра на экзотических растениях.

По сравнению со свободноживущими филофагами чешуекрылые-минёры имеют свои особенности в таксономической структуре комплекса паразитоидов. Эти особенности связаны с малыми размерами минёров. Большинство паразитоидов – представители надсемейства Chalcidoidea, а также семейств Braconidae и Ichneumonidae (Fulmek, 1962; Bouček, Askew, 1968; Askew, Shaw, 1974; 1979b; Hawkins, 1988; Hespeneide, 1991; Rott, Godfray, 2000; Oishi, Sato, 2008; Yefremova, Kravchenko, 2015; Dantas et al., 2021). При этом комплексы паразитоидов отдельных видов минёров часто сильно перекрываются (Askew, Shaw, 1986; Hawkins et al., 1990; 1992; Yefremova, Kravchenko, 2015).

Важной особенностью комплекса паразитоидов чешуекрылых-минёров является почти полное отсутствие яйцеедов. Исключения редки. Так, *Trichogramma minuta* Riley, 1871 заселяет яйца чехлоноски *Coleophora pruniella* Clemens, 1861 (Coleophoridae) (Doner, 1936). Около 1% яиц *Epinotia meritana*, минирующей хвою пихты *Abies concolor* в штате Колорадо, было заражено яйцеедом *Trichogramma* sp. (Yarger, Brewer, 1977).

Кроме того, минёры крайне редко имеют паразитоидов из отряда Diptera. Исключения известны и здесь. Так, на чехлоноске *Coleophora multipulvella* Chambers, 1878 паразитируют *Erynnia tortricis* Coquillett, 1895 (Tachinidae) и *Swammerdamella brevicornis* (Meigen, 1830) (Scatopsidae) (Beacher, 1947). На факультативном минёре *Dioryctria abietella* (Deins & Schiffermuller, 1775) (Pyralidae) отмечены две тахины – *Phryxe pecosensis* (Townsend, 1926) и *Eumea caesar* (Aldrich, 1916) (Tachinidae) (McLeod, Daviault, 1963). На минёре *Eucordylea canusella* паразитирует тахина *Elfia* sp. (McLeod, 1969).

Большинство паразитоидов минёров не являются высокоспециализированными видами (Askew, Shaw, 1974) и осуществляют поиск хозяев по филогенетически близким между собой растениям. При поиске хозяина паразиты могут использовать как химические (Hawkins, 1988), так и акустические сигналы (Sugimoto et al., 1988), исходящие от минёра. Кроме того, при обнаружении жертвы паразитоиды используют инфохемики (кайромоны), испускаемые поврежденным растением-хозяином. Так, искусственное повреждение листьев дуба *Quercus emoryi* достоверно повышало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов (Faeth, 1986). Нанесение на листья дуба *Q. emoryi* раствора танинов также достоверно увеличивало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов (Faeth, Bultman, 1986).

Эффективность работы паразитоидов зависит от разнообразия растений в биотопе. Паразитоиды используют нектар цветов растений в качестве источника дополнительного питания на стадии имаго. Кроме того, высокое разнообразие растений обеспечивает паразитоидов альтернативными хозяевами. Например, разнообразие цветущих растений в трёх садах совхоза «Червоный молочар» Славянского района Донской области Украины росло в ряду: третий, первый, второй (Опаренко, 1972). При этом зараженность паразитоидами особей моли-пестрянки *Phyllonorycter pyrifoliella* из этих садов составила 24,5, 37,0 и 73,8% соответственно.

Нарушение структуры эволюционно сложившегося ценоза приводит к снижению эффективности паразитоидов. Так, искусственная изоляция при пересадке дубов с опушки насаждения в агроценоз приводила к достоверному снижению зараженности минёров паразитоидами и повышала их выживаемость (Faeth, Simberloff, 1981b).

Паразитоиды – важнейший фактор смертности в популяциях минёров. Согласно экспертным оценкам (Hawkins, 1994), средняя зараженность паразитоидами в популяциях минёров в среднем выше, чем в популяциях свободноживущих фитофагов вне зависимости от жизненной формы растения-хозяина. Так, средняя зараженность паразитоидами яблонной нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter pyrifoliella* в садах Воронежской и Липецкой областей варьировала по годам и агроценозам от 7 до 72% (Рябчинская, Харченко, 2006). Зараженность паразитоидами минёров рода *Eriocrania* на 13 пробных площадях близ медно-никелевого комбината в Харьявалте (Финляндия) колебалась в диапазоне от 0 до 55%, в среднем 17–20% (Koricheva, 1994). При этом роль паразитоидов в динамике численности чешуекрылого-минёра зависит от его происхождения (аборигенный или инвазионный вид) и от степени антропогенной трансформации исследуемой экосистемы.

Паразитоиды на стадии имаго могут снижать численность минёра при дополнительном питании (Askew, Shaw, 1979a; Connor, Beck, 1993). Влияние этого фактора обычно незначительно. Так, исследование популяции *Phyllonorycter apparella* показало, что только

0,34% всех минёров погибало по этой причине (Auerbach, 1991). Получить подобные данные крайне трудно и обычно этот фактор не учитывается.

1.3. Вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров при периодических и непериодических популяционных волнах

1.3.1. Вспышки массового размножения при реализации ППВ

Для популяции аборигенного вида животного в условиях отсутствия значительной антропогенной нагрузки характерны колебания численности в виде ППВ. Такие волны (в отличие от НПВ) имеют выраженные промежутки времени, через которые повторяются показатели максимума и минимума плотности популяции. Эти колебания напоминают синусоиду. При этом каждый новый период может отличаться от предыдущего как по продолжительности, так и по амплитуде. Существование ППВ было показано на большом количестве примеров свободноживущих насекомых-филлофагов: сибирском шелкопряде *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Рожков, 1965, стр. 50), непарном шелкопряде *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Суховольский и др., 2015), рыжем сосновом пилильщике *Neodiprion sertifer* Geoffroy, 1785 (Гурьянова, 1994), серой лиственничной листовертке *Zeiraphera griseana* (Hübner, 1799) (Baltensweiler et al., 2008), пяденицы *Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794) (Klemola et al., 2003) и многих других. По мнению А.С. Северцова (2013), периодичность колебаний численности обусловлена тем, что на любые изменения экологической ситуации популяция как целое может реагировать только свойственными данному таксону изменениями плодовитости и темпов онтогенеза. Реакция начинается со значения численности популяции в данный момент времени (Северцов, 2013, стр. 140).

В большинстве случаев вспышка массового размножения чешуекрылых при реализации ППВ функционирует на одном месте. Существует и альтернативный сценарий. Этодвигающаяся вспышка (moving outbreak) или путешествующая волна (travelling wave) (Tenow et al., 2013; Martemyanov et al., 2019). Это разновидность вспышки массового размножения, при которой процесс увеличения численности вида возникает не синхронно, а со смещением пространства в последующих поколениях. Такое смещение носит выраженное географическое направление. Случай путешествующей волны характерен для свободноживущих чешуекрылых и в нашей работе не рассмотрен, поскольку примеров такой волны для чешуекрылых-минёров не известно.

Вспышка массового размножения фитофага при реализации ППВ включает три фазы: нарастание, кульминация, кризис (Воронцов, 1963; Ильинский и др., 1965; Мозолевская и др., 2010). Существуют виды, дающие регулярные вспышки массового размножения на одном месте на протяжении значительного периода времени. Например, дендрохронологические методы позволили доказать существование вспышек массового размножения *Zeiraphera griseana* (Hübner, 1799) (Tortricidae) в Альпах с периодичностью 8–9 лет на протяжении по крайней мере последних 1 200 лет (Esper et al., 2007). Вспышка массового размножения при реализации ППВ характерна и для минирующих чешуекрылых. Рассмотрим такие примеры.

Вспышка массового размножения дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Gracillariidae) при реализации ППВ. Материалы летописи природы Воронежского государственного природного биосферного заповедника имени В.М. Пескова (далее – ВГПБЗ) и данные литературы (Голуб и др., 2009; 2011) свидетельствуют о существовании на протяжении последних 30 лет на территории ООПТ хронических очагов широкоминирующей моли *A. brongniardella*. Эти очаги приурочены к южной границе заповедника, преимущественно к местам с повышенной антропогенной нагрузкой. Вдоль этой границы проходит одноколейная железная дорога (п. Рамонь – п. Бор – ст. Графская). За дорогой расположены заказник «Воронежский», агроценозы и населенные пункты.

Постоянное функционирование хронических очагов *A. brongniardella* может способствовать локальному увеличению плотности минёра и провоцировать вспышку массового размножения вида на соседних территориях. Это стало понятно благодаря анализу подробных данных летописи природы заповедника.

Если в 1997–2002 гг. очаги моли были отмечены лишь по южным кварталам ВГПБЗ, то в 2003–2004 гг. проблема охватывала бóльшую часть заповедника (Рисунки 1.1 и 1.2). Так, в 2002 г. общая площадь очагов составила 2,0, в 2003 и 2004 гг. – уже 9,2, 16,4 тысяч га соответственно.

В дальнейший шестилетний период происходило сокращение площади очагов *A. brongniardella*: если в 2005 г. общая площадь под вспышкой массового размножения минёра составляла 15,0 тысяч га, то в 2006, 2007, 2008, 2009 и 2010 гг. – 10,3, 4,7, 4,0, 2,7 и 1,5 тысяч га. Интересно, что в конце этого периода очаги *A. brongniardella* снова функционировали только в южных кварталах заповедника. К сожалению, в течение всего указанного периода анализа факторов смертности в популяциях минёра не проводили.

Вспышка массового размножения лиственничных чехлоносок *Protocryptis* spp. (Coleophoridae) при реализации ППВ приводит к образованию скоротечных очагов (Плешанов, 1982). Такие очаги функционируют на протяжении одной вегетации и могут занимать значительные территории. Скоротечные очаги лиственничной чехлоноски *P. dahurica*

были отмечены в Северной Якутии, в Северном Прибайкалье и Южном Приангарье (Эпова, Плешанов, 1995). В литературе известны описания таких очагов листовенничной чехлоноски в Республиках Якутия и Бурятия. Так, в 1943 г. скоротечный очаг *P. dahurica* был обнаружен в районе г. Верхоянска на площади около 50 тысяч га (Петренко, 1962). В 1972 г. крупный очаг минёра был выявлен на территории Намского, Орджоникидзевского, Усть-Алданского, Чурапчинского, Мегино-Кангаласского районов, а также в окрестностях города Якутска (Аммосов, 1975; 1976). Максимальное повреждение крон деревьев (60–90% хвои) отмечено на участках леса, примыкающих к дорогам, опушкам, сельскохозяйственным угодьям (пашни, огороды, пастбища), а также в парках сел Чурапча, Майя, Борогонцы и поселке Покровск. Выживаемость куколок листовенничной чехлоноски генерации 1971–1972 гг. составила 45%. Остальные погибли от паразитоидов (1 вид Ichneumonidae и 2 вида Chalcididae), болезней и неизвестных причин (Аммосов, 1975). Очаг просуществовал один год. В 1973 г. плотность минёра резко упала (Аммосов, Каймук, 1974). При этом видимого ослабления деревьев повреждение чехлоносой не вызвало. Например, в 1976 г. скоротечный очаг чехлоноски был обнаружен близ с. Кумора Северо-Байкальского района Республики Бурятия (Плешанов, 1982). Площадь очага составила около 1 000 га. Половина деревьев в очаге была дефолиирована на 70–80%. В зоне средней заселенности повреждение листовенниц было не равномерным. Очаг также просуществовал один сезон и на следующий год прекратил свое существование (Плешанов, 1982).

Вспышки массового размножения минёра Фризе (*Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966) (Yponomeutidae) при реализации ППВ возникают в подтаежно-лесостепных районах Забайкалья с высокой теплообеспеченностью (1600–1800 °С) и сухостью климата (индекс

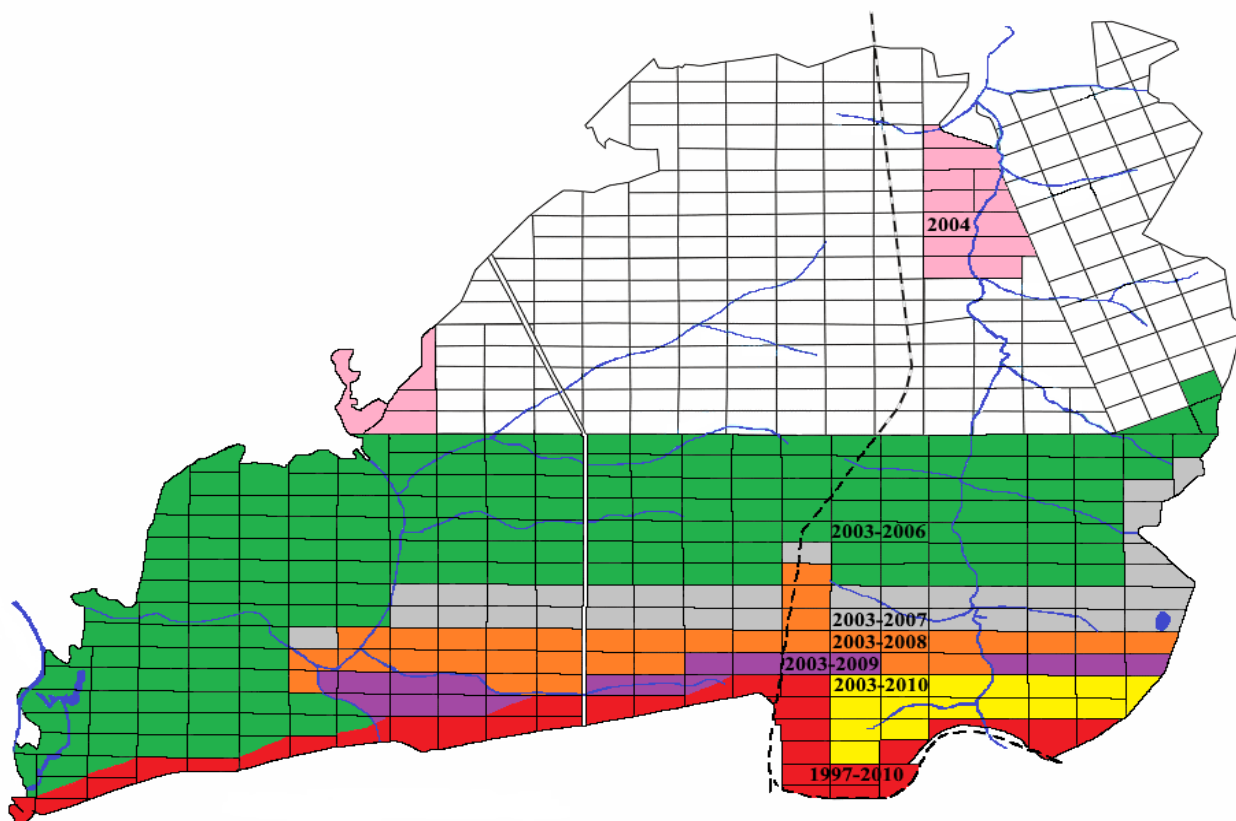


Рисунок 1.1. Динамика очагов *A. brongniardella* в 1997–2010 гг. (по материалам летописи природы ВГПБЗ). Красным цветом показаны очаги минёра существовавшие в период 1997–2010 гг., желтым, фиолетовым, оранжевым, серым, зеленым и розовым – в периоды 2003–2010, 2003–2009, 2003–2008, 2003–2007, 2003–2006 гг. и в 2004 г. соответственно (по: Ermolaev et al., 2025)

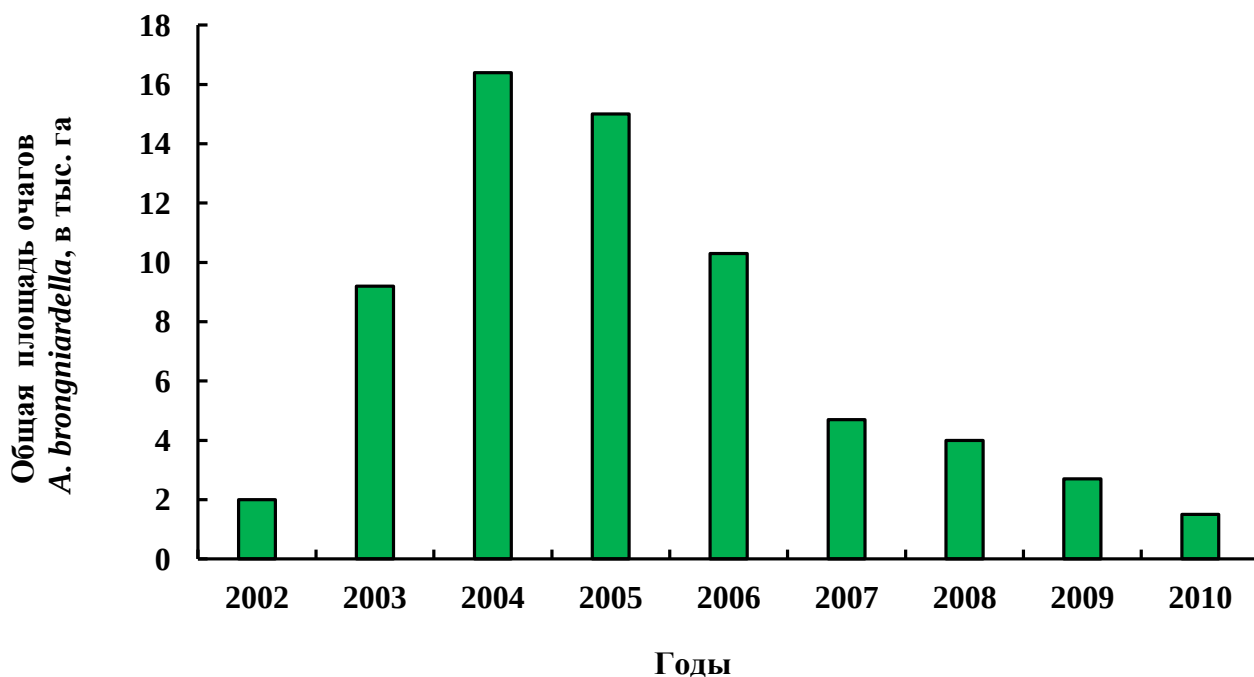


Рисунок 1.2. Общая площадь очагов *A. brongniardella* (по материалам летописи ВГПБЗ) (по: Ermolaev et al., 2025)

сухости 2,0–2,5) (Эпова, Плешанов, 1995). Очаги минёра приурочены главным образом к остепненным островным кустарниково-травяным соснякам на наносных песках (Кондаков, 1979; Амшеев, Будаев, 2006).

В Бурятии минёр Фризе имеет однолетнюю генерацию (Позмогова, 1969). Лёт бабочек проходит в третьей декаде мая. Потенциальная плодовитость составляет в среднем 38, фактическая – 30 яиц. Самки откладывают яйца по одному на верхнюю часть старой хвои. При температуре 14,4 °С эмбриональное развитие продолжается 13–15 дней, при 16 °С 11–12 дней. Гусеницы развиваются, минируя хвоинку сосны. При температуре 16,6 °С гусеница развивается в течение 26–27 дней. По окончании своего развития гусеница покидает хвоинку, свободно перемещается на паутинке по дереву, отыскивает место для плетения кокона и окукливается. Зимовка на стадии куколки (Позмогова, 1969).

Минированные гусеницами *O. friesei* хвоинки сосны усыхают и опадают. Полной утраты ассимиляционного аппарата не происходит, так как хвою текущего года гусеницы не повреждают (Эпова, Плешанов, 1995). Крона дерева становится изреженной (на 60–90%), но устойчивость сосны к стволовым вредителям не снижается.

В результате засухи 1963–1965 гг. в сосновых лесах лесостепной зоны Забайкалья произошла вспышка массового размножения минёра Фризе. Площадь очагов составила 1 985 га в Республики Бурятия и 10 000 га в Читинской области (Позмогова, 1972; Кондаков, 1979).

В Бурятии очаг минёра сформировался в злаковом сосняке (Додогольский бор) (состав – 10С, полнота – 0,3–0,5, II–VI класс возраста, III–IV класс бонитета) и просуществовал по меньшей мере на протяжении семи лет (Позмогова, 1971; 1972). Лес подвергался постоянному выпасу скота (Позмогова, 1969). Плотность заселения 40–60 летних деревьев составила в 1964 г. – 2–3 тысяч, 1965 г. – 15–20 тысяч, 1966 г. – 50–70 тысяч, 1967 г. – 14–15 тысяч, 1968 г. – 15–20 тысяч, 1969 г. – 3–4 тысяч и в 1970 г. – 8–10 тысяч куколок на крону дерева (Позмогова, 1972).

В Читинской области (Ононский бор) вспышка массового размножения минёра продолжалась в течение четырех лет (1964–1967 гг.) (Позмогова, 1972; Кондаков, 1979). В 1966 г. плотность заселения 50–60-летних сосен молью составила 15–20 тысяч куколок на крону дерева (Позмогова, 1972).

В очагах минёра Фризе снижение продуктивности сосен может достигать 80% (Кондаков, 1979; Эпова, Плешанов, 1995). Так, в лесах Бурятии прирост сосен по высоте и диаметру в местах высокой плотности вредителя с 1965 по 1970 гг. снизился на 50–80% (Болдаруев, 1972). В результате дефолиации прирост древесины в 1964 г. падал на 60–70%, в 1965 г. – на 40–70, в 1966 г. – 60–80, 1967 г. – 45–70, и в 1968–69 гг. в среднем – 50% (Позмогова, 1971; 1972). При этом общие потери прироста древесины составили 3,5 тысячи

кубометров или 15 тысяч рублей (в ценах 1972 г.). В контроле (соседнее насаждение без минёра) снижение прироста по диаметру наблюдали лишь в засушливом 1964 г. (от 14 до 40%) (Позмогова, 1971). Снижение приростов сосен наблюдали и после затухания очагов минёра (Позмогова, 1969).

К сожалению, биоценоотические механизмы возникновения, существования и затухания очагов минёра Фризе не исследованы. По мнению З.Н. Позмоговой (1969; 1971, 1972), изменение численности минёра в очагах связано главным образом с влиянием климатических факторов и ослаблением деревьев в результате их недостаточного питания на бедных минеральными веществами и влагой песчаных почвах. При этом паразиты (4 вида) и хищники (3 вида) не оказывали существенного влияния на динамику численности *O. friesei*. Общая смертность гусениц и куколок от них составляла не более 5–10% (Позмогова, 1969; 1971). Ежегодно 30–70% генерации минёра погибало от неизвестной причины (лабораторное исследование каких-либо патогенов не выявило) (Позмогова, 1969; 1971).

1.3.2. Вспышки массового размножения при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

Под действием антропогенных факторов периодические колебания численности в популяции аборигенного филофага могут трансформироваться в хаотические. Вспышка массового размножения при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания факторов, может иметь продолжительный характер за счет более длительного (чем при ППВ) периода существования эруптивной плотности вида (фаза кульминации). Эта ситуация приводит к возникновению хронических очагов. Такие очаги для сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* А.С. Рожков (1965) называл затяжными (Рожков, 1965, стр. 38). Затяжные очаги представляют собой комплексы мозаично расположенных на большой площади очагов, вначале первичных и миграционных, а затем только миграционных. Такие очаги существуют неопределенно долго и исчезают лишь под действием экстремальных абиотических факторов (Рожков, 1965). Обширное и многократное применение инсектицидов может приводить к появлению устойчивых по отношению к препаратам популяций вредителей. На фоне постоянного искусственного возобновления кормового ресурса преимущественно в виде монокультур и крайне слабой выраженности и эффективности представителей третьего трофического уровня фитофаги локально формируют высокую плотность на протяжении значительного промежутка времени. Анализируя материалы по динамике численности вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Scutelleridae) после масштабного применения ДДТ и фосфорорганических препаратов, Г.А. Виктор (1967) отмечал: «из вредителя с

неправильно периодическими волнами размножения и резко выраженными депрессиями, она стала хроническим вредителем, численность которого колеблется на значительно более высоком уровне, превышающем порог экономической значимости (стр. 183)».

Вспышка массового размножения аборигенного вида чешуекрылого-минёра при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, весьма обычна. Так, вспышки массового размножения минирующих молей в яблоневых садах Куба-Хачмасского массива Азербайджана (более 30 тысяч га) носили хронический характер с 1962 г. (Минирующие моли..., 1975). Очаг дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* в насаждениях Жадьковского лесничества Ичнянского лесхоза Черниговской области существовал 11 лет и на момент публикации не имел тенденций к затуханию (Миняйло, 1983). Анализ вспышки массового размножения *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Gracillariidae) в 1974–1989 гг. в г. Москве, показал, что моль имела коэффициент размножения вида близкий к единице на протяжении с 1979 по 1985 г., т.е. в течение 7 лет (Белова, 1994).

Как правило, хронические очаги чешуекрылых-минёров (кроме случаев агроценозов) относительно компактны. Например, очаг дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* сформировался в 1970 г. и имел радиус 3 км, к 1980 г. радиус очага увеличился в размерах до 10 км, в 1981 г. сократился до 5–7 км (Миняйло, 1983).

Плотность заселения растений в хронических очагах минёров может быть крайне высокой. Так, в отдельные годы плотность куколок яблонной минирующей моли-малютки *Stigmella malella* в яблоневых садах Куба-Хачмасского массива Азербайджана достигала 25 тысяч на 1 м² (Минирующие моли..., 1975). В 1963–1964 гг. плотность нижнесторонней минирующей моли *Phyllonorycter pyrifoliella* в яблоневых садах Азербайджана достигала 35 мин на лист (Минирующие моли..., 1975).

Высокие плотности чешуекрылых-минёров в хронических очагах существенно сокращают площадь ассимиляционного аппарата растения-хозяина. Так, дефолиация пихт *Abies magnifica* и *A. concolor* в очагах *Epinotia meritana* в штате Калифорния 1965 г. составила от 25 до 90% (Struble, 1968). Гусеницы широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* в Черниговской области Украины уничтожали до 80% листовой поверхности дерева-хозяина (Миняйло, 1983). Так, в 1957 и 1958 гг. очаги *A. amurensis* в Приамурье приводили к уничтожению более половины листовой поверхности дубрав и дубово-лиственничных ассоциаций на площади в несколько десятков километров (Кузнецов, 1960).

В большинстве случаев причины возникновения хронические очагов чешуекрылых-минёров связаны с воздействием антропогенных факторов. Так, масштабное применение инсектицидов во фруктовых садах на востоке Северной Америки привело к появлению

экономических проблем с тремя видами молей-пестрянок: *Phyllonorycter elmaella* Doganlar & Mutuura, 1980, *Ph. blancardella* и *Ph. crataegella* (Dutcher, Howitt, 1978; Maier, 1981; Barrett, Brunner, 1990; Gagne, Barrett, 1994). Схожие проблемы возникли во фруктовых садах южной Европы (в том числе и на территории СССР) с тремя видами: *Ph. blancardella*, *Leucoptera malifoliella* и *Stigmella malella* (Багдавадзе, 1963; Адашкевич и др., 1990; Baufeld, Freier, 1992).

Активное применение инсектицидов оказывало крайне негативное влияние прежде всего на комплекс паразитоидов минёра. Так, после применения пестицидов в яблоневых садах штата Коннектикута плотность *Phyllonorycter crataegella* выросла, процент паразитизма минёра снизился (Maier, 1981; 1982; Maier, Weseloh, 1995). Результаты применения инсектицидов против минирующих молей *Ph. corylifoliella* (Hübner, 1796) и *Ph. pyrifoliella* в Молдавии приводило к резкому увеличению количества молей и снижению числа их паразитоидов (Верещагина и др., 1968). Численность *Ph. blancardella* была в прямой зависимости от интенсивности применения инсектицидов (Балаж, 1981). На участках без применения химии степень паразитизма минёра была максимальна. Те же эффекты наблюдали в Болгарии (Иванов, Славов, 1981) и Узбекистане (Адашкевич и др., 1990).

Кроме того, хронические очаги чешуекрылых-минёров могут возникать в местах, где растение-хозяин подвергаются постоянному стрессовому воздействию со стороны абиотических факторов. Например, очаги дубовой одноцветной моли *Tischeria ekebladella* в дубравах Закарпатья приурочены к влажным дубравам, периодически подвергающимся затоплению (Баганич, 1964).

Функционирование хронического очага чешуекрылого-минёра может приводить к значительным экологическим, экономическим и социальным последствиям. В крайних случаях существование таких очагов вызывало гибель растения-хозяина. Так, повторяющиеся в штате Юта с 1936 г. вспышки массового размножения *Epinotia meritana* вызвали гибель деревьев *Abies concolor* на значительной территории национального парка Брайс-Каньон и национального леса Дикси (DeLeon, 1939; Keen, 1952; McGregor, Washburn, 1968). Необратимое ослабление деревьев происходило после 3–4-летней дефолиации деревьев. В дальнейшем ослабленные деревья были подвержены нападению заболонником *Scolytus ventralis* LeConte, 1868 (McGregor, Washburn, 1968). Повреждения гусеницами сиреновой моли *Gracilaria syringella* листьев молодых деревьев ясеня в Баварии часто индуцировало гибель деревьев (Kiziroglu, 1976). Хроническое повреждение дубов минёром *Acrocercops brongniardella* в ряде случаев приводило к их необратимому ослаблению и заселению насекомыми-ксилофагами (Завада, 1987; Падий, Завада, 1988).

Существование хронических очагов чешуекрылых-минёров снижало продуктивность растения-хозяина. Так, хроническая дефолиация дуба в очагах широкоминирующей моли-

пестрянки *Acrocercops brongniardella* приводили к ежегодной потере прироста по диаметру до 50% (Завада, 1987; Падий, Завада, 1988). Функционирование очагов можжевельной моли *Gelechia senticetella* (Staudinger, 1859) (Gelechiidae) в Крыму снижало прирост растения-хозяина (Васильева, 1979). Так, если у неповрежденных деревьев приросты побегов составляли в среднем 4,7 см, то при численности 26 гусениц на 100 см ветвей – величина побега сокращается в 2 раза, при плотности 52 гусеницы на 100 см веток – в 2,5 раза (Васильева, 1979).

Реализация хронического очага минёра в агроценозах оказывала негативное влияние на продуктивность культуры. Вспышки массового размножения *Coptodisca negligens* наносили серьёзный ущерб культуре клюквы *Vaccinium macrocarpon* из-за преждевременной гибели или опадения листьев (Maier, 1988). Плотность *Phyllonorycter crataegella* более чем 2 мины на лист вызывала преждевременное опадение плодов яблони сорта «Макинтош», а плотность более 4 мин на лист – к достоверному снижению размеров яблок сорта «Делишис красный» (Reissig et al., 1982). Очаги нижнесторонней моли-пестрянки *Ph. blancardella* в восточной Грузии отрицательно влияли на процесс формирования плодовых почек и размеры плодов урожая последующего года (Багдавадзе, 1963). В 1938 г. в Амбролаурском и Онском районах Западной Грузии был образован очаг яблонной минирующей моли *Lyonetia clerckella* (Linnaeus, 1758) (Lyonetiidae) с плотностью заселения деревьев более 2 мин на лист (Батиашвили, 1965). В результате массового преждевременного опадения листьев урожай плодов погиб полностью. На примере яблоневых садов Азербайджана показано, что при полном опадении листьев, вызванном чешуекрылыми-минёрами, на средне- и позднеспелых сортах в середине лета практически не бывает товарного урожая яблок (Минирующие моли..., 1975). Очаги минирующих молей в садах южной Белоруссии приводили к снижению качества и размеров плодов, преждевременному опадению листьев, снижали зимостойкость плодовых деревьев, тормозили рост побегов (Болотникова и др., 1979). Вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров в садах Крыма угнетали деревья, индуцировали преждевременное опадение листьев в начале августа, опадение плодов, а также их измельчение, снижали число плодовых почек, приводили к подмерзанию и усыханию ослабленных деревьев (Холченков, 1973). Например, сильное повреждение яблонь молью-малюткой *Stigmella malella* подавляло плодоношение деревьев в течение 2–3 лет. При этом урожай по сравнению с контролем сокращался более чем на 60%, размер плодов в 2–3 раза, содержание сахарозы до 6, а аскорбиновой кислоты до 6,3 раза. Хронические очаги чешуекрылых-минёров в садах Узбекистана вызывали листопад плодовых деревьев, снижали параметры урожая и подавляли рост молодых побегов деревьев (Адашкевич и др., 1990).

1.3.3. Вспышки массового размножения при реализации инвазионной НПВ

Под инвазией понимают расселение вида за пределы исторического ареала после неолита, прямо или косвенно индуцированное деятельностью человека (Алимов и др., 2004). В настоящее время существует около 30 гипотез, связанных с успешностью инвазионного вида (Catford et al., 2009). Одна из наиболее распространенных – гипотеза ухода из-под пресса естественных врагов (Enemy Release Hypothesis), эволюционно сложившихся в первичном ареале вида (Catford et al., 2009).

Для популяций во вторичном ареале вида типичны инвазионные НПВ. Такие волны могут носить хаотический характер. Например, анализ динамики численности непарного шелкопряда *Lymantria dispar* за период 1924–2009 гг. на северо-востоке США показал, что популяционные волны этого инвазионного вида могут носить как циклический, так и нециклический характер (Allsadt et al., 2013).

В связи с недостатком эволюционно сложившихся факторов регуляции плотности инвайдера могут долго и значительно превышать экономически значимые пороги. Это ведет к колоссальным экономическим потерям. После прямого разрушения экосистем, биологические инвазии рассматривают как второй уровень угрозы биологического разнообразия (Roques, 2007). Согласно экспертным оценкам (Zenni et al., 2021), реализованный и потенциальный экономический ущерб от биологических инвазий в мире (в ценах 2017 г.) составляет 2,3 триллиона долларов США. При этом на долю Северной Америки приходится почти 1,3 триллиона долларов (Crystal-Ornelas et al., 2021), Азии, Австралии, Центральной и Южной Америки, Европы и Африки – 432,6 (Liu et al., 2021), 298,6 (Bradshaw et al., 2021), 146,5 (Heringer et al., 2021), 140,2 (Haubrock et al., 2021) и 78,9 (Diagne et al., 2021) миллиарда долларов США соответственно. За период 2007–2019 гг. ущерб в результате биологических инвазий в России составил как минимум 51,5 миллиарда долларов США (Kirichenko et al., 2021). При этом экономические потери были зафиксированы для 72 видов, большинство из которых (37 видов) – насекомые.

Существует значительное количество примеров инвазий чешуекрылых-минёров. Так, вид *Phyllonorycter apparella* был завезен в Северную Америку в 1861 г. (Clemens, 1861), *Chrysopeleia ostryaella*, *Phyllonorycter blancardella* и *Phyllocnistis citrella*, *Coleophora serratella* – в 1874 г. (Chambers, 1874), в 1914 г. (Slingerland, Crosby, 1914; Sasscer, 1915), между 1920 и 1925 гг. (Salman, 1929) соответственно. Цитрусовая моль *Ph. citrella* была впервые описана в 1856 г. из Индии, а сейчас этот вид распространен по всем регионам мира, выращивающим цитрусовые (Hoy, Nguyen, 1997). С 1977 г. минёр *Phyllonorycter messaniella* встречается в Австралии (Common, 1977). Из 14 наиболее важных инвазивных видов древесных насаждений РФ 4 вида

являются чешуекрылыми-минёрами: *Acrocercops brongiardella*, *Cameraria ohridella*, *Phyllonorycter issikii* и *Ph. populifoliella* (Gracillariidae) (Musolin et al., 2022).

Появление и расширение вторичных ареалов чешуекрылых-минёров может быть связано с рядом векторов (способов вселения): с интродукцией кормовых растений, случайным завозом имаго при транспортировке различных грузов, а также воздушными потоками (Šefrová, 2003; Масляков, Ижевский, 2011; Kirichenko et al., 2018; Musolin et al., 2022).

Согласно современным представлениям, инвазия состоит из трех фаз: появления, становления и распространения (arrival, establishment, spread) (Liebhold, Tobin, 2008; Liebhold et al., 2023). Во время первой фазы особи попадают за пределы естественного ареала вида. Во второй фазе идет формирование самостоятельной популяции вида на новой территории, в третьей – экспансия в новые местообитания, соответствующие экологическому стандарту вида.

Вторая фаза инвазии чешуекрылых-минёров может проходить стремительно. Так, цитрусовый минёр *Ph. citrella* был впервые обнаружен в Испании в 1993 г., а к 1995 г. уже полностью захватил все цитрусовые культуры страны (Vercher et al., 2005). Первые очаги цитрусовой минирующей моли *Ph. citrella* на Черноморском побережье РФ (Краснодарский край) были обнаружены в конце августа 1999 г. (Фогель, Игнатова, 2003). А уже в 2000–2001 гг. все насаждения лимона, мандарина, апельсина, грейпфрута имели повреждение побегов до 95–100%.

Инвазия представителей отряда Lepidoptera может иметь два сценария. Первый из них связан с завозом экзотического вида на территорию с потенциально пригодным кормовым объектом. Так, в Европе существует 9 428 аборигенных видов бабочек из 83 семейств (Karsholt, Kristensen, 2003). Количество натурализующихся экзотических видов чешуекрылых (видов с других континентов) составляет 97 (из 20 семейств) (Lopez-Vaamonde et al., 2010). Среди них 14 видов минёров (Приложение 1). Большинство экзотических видов попало в Европу во второй половине XX века. Для 78 видов из них установлено происхождение. При этом 28,9% является выходцами с Азии. Африканское, североамериканское, австралийское и неотропическое происхождение имеют 21,6, 16,5, 7,2 и 5,2% видов соответственно.

Второй сценарий подразумевает расширение ареала аборигенного вида чешуекрылого за счет искусственного увеличения ареала его кормового растения. Так в настоящий момент расширяет свой ареал в Европе 90 видов чешуекрылых. Среди них известно 27 видов минёров (Приложение 2).

Высокие плотности популяций инвазионных чешуекрылых-минёров приводят к значительным дефолиациям растений-хозяев. Так, плотности *Phyllonorycter blancardella* в яблоневых садах близ Гуэльфа (Онтарио) достигали до 20 мин на лист (Laing, Heraty, 1981). Плотности моли-пестрянки *Ph. messaniella* на дубе *Quercus robur* L. в Новой Зеландии

составляли до 20–30 мин на лист (Delucchi, 1958). Численность зимующих гусениц березовой чехлоноски *Coleophora serratella* на березе до 6 м в Ньюфаундленде достигала до 20 тысяч экз. на дерево (Raske, Bryant, 1976).

Инвазии чешуекрылых-минёров приводят к значительным экологическим, экономическим и социальным последствиям. Так, появление новых минёров оказывает влияние на биоразнообразие местной фауны. Исследование, проведённое в Швейцарии, Франции и Болгарии, показало, что присутствие инвазионного вида – каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* приводило к снижению биоразнообразия и встречаемости аборигенных видов минёров на ближайших к каштану растениях (Péré et al., 2010). Основная причина такого эффекта кроется в нападении паразитоидов, связанных с *C. ohridella*, на аборигенные виды минёров. Ряд инвазионных чешуекрылых-минёров стали основными экономически значимыми видами культурных растений. Например, *Phyllonorycter blancardella* является главным вредителем всех культур яблонь в штатах Мичиган (Dutcher, Howitt, 1978), Нью-Йорк (Weires et al., 1980), Северная и Южная Каролина и Джорджия (Walgenbach et al., 1990), а также в провинциях Квебек (Vincent et al., 1986) и Онтарио (Pree et al., 1980; Trimble, 1983a; b; 1984a; b; 1986a; b; Trimble, Brach, 1985; Vincent et al., 1986; Trimble, Pree, 1987; Trimble, Hagley, 1988; Trimble et al., 1990). Высокие плотности заселения яблонь *Ph. blancardella* вызывают преждевременное опадение листьев, сокращение сроков созревания и размеров плодов (Pottinger, LeRoux, 1971), а также уменьшают количество завязей плодов на следующий год (Reissig et al., 1982). Повреждение листа цитрусовых растений более чем в 15–20% цитрусовой молью *Ph. citrella* приводит к достоверному снижению урожая (Peña et al., 2000). Повреждение растений *Ph. citrella* на Черноморском побережье РФ (Краснодарский край) снижает годовой прирост листьев до 35% (Фогель, Игнатова, 2003). При этом урожайность лимона, мандарина, апельсина и грейпфрута уменьшается до 25%. Рассмотрим особенности вспышек массового размножения при реализации инвазионной НПВ на примере листовенничной чехлоноски *Protocryptis laricella* (Hübner, [1817]).

Вспышки массового размножения листовенничной чехлоноски *Protocryptis laricella* в Северной Америке. Интродукция листовенниц на новых территориях часто связана со случайным завозом вместе с посадочным материалом видов рода *Protocryptis*. Отсутствие эволюционно сложившихся факторов регуляции провоцирует подъем численности и формирование инвазионных НПВ минёра. Так, интродукция листовенницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в Казахстан привела к тому, что все искусственные посадки этой породы как в лесу, так в озеленительных посадках в населенных пунктах оказались заселены хермесом *Cholodkovskya viridula* (Cholodkovsky, 1911) (Adelgidae) и листовенничной чехлоноской *P. sibiricella* Falkovitsh, 1972 (Гниненко, 1994). При этом в 1991 г. в лесных культурах и

придорожных полосах Кокшетауской области и в районе г. Алматы минёр повреждал лиственницы на 70–80%. Создание культур интродуцента лиственницы сибирской на территории природного парка «Чон-Кемин» (Кыргызстан) спровоцировало в 2001 г. дефолиацию деревьев на величину от 40 до 100% (Габрид, 2016). К концу восьмидесятых годов XX века площадь лиственничников (представленных преимущественно культурами) на территории Литвы составляла около 400 га. Начиная с 1962 г. (лес Дексней) в этих древостоях стали наблюдать увеличение численности лиственничной чехлоноски. Достоверно известен случай существования хронического очага чехлоноски *P. sibiricella* в дендропарке Литовской сельскохозяйственной академии на протяжении 10 лет (Пилецкис, Талмантене, 1978). При этом на момент публикации очаг не имел тенденций к затуханию. Создание лесных культур *Larix decidua* Miller близ промышленного комплекса Колубара в Сербии привело к формированию хронического очага *P. laricella*, просуществовавшего 12 лет (Tabakovic-Tosic et al., 2011). Самым известным случаем стала инвазия *P. laricella* в Северной Америке.

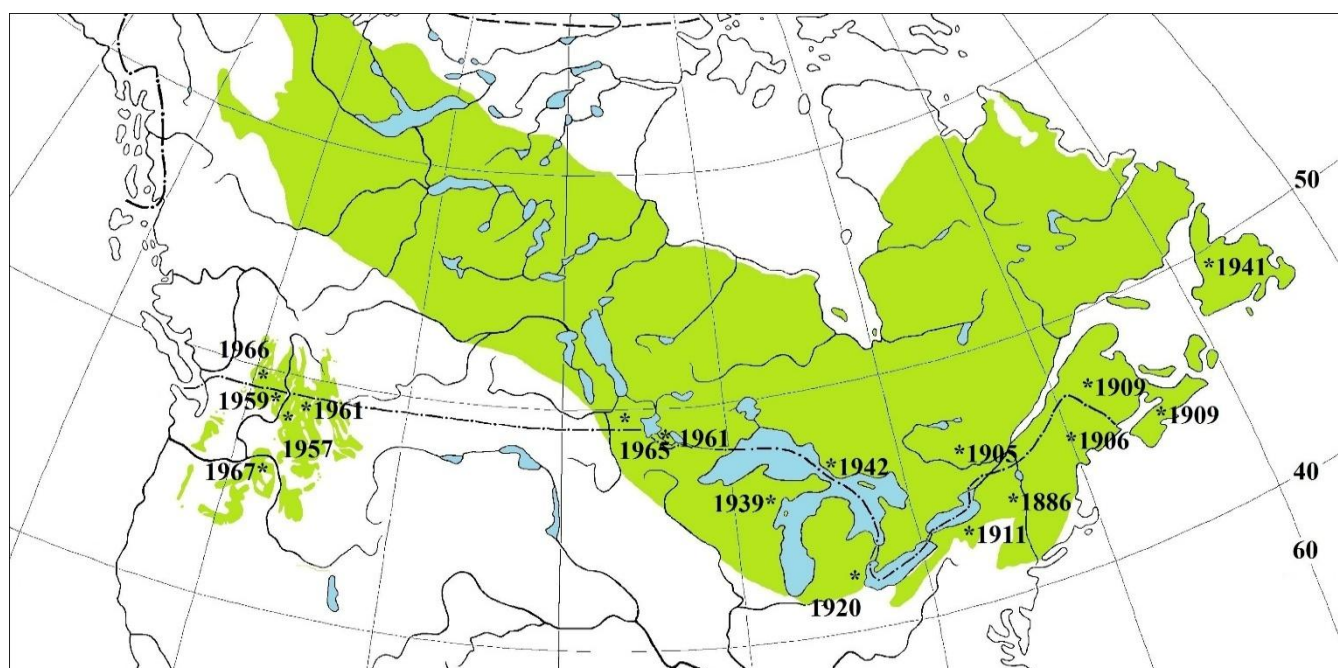


Рисунок 1.3. Карта инвазии лиственничной чехлоноски *Protocryptis laricella* в Северной Америке. Темным цветом показан ареал видов рода *Larix* (по: Ермолаев, 2014)

По всей вероятности, лиственничная чехлоношка *P. laricella* попала в Северную Америку с посадочным материалом из Европы. Впервые моль была обнаружена в 1886 г. в г. Нортгемптоне (Northampton), штат Массачусетс (Hagen, 1886) (Рисунок 1.3). Гусеницы были собраны на тридцатилетних деревьях лиственницы европейской *L. decidua*, растущих вдоль дороги. При этом ранее повреждений на этих деревьях не отмечалось, что скорее всего было связано с малым количеством минёра. В 1905 г. моль была выявлена на лиственницах *L. decidua* близ Оттавы (провинция Онтарио) (Fletcher, 1906), в 1906 г. в штате Мэн (Herrick, 1911). К 1909

г. чехлоноски стала многочисленна как на лиственнице американской *Larix laricina*, так и на лиственнице европейской *L. decidua* на востоке Канады, особенно в провинциях Нью-Брансуик и Новая Шотландия (Herrick, 1912). В 1911 г. чехлоноски была отмечена в г. Итака (Ithaca), а в 1912 г. – в г. Ёлбани (Albany), а также на горном хребте Адирондак (Adirondack) (штат Нью-Йорк) (Herrick, 1911; 1912). К середине 20-х гг. моль была обычна по всей восточной части США и Канады (Needham et al., 1928), и к 1941 г. расширила свой ареал до Ньюфаундленда (Brown, 1942).

Распространение чехлоноски на территории Великих озер было стремительным. Если в начале 20-х гг. моль была известна лишь близ Энн-Арбор (Ann Arbor) штат Мичиган (Webb, 1953), то к 1939 г. минёра уже нашли в северо-восточном Висконсине (MacAloney, 1939). Кроме того, к началу 40-х гг. чехлоноски обошла Великие озера с севера через провинции Квебек и Онтарио (Graham, 1948). Так, в 1942 г. минёра нашли близ г. Солт Сент Мари (Sault Ste. Marie) провинции Онтарио (Cody et al., 1967). В 1961 г. моль обнаружили на западе провинции Онтарио в 32 км юго-восточнее озера Вудс (Woods) (Elliott, Hildahl, 1966). К 1965 г. чехлоноски была выявлена в юго-восточной части провинции Манитоба, куда попала из Онтарио или Миннесоты (Elliott, Hildahl, 1966). Дальнейшей инвазии минёра на территорию провинций Саскачеван и Альберта не произошло (Moody, Cerezke, 1983).

В 1957 г. очаг *P. laricella* площадью 440 км² был обнаружен на лиственнице западной *Larix occidentalis* недалеко от г. Санкт-Мари (Saint Maries) в штате Айдахо (Denton, 1958; Denton, Tunnock, 1972), т.е. более чем в 2 700 км от ближайшего места заселения насаждений лиственницы в Миннесоте. В радиусе 16 км вокруг г. Санкт-Мари плотность заселения зимующих гусениц чехлоноски составляла 3,1 гусениц на 1 брахибласт (далее – гус. / бр.) Причина столь стремительного расширения ареала чехлоноски на запад осталась не известной. Согласно предположению Р. Дентона (Denton, 1979), бабочек минёра могли случайно завезти по железной дороге. Судя по значительной площади очага чехлоноски в год обнаружения, появление моли близ г. Санкт-Мари произошло задолго до 1957 г.

В 1958 г. площадь очагов *P. laricella* была увеличена еще более чем на 60 км² (Denton, 1972). В 1959 г. чехлоноски встречалась практически по всему северному Айдахо и северо-восточному Вашингтону (Denton, 1979). При этом в 1960 г. площадь очагов составила 1 295 км², в 1961 г. – 1 813 км², в 1962 г. – 3 730 км². В 1961 г. минёра впервые обнаружили на северо-западе штата Монтана (Denton, 1979). Быстрому расширению ареала моли, по всей вероятности, способствовали преобладающие ветра северного и северо-восточного направлений. В 1966 г. чехлоноски попала в провинцию Британская Колумбия, где была обнаружена близ г. Россленда (Rossland), а также в долинах рек Як и Салмо (Yahk и Salmo) (Andrews, 1966; Andrews, Geistlinger, 1969). Дальнейшее распространение моли шло севернее города Лардэ (Lardeau) к

северной части озера Кутеней (Kootenay), на запад от горной системы Анархист (Anarchist Mountain) и на восток до реки Кутеней (Kootenay) (Andrews, Geistlinger, 1969). В 1967 г. моль нашли в юго-восточном Вашингтоне и северо-восточном Орегоне (Denton, 1979).

К 1966 г. чехлоноски повреждала более чем 75% насаждений лиственницы северо-восточной части штата Вашингтона, северного Айдахо и северо-западной части штата Монтана (Denton, Tunnock, 1968). В ряде мест плотность зимующих гусениц *P. laricella* достигала величины 2 и более гус. / бр. (Tunnock et al., 1969). Если к 1970 г. моль захватила половину, то к 1982 г. практически весь ареал (1,1 миллиона га) лиственницы *L. occidentalis* (Tunnock, Ryan, 1985). В 1985 г. минёр не был обнаружен лишь в долине реки Элк (Elk) восточнее бывшего г. Моррисси (Morrissey) (Erickson, 1985).

Экологические последствия инвазии лиственничной чехлоноски *P. laricella* могут быть значительными. Хроническая дефолиация лиственниц чехлоноской оказывает достоверное и негативное влияние на состояние ассимиляционного аппарата дерева-хозяина. Так, после четырех и более лет серьезной дефолиации лиственницы западной *L. occidentalis* чехлоноской *P. laricella* на деревьях наблюдали сокращение длины и количества хвоинок в брахибластах (Denton, 1979; Tunnock, Ryan, 1985; Ryan et al., 1987). Тот же эффект был описан после 3–5-летней дефолиации минёром лиственницы европейской *L. deciduas* в Сербии (Tabakovic-Tosic et al., 2011).

Следствием нарушений фотосинтезирующей системы лиственницы является потеря продуктивности дерева. Негативное влияние лиственничной чехлоноски на продуктивность дерева-хозяина отмечено на примерах разных видов лиственниц. Так, исследование культур лиственницы *L. deciduas* близ промышленного комплекса Колубара в Сербии, показало, что 18-летние деревья, подвергшиеся хронической дефолиации *P. laricella*, имели в среднем диаметр ствола на 5,3 см меньше, чем деревья в контроле (Tabakovic-Tosic et al., 2011). У 26-летних деревьев эта разница составляла 8,6 см. Оценка влияния степени повреждения чехлоноской на продуктивность лиственницы *L. laricina* была проведена на двух пробных площадях в провинции Квебек (Benoit, Blais, 1988). При этом на деревьях первой площадки, подвергшихся в 1980 г. 80% дефолиации, приросты по диаметру сократились на 52%. На второй пробной площади лиственницы, поврежденные молью в 1979 г. на 60 и в 1980 г. на 70%, показали потери прироста 48 и 70% соответственно.

Значительное количество исследований посвящено влиянию лиственничной чехлоноски *P. laricella* на продуктивность лиственницы западной *L. occidentalis*. До появления минёра близ г. Сейнт Марис (Saint Maries) в штате Айдахо (в 1957 г.) прирост по диаметру лиственниц в среднем (на примере 1956 г.) составлял 4 мм. Исследования 1962 г. (Tunnock et al., 1969) показали, что средний размер годичного кольца были снижен до 1 мм. Другими словами,

деревья за пять лет потеряли 75% прироста. Для сравнения, неповрежденные деревья за этот же период уменьшили прирост лишь с 4,4 до 3,4 мм, то есть на 23%. Оценка состояния насаждения лиственницы близ Айдахо-Фолс (Fools) (Tunnock et al., 1969; Denton, 1979) показала, что в период сильной дефолиации (начиная с 1963 г.) чехлоносой радиальный прирост деревьев снизился с 3,6 (1963 г.) до 0,3 мм (1967 г.) или за пять лет на 92%. Исследование близ Мэрбл Крик (Marble Creek) (Tunnock et al., 1969; Denton, 1979) показало схожий результат: значительное повреждение лиственницы минёром (начиная с 1962 г.) привело к падению прироста с 2,2 (1962 г.) до 0,1 мм (1967 г.) или за шесть лет на 94%. В обоих случаях за это же время контрольное растение – *Pinus monticola* Douglas ex D. Don, 1932 увеличило средний прирост по диаметру. В 1979 г. анализ прироста лиственницы близ поселка Сальмо (Британская Колумбия) показал, что за годы дефолиации деревьев (1966–1979 гг.) чехлоносой прирост в среднем был на 30% ниже, чем в десятилетие до появления минёра (Erickson, 1985). Исследование лиственниц на двух пробных площадях той же провинции (Alfaro et al., 1991) выявило, что дефолиация деревьев минёром приводит к потере прироста по диаметру около 29%. По другим данным (Tunnock et al., 1969; Tunnock, Ryan, 1985), после пяти лет сильной дефолиации ежегодный прирост по диаметру лиственницы может быть снижен на 97% (с 3,0 до 0,1 мм).

Последствия дефолиации лиственницы чехлоносой могут оказывать влияние на последующую продуктивность дерева. Прирост по диаметру лиственниц *L. occidentalis* в Айдахо вернулся в норму только спустя три года после прекращения дефолиации деревьев лиственничной чехлоносой вследствие выпуска бракониды *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae) (Long, 1988).

Дефолиация лиственницы чехлоносой оказывает негативное влияние на генеративные характеристики дерева. Так, исследование на востоке штата Орегон (Flowers, Kanaskie, 2007) показало, что высокая плотность лиственничной чехлоноски уменьшает количество шишек в кроне дерева и тем самым снижает возможность восстановления леса.

В результате длительного (более 3–4 лет) повреждения лиственниц *P. laricella* усыхают отдельные ветви (Herrick, 1912; McGugan, Coppel, 1962; Andrews, Geistlinger, 1969; Tunnock et al., 1969; Bousfield, 1972; Denton, 1979; Ryan et al., 1987; Pederson, 2006) и даже вершина дерева (Tunnock et al., 1969; Tunnock, Ryan, 1985; Pederson, 2006).

Хроническая дефолиация лиственниц чехлоносой может приводить к необратимому ослаблению и гибели деревьев. Такие случаи известны для лиственницы американской *L. laricina*, например, на острове Ньюфаундленд (Schooley, Pardy, 1981). А также по ареалу лиственницы западной *L. occidentalis* (Tunnock, Ryan, 1985; Ryan et al., 1987), например, в насаждениях северного Айдахо (Schmidt et al., 1976; Denton, 1979), на востоке Орегона (Flowers,

Kanaskie, 2007), северо-востоке Вашингтона (Bousfield, 1972), в Британской Колумбии (Andrews, Geistlinger, 1969).

Причиной гибели ослабленных лиственниц может стать нападение ксилофагов или патогенов растения. В 1967 г. исследование 72 модельных деревьев лиственницы *L. occidentalis*, подвергшихся хронической дефолиации чехлоносой *P. laricella* в северном Айдахо (Tunpock et al., 1969; Denton, 1979), показало, что 11 погибли из-за нападения ксилофагов. Из них 9 деревьев были заселены усачом *Tetropium velutinum* LeConte, 1869 (Cerambycidae). Кроме того, 14 деревьев были поражены патогеном корней *Armillaria mellea* (Vahl.) P. Kumm., 1871 (Physalacriaceae). Четыре дерева были одновременно поражены как усачом, так и патогеном. При этом каких-либо корреляций между смертностью деревьев и характеристиками почвы (влажность, плодородие) обнаружено не было. Аэровоздушное обследование насаждений в мае 1968 г. выявило, что степень повреждения древостоев не имеет связи с плотностью или составом древостоя (Tunpock et al., 1969). Обследование шести пробных площадей с лиственницами *L. occidentalis* в северном Айдахо, сильно дефолированных в течение четырех лет (с 1969 по 1972 гг.) лиственничной чехлоносой, показало гибель $15,9 \pm 5,1\%$ ($n = 6$) деревьев (Tunpock, 1972). Причиной этого стало также нападение на деревья усача *T. velutinum* и/или инфицирование патогеном корней *A. mellea*.

В Северной Америке лиственничная чехлоноска *P. laricella* дважды была объектом биологических программ: в 1930–1950-е гг. на востоке в ареале лиственницы американской *L. laricina* и в 1970–1980-е гг. на западе континента в ареале лиственницы западной *L. occidentalis*.

Первая попытка завести европейских паразитоидов лиственничной чехлоноски в Северную Америку была предпринята в 1928 г. (Cody et al., 1967) и была неудачной. Повторная интродукция произошла в 1931 г. в Канаде близ Бельвиля (провинция Онтарио) (Graham, 1943). В результате были выпущено 20 экз. *Diadegma nanus* Gravenhorst, 1829 (Ichneumonidae). В 1934–1937 гг. на трех пробных площадях провинции были выпущены еще четыре паразитоиды: *Agathis pumila* (Braconidae), *Chrysocharis laricinellae* (Ratzeburg, 1848), *Di cladocerus westwoodii* Westwood, 1832 и *Cirrospilus pictus* (Nees, 1834) (Eulophidae). При этом материал 1931, 1934, 1935, 1937–1939 гг. был из Англии, часть материала 1938 г. из северной Богемии (Чехия). К 1942 г. два вида (*A. pumila* и *Ch. laricinellae*) стали встречаться в массе (Graham, 1943). В период 1942–1947 гг. 38 849 экз. *A. pumila* и 129 920 экз. *Ch. laricinellae* были выпущены в провинциях Квебек, Новая Шотландия, Нью-Брансуик, Онтарио, на островах Ньюфаундленд и Принца Эдуарда (Graham, 1948).

Первая интродукция паразитоидов минёра на территории США была проведена в период 1932–1937 гг. (Clausen, 1978). При этом материал 1932–1935 гг. был из Австрии, 1936 г. из Англии и 1937 г. из Голландии (Dowden, 1934; Dowden, Berry, 1938). Реализация программы

позволила выпустить на территории семи штатов (Массачусетс, Мэн, Коннектикут, Нью-Гэмпшир, Нью-Йорк, Вермонт, Мичиган) 6 579 экз. *Agathis pumila*, на территории шести штатов (те же, кроме штата Мичиган) 24 674 экз. *Chrysocharis laricinellae* и 3 349 экз. *Diadegma laricinellae* (Strobl, 1904), на территории штата Массачусетс по 231 экз. *Diadegma nanus* и *Diadocerus westwoodii*. Как и в Канаде *A. pumila* и *Ch. laricinellae* стали массовыми видами (Clausen, 1978). В дальнейшем в 1937 и 1950 гг. 3712 экз. *A. pumila* было выпущено в Мичигане и 347 экз. в Висконсине. Кроме того, в Висконсине в 1953 г. интродуцировали 443 экз. *Ch. laricinellae*.

Вскоре *Agathis pumila* и *Chrysocharis laricinellae* стали доминирующими видами паразитоидов *P. laricella* по всей восточной части ареала лиственницы *L. laricina*. Например, на острове Ньюфаундленд они заражали до 80% гусениц чехлоноски (Raske, Schooley, 1979). В 1957 г. в южном Онтарио средний паразитизм лиственничной чехлоноски браконидом *A. pumila* составлял от 41 до 67% (Dowden, 1962).

В 1954 г. в штатах Висконсин и Миннесота *Chrysocharis laricinellae* был обилен, а *Agathis pumila* редок (Cody et al., 1967). Однако к 1963 г. картина поменялась. В результате показатель зараженности паразитоидами чехлоноски браконидом достиг 70–95%. При этом во всех случаях эулофида найти не удалось. Тот же самый феномен был показан на острове Ньюфаундленд (Raske, Schooley, 1979). В течение 15 лет после интродукции *Ch. laricinellae* был обычным, а *A. pumila* относительно редким паразитоидом. Но после 1970-х браконид стал абсолютно доминировать и паразитировать до 80% всех гусениц лиственничной чехлоноски.

Согласно работе Дж. Коди и авторов (Cody et al., 1967), этому явлению можно дать следующее объяснение. Когда плотность чехлоноски высока и присутствуют оба паразитоида, популяция *Agathis pumila* создает достаточный запас хозяев для увеличения численности второго поколения *Chrysocharis laricinellae*. Дальнейшее повышение численности эулофида связано с существованием его третьего поколения. Далее происходит резкое падение плотности, как лиственничной чехлоноски, так и бракониды. В течение следующего сезона нехватка *A. pumila* создает эффект бутылочного горлышка для самого *Ch. laricinellae*. В результате эулофид может резко снижать свою численность при низкой плотности чехлоноски.

По мнению Ф. Кведнау (Quednau, 1970a), взаимодействие *Agathis pumila* и *Chrysocharis laricinellae* обеспечивает большую смертность в популяциях лиственничной чехлоноски, чем по оба вида в отдельности, и повышает эффективность биологических методов защиты насаждений лиственницы.

Исследование динамики расселения *Agathis pumila* показало (Graham, 1948), что через год после интродукции зараженность паразитоидами (во всех случаях оценка была произведена в ноябре) в месте выпуска бракониды достигала 90%, в то время как в 3,2 км от этого места

только 1%. На второй год зараженность паразитоидами варьировала от 40% в месте выпуска до 19% на расстоянии 19,3 км. На третий год показатель увеличился до 70% в месте выпуска и до 45% на расстоянии 22,5 км. При этом паразитоид встречался на расстоянии до 25,7 км. На четвертый год в 3,2 км от места выпуска не было обнаружено ни чехлоноски, ни бракониды. При этом максимальное значение зараженности паразитоидами (75%) было обнаружено на расстоянии 20,9 км от точки выпуска, а минимальное (20%) на расстоянии 58 км (Graham, 1948).

В некоторых случаях скорость распространения бракониды может быть существенно выше. Так, *Agathis pumila*, выпущенный в 1950 г. близ Айрон Ривер (Iron River) штат Мичиган, в 1953 г. уже встречался в 80,5 км на восток от места интродукции (Dowden, 1962). Исследование популяций *A. pumila* в Мичигане (Webb, 1953) выявило, что паразитоид распространяется от места выпуска со скоростью приблизительно 33,8 км в год. Исследование популяций *A. pumila* 1954–1963 гг. в районе Великих озер показало, что скорость распространения бракониды чуть больше 48,3 км в год (Cody, 1963).

Итоговые данные по интродукции паразитоидов *P. laricella* в Северной Америке представлены в приложении 3. При создании таблицы были использованы материалы работ (Graham, 1943; 1948; Dowden, Berry, 1938; Dowden, 1962; Denton, 1972; Ryan, Denton, 1973; Ryan et al., 1977; Clausen, 1978; Denton, 1979; Ryan, 1981; Erickson, 1985).

Вторая биологическая программа против *P. laricella* была инициирована после завоза чехлоноски в ареал лиственницы западной *L. occidentalis*. Анализ состояния комплекса аборигенных паразитоидов в ее ареале показал его бедность и неэффективность. В мае 1958 г. было собрано около 4 тысяч экз. чехлоноски (Denton, 1979). Результаты работы позволили выявить три паразитоида: *Conura albifrons* (Walsh, 1861) (Chalcididae), *Pristomerus* sp. (Ichneumonidae) и *Bracon pygmaeus* Provancher, 1880 (Braconidae). При этом зараженность паразитоидами популяций чехлоноски не превышал 4,5% (Denton, 1979). Быстрый рост численности чехлоноски в регионе требовал разработки системы защиты насаждений лиственницы. В связи с этим была начата программа биологического сдерживания численности популяций чехлоноски. В качестве биологического агента был предложен высокоспециализированный браконид *Agathis pumila*.

Таблица 1.1. Зараженность (%) лиственничной чехлоноски браконидом *Agathis pumila* на пяти пробных площадях близ Сейнт Марис (Айдахо) (по Denton, 1972; 1979)

Пробная площадь	Годы				
	1964	1966	1968	1970	1972
Thorn Creek	0	1	0	2	7
Rocky Point	12	15	46	48	38
Saint Joe City	14	46	48	42	50

Indian Canyon	10	16	68	66	43
Calder	0	2	0	1	14

В 1960 г. энтомологи из Северо-восточной лесной экспериментальной станции (штат Коннектикут) вывели более 3,5 тысяч экз. имаго *Agathis pumila* из лиственничной чехлоноски, собранной в Род-Айленде (Rhode Island) (Denton, 1972). Соотношение между полами составило 1 : 1. Транспортировка груза в г. Спокан (Spokane) (штат Вашингтон) была осуществлена самолетом пятью партиями. Смертность браконидов при транспортировке составила от 7 до 70%. В общей сложности 2360 экз. были выпущены в пяти точках в радиусе 48,3 км от города Сейнт Марис (Айдахо) (Dowden, 1962). Несмотря на то, что в дальнейшем паразитоид встречался на всех пяти площадях, значительное увеличение его численности произошло на трех из них только к 1968 г. (Таблица 1.1). При этом расселение браконидов в пространстве с места выпуска было крайне медленным: чуть более 9,5 км. Эффективность паразитоида можно проиллюстрировать на следующем примере. В год выпуска *A. pumila* на пробной площади Индийский Карьон (Indian Canyon) плотность заселения лиственниц зимующими гусеницами чехлоноски была 278 гусениц на 100 брахибластов. Спустя четыре года зараженность паразитоидами достигла 68%. Через восемь лет плотность чехлоноски на этой площади составила менее чем 0,2 гус. / бр. (Denton, 1972; 1979). Дальнейшие поставки браконидов с востока были сорваны вследствие резкого снижения плотности чехлоноски в 1961 г. (Denton, 1972).

С целью выращивания и распространения браконидов по ареалу *L. occidentalis* в 1964 г. была принята программа импорта с востока Северной Америки большого количества зараженных *Agathis pumila* зимующих гусениц чехлоноски (Terrell, Denton, 1965). В марте 1964 г. были исследованы 11 пробных площадей в штатах Мэн, Вермонт и Нью-Гэмпшир. Образцы ветвей лиственницы, содержащие зимующих гусениц чехлоноски третьего возраста, были доставлены в лабораторию штата Монтана (Missoula). Зараженность *P. laricella* браконидом оценили при вскрытии. В качестве рабочего материала была выбрана популяция минёра из Рутлэнда (Rutland, Vermont), паразитированная *A. pumila* на 78%. В конце марта в Монтане было выкопано около 150 небольших, свободных от чехлоноски, лиственниц. Деревья были привезены в Айдахо, где была развернута полевая лаборатория. Деревья выращивали в трех закрытых садках. Далее ветви лиственницы из Рутлэнда привязывали к ветвям растущих в садках деревьев. Весной гусеницы минёра перешли на выращиваемые растения и к июню дали имаго. В течение июля вышли имаго *A. pumila*. В 1964 г. было получено 10 033 экз. браконидов. Из них 5 200 экз. были помещены в экранированные тканью деревья с чехлоноской для получения локальных колоний, 3 216 были свободно выпущены на трех пробных площадях (Terrell, Denton, 1965).

Для продолжения работы в 1965 г. была выбрана популяция листовенничной чехлоноски из штата Массачусетс (Windsor), паразитированная *Agathis pumila* на 66% (Terrell, Denton, 1966). В общей сложности в лаборатории было получено 29 340 экз. бракониды. Для получения локальных колоний около 12 000 самок паразитоида было помещено в экранированные тканью листовенницы с чехлоноской. Схожие работы продолжались в период 1966–1969 гг.

Полученных браконидов выпускали в различных частях ареала *L. occidentalis*. Так, к 1969 г. *Agathis pumila* был интродуцирован на 318 пробных площадях в штатах Монтана и Айдахо, 59 в северо-восточной части Вашингтона и 2 в провинции Британская Колумбия (Denton, 1979). В ряде мест увеличение численности бракониды было стремительным. Например, на пробной площади в штате Монтана (Noxon Rapids Dam) в 1964 и 1965 гг. было выпущено 877 и 400 экз. бракониды соответственно. К 1967 г. вскрытие зимующих гусениц чехлоноски третьего возраста показало 36,6% заражение *A. pumila*. В дальнейшем популяция минёра на этой площади была использована как источник получения паразитоида.

Массовая интродукция паразитоида оказалась весьма успешной. Так, в период с 1967 по 1972 гг. исследование 270 пробных площадей показало, что встречаемость бракониды в регионе составила 47%, а зараженность паразитоидом варьировала от 0,1 до 90% (Flavell, 1979).

Следующим этапом в защите листовенничных насаждений стала интродукция паразитоидов, альтернативных бракониду. В 1972 г. на территории штатов Вашингтон и Айдахо был осуществлен выпуск 240 экз. *Chrysocharis laricinellae* и 513 экз. *Dicladocerus westwoodii*, собранных из Англии и Австрии (Ryan, Denton, 1973). В 1974 г. интродуцировали еще четыре новых вида паразитоида: *Necremnus metalarius* (Walker, 1839), *Elachertus fenestratus* Nees, 1834, *Dicladocerus japonicus* (Ashmead, 1904) и *Diadegma laricinellum* (Stobl, 1904) (Ryan et al., 1975; 1977).

Дальнейшие исследования показали, что только *Chrysocharis laricinellae* успешно прошел акклиматизацию и стал увеличивать свою численность. В 1973 г. в Айдахо (Hope) эулофид показал паразитизм листовенничной чехлоноски в диапазоне 10–20% (Ryan et al., 1974). Оценка состояния популяций *Ch. laricinellae* в 1977 г. (Ryan, Theroux, 1981) показала, что эулофид широко распространился по ареалу *L. occidentalis* и встречался в штатах Вашингтон, Орегон, Айдахо, Монтана и провинции Британская Колумбия. При этом паразитоид был обнаружен на 98 пробных площадях из 166 исследованных (59%), а показатель зараженности составил до 68%.

В дальнейшем численность *Agathis pumila* и *Chrysocharis laricinellae* в регионе стала значительно расти. Так, сравнение результатов паразитирования чехлоноски *P. laricella* в 1977 (Fravell, 1979) и в 1980 г. (Niwa, Hard, 1981) в штатах Айдахо и Монтана на пробных площадях, где ранее были выпущены *A. pumila* и *C. laricinellae* с контролем, показало значительное

увеличение доли паразитированных особей на опытных площадях (от 1,5 до 2,7 раза). Исследование 1979–1980 гг. в Северном Айдахо выявило, что *A. pumila* и *Ch. laricinellae* составили 61 и 13% от общего числа выведенных паразитоидов соответственно (Ismail, Long, 1982). Оценка заселения паразитоидами *P. laricella* в 1985 г. двенадцати пробных площадей в штате Монтана (Flathead National Forest) (Tunnock, Bousfield, 1985), показала, что величина паразитирования варьирует от 4 до 60% (средний показатель – 25,2%). При этом встречаемость *A. pumila* составила 91,7%, *Ch. laricinellae* – 66,7%. Средний процент паразитирования видов составил 15 и 7,2% соответственно.

Следует отметить, что *Agathis pumila* не всегда успешно акклиматизировался в новых для него местах. Так, исследование комплекса паразитов *P. laricella* в провинции Британская Колумбия (Arrow Creek) спустя пять лет после выпуска браконида показало его полное отсутствие (Miller, Finlayson, 1977b). Основной причиной гибели паразитоида в ряде насаждений стало несоответствие местных абиотических условий с экологическим стандартом вида (Ryan, 1981).

Значение паразитоидов в регуляции численности лиственничной чехлоноски *P. laricella* было убедительно показано в цикле работ Р. Райена (Ryan, 1983; 1985; 1990; 1997). С этой целью в Голубых горах (Blue Mountains) (штаты Орегон и Вашингтон) было заложено 13 пробных площадей. Исследование одиннадцатилетней (с 1972–1982 гг.) динамики численности чехлоноски до времени выпуска паразитоида показало, что плотность зимующих гусениц минёра постоянно асимптоматично колебалась близ плотности 1 гус. / бр. По мнению автора, основную роль в сдерживании численности чехлоноски в этот период сыграл лимит кормового ресурса (Ryan, 1983). При этом паразитизм местных паразитоидов был обратно зависим от плотности *P. laricella*. Комплекс аборигенных паразитоидов был представлен *Conura albifrons* (Walsh, 1861) (Chalcididae), *Mesopolobus verditer* Norton, 1869 (Pteromalidae) и *Dicladocerus nearcticus* Yoshimoto, 1976 (Eulophidae) (Ryan, 1985).

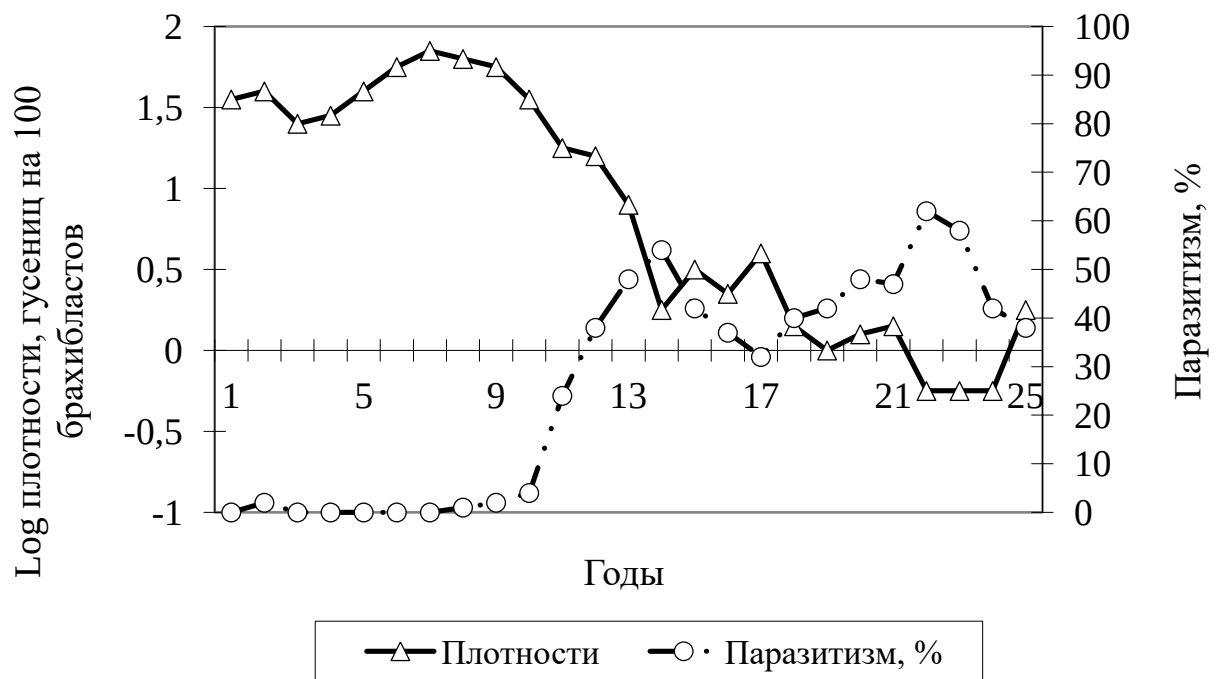


Рисунок 1.4. Динамика плотности лиственничной чехлоноска *P. laricella* и паразитизма бракониды *Agathis pumila* на 13 пробных площадях в Голубых горах (Blue Mountains) в течение 1972–1995 гг. (по: Ryan, 1990; 1997)

Численность интродуцированных в регион паразитоидов – бракониды *Agathis pumila* и хальцида *Chrysocharis laricinellae* – была незначительной на протяжении 5–6 лет после их выпуска, но в 1980–1983 гг. стала увеличиваться (Ryan, 1985). В 1982 г. оба вида были обнаружены на всех пробных площадях. К 1983 г. их общий зараженность паразитоидами достигла 10% на 12 из 13 площадей. При этом в 1980–1981 гг. доминировал *Ch. laricinellae*, в 1982–1983 гг. – *A. pumila*. В период 1980–1983 гг. общий паразитизм положительно и достоверно увеличивался с ростом плотности заселения деревьев чехлоноска (Ryan, 1985).

Дальнейшее значительное повышение численности бракониды привело к резкому снижению и стабилизации плотности лиственничной чехлоноска (Рисунок 1.4) (Ryan, 1990; 1997). При этом средняя зараженность паразитоидами *Agathis pumila* колебалась в диапазоне 40–60%. К 1995 г. плотность лиственничной чехлоноска составила всего лишь 0,016 гус. / бр. В 2010 г. анализ 13 площадок, заложенных Р. Районом (Ryan, 1990; 1997), показал также низкую плотность заселения деревьев в среднем 0,073 гус. / бр. (Oester, Shaw, 2012). При этом показатель зараженности паразитоидом *A. pumila* варьировал по пробным площадям от 1,8 до 53,4%.

Таким образом, фундаментальной причиной длительных вспышек массового размножения лиственничной чехлоноска *P. laricella* в Северной Америке было отсутствие эффективных факторов регуляции численности минёра (Van Driesche et al., 1996). Прекращение

вспышек как на востоке, так и на западе континента произошло в результате интродукции европейских высокоспециализированных видов паразитоидов.

1.4. Заключение

В первой части главы рассмотрены особенности биологии чешуекрылых-минёров, влияющие на динамику численности этих видов. Среди наиболее важных можно выделить следующие:

Трофическая специализация чешуекрылых-минёров связана с жизненной формой (дерево – куст – трава) и местом минирования (верхняя или нижняя сторона листа) кормового растения. Узкая специализация на уровне родов растений определяет высокую эффективность потребления пищи.

Малые размеры бабочек ограничивают потенциальную плодовитость видов (по сравнению с другими чешуекрылыми) и самостоятельную миграционную активность имаго.

Среди минёров преобладает яйцекладка по одному яйцу. Такое поведение самок обеспечивает максимальное распределение потомства в пространстве и потенциально снижает внутривидовую конкуренцию гусениц.

Индивидуальное развитие большинства видов чешуекрылых-минёров связано с одним экземпляром кормового растения. Развитие всех постоянных минёров ограничено одним листом, большинства факультативных минёров – одной кроной. В отличие от свободноживущего филлофага гусеница минёра не может поменять кормовое растение, например, при нехватке корма при перенаселении. Это определяет существование факторов смертности, зависящих от плотности заселения: как через внутривидовую конкуренцию гусениц, так и через физиологическое состояние кормового растения-хозяина.

Среди представителей третьего трофического уровня наибольшее значение для динамики численности минёров имеют паразитоиды. Видовое разнообразие комплексов паразитоидов минёров среди фитофагов является наиболее высоким. Смертность гусениц минёров от патогенов (по сравнению со свободноживущими филлофагами) низка.

Во второй части главы рассмотрены примеры вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при реализации популяционных волн разных типов.

Таблица 1.2. Характеристики вспышки массового размножения минирующих чешуекрылых при реализации популяционных волн разных типов

Название / тип ПВ	Характеристика				
	вид	вспышка	период	эффективность	экологический и

	минирующего чешуекрылого	массового размножения	существования эруптивной плотности	биотических факторов в популяциях минёра	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

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 1.2). 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.

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.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Ермолаев, 2014; 2019; 2024a; 6; Ermolaev et al., 2025.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований

2.1. Объекты 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* (Herrich-Schäffer, 1855), тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* (Treitschke, 1833), липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata, 1963) (Gracillariidae) и лиственничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972 (Coleophoridae).

2.1.1. Особенности биологии осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella*

Осиновая моль-пестрянка *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) относится к подсемейству Lithocolletinae, входящему в состав семейства молей-пестрянок Gracillariidae отряда Lepidoptera.

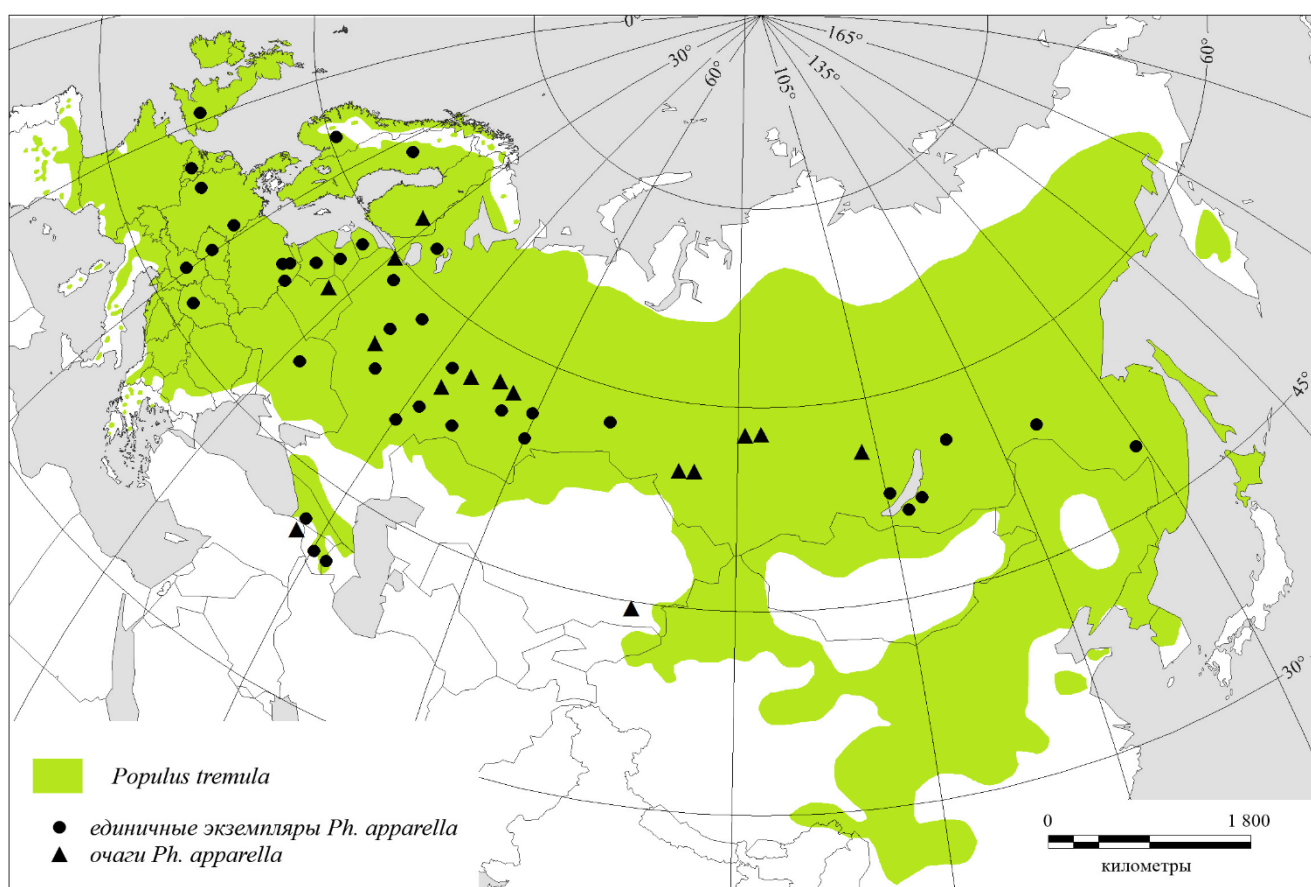


Рисунок 2.1. Распространение осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* в Евразии (по: Ермолаев и др., 2019, с изменениями)

Распространение. Первичный ареал минёра охватывает значительную часть Евразии (Рисунок 2.1). В Европе минёр отмечен в Великобритании (Agassiz et al. 2016), Норвегии (Aarvik et al., 2017), Швеции (Svensson, 1975; Aarvik et al., 2017), Финляндии (Селиховкин и др., 2016 а; Aarvik et al., 2017), Бельгии (De Prins, 2016), Дании (Aarvik et al., 2017), Германии (Herrich-Schäffer, 1855; Schütze, 1902), Польше (Vidal, Buszko, 1990), Австрии (Knitschke, 1927), Словакии (Kollár, 2007; Kollár, Hrubik, 2009), Венгрии (Fazekas, 2002; Pastorális, 2010; Fazekas, Schreurs, 2014), Эстонии, Латвии, Литве (Aarvik et al., 2017), Белоруссии (Синчук и др., 2017; 2018) и Украине (Лаврух, 1966; Лісовий и др., 2017а; б). Помимо этого, вид обнаружен на Кавказе (Азербайджан, Армения, Грузия (Кузнецов, 1981)), в Малой (Турция (Tozlu et al., 2002)) и Центральной Азии (Казахстане (Вредные..., 1949; Шлыков, 1952)).

На территории РФ *Ph. apparella* известен в следующих регионах: в Калининградской (Синёв, Шаповал, 2013), Ленинградской (Львовский, 1994; Селиховкин и др., 2016а; б; Селиховкин и др., 2018), Новгородской (Селиховкин и др., 2016а), Тверской (Коробков, Барышникова, 2017), Ярославской (Клепиков, 2005), Московской (Белова, 1985б; Белова, Белов, 1999; 2004), Тульской (Большаков и др., 2010), Липецкой (Большаков и др., 2015), Самарской (Аникин и др., 2016), Ульяновской области (Мищенко, Золотухин, 2003; Аникин и др., 2016), Саратовской (Аникин и др., 2016; Барышникова, 2018), Волгоградской (Аникин и др., 2016), Свердловской (Бельская, Воробейчик, 2013), Челябинской (Ольшванг и др., 2004), Тюменская (Кириченко и др., 2018), Омской (Кириченко и др., 2018; Князев и др., 2018; Knyazev, 2022), Новосибирской (Криволицкая, 1962; Селиховкин, 1989; Кириченко и др., 2018; 2019а; 2023), Томской (Коломиец, 1965), Кемеровской (Криволицкая, 1962), Иркутской (Томилина, 1973; Селиховкин, 1992; 1996; 2011), Амурской (Дубатолов и др., 2014) области, в Республиках Карелия (Кутенкова, 1986; 1989), Татарстан (Селиховкин и др., 2014), Башкортостан (Баянов и др., 2015; Аникин и др., 2016; Исмагилов и др., 2020), Хакасия (Кириченко и др., 2018), Бурятия (Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Кондаков и др., 1979), Саха (Кириченко и др., 2018), а также в Чувашской (Ластухин, 2010) и Удмуртской Республиках (наши данные), в Пермском (наши данные), Алтайском (Кириченко и др., 2018; 2019а; 2023), Красноярском (Криволицкая, 1962; Акулов и др., 2018; Кириченко и др., 2018), Забайкальском (Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Кондаков и др., 1979) и Хабаровском крае (Барышникова, Дубатолов, 2016).

Первичный ареал *Ph. apparella* можно условно разделить на две части: центральноевропейскую и восточноевропейско-азиатскую.

В первой части ареала минёр крайне редок. За последние сто лет не было обнаружено ни одного экземпляра *Ph. apparella* ни в Германии (Nuss et al., 2000), ни в Чехии (Laštůvka, Liška, 2011). Из-за отсутствия достоверных находок минёр был удален из списков видов фауны Словакии (Tokár et al., 2010). Нет его и в современном списке бабочек Австрии (Huemer,

Tarmann, 1993). Крайне редко *Ph. apparella* встречается в Венгрии (Fazekas, Schreurs, 2014). Об отсутствии какой-либо заметной численности вида в Центральной Европе говорит и тот факт, что в фундаментальных сводках, посвященных насекомым-паразитоидам (Fulmek, 1962; Bouček, Askew, 1968), минёр в качестве возможного хозяина даже не упоминается.

Во второй части ареала *Ph. apparella* даёт вспышки массового размножения. Очаги минёра были отмечены в РФ, например, в Ленинградской, Новгородской (Селиховкин и др., 2016а; б) и Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2009) областях, в Республике Татарстан (Селиховкин и др., 2014), Удмуртской Республике, Пермском крае (наши данные), Новосибирской (Криволицкая, 1962; Селиховкин, 1989) и Кемеровской областях, Красноярском крае (Криволицкая, 1962), а также в Белоруссии (Синчук и др., 2018), Финляндии (Селиховкин и др., 2016а; б), Казахстане (Вредные..., 1949; Шлыков, 1952) и Турции (Tozlu et al., 2002). Реализация эруптивной (более 1 минны на лист) (Auerbach et al., 1995) плотности заселения происходит повсеместно в насаждениях с участием осины (вне зависимости от степени антропогенной нагрузки) и часто носит хронический характер. При этом плотность заселения одного листа *P. tremula* может достигать и 10 (Криволицкая, 1962; Селиховкин и др., 2016а; Синчук и др., 2017), и даже 20 мин на лист (Ефремова и др., 2011). Максимально плотность – 26 мин на лист (Tozlu et al., 2002).

Вторичный ареал *Ph. apparella* был сформирован в США и Канаде (Davis, Deschka, 2001). Минёр был впервые обнаружен на территории Северной Америки в 1861 г. (Clemens, 1861).

Кормовые растения. В Евразии осиновая моль-пестрянка *Ph. apparella* может проходить развитие на 4 видах рода *Populus*: *P. alba* Linnaeus, 1753, *P. nigra* Linnaeus, 1753, *P. simonii* Carrière, 1867 и *P. tremula* Linnaeus, 1753, а также на некоторых видах *Salix* spp. (Приложение 4). Основным кормовым растением минёра является осина (*Populus tremula*) (Рисунок 2.2), общая площадь ареала которой в Евразии составляет 24 320 000 км². Согласно классификации Ю.Н. Баранчикова (1987б), минёр является широким олигофагом.

Особенности цикла развития. Осиновая моль-пестрянка *Ph. apparella* в течение вегетации даёт одну генерацию. Эта особенность была отмечена ранее как в первичном (Западная Сибирь (Криволицкая, 1962), Турция (Tozlu et al., 2002)), так и во вторичном (Канада (Martin, 1956), США (Auerbach, 1991)) ареале минёра. Морфологические особенности разных стадий развития *Ph. apparella* детально описаны в ряде работ (Martin, 1956; Криволицкая, 1962). В Удмуртии *Ph. apparella* также имеет однолетнюю генерацию. Стадии развития *Ph. apparella* показаны на рисунке 2.3. Выход вида с зимовки происходит в мае. Моль летает в сумерках, хорошо летит на свет (Мищенко, Золотухин, 2003; Ластухин, 2010; Большаков и др., 2015; Барышникова, Дуботолов, 2016; Коробков, Барышникова, 2017), днем сидит на стволах и

побегах (Клепиков, 2005). Далее происходит спаривание. В начале июня самки откладывают яйца по одному на нижнюю сторону листа. Эмбриональное развитие гусениц длится 10–14 дней. В



Рисунок 2.2. Повреждения, нанесенные гусеницами *Ph. apparella*, на осине (*Populus tremula*) (фото И.В. Ермолаев)





Рисунок 2.3. Стадии развития осиновой моли-пестрянки *Ph. apparella*: яйцо (А), гусеница (В), куколка (С), имаго (D) (фото И.В. Ермолаев)

течение месяца гусеница проходит пять возрастов и формирует в листе овальную мину. Мина хорошо заметна с верхней стороны листа (Рисунок 2.2). Окукливание происходит внутри мины. Продолжительность стадии куколки составляет 7–10 дней. Перед выходом имаго куколка прорывают нижний эпидермис листа, и появляется на 2/3 над его поверхностью.

Энтомофаги. Исследования, посвященные анализу факторов смертности и их роли в динамике численности популяций *Ph. apparella* в первичном ареале минёра, ранее не проводили. Среди энтомофагов были выявлены только паразитоиды.

Видовая структура паразитоидов *Ph. apparella* в Западной Европе изучена слабо. На территории Германии был выявлен *Pholetesor nanus* (Reinhard 1880) из сем. Braconidae (Herting, 1975), на территории Польши – четыре вида Eulophidae (*Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834), *Cirrospilus elegantissimus* Westwood, 1832, *Chrysocharis nephereus* (Walker, 1839) и *Achrysocharoides splendens* (Delucchi, 1954)) (Vidal, Buszko, 1990).

Комплекс паразитоидов минёра на территории РФ исследован неравномерно. На территории Московской области было выявлено 4 вида эвлофид (*Phygadeuon agraulis* (Walker, 1839), *Sympiesis sericeicornis*, *Cirrospilus pictus* Nees, 1834 и *Chrysocharis albipes* (Ashmead, 1904)) (Gokhman et al., 2014), на территории Ульяновской области – 22 вида: *Phygadeuon agraulis*, *P. pectinicornis* (Linnaeus 1758), *P. soemius* (Walker 1839), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. gordius* (Walker, 1839), *S. sericeicornis*, *Diauliniopsis arenaria* (Erdős 1951), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. elegantissimus*, *C. lyncus* Walker, 1838, *C. viticola* (Rondani, 1877), *C. vittatus* Walker, 1838, *Hyssopus geniculatus* (Hartig, 1838), *H. nigrifolius* (Zetterstedt, 1838), *Chrysocharis amarus* (Walker, 1839), *Ch. eurynota* Graham, 1963, *Ch. laomedon* Walker, 1839, *Ch. nautius* (Walker, 1846), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. submutica* Graham, 1963, *Ch. viridis* (Nees, 1834), *Minotetrastichus frontalis* Nees, 1834. (Ефремова и др., 2009; Ефремова, Мищенко, 2009; Ефремова и др., 2011). Доминировали *M. frontalis*, *P. agraulis* и *P. soemius*.

На территории Западной Сибири было выявлено всего два вида (*Closterocerus trifasciatus* Westwood, 1833 (Eulophidae) (Криволуцкая, 1962) и *Pholetesor circumscriptus* (Nees, 1834) (Braconidae) (Криволуцкая, 1962; Коломиец, 1965; Тобиас, 1971)). Таким образом, ранее было выявлено 29 видов паразитоидов *Ph. apparella*: 27 видов из семейства Eulophidae и 2 вида из семейства Braconidae.

2.1.2. Особенности биологии тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella*

Тополовая моль-пестрянка *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) относится к подсемейству Lithocolletinae, входящему в состав семейства молей-пестрянок Gracillariidae отряда Lepidoptera.

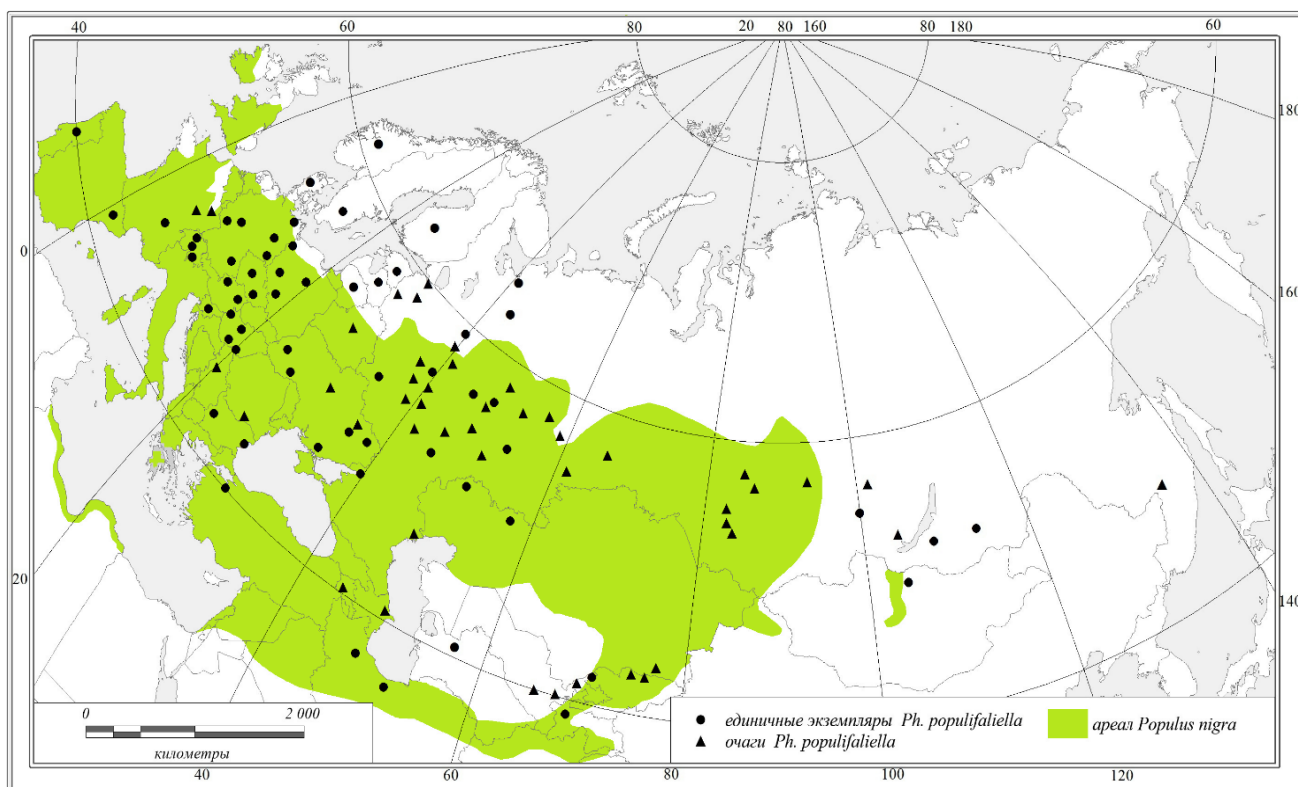


Рисунок 2.4. Ареал тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (по: Ермолаев и др., 2020, с изменениями)

Распространение. *Ph. populifoliella* – аборигенный евроазиатский вид (Рисунок 2.4). В Европе минёр был отмечен в Норвегии, Швеции, Финляндии (Aarvik et al., 2017), Португалии (Corley et al., 2006), Испании (Cuni y Martorell, 1881), Франции (Macquart, 1852; Jourdheuille, 1893; De Gaulle, 1907; Joannis, 1918; Otten, 1940; Hubault, 1948; Kozlovsky, 1955; Mutanen et al., 2016), Нидерландах (Gielis, 2009), Дании (Aarvik et al., 2017), Германии (Nicelli, 1851; Stainton, 1857; Wilde, 1860; Kaltenbach, 1874; Heyden, 1882–1883; De Dalla Torre, 1898; Eckstein, 1933;

Otten, 1940; Rench, 1952; Delucchi, 1958; Mutanen et al., 2016), Швейцарии (Stainton, 1857; Buckler, 1876–1877), Италии (Arru, 1966; Glerean, Triberti, 2014), Австрии (Stainton, 1857; De Dalla Torre, 1898; Mitterberger, 1921; Knitschke, 1927; Huemer, Termann, 1993), Словении (Lesar, Habeler, 2005), Польше (Stainton, 1857; Buszko, 1990; Vidal, Buszko, 1990), Чехии (Uzel, 1912; Bouček, 1959a; b 1965; Šefrová, 2005; Laštůvka, Liška, 2011), Словакии (Capek, 1963), Венгрии (Szeleneyi, 1941; Györfi, 1942; 1944; Erdős 1954; 1956; Szócs, 1959b; 1965; Fazekas, 2002; Fazekas, Schreurs, 2010), Сербии (Mijin, 1960; Kereši et al., 2016; Главендекич, 2024), Эстонии (Kuusik, 1967; Aarvik et al., 2017), Латвии (Aarvik et al., 2017), Литве (Ivinskis et al., 2009; Aarvik et al., 2017), Беларуси (Машнина, 1963; Горленко, Панько, 1967; 1972; Мержеевская и др., 1976; Галынская, Гаранович, 2009; Евдошенко, Сауткин, 2012; Чумаков, Лозинская, 2015; Синчук, Трещева, 2016; 2017б; Трещева 2017а; б; Синчук и др., 2018; Синчук, 2020; Синчук и др., 2020; Мартынов и др., 2021; Миронович и др., 2023; Синчук, 2023; Синчук и др., 2024), Украине (Мокржецкий, 1902; Вальх, 1913; Аверин, Галков, 1914; Аверин, 1915а; б; Загайкевич и др., 1963; Тимченко, Тремль, 1963; Лаврух, 1966; Дмитриев, 1969; Коломиец, 1984; 1995; Капітоненко, 1998; Карлащук и др., 2000; Дрозда и др., 2014; Пономарёва, Бессонова, 2016; Лісовий и др., 2017а; б; Kukina et al., 2021), Румынии (Caradja, 1920) и Болгарии (Soffner, 1967; Иванов, Славов, 1986; Балевски, Томов, 1997).

В Евразии (помимо регионов РФ) вид известен на территории Западной (Турция (Koçak, Kemal, 2009; Beyarslan, 2015; 2017; Gümüş, Avci, 2015), Армения (Авакян, 1956; Мирзоян, 1963; 1977), Азербайджан (Ахундова, 1957; Ахундова-Туаева, 1958)), Южной (Иран (Babmorad, Sadeghi, 2004; Zargaran et al., 2008; 2010; Sadeghi et al., 2011; Lotfalizadeh, Delvare, 2011; Sadeghi et al., 2011; 2012; Žikić et al., 2014; Abolhassanzadeh et al., 2017; Lotfalizadeh et al., 2017; Hesami et al., 2018; Sadeghi et al., 2020; Rajaei et al., 2023)), Центральной (Казахстан (Штейнберг, 1950; Мартынова, 1952; 1953; Шлыков, 1952; Петров, 1953; Никольская, Кяо, 1954; Скопин, 1957; Довнар-Запольский, 1965; Ломакина, 1967; Айбасов, 1974; Noreika, Puplėsis, 1992a; Anikin et al., 2004; Отчёт..., 2016), Туркменистан (Плотников, 1915; Нореика, 1991), Узбекистан (Плотников, 1926; Вредные..., 1949; Довнар-Запольский, 1965; 1969), Таджикистан (Noreika, Puplėsis, 1992b), Киргизия (Прутенский и др., 1954; Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1958; 1959; 1965; Довнар-Запольский, 1965; 1969; Романенко, 1981; Габрид, 2004; Габрид и др., 2018; Темиркул, 2018; Габрид, 2021; Темиркул, Токторалиев, 2023) и Северо-Восточной Азии (Монголия (Довнар-Запольский, Томилова, 1978)).

На территории РФ *Ph. populifoliella* встречается в Ленинградской (Фролов, 1948; Строков, 1956; Стадницкий, Гребенщикова, 1984; Селиховкин, 1992; Львовский, 1994; Бондаренко, 2008; Селиховкин, 2010; 2012; Подоляцкая, 2011; Селиховкин и др., 2012; Селиховкин и др., 2016 а; б; Селиховкин и др., 2018; 2019; Мамаев, 2019; Ситникова, 2019; Буй

Динь Дык и др., 2020а; б; Мамаев, 2020; Мамаев и др., 2020; Селиховкин и др., 2020а; б; Буй
 Динь Дык, 2021; Селиховкин, 2024в), Псковской (Клюшкин, 1959), Новгородской (Селиховкин,
 1992) Вологодской (Николаев, Корб, 2015; Ярушкина, 2016), Архангельской (Kozlov et al.,
 2017), Ярославской (Клепиков, 2005), Смоленской (Шмытова, 2005а), Брянской (Ситникова,
 2019; Селиховкин и др., 2020а), Московской (Предтеченский, 1930; Кулагин, 1934; Полежаев,
 1934; Румянцев, 1934; Nikolskaya, 1934; Конаков и др., 1935; Sokaпowsky, 1936; Буковский,
 1938; Строков, 1950; Княжецкий, 1951; Берденникова, 1952; Белосельская, 1955; Волков, 1955;
 Строков, 1956; Клюшкин, 1959; Белова, 1981в; г; 1985а; Михайлова, 1985; Сулханов, 1986;
 Белова, Воронцов, 1987; Белова, 1987б; Козаржевская, Князятова, 1987; Синадский, 1988;
 Сулханов, 1989; Проворова, 1990; Сулханов, 1990; 1992а; б; Белова, 1994; Сулханов, 1995а; б;
 1996; Белова и др., 1998; Белов, 2000а; Голосова, Кузьмичев, 2000, Мозолева и др., 2000;
 Белова, Белов, 2004; Белов, 2011; Кузьменко, 2011; Plocin, Reutskaya, 2015; Glushakova,
 Kashalkin, 2023), Калужской (Клюшкин, 1959; Шмытова, 2005б; 2007), Тульской (Большаков,
 2003; Барышникова, Большаков, 2004; Огороков, 2020), Липецкой (Большаков и др., 2020),
 Воронежской (Конаков и др., 1935), Ивановской (Молчанова, 1956; Клюшкин, 1959),
 Владимирской (Усков, 2004), Нижегородской (Воронцов, 1926; Nikolskaya, 1934; Лебедев,
 Чигаров, 1985; Хрынова, 1988; Ануфриев, Баянов, 2002; Скоков, Клишина, 2012; Корб, 2014;
 Корб и др., 2020), Пензенской (Клюшкин, 1959; Большаков и др., 2006), Ульяновской
 (Мищенко, Золотухин, 2003; Ефремова и др., 2011; Мищенко, 2011; Аникин и др., 2016;
 Казакова, Мищенко, 2019), Самарской (Сачков, 1989; Аникин и др., 2016), Саратовской
 (Сахаров, 1947; Аникин и др., 2016), Ростовской (Моисеев, Моисеева, 1970), Астраханской
 (Сахаров, Шембель, 1914; Молчанова, 1956), Кировской (Круликовский, 1904; 1907; Наумов,
 1964; Леви, 1967; Чарушина, Шернин, 1974; Целищева, 2011), Свердловской (Колосов, 1918;
 Пентин, 1939; Горчаковская и др., 1958; Ширшова, 1958; Данилова, 1970; 1973; 1974; 1976;
 1981а; б; 1983; Данилова и др., 1984; Трусевич, 1981; 1982; Богачёва, 2012; Епанчинцева,
 Максимов, 2016; Максимов и др., 2016; Богачёва, Замшина, 2017; Богачева и др., 2018;
 Воробьева и др., 2020), Челябинской (Распопов, Малоземов, 1962; Трусевич, 1982),
 Оренбургской (Мартынова, 1953), Тюменской (Трусевич, 1982; Кириченко и др., 2018), Омской
 (Кириченко и др., 2018; Князев и др., 2018; Кпуазев, 2022), Новосибирской (Черепанов,
 Криволуцкая, 1960; Криволуцкая, 1961; Миняйло, Христова, 1973; Миняйло, Азаренко, 1978;
 Селиховкин, 1989; 1992; Денисова, Селиховкин, 1990; Коломиец, Богданова, 1992; Селиховкин,
 1996; Бакулин, 2005; Селиховкин, 2010; Дубатолов, 2013; Кириченко и др., 2018; 2023),
 Томской (Внуковский, 1926; Пospelова, 1965; Фёдорова, Конусова, 2013; Фёдорова, Савчук,
 2013; Кириченко и др., 2018; 2023), Кемеровской (Баранник, 1979; 1981; Еремеева, 1998; 2008;
 Кириченко и др., 2018), Иркутской (Фролов, 1948; Томилова, 1973; Денисова, Селиховкин,

1990; Селиховкин, 1992; 2010; Кириченко и др., 2018; 2023) Амурской (Kirichenko et al., 2019a) областях, в Пермском (Пентин, 1939), Алтайском (Селиховкин, 1992; Кириченко и др., 2018; Ситникова, 2019; Селиховкин и др., 2020a), Красноярском (Селиховкин, 1992; Турова, 1996; Гродницкий, 1997; Кириченко и др., 1997; Кириченко, 1998; Турова, 1998a; б; Кириченко, 1999; 2000; Секретенко и др., 2002; Баранчиков, Белова, 2004; Тарасова и др., 2004; Тарасова, Санина, 2004; Григорьев и др., 2005; Kirichenko, 2005; Кириченко и др., 2009a; Хлыстова, 2012; Секретенко и др., 2013; Акулов и др., 2018; Кириченко и др., 2018; Чернявский и др., 2018; Солтанов, 2020; Кириченко и др., 2023), Забайкальском (Томилова, 1973; Кириченко и др., 2018) и Хабаровском (Юрченко, 2006; Барышникова, 2016, Kirichenko et al., 2019a) краях, а также Чувашской (Ластухин, 2007), Удмуртской Республиках (Рощиненко, 1972; Ермолаев, Трубицын, 2009, Ермолаев и др., 2011b; Ермолаев и др., 2014; Ermolaev et al., 2016; Ермолаев, 2019), в Республиках Татарстан (Krulikowsky, 1908; Ключкин, 1959; Аникин и др., 2016), Башкортостан (Мигунова, 1942; Положенцев, 1949; Мигранов, 1995; Баянов и др., 2015; Аникин и др., 2016), Хакасия (Кириченко и др., 2018), Тува (Кириченко и др., 2017; 2018) и Бурятия (Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Рудых, Будаева, 2012; Кириченко, Пустошинская, 2016; Кириченко и др., 2018).

Не исключено, что часть ареала *Ph. populifoliella* могла быть сформирована в результате инвазии. К началу XX века восточная граница ареала вида, по-видимому, была близка к современной. Так, ещё в 1913 г. бабочек минёра собирали в г. Иркутске (Фролов, 1948). «Забайкальская» часть ареала могла возникнуть относительно недавно. Это предположение сделано для популяции минёра в Бурятии (Рудых, Будаева, 2012). Кроме того, до 1975 г. моль не была известна и в г. Хабаровске (Юрченко, 2006). В 2019 г. стало известно о популяциях минёра в Благовещенске и Комсомольске-на-Амуре (Kirichenko et al., 2019a). В 2017–2018 гг. вид *Ph. populifoliella* был обнаружен в Индии (в области Ладакх (Ladakh)) (Shashank et al., 2021).

Кормовые растения. Анализ 103 источников литературы (Приложение 5) позволил выявить, что тополёвая моль-пестрянка *Ph. populifoliella* может повреждать 12 видов рода *Populus*: *P. alba* Linnaeus, 1753, *P. balsamifera* Linnaeus, 1753, *P. deltoides* W.Bartram ex Marshall, 1785, *P. koreana* Rehder, 1922, *P. laurifolia* Ledebour, 1833, *P. macrocarpa* (Schrenk) Pavlov & Lipschts, 1934, *P. maximowiczii* A. Henry, 1913, *P. nigra* Linnaeus, 1753, *P. pseudosimonii* Kitagawa, 1939, *P. simonii* Carrière, 1867, *P. suaveolens* Fischer, 1841, и *P. tremula* Linnaeus, 1753. Их них только *P. nigra* и *P. tremula* широко распространены в пределах ареала моли. Основным кормовым растением минёра является *P. nigra*. Ареалы тополей *P. alba*, *P. laurifolia*, *P. simonii*, *P. suaveolens*, *P. macrocarpa* и тополёвой моли-пестрянки перекрываются лишь частично. Виды рода *Populus* обладают значительным диапазоном изменчивости по размеру листьев (Рисунок 2.5), степени их опушенности и биохимическому составу. Этим и объясняется столь

значительная изменчивость максимальных плотностей заселения тополя в разных географических точках (Приложение 6). При этом показатель может составлять до 130 мин на лист (Mijin, 1960).

Из таблицы приложения 5 видно, что чаще всего эруптивная (более 1 мины на лист) плотность *Ph. populifoliella* возникала на бальзамическом (*P. balsamifera*) (30,2%) и черном тополе (*P. nigra*) (23,3%). На тополе лавролистом (*P. laurifolia*) и душистом (*P. suaveolens*) было выявлено по 16,3% таких случаев.

В ряде случаев было отмечено питание *Ph. populifoliella* некоторыми представителями рода ива (*Salix*), например, на Украине (Мокржецкий, 1902; Вальх, 1913; Аверин, 1915а) и в Московской области (Румянцев, 1934; Белова и др., 1998). В Юго-Восточном Казахстане минёр повреждает листья *Salix alba* и *S. triandra* (Скопин, 1957; Ломакина, 1967; Айбасов, 1974). Показано, что в этом случае гусеница *Ph. populifoliella* не может успешно завершить свое развитие. Например, в Харькове развитие моли на *Salix* sp. приводило к гибели гусениц (Вальх,



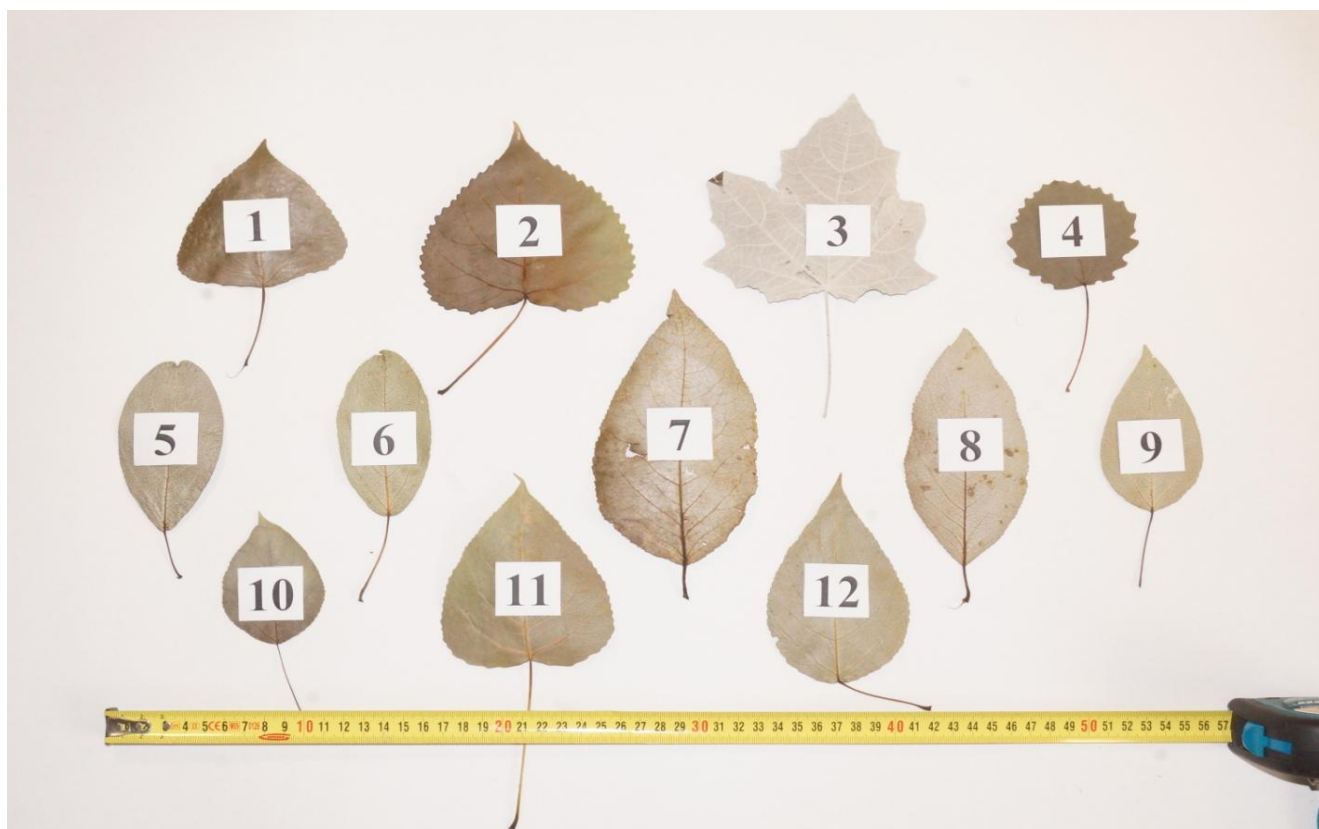


Рисунок 2.5. Листья представителей рода *Populus* из коллекции Главного ботанического сада им. Цицина РАН (13.08.2018) с верхней (вверху) и нижней стороны. 1 – *P. nigra*; 2 – *P. deltoides*; 3 – *P. alba*; 4 – *P. tremula*; 5 – *P. koreana*; 6 – *P. laurifolia*; 7 – *P. maximowiczii*; 8 – *P. suaveolens*; 9 – *P. trichocarpa*; 10 – *P. ×berolinensis*; 11 – *P. ×generosa*; 12 – *P. ×moskoviensis* (фото И.В. Ермолаев)

1913; Аверин, 1915а). А.В. Сулханов (1992а) уточняет, что гусеница минёра на иве погибает, не достигнув четвертого возраста. Взаимоотношения *Ph. populifoliella* с представителями рода *Salix* можно отнести к случаям ксенофагии (Hering, 1951, стр. 158), т.е. питания минёра непригодным для него растением. Это редкое явление происходит из-за отсутствия, нехватки или непригодности обычного кормового объекта. С другой стороны, достоверный случай сбора экземпляра *Ph. populifoliella* со ствола ивы (24.09.1936 г., близ Ленинграда) (Селиховкин и др., 2018) скорее всего связан с выбором места зимовки. Готовящихся к зимовке бабочек *Ph. populifoliella* находили на сосне (Фролов, 1948), лиственнице (Румянцев, 1934; Фролов, 1948), черемухе (Фролов, 1948), карагаче, вязе, березе и яблони (Скопин, 1957).

Таким образом, тополёвая моль-пестрянка *Ph. populifoliella* проходит развитие на одном роде одного семейства Salicaceae. Исходя из классификации Ю.Н. Баранчикова (1987б), минёр является узким олигофагом.

Сравнение устойчивости тополей, растущих в одном месте, на повреждение *Ph. populifoliella* представляет значительный теоретический и практический интерес. Анализ 16 случаев сравнения из 13 географических мест показал снижение устойчивости тополей по

отношению к минёру в ряду: белые тополя *Populus* (*P. alba*, *P. tremula*) – дельтовидные тополя *Aigeiros* (*P. nigra*, *P. deltoides*) – бальзамические тополя *Tacamahaca* (*P. balsamifera*, *P. laurifolia*, *P. maximowiczii*, *P. suaveolens*) (Приложение 7). Секцию Левкоидные тополя *Leucoides* (*P. heterophylla*) из-за редкости (единственный случай встречен в работе П.Д. Румянцева (1934)) не рассматривали.

Отсутствие повреждений на тополе белом *P. alba* было отмечено в городах Вологда (Ярушкина, 2016), Москва (Белова, Воронцов, 1987), Екатеринбург (Данилова, 1973; Богачёва, Замшина, 2017), Новосибирск (Бакулин, 2005), Красноярск (Тарасова и др., 2004) и Хабаровск (Юрченко, 2006). Минимальные повреждения этого дерева были выявлены в Нижнем Новгороде (Хрынова, 1988), Ижевске (Ермолаев и др., 2011б). В Армении *P. alba* (наряду с *P. simonii*) также

почти не повреждается минёром (Мирзоян, 1963; 1965). Часто возможность заселения *P. alba* молью связана лишь с ближайшим окружением дерева. Например, в 1913 г. во время вспышки массового размножения тополевой моли-пестрянки в г. Харькове *P. alba* не наблюдалось следов питания первым и слабое повреждение вторым поколением моли (Вальх, 1913; Аверин, 1915а). При этом мины на *P. alba* были встречены только там, где другие виды тополей были перенаселены *Ph. populifoliella*.

Как видно из приведенных выше примеров, *P. alba* является устойчивым по отношению к *Ph. populifoliella* растением в Европе, Кавказе, Урале, Западной и Восточной Сибири, Дальнем Востоке. Серьезные повреждения минёром белого тополя известны только в Центральной Азии и Казахстане. Так, в 1952 г. в Киргизии в ряде населённых пунктов плотность заселения *P. alba* тополевой молью составила до 37 (Романенко, 1959), а в 1957 г. – до 70 мин на лист (Караваяева, Романенко, 1958). Сильное повреждение тополя *P. alba* минёром было отмечено в 2015 г. в Илийском ботаническом саду (п. Баканас Балхашского района Алматинской области) (Отчёт..., 2016). Значительные повреждения *P. alba* известны в г. Бишкек (Габрид, 2021). При этом в целом *P. alba* повреждаются меньше, чем *P. nigra* (Шлыков, 1952). Возможность питания *Ph. populifoliella* на *P. alba* в указанном регионе нуждается в дополнительной проверке. Не исключено, что авторы наблюдали вспышки массового размножения близкого вида – *Ph. comparella* (Duponchel, 1843). Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что детальное изучение комплекса насекомых-минёров белого тополя в Киргизии, проведённое в 1963–1965 гг., показало отсутствие в нём *Ph. populifoliella* (Довнар-Запольский, 1969).

Среди устойчивых по отношению к минёру тополей в литературе были отмечены также тополь Симона (*P. simonii*) в Москве (Белова и др., 1998) и Новосибирске (Бакулин, 2005), тополь Максимовича (*P. maximowiczii*) в Нижнем Новгороде (Хрынова, 1988), тополь темнолистный (*P. tristis* Fisch.) (Данилова, 1973) и дрожащий (*P. tremula*) в Екатеринбурге

(Богачёва, Замшина, 2017). На Украине моль также игнорирует тополь Симона (*P. simonii*) (Дмитриев, 1969). К сожалению, малочисленность материалов по этим видам ограничивает практическую ценность этой информации. Например, несмотря на устойчивость *P. taximowiczii* в Нижнем Новгороде (Хрынова, 1988), в Новосибирске более 50% листьев этого вида тополя было повреждено *Ph. populifoliella* (Бакулин, 2005).

В литературе отмечены случаи серьезного повреждения *Ph. populifoliella* межсекционных гибридов тополей. Так, в Новосибирске тополь невский (гибрид *P. balsamifera* и *P. ×canadensis*) и ЭС-38 (гибрид *P. deltoids* и *P. balsamifera*) имели ежегодную 100% поврежденность листьев и плотность заселения до 24 мин на лист (Бакулин, 2005). В Минске наиболее страдает от тополёвой моли группа евро-американских гибридных тополей (Чумаков, Лозинская, 2015; Синчук, Трещева, 2017; Синчук и др., 2024).

Особенности цикла развития. В пределах ареала жизненный цикл *Ph. populifoliella* изменчив. В зависимости от географического положения конкретной популяции минёр может быть би- или моновольтинным видом.

В Европе *Ph. populifoliella* дает два поколения (Stainton, 1857) (например, Франция (Kozlovsky, 1955), Германия (Kaltenbach, 1874), Италия (Argu, 1966), Сербия (Mijin, 1960; Kereši et al., 2016), Польша (Buszko, 1990), Беларусь (Горленко, Панько, 1967; Евдошенко, Сауткин, 2012; Трещева, 2017а; б; Синчук и др., 2020)), Украина (Вальх, 1913; Аверин, 1915; Дмитриев, 1969). Бивольтинность вида отмечена также в Средней Азии: Иране (Zargaran et al., 2008), Киргизии (Романенко, 1958; 1959; 1981; Габрид, 2004) и Казахстане (Шлыков, 1952; Скопин, 1957; Ломакина, 1967)). Второе поколение минёра может быть многочисленнее первого (Вальх, 1913).

На значительной части своего ареала в РФ *Ph. populifoliella* даёт только одну генерацию. Эта особенность была выявлена на территории Ленинградской (Селиховкин, 2010; Мамаев, 2020; Мамаев и др., 2020), Калужской (Шмытова, 2005б; 2007), Московской (Полежаев, 1934; Румянцев, 1934; Белова, 1981в; 1982б; Белова, Воронцов, 1987; Сулханов, 1989; 1990; 1992а; Белова, Белов, 2004; Состояние..., 2004), Ивановской (Молчанова, 1956), Свердловской (Данилова, 1974; Данилова и др., 1984), Новосибирской (Миняйло, Азаренко, 1978; Селиховкин, 1996; Бакулин, 2005), Иркутской (Селиховкин, 2010) областей и Красноярского края (Турова, 1998а; Тарасова и др., 2004). Из-за нехватки тепла на указанной территории особи второй генерации не успевают завершить своё развитие и, как правило, гибнут.

Развитие второго поколения минёра бывает здесь крайне редко и связано с аномально тёплой погодой в летний и осенний период. Например, в 1934 г. развитие второго поколения моли наблюдали в г. Воронеже (Конаков и др., 1935). Однако смертность особей этой генерации всегда остаётся значительной. Так, в начале октября 1969 г. в г. Новосибирске только

30,4% гусениц второго поколения моли смогли перейти на стадию куколки (Миняйло, Христова, 1973). К сожалению, причина гибели гусениц, как и величина выживаемости куколок при зимовке в листьях, были исследованы. В 1988 г. в Москве основным фактором смертности гусениц и куколок второго поколения минёра стали паразитоиды. При этом зараженность составила от 50 до 90% (Сулханов, 1992б; 1995б; 1996). На примере популяций *Ph. populifoliella* Казахстана показано, что тёплая погода может способствовать формированию третьего поколения моли. Однако в этом случае минёр погибает в октябре на стадии куколки (Шлыков, 1952; Скопин, 1957).

Выход первых бабочек *Ph. populifoliella* после зимовки происходит при средней температуре декады 5 °С. (Шлыков, 1952). При этом моль способна передвигаться по стволу дерева-хозяина (Проворова, 1990). Появление первых особей в разных частях ареала варьирует со второй половины марта (Северная Киргизия) (Романенко, 1958), (Юго-Восточный Казахстан) (Шлыков, 1952) до начала мая (Москва) (Румянцев, 1934).

Массовое появление бабочек на стволах деревьев фенологически совпадает с моментом распускания листьев дерева-хозяина. В Москве это происходит при средней суточной температуре воздуха 13–15 °С (Румянцев, 1934), в Юго-Восточном Казахстане – при 10–12 °С (Шлыков, 1952; Скопин, 1957). В Москве данное явление наблюдали в середине мая (Белова, Воронцов, 1987; Состояние..., 2004), в Новосибирске и Красноярске – в конце мая, начале июня (Турова, 1998а; Бакулин, 2005). Появление после зимовки бабочек обоих полов происходит одновременно (Миняйло, Азаренко, 1978).

На значительной части своего ареала бабочки летают в сумерках и ночью, преимущественно с 20:00 до полуночи (Молчанова, 1956; Ключкин, 1959; Ломакина, 1967; Дмитриев, 1969; Синадский и др., 1982; Сачков, 1989; Проворова, 1990; Клепиков, 2005) при температуре воздуха выше 10 °С (Миняйло, Азаренко, 1978). Днём они предпочитают концентрироваться в затенённой части ствола (особенно в срединной части ствола северной экспозиции) (Kozlovsky, 1955; Молчанова, 1956; Ключкин, 1959; Белосельская, 1955; Миняйло, Азаренко, 1978; Белова и др., 1998; Сачков, 1989; Белова, Белов, 2004) или на находящихся близ тополей заборах, стенах сараев и различных зданий (Молчанова, 1956). В холодную (до 4–6 °С) или дождливую погоду бабочки заползают в щели (Румянцев, 1934).

В некоторых популяциях минёра выявлен сдвиг лётной активности бабочек. Так, в Киргизии был отмечен случай лёта бабочек днём в ясную и солнечную погоду (Прутенский и др., 1954). Также днём (с 14:00 – 15:00 часов) моль летает в Иркутске (Фролов, 1948). Осенью пик лётной активности приходится на вечер. Ночью бабочки прячутся в трещины коры, избегая низких вечерних и ночных температур (Фролов, 1948).

Бабочки *Ph. populifoliella* активно летят на свет (Клюшкин, 1959; Проворова, 1990; Мищенко, Золотухин, 2003; Клепиков, 2005). Вследствие этого значительное количество бабочек может попадать в помещения различных зданий через открытые окна, а также опосредованно через систему принудительной вентиляции (Проворова, 1990). При этом бабочки долго могут жить внутри построек: днём скапливаются на окнах, вечером активно ползают по стенам и потолку.

Время спаривания в разных популяциях минёра сильно варьирует. Например, во Франции (Kozlovsky, 1955) и в Юго-Восточном Казахстане копуляция происходит в первые дни после вылета (Скопин, 1957), в Москве (Сулханов, 1992а; б; Белова и др., 1998), Иркутске (Фролов, 1948) – спустя две недели. Спаривание происходит на стволе дерева-хозяина преимущественно вечером или ночью (Романенко, 1958; 1981; Белова, Белов, 2004; Состояние..., 2004). Самки, готовые к спариванию, слегка расставляют крылья и приподнимают вверх кончик брюшка (Миняйло, Азаренко, 1978). Перед спариванием самец может вращаться вокруг самки, касаясь усиками ее головы и крыльев. Во время спаривания особи сидят, обращенные головами в противоположные стороны. Продолжительность копуляции составляет от 0,5 (Kozlovsky, 1955) до 1,5–2,0 часов (Румянцев, 1934; Фролов, 1948). Самка спаривается однократно (Миняйло, Азаренко, 1978; Сулханов, 1992а). Экспериментально доказано, что привлекают самцов только самки, находящиеся на стволе дерева-хозяина. Этот эффект прекращался при помещении самок в ловушки на расстояние дальше, чем 1,0–1,5 м от ствола дерева (Миняйло, Азаренко, 1978). В течение последующих 12–15 дней самцы погибают, а самки переселяются на листья тополей преимущественно нижнего яруса (Румянцев, 1934; Скопин, 1957).

Репродуктивные способности *Ph. populifoliella* относительно невелики. Несмотря на отсутствие питания во взрослом состоянии, бабочка выходит из куколки с недоразвитыми яйцами (Румянцев, 1934). Развитие яиц и сперматозоидов в теле происходит позднее за счет запасов жирового тела. К моменту яйцекладки в каждой яйцевой трубке присутствует не менее 12–15 яиц разной степени созревания (Румянцев, 1934; Kozlovsky, 1955). При этом в течение суток в организме самки образуется только два зрелых яйца (Румянцев, 1934; Полежаев, 1939). Потенциальная плодовитость самки на примере популяции из Новосибирской области составила до 48 яиц (Миняйло, Азаренко, 1978), для популяций из Армении и Украины – 50 (Мирзоян, 1977) и 70 (Дрозда и др., 2014) яиц соответственно. Фактическая плодовитость моли может достигать 16–32 яиц (Румянцев, 1934; Строков, 1950; Белосельская, 1955; Белосельская, Сильвестров, 1959; Клюшкин, 1959; Воронцов и др., 1963; Белова и др., 1998; Состояние..., 2004). Яйцекладка *Ph. populifoliella* происходит спустя несколько дней после спаривания (Румянцев, 1934). Согласно материалам, полученным при исследовании популяций минёра г. Москвы (Белова, Белов, 2004), яйцекладка начинается через 10–14 дней после копуляции.

Оптимальными условиями для этого являются температура воздуха 13–14 °С (Скопин, 1957) и безветренная погода (Данилова, 1974). При температурах ниже 9,1 °С лёт бабочек, по-видимому, прекращается (Данилова, 1981a).

Самка *Ph. populifoliella* откладывает по одному яйцу преимущественно на нижней стороне листа. Яйцо фиксируется к поверхности листа выделениями половых путей (Румянцев, 1934; Романенко, 1981). Период откладки длится 3–4 недели (Скопин, 1957), после чего самки погибают (Мирзоян, 1977). В период вспышки массового размножения плотность заселения тополей может быть значительной (Приложение 8) и достигать величины в 200 яиц на лист (Мирзоян, 1963).

В лабораторных условиях при температуре воздуха 17–18 °С и относительной влажности 80–83% эмбриональное развитие *Ph. populifoliella* длится 6–8 дней (Румянцев, 1934), при среднесуточной температуре 15–17 °С – 7–9 дней (Скопин, 1957). Продолжительность эмбрионального развития определяется климатическими условиями, в которых существует популяция. В Москве формирование эмбриона вида идет 10–14 дней (Белова и др., 1998; Белова, Белов, 2004), в Казахстане (Ломакина, 1967) или Киргизии (Романенко, 1959) – 7–9, а в Италии всего за 5–6 дней (Аггу, 1966).

По завершении эмбрионального развития гусеница выедает отверстие в хорионе со стороны листа, а затем вбуривается в лист. В начале гусеница первого возраста прокладывает мину в эпидермисе и питается жидким содержимым клеток (Скопин, 1957). В конце первого возраста гусеница начинает повреждать губчатую паренхиму, и формирует округлые, беловатые мины. Гусеница старшего возраста питается, в том числе и столбчатой паренхимой, формируя





Рисунок 2.6. Стадии развития тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella*: яйцо (А), гусеница (В), куколка (С), имаго (D) (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 2.7. Повреждения на листьях тополя (*Populus balsamifera*), нанесенные гусеницами *Ph. populifoliella* (г. Глазов, 2023 г.) (фото И.В. Ермолаев)

овальные мины, с верхней стороны листа желто-зеленого, с нижней – светло-зеленого цвета.

Стадии развития *Ph. populifoliella* показаны на рисунке 2.6.

Форма мин может быть разнообразной (Рисунок 2.7), поскольку на геометрию повреждения оказывают влияние жилки и соседние мины. П.Д. Румянцев (1934) выделял мины круглые, овальные, неправильной формы и многогранные с притупленными углами. Мина, расположенная между жилками, обычно овальная, близ жилок – многогранная, между минами – неправильной формы (Фролов, 1948). Мины гусениц первых возрастов заметны только со стороны листа, на которой было отложено яйцо, а старших возрастов – хорошо видны с каждой из сторон. Более поздние мины вздуты и имеют складчатость: этот эффект возникает

вследствие того, что гусеница старшего возраста снабжает мину изнутри паутиной выстилкой. В период вспышки массового размножения плотность заселения тополя молью может достигать величины более 70 мин на лист (Белова и др., 1998) (Приложение 6). С учетом числа всех мин (в том числе, по-видимому, не полностью сформированных) количество подобных повреждений может достигать 130 на лист (Mijín, 1960).

Обычно развитие гусеницы *Ph. populifoliella* завершается в течение месяца. Этот показатель варьирует в диапазоне от 28 до 32 дней для популяций из Москвы (Румянцев, 1934; Строков, 1950; Белосельская, 1955; Белова, Белов, 2004; Состояние..., 2004), Иваново (Молчанова, 1956), Кирова (Наумов, 1964), Новосибирска (Миняйло, Христова, 1973), а также Юго-Восточного Казахстана (Шлыков, 1952). При неблагоприятных условиях развитие личиночной стадии может затягиваться до 40 дней (Скопин, 1957).

Окукливание происходит внутри мины в рыхлом белом коконе (Nicelli, 1851; Мокржецкий, 1902; Герасимов, 1932; Аггц, 1966; Миняйло, Христова, 1973; Белова и др., 1998). В зависимости от климатических особенностей сезона продолжительность стадии куколки в европейской части РФ (Москва, Иваново, Самара, Киров) (Румянцев, 1934; Молчанова, 1956; Ключкин, 1959; Наумов, 1964; Белова, 1981в; Сачков, 1989; Белова, Белов, 2004; Состояние..., 2004), на Северном Кавказе (Мирзоян, 1963; 1977), в Западной Сибири (Новосибирск) (Миняйло, Христова, 1973) и Юго-Восточном Казахстане (Алма-Ата) (Шлыков, 1952; Скопин, 1957; Ломакина, 1967) может варьировать от 6 до 11 дней. При нестабильной погоде развитие может затягиваться до 12 дней и более.

Перед выходом куколка пробивает головным концом стенку мины, а затем высовывается наружу примерно на треть или половину своей длины (Румянцев, 1934; Конаков и др., 1935; Kozlovsky, 1955; Скопин, 1957; Романенко, 1958; Мирзоян, 1963). Через несколько часов из куколки выходит бабочка, причем самцы и самки обычно появляются одновременно (Миняйло, Азаренко, 1978). Продолжительность выхода имаго обычно составляет несколько минут (Румянцев, 1934). При дождливой погоде появление бабочек из куколки может задерживаться (Миняйло, Азаренко, 1978). В первый день молодые бабочки находятся близ места отрождения, затем перелетают на южную сторону ствола (Миняйло, Азаренко, 1978). Сроки лёта *Ph. populifoliella* в разных частях ареала представлены в приложении 9. Из приложения видно, что время лёта первого поколения варьирует с конца июня (Европа, Центральная Азия) до середины августа (Иркутск).

Таким образом, общая продолжительность развития первого поколения *Ph. populifoliella* в Европе (на примере Франции) составляет 40 дней (Kozlovsky, 1955), на территории СНГ – от 30–35 (Армения) (Мирзоян, 1963) до 57 дней (Москва) (Белова, Белов, 2004; Состояние..., 2004).

Часть бабочек первого поколения спаривается (Миняйло, Азаренко, 1978). Самки откладывают яйца на слабо поврежденные листья или листья, выросшие в середине лета. На большей части ареала второе поколение моли не успевает завершить свое развитие. Это явление было отмечено в Москве (Белова, 1981; Белова, Белов, 2004), Екатеринбурге (Данилова, 1983; Данилова и др., 1984), и Новосибирске (Бакулин, 2005). В Юго-Восточном Казахстане гусеницы второго поколения моли развиваются в июле, бабочки появляются с начала августа до начала сентября (Скопин, 1957).

Основными факторами, определяющими индукцию зимней диапаузы, являются фотопериод и температура. Бабочки уходят на зимовку при ночных температурах 3–4 °С (Скопин, 1957). При этом среднесуточная температура воздуха составляет 12–15 °С. В Москве, например, это может происходить с конца июля – начала августа (Румянцев, 1934; Белова, 1981) по сентябрь (Состояние..., 2005), в Алма-Ате – в сентябре (Скопин, 1957). На примере популяций Иваново и Москвы показано, что большинство бабочек первого поколения перед зимовкой не спаривается (Молчанова, 1956; Белова, Воронцов, 1987). Также неоплодотворенными уходят на зимовку бабочки второго поколения в Белграде (Mijic, 1960). В противоположность этому мнению, в Новосибирске значительная доля самок первого поколения (до 91%) может зимовать в оплодотворенном состоянии (Миняйло, Азаренко, 1978).

Бабочки *Ph. populifoliella* зимуют в дуплах и трещинах коры тополей или других деревьев (особенно хвойных) (Вальх, 1913; Аверин, 1915; Предтеченский, 1930; Румянцев, 1934; Пентин, 1939; Фролов, 1948; Строков, 1950; Княжецкий, 1951; Шлыков, 1952; Прутенский и др., 1954; Белосельская, 1955; Скопин, 1957; Романенко, 1958; Мирзоян, 1963; Наумов, 1964; Ломакина, 1967; Айбасов, 1974; Чарушина, Шернин, 1974; Миняйло, Азаренко, 1978; Белова, Воронцов, 1987; Сачков, 1989; Сулханов, 1989; 1992а; Коломиец, 1995; Клепиков, 2005; Габрид, 2021). Они предпочитают южную экспозицию стволов деревьев, растущих в защищенных местах (Фролов, 1948). Помимо этого, бабочек находили в ходах насекомых-ксилофагов (Скопин, 1957), в щелях строений (Румянцев, 1934; Пентин, 1939; Скопин, 1957; Ключкин, 1959; Ломакина, 1967; Миняйло, Христова, 1973; Гродницкий, 1997; Бакулин, 2005; Клепиков, 2005), на крышах, чердаках и балконах (Румянцев, 1934; Пентин, 1939; Княжецкий, 1951; Ключкин, 1959; Наумов, 1964; Чарушина, Шернин, 1974; Мирзоян, 1977; Белова, Воронцов, 1987; Гродницкий, 1997; Состояние..., 2004), в жилых помещениях (Молчанова, 1956), а также в воздухозаборниках и вентиляционной системе зданий (Проворова, 1990). Согласно работе Э. Убо (Hubault, 1948), во Франции число зимующих в амбарах, чердаках, конюшнях и голубятнях бабочек *Ph. populifoliella* достигало такого количества, что их можно было сгребать лопатой. В горах Северного Кавказа (Армения) была отмечена зимовка имаго в подстилке и под камнями (Мирзоян, 1963; 1977).

Биотопическое распределение. Тополёвую моль-пестрянку *Ph. populifoliella* можно охарактеризовать как эвритопный синантропофильный лесной вид (Барышникова, Большаков, 2004). В естественных насаждениях с участием тополя минёр встречается повсеместно. Моль отдаёт предпочтение мезофитным стадиям (Сачков, 1989). В поймах равнинных рек вид обычно единичен (Мартынова, 1952). На Кавказе концентрируется преимущественно в лесных полосах (Мирзоян, 1963). В Средней Азии является лесным мезофиллом (Айбасов, 1974). Предпочитает подгорные равнины в пределах кустарниково-степного пояса. Например, такие как, Заилийское Алатау (Скопин, 1957; Ломакина, 1967) или Чуйская долина (Прутенский и др., 1954; Романенко, 1959; Довнар-Запольский, 1969; Романенко, 1981). Минёр полностью игнорирует предгорные лесные насаждения и горные пойменные леса с участием тополя (Петров, 1953; Романенко, 1959; 1981). Кроме этого, минёр – фоновый вид зелёных насаждений населённых пунктов. В центральных районах крупных городов обычно встречаться в массе. Часто образует хронические очаги.

Поведение минёра при питании. Интенсивность питания *Ph. populifoliella* зависит от возраста гусеницы. Например, в течение первых суток гусеница первого возраста выедает мину площадью 1 мм², к концу вторых и третьих суток – до 2 и 3–5 мм² соответственно (Румянцев, 1934; Миняйло, Христова, 1973). Гусеница старшего возраста в течение суток уже может съесть по 10–20 мм² листовой паренхимы (Мирзоян, 1963; 1977). Таким образом, размеры мины при питании гусениц старших возрастов резко увеличиваются. Согласно работе А.В. Сулханова (1992а), такое увеличение площади мины в конце развития гусеницы может быть не столько результатом выедания паренхимы, сколько отделения эпидермиса от мезофилла. На примере красноярской популяции минёра показано, что трофическая активность гусениц имеет два пика – с 6:00 до 10:00 и с 17:00 до 20:00 (Турова, 1996).

Площадь сформированной гусеницей мины зависит как от вида дерева-хозяина, так и от целого ряда экологических параметров (например, плотности заселения листа минёром, экспозиции и яруса кроны, степени загрязнённости и т.д.), так что площадь мины может значительно варьировать (Полежаев, 1934; Румянцев, 1934; Белова, 1981; Бакулин, 2005). Например, если мина *Ph. populifoliella* на листе тополя *Populus ×euramericana* в г. Докшицы (Беларусь) площадь мины составила $0,97 \pm 0,03$ (Синчук, Трещева, 2016), то мина на листе *Populus* sp. в Чуйской долине (Киргизия) (Романенко, 1959; 1981) или на Араратской равнине (Армения) (Мирзоян, 1963, 1977) – до 2,0 см², т.е. в 2 раза больше.

Поведение минёра при расселении. Возможность активного расселения бабочек *Ph. populifoliella* ограничена их размерами. Миграционная активность вида крайне низка (Синадский и др., 1990). При этом активный полёт моли возможен в безветренную погоду (Данилова, 1981б). Натурные наблюдения за отдельными мигрирующими особями позволили

получить общее представление о лётных возможностях бабочек. Согласно работе Н.К. Беловой (1985б), лишь отдельные бабочки моли могут покидать крону дерева-хозяина и перелетать на соседние тополя, стоящие на расстоянии не более 7–10 м. По А.П. Даниловой (1973), максимальное расстояние разлета тополевой моли не превышает 15 м. Возможность активного разлёта в 10–15 м показана и в статье П.Д. Румянцева (1934). По наблюдениям А.П. Даниловой (1973; 1981б), бабочки без отдыха не могли преодолеть расстояние более 25–30 м. При этом обычное расселение моли идет вдоль непрерывного ряда зеленых насаждений или от кроны одного дерева к кроне другого (Данилова, 1981б). По-видимому, разлёт *Ph. populifoliella* на зимовку может быть шире, чем при расселении. Известно, что в поисках убежищ бабочки могут отлетать от кормовых растений на расстояние до 50 м (Данилова, 1981б; Белова, Воронцов, 1987).

В ряде случаев бабочки *Ph. populifoliella* могут распространяться пассивно по ветру. О возможности такого расселения сообщал в своей работе и Д.Н. Фролов (1948): в Иркутске ежегодно наблюдали миграцию бабочек минёра из центральной части города на его периферию. Технически подобное расселение возможно только по ветру. Исследование, проведенное в Москве, показало явную неравномерность в распределении минёра по разным направлениям (Белова, 1982б). Бабочки преимущественно расселялись на север и восток, что в целом совпадало с розой ветров. Дальность полёта *Ph. populifoliella* по курсу господствующего ветра может составлять сотни метров (Тарасова и др., 2004).

Исследование распределения *Ph. populifoliella* в различных городах РФ показало увеличение плотности заселения тополей минёром в направлении «периферия – центр». Эта закономерность известна на примерах городов Москва (Сулханов, 1992а; б; Состояние..., 2004), Екатеринбург (Данилова, 1981б), Томск (Фёдорова, Конусова, 2013), Искитым (Селиховкин, 1989), Иркутска (Фролов, 1948).

При заселении дерева-хозяина тополёвая моль-пестрянка *Ph. populifoliella* учитывает его возрастные особенности. Многочисленные наблюдения показали, что при наличии альтернативы в виде молодых тополей моль предпочитается концентрироваться на старых деревьях с густой кроной, диаметром от 50 см и выше, длительное время не подвергавшихся обрезке (Румянцев, 1934; Молчанова, 1956; Скопин, 1957; Романенко, 1959; Рошиненко, 1972; Белова, Воронцов, 1987; Данилова, 1981б; Чумаков, Лозинская, 2015). Кора таких деревьев хорошо укрывает бабочек, как от прямых солнечных лучей, так и от холода (Белова, 1981в).

Анализ распределения плотности яиц минёра по всей кроне дерева выявил рост этого показателя в направлении от верхнего яруса к нижнему. Так, исследование, проведенное в августе 1997 г. в Новосибирске на примере модельных деревьев трех видов тополей (*Populus balsamifera*, *P. nigra* и *P. ×newesis*) высотой более 20 м, показало, что плотность заселения и, как

следствие, поврежденность листьев *Ph. populifoliella* падали от нижней части кроны к верхней (Бакулин, 2005). Схожие данные были получены ранее на примере популяций моли Иркутска (Фролов, 1948) и Казахстана (Скопин, 1957). Важно отметить, что при «насыщении» нижнего яруса яйцекладущие самки смещаются вверх (Скопин, 1957). В пределах яруса, плотность яиц *Ph. populifoliella* на листьях увеличивается от ствола к кроне, что было показано на протяжении ряда лет на примерах разных видов тополей и плотностей их заселения (Сулханов, 1992б).

Перед яйцекладкой самка *Ph. populifoliella* внимательно обследует выбранный лист во всех направлениях. Затем откладывает по одному яйцу преимущественно на нижней стороне листа (Kozlovsky, 1955). Во время яйцекладки бабочки избегают посещать верхушечные листья тополя.

Минёр может откладывать часть яиц на верхнюю сторону листа. Такое поведение отмечено повсеместно вне зависимости от стороны света или густоты кроны (Румянцев, 1934). Соотношение «верхних» и «нижних» мин у *Ph. populifoliella* примерно схоже на всем протяжении кладки, не связано с общим количеством отложенных яиц и не совпадает в отдельных популяциях (Данилова, 1981б). Например, анализ распределения яиц минёра на листьях тополя разнолистного (*Populus heterophylla*), проведенный в 1932 г. в Москве, выявил, что 79% яиц было отложено на нижнюю сторону листа (Румянцев, 1934). Такие яйца защищены от прямого воздействия солнечных лучей и осадков. Последующее исследование московских популяций моли показало, что данный показатель составлял 63,1–64,8 (Сулханов, 1992а; б), 71,5–77 (Белова, 1981; Белова, Воронцов, 1987), 70,8–86,9% (Состояние..., 2005). Близкий диапазон (72,0–83,2%) был получен в Иваново (Молчанова, 1956) и в Новосибирске (Миняйло, Азаренко, 1978). Преобладание «верхних» мин над «нижними» было отмечено в литературе лишь однажды в 1934 г. в Воронеже на примере второй генерации моли (Конаков и др., 1935): 62,8 против 37,2%. По мнению некоторых авторов (например, Kozlovsky, 1955; Скопин, 1957; Ломакина, 1967), верхние мины *Ph. populifoliella* образуются лишь при вспышках массового размножения.

Последствия распределения яиц минёра по сторонам листа нуждаются в дополнительном исследовании. По всей вероятности, такое поведение самок *Ph. populifoliella* повышает разнообразие вариантов прохождения эмбриогенеза и развития гусениц. Например, анализ состояния эмбрионов в московской популяции минёра показал, что смертность яиц, отложенных на верхней стороне листа, была достоверно выше аналогичного показателя для нижней стороны (Сулханов, 1992б). Наряду с этим, наибольшая концентрация яиц *Ph. populifoliella* наблюдается близ срединной жилки в нижних двух третях листа (Фролов, 1948; Скопин, 1957), где плотность откладки достигает величины 4–5 яиц на 1 см² (Скопин, 1957).

Яйцекладущие самки *Ph. populifoliella* используют стратегию, позволяющую снизить конкуренцию гусениц нового поколения за счет уменьшения перекрывания областей питания отдельных личинок (Секретенко и др., 2013). Для листьев с низкой плотностью заселения (0,2–0,3 яиц на см²) распределение яиц близко к пуассоновскому (Белова, 1982б; Сулханов, 1986; Кириченко и др., 1997; Турова, 1998б; Секретенко и др., 2002). При высокой плотности откладки (0,6–0,7 яиц на см²) распределение яиц значительно отличается от пуассоновского и приближается к биномиальному (Сулханов, 1992б; Кириченко и др., 1997; Турова, 1998б; Секретенко и др., 2002). В этом случае самки предпочитают откладывать яйца на более или менее постоянном расстоянии друг от друга (около 3,5–4,0 мм) (Кириченко и др., 1997).

Характер распределения яиц на листе свидетельствует о существовании у яйцекладущих самок неких природных маркеров, сигнализирующих о занятости определенного участка листа. Такой механизм позволяет существенно снизить внутривидовую конкуренцию гусениц первого возраста. При увеличении площади листа растет общее количество яиц, отложенных на этот лист, и, таким образом, средняя площадь поверхности листа, приходящаяся на одну особь, более или менее постоянна (Полежаев, 1939; Сулханов, 1992б). Тем не менее, корреляция между размером листа и количеством отложенных на него яиц проявляется лишь при высоких плотностях заселения (Скопин, 1957). Согласно работе О.П. Секретенко с соавторами (2013), расположение яиц минёра может быть описано моделью Гиббса с функцией взаимодействия, характеризующей постепенное уменьшение интенсивности «расталкивания» с расстоянием. При этом критическое расстояние, по достижении которого данный эффект перестает проявляться, согласуется с размером площади питания, необходимой для одной гусеницы (Секретенко и др., 2013).

Факторы смертности. Несмотря на экономическое и экологическое значение вспышек массового размножения *Ph. populifoliella* для зелёных насаждений городов, исследований, связанных с оценкой выживаемости минёра, проведено явно недостаточно. Проявление факторов смертности сильно варьирует, и в известной степени можно заключить, что оно специфично для каждой отдельной пробной площади (Данилова, 1976; Белова, 1985а; Бондаренко, 2008). Например, Смертность на стадии яйца варьирует от 7 (при низкой плотности) до 46% (при максимальной плотности) (Селиховкин, 2010).

Средняя выживаемость генерации *Ph. populifoliella* в Екатеринбурге за четыре года наблюдений (1969–1972 гг.) для пробной площади «Парк» составила 12,9, для пробной площади «Уличные насаждения» – 9,1% (Данилова, 1974). Основным фактором смертности была конкуренция гусениц младшего возраста (средние значения – 48,4 и 34,3% соответственно). Смертность от паразитоидов росла со временем как для первого (от 7,4 (1968

г.) до 56,6% (1972 г.)), так и для второго (от 25,6 (1968 г.) до 55,2% (1972 г.)) очага (Данилова, 1974).

Исследование, проведенное Н.К. Беловой (1985а) в Москве, показало, что средняя по трем пробным площадям выживаемость генерации *Ph. populifoliella* в 1979 г. составила 35,7, в 1980 и 1981 гг. – 23,1 и 26,5% соответственно. Доминирующим фактором смертности была также конкуренция гусениц младших возрастов. Средний показатель смертности по трем пробным площадям для 1979 г. составил 26,2, для 1980 и 1981 гг. – 20,2 и 42,1% от общего числа отложенных яиц соответственно (Белова, 1985а).

Таблица 2.1. Выживаемость и смертность (%) *Ph. populifoliella* на восьми пробных площадях в г. Санкт-Петербурге в 1996–1999 гг. (оригинальный расчет сделан по работе Е.А. Бондаренко, 2008)

Показатель		1996	1997	1998	1999
Плотность, мин на лист		42,8 ± 1,6	5,8 ± 0,8	7,8 ± 0,4	7,1 ± 0,4
Выживаемость		25,5 ± 6,2	38,7 ± 4,8	58,7 ± 9,9	6,5 ± 2,1
Смертность	неразвитые мины	67,1 ± 5,9	41,0 ± 5,1	12,9 ± 5,6	63,1 ± 5,1
	патогены	1,5 ± 0,3	8,9 ± 1,6	5,2 ± 1,6	4,5 ± 0,7
	паразитоиды	5,9 ± 1,6	11,4 ± 2,7	23,2 ± 8,5	25,9 ± 5,3

Примечание. Во всех случаях $n = 8$.

Выживаемость генерации *Ph. populifoliella* в период 1996–1999 гг. на восьми пробных площадях в г. Санкт-Петербурге варьировала от 6,5 ± 2,1 (1999 г.) до 58,7 ± 9,9% (Бондаренко, 2008) (Таблица 2.1). Наибольшую смертность минёра (от 12,9 ± 5,6 (1998 г.) до 67,1 ± 5,9% (1996 г.)) наблюдали от факторов неизвестной природы в период формирования мины. Наиболее вероятной причиной смертности была внутривидовая конкуренция гусениц. Смертность от патогенов находилась в диапазоне от 1,5 ± 0,3 (1996 г.) до 8,9 ± 1,6 % (1997 г.). Смертность от паразитоидов росла со временем от 5,9 ± 1,6 (1996 г.) до 25,9 ± 5,3% (1999 г.) (Бондаренко, 2008).

Исследование, проведённое в 1998 г. в г. Красноярске, показало, что выживаемость генерации тополёвой моли-пестрянки варьировала от 15 до 30% (Кириченко, 1999). При этом смертность гусениц первых трёх возрастов была низкой. Важным фактором смертности гусениц и особенно куколок были паразитоиды (Кириченко, 1999). В 2004 г. выживаемость *Ph. populifoliella* в Москве варьировала от 70 до 91,5% (Состояние..., 2005).

Абиотические факторы. Проявление экстремальных абиотических факторов может существенно (до месяца) сдвигать сроки развития популяции *Ph. populifoliella*. Это можно проиллюстрировать на примере выхода имаго из диапаузы, а также при сравнении сроков лёта бабочек новых поколений. Ранней весной в Казахстане выход взрослых особей из зимовки можно наблюдать в конце марта – начале апреля, поздней весной – в середине или даже в конце

апреля (Ломакина, 1967). В 1979 г. в Москве бабочки вышли из зимовки в первой декаде мая, в 1980 г. – во второй декаде апреля (Белова, 1981в). Если в 1969 г. массовый выход моли в Новосибирске наблюдали 24–29 июля, то в 1972 г. – только 23–28 августа (Миняйло, Азаренко, 1978). В 2007 г. в Иране (провинция Западный Азербайджан) время лёта бабочек первого и второго поколения было сдвинуто на две недели: вместо середины июня и середины июля лёт имаго наблюдали в начале и конце июня соответственно (Zargaran et al., 2008).

Холодная весна часто затягивает период яйцекладки *Ph. populifoliella* и приводит к гибели части яиц. Например, в 1969 г. в Екатеринбурге самки начали откладывать яйца во второй декаде июня и закончили только в середине июля (Данилова, 1974), при этом часть яиц погибла. Холодная весна 1980 г. в Москве привела к пролонгации периода яйцекладки до конца июля (Белова, 1985а), в результате погибло около 16% яиц минёра.

Серьёзной причиной снижения численности нового поколения может стать отсутствие синхронизации между временем появления моли и распускания почек дерева-хозяина. Так, в 1995 г. в Красноярске это привело к гибели части бабочек до яйцекладки (Тарасова и др., 2004).

Экстремально холодная и продолжительная зима может приводить к значительной смертности моли. Например, холодная зима 1951 г. в Юго-Восточном Казахстане вызвала массовую гибель бабочек (Скопин, 1957). Весенний учет, проведённый после холодной зимы 1972 г. на стволах тополей в г. Новосибирске, показал, что численность имаго была примерно в 20 раз ниже, чем после выхода из куколок (Миняйло, Азаренко, 1978).

Негативное влияние на выживаемость моли может оказывать как затянувшаяся осень с периодическими заморозками (Белосельская, 1955; Горленко, Панько, 1972), так и весенние заморозки после выхода бабочек из диапаузы (Ломакина, 1967). Например, понижение температуры до $-5-7^{\circ}\text{C}$ в мае 1972 и 1974 гг. в Новосибирске приводило к значительной гибели имаго (Миняйло, Азаренко, 1978). Влияние временных заморозков на перезимовавших бабочек было оценено экспериментально. При помещении 196 особей моли на 3,5 часа в холодильник при температуре -7°C погибло 95,4% особей (Миняйло, Азаренко, 1978).

Экстремально жаркое лето также негативно может повлиять на численность вида. Например, аномальная жара 2010 г. в Ижевске привела к массовой гибели моли. В результате плотность популяции была снижена до нуля, а хронический очаг минёра прекратил своё существование (Ермолаев, 2019).

Помимо экстремальных температур, на численность имаго могут оказывать влияния обильные осадки. Впервые это явление было описано в литературе на примере популяции минёра в Юго-Восточном Казахстане (Ломакина, 1967). Смывание бабочек со ствола дерева-хозяина вследствие сильных осадков наблюдали в Москве (Белова, 1985а). В результате

выпадения двойной нормы осадков (205%) в мае 2000 г. в г. Кемерово также наблюдали массовую гибель имаго (Еремеева, 2008).

Реакция дерева-хозяина. При высоких плотностях заселения тополя *Ph. populifoliella* изъятие фитомассы листьев может достигать 90% от общего объема паренхимы листа (Григорьев и др., 2005). В этом случае выживание деревьев происходит за счёт максимального повышения фотосинтетической активности хлоропластов феллодермы и фотоассимиляционной активности покровных тканей (Григорьев и др., 2005).



Рисунок 2.8. Преждевременное опадение листьев тополя (*Populus balsamifera*), индуцированное повреждением *Ph. populifoliella* (г. Глазов, 08.07.2023) (фото И.В. Ермолаев)

Повреждение тополя гусеницами *Ph. populifoliella* может индуцировать преждевременное опадение листьев дерева (Рисунок 2.8). Это явление хорошо описано в литературе на примере популяций минёра г. Труа (Kozlovsky, 1955), Белграда (Mijin, 1960), Минска (Горленко, Панько, 1972; Чумаков, Лозинская, 2015; Трещева, 2017а; б), С.-Петербурга (Селиховкин, 2010, 2012), Москвы (Румянцев, 1934; Сулханов, 1986; Козаржевская, Князьева, 1987; Сулханов, 1989; 1992а; 1996; Состояние..., 2004; 2005), Иваново (Молчанова, 1956), Нижнего Новгорода (Скоков, Клишина, 2012), Воронежа (Конаков и др., 1935), Кирова (Чарушина, Шернин, 1974), Ижевска (Рощиненко, 1972), Екатеринбурга (Богачева и др., 2018), Красноярска (Турова, 1998а), Иркутска (Фролов, 1948), Алма-Аты (Ломакина, 1967), а также зеленых насаждений Киргизии (Прутенский и др., 1954; Караваева, Романенко, 1958; Габрид, 2021). Листья, сильно повреждённые минёром, усыхают, скручиваются и в массе опадают в период с третьей декады июля по третью декаду августа (Румянцев, 1934; Вредные..., 1949;

Волков, 1955; Состояние..., 2004; 2005). Количество опавших листьев положительно и достоверно связано с плотностью заселения дерева-хозяина (Турова, 1998а).

В бивольтинной части ареала *Ph. populifoliella* преждевременное опадение листьев может повторяться. Так, в 1961 г. в Алма-Ате первое поколение минёра заселило почти все листья чёрного тополя (Ломакина, 1967). Повреждение индуцировало массовое опадение листьев. Несмотря на это часть этого поколения выжила и отложила яйца на вновь образовавшиеся листья тополя. Повторное повреждение листьев, по-видимому, вызвало новую реакцию растения. В результате в августе тополя стояли почти голые (Ломакина, 1967).

Преждевременное опадение листьев тополя может существенно влиять на численность моли. Так, в 1998 г. в Красноярске это приводило к гибели в среднем 35,4% популяции (Турова, 1998а). Тотальная гибель гусениц минёра в опавших листьях происходит вследствие высыхания последних (Турова, 1998а).

Внутривидовая конкуренция. Основным фактором смертности гусениц *Ph. populifoliella* является внутривидовая конкуренция. Данный тезис подтвержден детальными исследованиями популяций минёра в Санкт-Петербурге (Бондаренко, 2008), Москве (Полежаев, 1934; Белова, 1985), Екатеринбурге (Данилова, 1974), Братском (Иркутская обл.) и Искитимском (Новосибирская обл.) районах (Селиховкин, 2010), на Араратской равнине (Мирзоян, 1963). При максимальной плотности заселения дерева-хозяина смертность фитофага может составлять до 23 (Белов, 2000б), 42,1 (Белова, 1985а), 64 (Селиховкин, 2010) и даже 75% (Данилова, 1983).

Смертность от конкуренции положительно и достоверно связана с плотностью заселения листа минёром. При высокой плотности заселения тополя более поздно отложенные яйца могут оказаться над существующей миной, сделанной ранее вышедшей гусеницей (Полежаев, 1934). При выходе из яйца гусеница попадает в «чужую» мину и погибает. Тот же эффект, по-видимому, может давать отделение эпидермиса от слоя паренхимы (Сулханов, 1992а; б). Возможной причиной этого являются морфологические особенности личинок (Полежаев, 1934). У гусениц первых трёх возрастов тело плоское, без ног, челюсти прогнатического типа. При попадании в мину отсутствие опоры не даёт особям младших возрастов питаться. После третьей линьки у гусеницы появляются ножки, что создаёт условия для питания внутри паренхимы. При объединении мин в живых остаётся наиболее крупная из личинок. При этом количество мёртвых особей в одной объединённой мине может достигать до пяти экземпляров. Со временем роль конкуренции снижается, поскольку растёт количество гусениц старших возрастов, способных питаться беспрепятственно (Полежаев, 1934).

Важным фактором смертности яиц, гусениц и куколок *Ph. populifoliella* может стать межвидовая конкуренция за ресурс с крупным свободноживущим филофагом. Например,

гусеницы ивовой волнянки *Leucoma salicis* (Linnaeus, 1758) (Erebidae) поедают листья тополя вместе с гусеницами моли (Румянцев, 1934).

Энтомофаги. Энтомофаги *Ph. populifoliella* включают как хищников, так и паразитоидов. Комплекс хищников *Ph. populifoliella* малочисленен. Муравьи *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) могут атаковать бабочек, находящихся после дождя на коре тополя, хотя при сухой погоде обычно их игнорируют (Белова, 1985а). На протяжении всего лета в Киргизии неизвестный вид паука уничтожал бабочек, а хищный клещ *Amblyseius* sp. – гусениц моли (Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1959). Питание насекомоядных птиц особями *Ph. populifoliella*, по всей вероятности, носит случайный характер и было отмечено в московской (Белова, 1985а; Белова, Воронцов, 1987) и иркутской (Фролов, 1948) популяциях. В качестве хищников указаны ласточки, поползни и синицы (Фролов, 1948).

Эффективность энтомофагов *Ph. populifoliella* широко варьирует. Например, исследование факторов смертности, проведенное в 1979–1981 гг. на трех пробных площадях в Москве, показало, что энтомофаги *Ph. populifoliella* проводят к гибели в среднем 13,1% гусениц и 8,9% куколок моли (Белова, 1982б; 1985а). Однако известны случаи, когда эффективность энтомофагов минёра достигала 77% (Белова, 1994).

Среди энтомофагов *Ph. populifoliella* преобладают паразитоиды. Таксономический состав этой группы непосредственно связан с малыми размерами всех стадий развития моли. Например, из-за мелких размеров яйца *Ph. populifoliella* вид не имеет яйцеедов. Это подтвердил специальный анализ 10240 яиц с 355 листьев тополя (Сулханов, 1990; 1992б).

Ph. populifoliella атакуют представители 5 семейств Hymenoptera: Pteromalidae, Encyrtidae, Eulophidae, Braconidae и Ichneumonidae. Детальное исследование позволило выявить 77 видов паразитоидов: *Halticoptera bella* (Walker, 1834), *Pteromalus semotus* (Walker, 1834) (Pteromalidae), *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848) (Encyrtidae), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. elegantissimus* Westwood, 1832, *C. elongatus* Boucek, 1959, *C. lyncus* Walker, 1838, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. vittatus* Walker, 1838, *Colpoclypeus florus* (Walker, 1839), *Elachertus artaeus* (Walker, 1839), *E. charondas* (Walker, 1839), *E. fenestratus* Nees, 1834, *E. inunctus* Nees, 1834, *E. gallicus* Erdős, 1958, *Euplectrus bicolor* (Swederus, 1795), *Hemiptarsenus waterhousii* Westwood, 1833, *Hyssopus nigrutilus* (Zetterstedt, 1838), *Pnigalio agraulis* (Walker, 1839), *P. longulus* (Zetterstedt, 1838), *P. mediterraneus* Ferriere & Delucchi, 1957, *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. gordius* (Walker, 1839), *S. grahami* Erdős, 1966, *S. laevifrons* Kamijo, 1965, *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *S. thapsianae* Bouček, 1974, *S. viridula* (Thomson, 1878), *S. xanthostoma* (Nees, 1834), *Zagrammosoma talitzkii* (Boucek, 1961), *Achrysocharoides altilis* (Delucchi, 1954), *A. cilla* (Walker, 1839), *Chrysocharis albipes* (Ashmead, 1904), *Ch. amarus* (Walker, 1839), *Ch. collaris* Graham, 1963, *Ch.*

crassiscapus (Thomson, 1878), *Ch. gemma* (Walker, 1839), *Ch. eurynota* Graham, 1963, *Ch. laomedon* (Walker, 1839), *Ch. nautius* (Walker, 1846), *Ch. nephereus* (Walker, 1839), *Ch. nitetis* (Walker, 1839), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. phryne* (Walker, 1839), *Ch. polyzo* (Walker, 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Ch. prodice* (Walker, 1839), *Ch. submutica* Graham, 1963, *Ch. viridis* (Nees, 1834), *Closterocerus trifasciatus* Westwood, 1833, *Entedon chalybaeus* Ratzeburg, 1852, *Neochrysocharis aratus* (Walker, 1838), *N. cuprifrons* Erdős, 1954, *N. formosus* Weswood, 1833, *Pediobius alcaeus* (Walker, 1839), *P. saulius* (Walker, 1839), *P. metallicus* (Nees, 1834), *Aprostocetus zosimus* (Walker, 1839), *Baryscapus evonymellae* (Bouché, 1834), *B. pospelovi* (Kurdjumov, 1912), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *M. platanellus* (Mercet, 1922), *Sigmophora brevicornis* (Panzer, 1804) (Eulophidae), *Colastes braconius* Haliday, 1833, *Apanteles hoplites* (Ratzeburg, 1848), *Dolichogenidea laevigata* (Ratzeburg, 1848), *Pholetesor bicolor* (Nees, 1834), *Ph. circumscriptus* (Nees, 1834), *Ph. exiguus* (Haliday, 1834), *Diolcogaster alvearia* (Fabricius, 1798), *Protapanteles liparidis* (Bouché, 1834) (Braconidae), *Scambus signatus* (Pfeffer, 1913), *Itoplectis alternans* (Gravenhorst, 1829), *I. curticauda* (Kriechbaumer, 1887) (Ichneumonidae) (Таблица 2.2). Доминируют представители Eulophidae – 81,8%. На долю Braconidae приходится 10,4, Ichneumonidae, Pteromalidae и Encyrtidae – 3,9, 2,6, 1,3% соответственно.

В комплекс паразитоидов *Ph. populifoliella* входят также неопределенные до вида представители родов: *Pteromalus* sp. (Румянцев, 1934; Fulmek, 1962; Сулханов, 1992б; Zargaran et al., 2010) (Pteromalidae), *Cirrospilus* sp. (Nikolskaya, 1934; Полежаев, 1934; Румянцев, 1934; Fulmek, 1962), *Elachertus* sp. (Ermolaev et al., 2016), *Eulophus* sp. (Румянцев, 1934; Fulmek, 1962), *Pnigalio* sp. (Ломакина, 1967; Мирзоян, 1977; Белова, 1982б; Белова, 1985а; Белова, Воронцов, 1987; Сулханов, 1990; 1992б; Белов, 2000б), *Sympiesis* sp. (Ломакина, 1967; Мирзоян, 1977; Сулханов, 1992б), *Chrysocharis* sp. (Sokanowsky, 1936; Fulmek, 1962; Белова, 1981в; Белова, 1982б; Белова, 1985а; Белова, Воронцов, 1987; Сулханов, 1990; 1992б; Белов, 2000б; Ermolaev et al., 2016), *Derostenus* sp. (Романенко, 1958; 1959; Fulmek, 1962), *Pediobius* sp. (Никольская, Кяо, 1954, Габрид, 2021), *Tetrastichus* sp. (Полежаев, 1934; Романенко, 1959; 1965) (Eulophidae), *Mesochorus* sp. (Сулханов, 1990; 1992б) (Ichneumonidae).

Комплекс паразитоидов *Ph. populifoliella* в Европе исследован спорадично. На территории Франции в него входят *Ageniaspis testaceipes* (Encyrtidae), *Cirrospilus pictus*, *Pnigalio pectinicornis* и *Sympiesis sericeicornis* (Eulophidae) (De Gaulle, 1907; Otten, 1940), Швейцарии – *Cirrospilus elegantissimus* (Delucchi, 1958; Fulmek, 1962). В Германии из минёра вывели *A. testaceipes* (Encyrtidae), *Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus*, *Sympiesis acalle*, *S. sericeicornis*, *S. xanthostoma*, *Achrysocharoides cilla*, *Chrysocharis nephereus*, *Entedon chalybaeus* (Eulophidae) и *Apanteles hoplites*, *Ph. circumscriptus*, *Diolcogaster alvearia* (Braconidae) (Ratzeburg, 1848; 1852; Heyden, 1882–1883; De Dalla Torre, 1898; Otten, 1940; Delucchi, 1958; Fulmek, 1962). В Чехии

гусениц и куколок моли атакуют эвлофиды *Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus*, *Sympiesis acalle*, *S. dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Pediobius saulius* (Eulophidae) (Bouček, 1959a; b; Fulmek, 1962; Bouček, 1965). В Австрии в качестве паразитоида отмечен только энциртид *Ageniaspis testaceipes* (De Dalla Torre, 1898; Fulmek, 1962). На территории Польши в состав комплекса входят эвлофиды *Pnigalio agraulis*, *P. soemius* и *Sympiesis sericeicornis* (Vidal, Buszko, 1990). В Словакии тополёвую моль-пестрянку атакует *S. sericeicornis* (Capek, 1963). В Венгрии в комплекс входят *Cirrospilus elegantissimus*, *C. lynxus*, *Euplectrus bicolor*, *Pnigalio agraulis*, *Sympiesis dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Achrysocharoides altilis*, *Chrysocharis nephereus*, *Aprostocetus zosimus*, *Baryscapus evonymellae*, *Minotetrastichus platanellus* (Eulophidae), *Colastes braconius*, *Dolichogenidea laevigata*, *Pholetesor bicolor*, *Ph. circumscriptus* (Braconidae) *Itopectis curticauda* (Ichneumonidae) (Szeleneyi, 1941; Györfi, 1942; 1944; Erdős 1954; 1956; Szöcs, 1959b; Fulmek, 1962; Szöcs, 1965; Papp, 1988). На территории бывшей Югославии в качестве паразитоида *Ph. populifoliella* были отмечены *Cirrospilus elegantissimus*, *Achrysocharoides altilis*, *Chrysocharis nephereus* (Eulophidae) (Delucchi, 1958; Fulmek, 1962). В Болгарии минёра атакуют *Ageniaspis testaceipes* (Encyrtidae), *Cirrospilus elegantissimus*, *Pnigalio longulus*, *P. pectinicornis*, *Sympiesis dolichogaster*, *Chrysocharis nephereus*, *Pediobius alcaeus*, (Eulophidae), *Pholetesor circumscriptus* и *Ph. exiguus* (Braconidae) (Иванов, Славов, 1986; Балеvски, Томов, 1997). Как видно из таблицы, наиболее детально комплексы паразитоидов *Ph. populifoliella* исследованы в Венгрии, Германии и Болгарии: 17, 12 и 9 видов соответственно.

Материал о комплексе паразитоидов *Ph. populifoliella* азиатской части ареала минёра (помимо РФ) обрывочен. В Западной Азии (Турция) в качестве паразитоида *Ph. populifoliella* известен браконид *Colastes braconius* (Beyarslan, 2015; 2017). В Южной Азии (Иран) из минёра был выведен *Halticoptera bella* (Pteromalidae), *Cirrospilus pictus*, *C. vittatus*, *Hemiptarsenus waterhousii*, *Sympiesis grahami*, *Zagrammosoma talitzkii*, *Chrysocharis polyzo*, *Ch. submutica*, *N. formosus* (Eulophidae) и *Protopanteles liparidis* (Braconidae) (Zargarani et al., 2008; 2010; Sadeghi et al., 2011; Lotfalizadeh, Delvare, 2011; Sadeghi et al., 2012; Žikić et al., 2014; Abolhassanzadeh et al., 2017; Hesami et al., 2018; Sadeghi et al., 2020). В Центральной Азии (Киргизия, Казахстан) в комплекс входят *Ageniaspis testaceipes* (Encyrtidae), *Colpoclypeus florus*, *Sympiesis sericeicornis*, *Achrysocharoides altilis*, *Chrysocharis nephereus*, *Pediobius saulius* (Eulophidae) и *Pholetesor circumscriptus* (Braconidae) (Никольская, Кяо, 1954; Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1959; Ломакина, 1967; Габрид, 2021). Согласно работе Н.Г. Скопина (1957), в одном только Юго-

Таблица 2.2. Видовая структура комплекса паразитоидов *Ph. populifoliella* по всему ареалу минёра (на начало 2025 г.)

№	Вид	Франция	Швейцария	Германия	Чехия	Австрия	Польша	Словакия	Венгрия	бывш. Югославия	Болгария	Турция	Иран	Киргизия	Казахстан	Россия						
																Ленинградская обл.	Московская обл.	Нижегородская обл.	Ульяновск. обл.	Удмуртская Респ.	Иркутская обл.	Приморский край
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
	Pteromalidae																					
1	<i>Halticoptera bella</i>												+									
2▲	<i>Pteromalus semotus*</i>																		+			
	Encyrtidae																					
3	<i>Ageniaspis testaceipes</i>	+		+		+					+			+	+							
	Eulophidae																					
4	<i>Cirrospilus diallus*</i>																		+	+		
5	<i>C. elegantissimus*</i>		+	+	+				+	+	+					+	+		+	+		
6	<i>C. lyncus*</i>								+											+		
7▲	<i>C. elongatus*</i>																			+		
8	<i>C. pictus*</i>	+		+	+								+			+	+			+		
9	<i>C. vittatus*</i>												+			+	+					
10	<i>Colpoclypeus florus*</i>													+								
11	<i>Elachertus artaeus*</i>																+					
12	<i>E. charondas*</i>																			+		
13▲	<i>E. fenestratus*</i>																			+		
14	<i>E. inunctus*</i>																+					
15▲	<i>E. gallicus*</i>																			+		

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
16	<i>Euplectrus bicolor</i> *								+													
17	<i>Hemiptarsenus waterhousii</i> *												+									
18	<i>Hyssopus nigritulus</i> *																+					
19	<i>Pnigalio agraulis</i> *						+		+										+ ¹	+		
20	<i>P. longulus</i> *										+							+				
21▲	<i>P. mediterraneus</i> *																			+		
22	<i>P. pectinicornis</i> *	+									+								+	+		
23	<i>P. soemius</i> *						+										+		+	+		
24	<i>Sympiesis acalle</i> *			+	+												+		+	+		
25	<i>S. dolichogaster</i> *				+				+		+									+		
26	<i>S. gordius</i> *				+				+								+	+	+ ³	+ ³		
27	<i>S. grahami</i> *												+									
28▲	<i>S. laevifrons</i> *																			+		
29	<i>S. sericeicornis</i> *	+		+	+		+	+	+					+			+		+	+ ¹		
30	<i>S. thapsianae</i> *																+					
31	<i>S. viridula</i> *																		+			
32	<i>S. xanthostoma</i> *			+																		
33	<i>Zagrammosoma talitzkii</i> *												+									
34	<i>Achrysocharoides altilis</i>								+	+				+								
35	<i>A. cilla</i>			+																		
36	<i>Chrysocharis albipes</i>																		+			
37▲	<i>Ch. amarus</i>																			+		
38	<i>Ch. collaris</i>																		+			
39▲	<i>Ch. crassiscapus</i>																			+		
40▲	<i>Ch. gemma</i>																			+		
41	<i>Ch. eurynota</i>																		+	+		
42▲	<i>Ch. laomedon</i>																			+ ²		
43	<i>Ch. nautius</i>																		+	+		
44	<i>Ch. nephereus</i>			+					+	+	+				+		+			+		
45	<i>Ch. nitetis</i>																					
46▲	<i>Ch. pentheus</i>																			+		

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
47▲	<i>Ch. phryne</i>																			+		
48	<i>Ch. polyzo</i>												+									
49▲	<i>Ch. pubicornis</i>																			+		
50▲	<i>Ch. prodice</i>																			+		
51	<i>Ch. submutica</i>												+						+	+		
52▲	<i>Ch. viridis</i>																			+		
53	<i>Closterocerus trifasciatus</i>																+		+	+		
54	<i>Entedon chalybaeus</i>			+																		
55▲	<i>Neochrysocharis aratus</i>																			+		
56▲	<i>N. cuprifrons</i>																			+		
57▲	<i>N. formosus</i>												+							+		
58	<i>Pediobius alcaeus</i>										+						+					
59	<i>P. saulius</i>				+										+					+		
60▲	<i>P. metallicus</i>																			+		
61	<i>Aprostocetus zosimus</i>								+													
62	<i>Baryscapus evonymellae</i>								+													
63▲	<i>B. pospelovi</i>																			+		
64	<i>Minotetrastichus frontalis</i> *															+	+	+	+ ²	+		
65	<i>M. platanellus</i> *								+													
66	<i>Sigmophora brevicornis</i> *																	+				
	Braconidae																					
67	<i>Colastes braconius</i> *								+			+										
68	<i>Apanteles hoplites</i>			+																		
69	<i>Dolichogenidea laevigata</i>								+													
70	<i>Pholetesor bicolor</i>								+								+					
71	<i>Ph. circumscriptus</i>			+					+		+			+			+			+	+	+
72	<i>Ph. exiguus</i>										+											
73	<i>Diolcogaster alvearia</i>			+																		
74	<i>Protapanteles liparidis</i>												+									
	Ichneumonidae																					
75	<i>Scambus signatus</i> *																+					

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
76	<i>Itoplectis alternans</i> *																+					
77	<i>I. curticauda</i> *								+													
	Всего:	4	1	12	7	1	3	1	17	3	9	1	10	5	3	4	20	4	16	40	1	1

Примечание. * – эктопаразитоид. ▲ – вид впервые выявлен как паразитоид *Ph. populifoliella* в ходе нашего исследования. +¹, +², +³ – место среди доминирующих видов. Материалы по Франции – (De Gaulle, 1907; Otten, 1940), Швейцарии – (Delucchi, 1958; Fulmek, 1962), Германии – (Ratzeburg, 1848; 1852; Heyden, 1882-1883; De Dalla Torre, 1898; Otten, 1940; Delucchi, 1958; Fulmek, 1962), Чехии – (Bouček, 1959a; 1959b; Fulmek, 1962; Bouček, 1965), Австрии – (De Dalla Torre, 1898; Fulmek, 1962), Польше – (Vidal, Buszko, 1990), Словакии – (Сарек, 1963), Венгрии – (Szeleneyi, 1941; Györfi, 1942; 1944; Erdős, 1954; 1956; Szöcs, 1959b; Fulmek, 1962; Szöcs, 1965; Papp, 1988), бывшей Югославии – (Delucchi, 1958; Fulmek, 1962), Болгарии – (Иванов, Славов, 1986; Балеvски, Томов, 1997), Турции – (Beyarslan, 2015; 2017), Ирана – (Zargaran et al., 2008; 2010; Sadeghi et al., 2011; Lotfalizadeh, Delvare, 2011; Sadeghi et al., 2012; Žikić et al., 2014; Abolhassanzadeh et al., 2017; Hesami et al., 2018), Киргизии – (Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1958; 1959; 1965; Габрид, 2021), Казахстана – (Никольская, Кяо, 1954; Ломакина, 1967), Ленинградской обл. – (Строков, 1956), Московской обл. – (Полежаев, 1934; Румянцев, 1934; Nikolskaya, 1934; Sokaпowsky, 1936; Буковский, 1938; Строков, 1956; Белова, 1981в; 1982б; 1985а; Белова, Воронцов, 1987; Сулханов, 1990; 1992а; Белов, 2000), Нижегородской обл. – (Nikolskaya, 1934), Ульяновской обл. – (Ефремова и др., 2011), Удмуртской Республике – (Ermolaev et al., 2016; Ermolaev et al., 2025), Иркутской обл. – (Тобиас, 1971), Приморского края – (Аннотированный.., 2012).

Восточном Казахстане было выведено более 10 видов паразитоидов *Ph. populifoliella*, однако их видовая принадлежность осталась неизвестной.

Комплекс паразитоидов минёра на территории РФ исследован слабо. В Санкт-Петербурге из *Ph. populifoliella* были выведены эвлофиды *Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus*, *C. vittatus* и *Minotetrastichus frontalis* (Строков, 1956). В Нижнем Новгороде в состав комплекса входят *Pnigalio longulus*, *Sympiesis gordius*, *Minotetrastichus frontalis* и *Sigmophora brevicornis* (Eulophidae) (Nikolskaya, 1934). В Иркутской области и Приморском крае гусениц и куколок моли атакует браконид *Pholetesor circumscriptus* (Тобиас, 1971; Аннотированный..., 2012). Детально комплекс паразитоидов минёра был исследован только в Московской и Ульяновской областях, а также Удмуртской Республике.

Паразитоидов *Ph. populifoliella* г. Москвы исследовали многократно. В 1934 г. вышло сразу три соответствующие работы (Полежаев, 1934; Румянцев, 1934; Nikolskaya, 1934). П.Д. Румянцев (1934) определил двух эвлофид *Sympiesis sericeicornis* и *Chrysocharis nitetis* (Walker, 1839). В.Г. Полежаев (1934) дополнил список семью видами Eulophidae: *Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus*, *C. vittatus*, *Pnigalio soemius*, *Sympiesis gordius*, *Closterocerus trifasciatus* и *Chrysocharis nephereus* (Полежаев, 1934). При этом доминировал *Ch. nephereus*. М.Н. Никольская (1934) подтвердила существование в комплексе моли *S. sericeicornis* и *Ch. nitetis*. В 1936 г. был повторно выявлен *S. gordius* (Sokanowsky, 1936). Благодаря сборам 1948 г. список паразитоидов был дополнен эвлофидом *Minotetrastichus frontalis* (Строков, 1956). В 80-х гг. были выведены два бракониды *Pholetesor bicolor* и *Ph. circumscriptus* (Белова, 1981в; 1982б; 1985а, Белова, Воронцов, 1987). Серия работ А.В. Сулханова (1990; 1992 б) позволила выявить ряд новых видов паразитоидов *Ph. populifoliella*: *Elachertus artaeus*, *E. inunctus*, *Hyssopus nigrutilus*, *Sympiesis acalle*, *S. thapsianae*, *Pediobius alcaeus* (Eulophidae), *Scambus signatus* и *Itopectis alternans* (Ichneumonidae). Таким образом, комплекс московской популяции минёра представлен 20 видами из 3 семейств.

Детальное исследование комплекса паразитоидов *Ph. populifoliella* Ульяновской области (Ефремова и др., 2011), проведённое в 2009 г. на черном тополе (*Populus nigra*) в четырех пунктах позволило выявить 16 видов эвлофид: *Cirrospilus diallus*, *C. elegantissimus*, *Pnigalio agraulis*, *P. pectinicornis*, *P. soemius*, *Sympiesis acalle*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *S. viridula*, *Chrysocharis albipes*, *Ch. collaris*, *Ch. eurynota*, *Ch. nautius*, *Ch. submutica*, *Closterocerus trifasciatus*, *Minotetrastichus frontalis*. При этом доминировали *P. agraulis*, *M. frontalis* и *S. gordius*. Доля этих видов в комплексе паразитоидов составила 36,0, 25,2 и 14,0% соответственно (Ефремова и др., 2011).

Показатель эффективности паразитоидов *Ph. populifoliella* может значительно колебаться. Если в 1932 г. разных частях Москвы смертность от паразитоидов гусениц и куколок минёра варьировала от 6 до 74% (Румянцев, 1934), то в 1987 г. – только от 0,4 до 12,2% (Сулханов, 1990). В 1941 г. заражённость паразитоидами моли в Иркутске была в диапазоне от 18,6 до 56,9% (Фролов, 1948). В течение 1969–1980 гг. плотность заселения одного из модельных тополей в Екатеринбурге составила от 3,3 до 48,6 мин на лист (за весь период – $21,9 \pm 4,2$). При этом заражённость гусениц и куколок минёра паразитоидами варьировала от 10,5 до 85,7% (за весь период – $53,4 \pm 6,2$) (Данилова и др., 1984).

Известны случаи, когда заражённость паразитоидами была крайне высокой. В 1988 г. в Москве смертность от паразитоидов гусениц и куколок второго поколения достигала 90% (Сулханов, 1992б; 1995б; 1996), в 1913 г. в Харькове (так же второго поколения) – 98% (Вальх, 1913; Аверин, 1915а). Согласно работе А.П. Даниловой (1983), рост численности паразитоидов следует за таковым *Ph. populifoliella* с запаздыванием на год.

Регулирующую роль численной реакции можно проиллюстрировать на примере хронических очагов *Ph. populifoliella* в различных городах РФ. Например, исследование на протяжении пяти лет двух модельных тополей в Екатеринбурге, заселенных молью, показало постепенный рост заражённости паразитоидами: для дерева в парке от 7,4 (1968 г.) до 56,6% (1972 г.), для дерева из уличных насаждений от 25,6 (1968 г.) до 55,2% (1972 г.) (Данилова, 1974). Тоже было продемонстрировано и в хроническом очаге минёра в С.-Петербурге на примере 8 пробных площадей (Бондаренко, 2008): если в 1996 г. заражённость составила $5,9 \pm 1,6$, то в 1997, 1998 и 1999 г. – $11,4 \pm 2,7$, $23,2 \pm 8,5$ и $25,9 \pm 5,3\%$ соответственно (Таблица 2.1). Как видно из примеров, в хроническом очаге чешуекрылого-минёра численная реакция паразитоидов может носить накопительный характер на протяжении целого нескольких лет.

Эффективность паразитоидов зависит от целого ряда условий:

1. Степень загрязнения окружающей среды. Так, в 1987 г. в г. Искитим (Новосибирская область) смертность от паразитоидов *Ph. populifoliella* близ цементного завода составила лишь 4%, в то время как в других районах города 13–14% (Селиховкин, 1989).

2. Наличие мест дополнительного питания паразитоидов. Нехватка дополнительного углеводного питания (из-за отсутствия и/или нехватки цветковых растений) оказывает негативное влияние на созревания половых продуктов паразитоидов (Викторов, 1976). Еще В.Г. Аверин (1915а) обратил внимание на тот факт, что одиночные тополя или изолированные аллеи деревьев повреждаются минёром значительно интенсивнее, чем деревья, окруженные густыми насаждениями.

3. Местоположение дерева-хозяина относительно близко расположенных зданий. По мере удаления от зданий количество паразитированных особей минёра увеличивается (Гродницкий, 1997).

4. Степени разрушения человеком естественных мест зимовок куколок и имаго паразитоидов в виде листового опада под деревом-хозяином. Роль этого фактора убедительно показано при сравнении показателей смертности *Ph. populifoliella* на двух пробных площадях в Красноярске (Кириченко, 1998; 2000). На первой убрали листовую опад, на второй – нет. В 1998 г. плотность заселения тополя минёром на первой и второй пробных площадях составила 11,5 и, 6,8 мин на лист, зараженность наездниками – 8 и, 59% соответственно (Кириченко, 1998; 2000). Другими словами, сохранение листового опада может более чем в семь раз повышать зараженность *Ph. populifoliella* паразитоидами (Кириченко, 1999; Kirichenko, 2005). Практика осеннего сгребания и последующего уничтожения опавшей листвы приводит к регулярной избирательной элиминации наездников (Сулханов, 1992б; 1995б).

5. Местоположение листьев в кроне дерева. На нижних ветвях плотность заселения листьев минёром ниже, чем на верхних (Сулханов, 1995а). При этом зараженность паразитоидами имеет обратную зависимость от плотности заселения хозяином: на листьях с нижних ветвей этот показатель выше, чем с верхних.

Патогены. Гусеницы *Ph. populifoliella* могут погибать под действием микоза. Впервые этот фактор смертности был отмечен в Москве в работе В.Г. Полежаева (1934). При инфицировании гусеница становится вялой и малоподвижной. Вначале тело имеет мутно-белую окраску, затем покрывается слизью и постепенно темнеет. Гусеницы погибают в течение 3–4 дней (Полежаев, 1934). Смертность от патогена была отмечена на протяжении ряда лет (Белова, 1981в). Исследования, проведенные в 2012–2013 гг. в Киеве (Дрозда и др., 2014), показали, что количество пораженных куколок возрастает в направлении от периферии города к его центру (от 10,1 до 19,2%). К сожалению, видовая принадлежность патогена до сих пор не установлена.

2.1.3. Особенности биологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* и история инвазии минёра в Евразии

Липовая моль пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) относится к подсемейству Lithocolletinae, входящему в состав семейства молей-пестрянок Gracillariidae отряда Lepidoptera.



Рисунок 2.9. Первичный (зеленый) и вторичный (синий) ареалы *Phyllonorycter issikii*. Серым цветом показан ареал рода *Tilia*, на котором не встречается *Ph. issikii*. (по: Ермолаев, 2024)

Распространение. Первичный ареал липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* расположен по берегам Японского и Жёлтого морей (Рисунок. 2.9). Первая находка минёра была сделана ещё 23 июля 1932 г. в г. Уссурийске Людмилой Васильевной Токаревой (Ермолаев, 1977). Однако этот вид моли был описан лишь в 1963 г. Т. Кумата (Kumata, 1963a) с островов Хоккайдо, Хонсю и Кюсю. В 1983 г. вид был обнаружен на японском острове Сикоку и полуострове Корея (Kumata et al., 1983). Дальнейшие исследования позволили выявить минёра в Корее (провинции Канвондо́ и Чхунчхон-Пукто) (Kim, Byun, 2017) и Китае (провинции Тяньцзинь, Шаньдун) (Kirichenko et al., 2017a; Lu et al., 2022). Наличие минёра в Южном Приморье было повторно подтверждено в 1974 г. в заповеднике «Кедровая падь» (Хасанский район Приморского края) (Ермолаев, 1977). Помимо этого, моль была отмечена в Хабаровском крае: в 2006 г. – в Большехехцирском (Хабаровский район) (Барышникова, Дубатолов, 2007) и 2011 г. – в Болоньском заповеднике (Амурский и Нанайский районы) (Барышникова, Дубатолов, 2016). В настоящее время наиболее изученными являются японские (Kamijo, 1965; 1977a; b; Deschka, 1995; Hirao, Murakami, 2008; Kirichenko et al., 2017a) и корейские (Park, 1983; Kim, Byun, 2017; Kirichenko et al., 2017a) популяции минёра.

Вторичный ареал *Ph. issikii* охватывает значительную территорию Европы и частично российской Азии. Среди стран Европы моль известна в Великобритании (Edmunds,

Langmaid, 2005), Норвегии, Швеции (Kullberg et al., 2002; Kirichenko et al., 2017a), Финляндии (Kullberg et al., 2002; Aarvik et al., 2017; Kirichenko et al., 2017a), Франции (Reinhardt, Rennwald, 2007; Beguinot, 2016), Бельгии (Gielis et al., 2009; Wullaert, 2012), Нидерландах (Gielis et al., 2009; Huisman et al., 2013; Doorenweerd et al., 2014; Kirichenko et al., 2017a), Дании (Aarvik et al., 2017), Германии (Graf et al., 2002; Gaedike et al., 2003; Lehmann, Stübner, 2004a; b; Kolbeck et al., 2005; Kaiser, van Loh, 2007; Reinhardt, Rennwald, 2007; Rodeland, 2007; Segerer, 2008; Lehmann, 2009; Flügel, 2011; Kirichenko et al., 2017a), Швейцарии (Meier et al., 2010), Италии (Huemer, 2007; Kirichenko et al., 2017a), Австрии (Huemer, Rabitsch, 2002; Šefrová, 2002; Huemer, Erlebach, 2003; Krehan, Perny, 2006; Perny, 2007; Kurz et al., 2010; Hiermann et al., 2017; Kirichenko et al., 2017a), Эстонии (Aarvik et al., 2017), Польше (Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Buszko et al., 2000; Jaworski, 2009a; b; Wilkaniec et al., 2013; Soika, Łabanowski, 2014; Kirichenko et al., 2017a), Чехии (Šefrová, 2002; 2005a; Šefrová, Laštůvka, 2005; 2008; Laštůvka, Liška, 2011; Kirichenko et al., 2017a), Словакии (Hrubík, Kollár, 2007; Kollár, 2007; Zúbrik et al., 2007; Kollár, Hrubík, 2009; Kollár, Donoval, 2013; Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Венгрии (Szabóky, Csóka, 2003; Pastorális, 2010; Szócs et al., 2014; 2015; Kirichenko et al., 2017a), Словении (Šefrová, 2002; Jurc, 2012; Kirichenko et al., 2017a), Хорватии (Matošević, 2007a; b; Matošević et al., 2009; Matošević, 2010; Matošević, Pernek, 2011), Сербии (Dobrosavljevic et al., 2018; Главендекич, 2024), Эстонии (Aarvik et al., 2017), Латвии (Aarvik et al., 2017), Литве (Noreika, 1998; Гниненко, Козлова, 2007; Pečiulytė, Kačergius, 2012; Stankevičienė, 2016; Aarvik et al., 2017; Kirichenko et al., 2017a; Stankevičienė, Krugliakovas, 2017), Беларуси (Прокопович, 2008; Евдошенко, 2012; Евдошенко, Сауткин, 2012; Сауткин, 2014; Синчук, Гончаров, 2015; Гончаров, Синчук, 2016; Жоров и др., 2016; Синчук, 2016; Рыжая, Гляковская, 2016; Синчук, Буга, 2016; Синчук, Гончаров, 2016; Гляковская, 2017; Гончаров, 2017; Пинчук, 2017; Пинчук, Синчук, 2017; Синчук, 2017a; б; Синчук и др., 2017; Шибанова и др., 2017; Гляковская, 2018; Гляковская, Рыжая, 2018a; Синчук, Гончаров, 2018; Синчук, Лавриеня, 2018; Синчук, Пинчук 2018; Синчук и др., 2018; Гляковская, 2019; Гляковская и др., 2019; Лопощко, Рыжая, 2020; Меленец, Рыжая, 2020; Роров et al., 2020; Синчук, Буга, 2020; Гляковская, Рыжая, 2021a; б; Рогинский и др., 2021; Kolbas et al., 2021; Гляковская, 2022; Рыжая, Гляковская, 2022; Миронович и др., 2023; Васькович и др., 2024; Рыжая, Гляковская, 2024), Приднестровье (Антюхова 2010a; б; Антюхова, Мешкова, 2011, Антюхова, 2017), Украине (Козлов, Коричева, 1990; Козлов, 1991; Меу, 1991; Гниненко, Козлова, 2004; Микулина, 2008; Мешкова, Микулина, 2010; Гниненко, 2011; Мешкова, Мікуліна, 2012; Мешкова, Микулина, 2013; Meshkova et al., 2013; Мешкова, 2014; Карпин, 2016; Мартынов,

Никулина, 2016; Сильчук и др., 2016; Лісовий и др., 2017а; б; Kirichenko et al., 2017а; Мартынов, Никулина, 2018; 2020; Мартынов и др., 2021; Kukina et al., 2021; Shvydenko et al., 2021), Румынии (Kovács et al., 2006; Ureche, 2006; Stolnicu, 2007; Stolnicu, Ureche, 2007; Andriescu et al., 2016; Olenici, Duduman, 2016), Болгарии (Томов, 2009; Tomov, 2009; Kirichenko et al., 2017а), Молдавии (Timuş, 2015), Северной Осетии-Алании (Доброносков, 2019; Dobronosov, 2019).

На территории РФ *Ph. issikii* встречается в Калининградской (Гниненко, Шепелев, 2004; Гниненко, 2008; Козлова, 2006), Ленинградской (Осипова, 1992; Козлова 2006; Гниненко, Козлова, 2007; Лукмазова, 2010; Подольская, Мясникова, 2010; Поповичев, Бондаренко, 2010; Подольская, 2011; Щербакова и др., 2011; Селиховкин, 2012; Селиховкин, Тимофеева, 2012; Селиховкин и др., 2012; Селиховкин, Мусолин, 2013; Тимофеева, 2013; 2014; 2015; Селиховкин и др., 2016а; б; Тимофеева и др., 2016; Жукова, 2019; Селиховкин и др., 2019; Буй Динь Дык и др., 2020а; Петрова, Жукова, 2020; Пуйто, 2020; Пуйто, Тимофеева, 2021; Селиховкин и др., 2020б; Буй Динь Дык, 2021; Селиховкин, 2023; Варенцова и др., 2024; Селиховкин, 2024а; б; в), Новгородской (Гниненко, Козлова, 2008), Псковской (Крюкова, Николаева, 2021), Тверская (Козлова 2006; Гниненко, Козлова, 2006; 2008; Гниненко, 2008; Коробков, Барышникова, 2017), Ярославской (Клепиков, 2005), Костромской (Лебедев, Кочнев, 2023), Смоленской (Шмытова, 2005а), Белгородской (Стручаев, 2011; 2013а; б; Годин и др., 2022), Московской (Осипова, 1990; Козлов, 1991; Орлинский и др., 1991; Зайцев, Дмитриева, 1992; Осипова, 1992; 1994; 1995; Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Белова, Белов, 1999; Белов, 2000а; б; Мозолевская и др., 2000; Состояние..., 2002; Чехонина, 2002; 2003а; б; 2004; Гниненко, Шепелев, 2004; Белова, Белов, 2004; Гниненко, Козлова, 2007; 2008; Белов, Белова, 2010; Белов, 2011; Гниненко, 2011; Латанов, 2012; Гниненко и др., 2013; Gokhman et al., 2014; Алексеева, Чехонина, 2015; Plocin, Reutskaya, 2015; Белов, 2019; Гниненко и др., 2019; Ермолаев и др., 2019; Fairushina, Volkov, 2020; Файрушина, 2020; Файрушина, Волков, 2020; Glushakova, Kachalkin, 2023; Ермолаев, 2024, Переведенцев, Денисова, 2024; Тихонова и др., 2024), Калужской (Шмытова, 2005а; 2005б; 2007; Алексанов и др., 2022; Алексанов, 2024), Тульской (Барышникова, Большаков, 2004; Огороков, 2020), Рязанской (Осипова, 1992), Нижегородской (Ануфриев, Баянов, 2002; Ермолаев и др., 2019; Корб и др., 2020), Воронежской (Кузнецов и др., 1988; Козлов, Коричева, 1989; Козлов, 1991; Гниненко, Козлова, 2007; Охрименко, Негроров, 2019; 2020; Аксёненко и др., 2022; Дергунова и др., 2023; Ермолаев, 2024), Пензенской (Золотухин, 2002), Ульяновской (Золотухин, 2002; Ефремова и др., 2003; Мищенко, Золотухин, 2003; Мищенко и др., 2007; Егоренкова, 2008; Ефремова, Мищенко, 2008; 2009; Ефремова и др.,

2009; Мищенко, 2009; Yefremova, Mishchenko, 2010; 2012; Мищенко, 2014; Мищенко, Артемьева, 2015; Аникин и др., 2016; Мищенко, 2016; Волкова и др., 2019; 2021; Мищенко, Артемьева, 2021; 2022), Самарской (Козлов, 1991; Сачков и др., 1996; Краснобаев, 2001; Золотухин, 2002; Сачков, 2007; Аникин и др., 2016; Файзулин, Кузовенко, 2024), Саратовской (Золотухин, 2002; Аникин и др., 2016; Барышникова, 2018; Аникин, 2022), Волгоградской (Аникин и др., 2016), Кировской (Домнина и др., 2015; Целищева, 2015; Зиновьев, Пестов, 2016; Целищева, 2017; Морозов, Пестов, 2018; Зиновьев, 2019; Тарасова и др., 2020; Целищева, 2021), Свердловской (Гниненко, 2011; Пустовалова и др., 2011; Богачёва, 2012; Ухова, Ольшванг, 2014; Богачева и др., 2018; Ермолаев и др., 2019), Челябинской (Ольшванг и др., 2004; Гниненко, 2011), Курганская (Козлова 2006; Гниненко, Козлова, 2006; 2008; Ермолаев и др., 2023), Тюменской (Козлова 2006; Гниненко, Козлова, 2006; 2008; Гниненко, 2011; Ермолаев и др., 2019; Кириченко и др., 2019а; 2020; Ермолаев и др., 2023; Кириченко и др., 2023), Омской (Князев и др., 2018; Кириченко и др., 2019а; 2020; Кпуазев, 2022; Галанов, 2023; Ермолаев и др., 2023; Кириченко и др., 2023), Новосибирской (Кириченко и др. 2009а; б; Кириченко, Баранчиков, 2012; Кириченко, Томошевич, 2012; Кириченко, 2013; Кириченко и др., 2019а; 2020; Kosheleva et al., 2022; Ермолаев и др., 2023; Кириченко и др., 2023), Томской (Кириченко и др., 2019а; 2020; Конусова и др., 2019; Кириченко и др., 2023), Кемеровской (Кириченко и др., 2013; Кириченко и др., 2019а; 2020; 2023), Амурской (Kirichenko et al., 2019b; Kosheleva, 2025), Еврейской Автономной (Kirichenko et al., 2019b) областях, в Пермском (Ермолаев и др., 2024), Алтайском (Кириченко, Баранчиков, 2012; Кириченко и др., 2019а; Кириченко, 2020; Кириченко и др., 2023), Красноярском (Кириченко и др., 2019а), Хабаровском (Барышникова, Дубатов, 2007; 2016; Kirichenko et al., 2019b), Приморском (Ермолаев, 1977; Kirichenko et al., 2019а; б; Кириченко, 2021; Kosheleva et al., 2022) краях, а также в Донецкой Народной Республике (Мартынов, Никулина, 2023; Мартынов и др., 2024), в Мордовской (Сусарев, 2014; Ручин, 2015), Чувашской (Ластухин, 2010), Удмуртской (Гниненко, Козлова, 2006; 2007; Ермолаев, Мотошкова, 2007; Гниненко, 2008; Ермолаев, Мотошкова, 2008; Ижболдина, 2008; Ермолаев, Сидорова, 2009; Ермолаев, Зорин, 2010; Ермолаев и др., 2010; Гниненко, 2011; Ермолаев, Зорин, 2011а; б; в; г; Ермолаев, Сидорова, 2011; Ермолаев и др., 2011а; Ермолаев, Ижболдина, 2012; Ермолаев, Сидорова, 2012; Зорин, 2012; Ермолаев, 2014б; Сидорова, 2014; Ермолаев, Ефремова, 2015; Ермолаев, Токарева, 2015; Ермолаев и др., 2018а; б; Ермолаев, Домрачев, 2020; Ермолаев, 2022; 2023; Ермолаев и др., 2023; Ермолаев, 2024; Ермолаев и др., 2024) Республиках, в Республиках Карелия (Кутенкова, 2021; Злобин и др., 2022), Крым (Савчук, Кайгородова, 2017; Стрюкова, Стрюков, 2022), Марий Эл (Козлова 2006; Гниненко,

Козлова, 2007; 2008; Гниненко, 2011), Татарстан (Золотухин, 2002; Селиховкин и др., 2014; Аникин и др., 2016; Ермолаев и др., 2019), Башкортостан (Козлов, 1991; Гниненко, Козлова, 2006; 2007; Гниненко, 2008; 2011; Аникин и др., 2016; Бекалова, Бакалов, 2023; Саттаров и др., 2023; Ермолаев и др., 2024), Хакасия (Корицкая, 2019).

Кормовые растения. Липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* успешно проходит развитие на 12 видах рода *Tilia* Linnaeus, 1753 семейства Мальвовые (Malvaceae) (Приложение 10).

В первичном ареале в качестве кормового растения *Ph. issikii* известно 6 аборигенных видов. В Японии моль проходит развитие на липе японской (*T. japonica* (Miquel) Simonkai, 1888), Максимовича (*T. maximowicziana* Shirasawa, 1900) и *T. kiusiana* Makino et Shirasawa, 1896 (Kumata, 1963a; b; Deschka, 1995; Hirao, Murakami, 2008; Kirichenko et al., 2017a). На российском Дальнем Востоке минёр трофически связан с липой маньчжурской (*T. mandshurica* Ruprecht et Maximowicz, 1856) и двумя подвидами липы амурской – *T. amurensis amurensis* Pigott, 2012 и *T. amurensis taquetii* (С.К. Schneider) Pigott, 2012 (Ермолаев, 1977; Noreika, 1998; Кириченко и др., 2016б; Kirichenko et al., 2017a; 2019a). В Корее *Ph. issikii* повреждает *T. mandshurica* и *T. amurensis taquetii* (Kumata et al., 1983; Kim, Byun, 2017; Kirichenko et al., 2017a), в Китае – *T. mandshurica* и *T. amurensis* (Lu et al., 2022), а также липу монгольскую (*T. mongolica* Maximovich, 1880) (Kirichenko et al., 2017a).

Во вторичном ареале гусеницы *Ph. issikii* проходят свое развитие на 4 аборигенных видах *Tilia*: *T. cordata* Miller, 1768, *T. dasystyla* Steven, 1832, *T. platyphyllos* Scopoli, 1772, *T. tomentosa* Möpnh, 1785 (Приложение 10). Наиболее серьезные повреждения минёр наносит липе сердцевидной (*T. cordata*). Помимо этого, гусеницы липовой моли-пестрянки повреждают 6 преднамеренно интродуцированных видов липы. Из них 5 видов имеют азиатское происхождение. Это *T. amurensis taquetii* (Meshkova et al., 2013; Синчук, Гончаров, 2015; Синчук, Буга, 2016), *T. japonica* (Синчук, 2017б), *T. mandshurica* (Синчук, Гончаров, 2015; Синчук, Буга, 2016), *T. mongolica* (Meshkova et al., 2013) и *T. tuan* Szyszylowicz, 1890 (Синчук, Гончаров, 2015; Синчук, Буга, 2016). Последний вид не был отмечен как кормовой объект в регионе-доноре. Североамериканская липа (*T. americana* Linnaeus, 1753) также является кормовым объектом моли (Hrubík, Kollár, 2007; Kollár, 2007; Perny, 2007; Кириченко, 2013; Синчук, Гончаров, 2015; Синчук, Буга, 2016; Тимофеева и др., 2016; Синчук, 2017б; Синчук, Гончаров, 2018; Кириченко и др., 2019б).

Среди *Phyllonorycter* Hübner, 1822 помимо *Ph. issikii* представителей рода *Tilia* минируют еще три вида: *Ph. lucetiella* (Clemens, 1859), *Ph. messaniella* (Zeller, 1846) и *Ph. tiliacella* (Chambers, 1871) (Lu et al., 2022).

В литературе известно о трех сомнительных кормовых объектах *Ph. issikii*. Т. Кумата, описывая в 1963 г. минёра с японских островов, отметил возможность развития вида на березе (*Betula pendula* subsp. *mandshurica* Ashburner & McAllister, 2013) (Kumata, 1963a; b). В более поздней работе (Kumata et al., 1983) береза как кормовое растение *Ph. issikii* уже не приводится. Питание минёра березой в Европе также отмечено не было. Вероятно, ошибочно кормовым растением *Ph. issikii* был также указан дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fischer ex Ledebour, 1850) в Японии (Kamijo, Ikeda, 1997) и ольха *Alnus* sp. на Кавказе (Kostjukov et al., 2016). Информация о возможности питания *Ph. issikii* этими растениями нуждается в дополнительной проверке.

Листья представителей различных видов рода *Tilia* характеризуются ярко выраженной изменчивостью по площади (Рисунок 2.10), степени опушенности и биохимическому составу. Дальнейшее исследование в системе «*Ph. issikii* – *Tilia*» позволит выявить липы наиболее устойчивые по отношению к минёру.

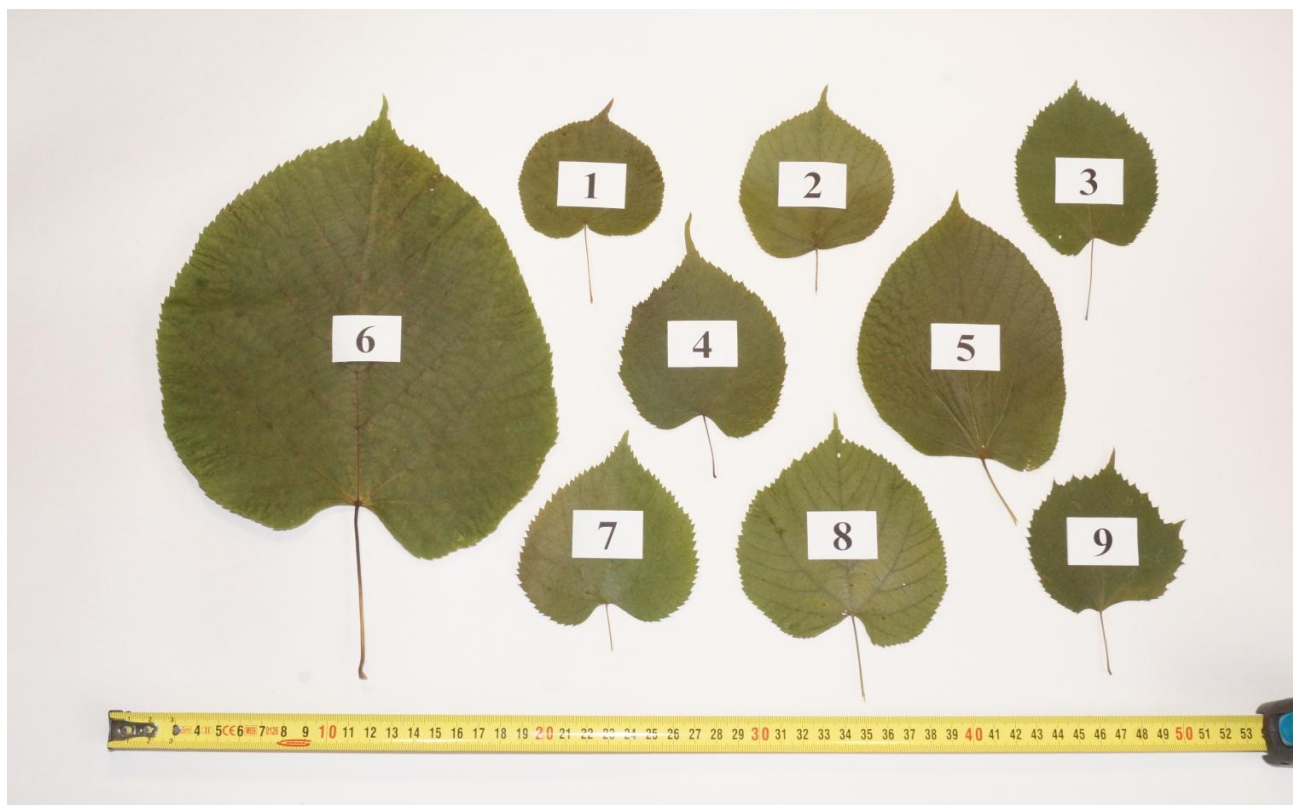


Рисунок 2.10. Листья представителей рода *Tilia* в Главном ботаническом саду им. Цицина РАН (18.07.2017). 1 – *T. cordata*, 2 – *T. platyphyllos*, 3 – *T. tomentosa*, 4 – *T. japonica*, 5 – *T. insularis*, 6 – *T. americana*, 7 – *T. americana* var. *heterophylla*, 8 – *T. dasystyla*, 9 – *T. dasystyla* subsp. *cuacasica* (фото И.В. Ермолаев)

Материалов, свидетельствующих об устойчивости отдельных видов лип по отношению к *Ph. issikii*, крайне мало. Исследование насаждений липы в Словении (Jug, 2012) показало, что *T. cordata* повреждалась минёром в 91,5% случаев, в то время как *T. platyphyllos* и *T. tomentosa* только в 21,7 и 0,4% соответственно. Это связано с тем, что при яйцекладке самки минёра избегают опушенные снизу листья. Данная особенность нашла подтверждение при сравнении встречаемости *Ph. issikii* на голых листьях *T. cordata* и опушенных *T. platyphyllos* в Баварии (Seegerer, 2008), также в городах Львове (Карпин, 2016) и С.-Петербурге (Селиховкин, Тимофеева, 2012). При этом отмечено, что площадь мины *Ph. issikii* на *T. platyphyllos* была заметно меньше, чем на *T. cordata* (Seegerer, 2008). В Сербии плотность заселения первым поколением минёра листьев *T. tomentosa* достоверно ниже, чем листьев *T. cordata* (Dobrosavljevic et al., 2018). Анализ деревьев липы, проведенный в 2010 г. в ботаническом саду Харьковского национального университета (Meshkova et al., 2013), показал, что 60,7% листьев *T. cordata* были заселены *Ph. issikii*. При этом на *T. platyphyllos*, *T. amurensis*, *T. mongolica* и *T. europaea* было обнаружено 16,1, 13,0, 0,9 и 0,3% поврежденных минёром листьев соответственно. Однако, в 2011 г. поврежденность *T. cordata* (14,7%) была сопоставима с *T. platyphyllos* (13,5%). Интересно отметить, что в течение двух лет наблюдений минёр полностью игнорировал только липы из первичного ареала: амурскую *T. amurensis* и японскую *T. japonica* (Meshkova et al., 2013). Исследование, проведенное в 2010 г. в дендрарии научно-исследовательского института садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (г. Барнаул) (Кириченко, 2013), показало, что поврежденность листьев *T. cordata* и *T. americana* минёром составила 70 и 20% соответственно. В насаждениях г. С.-Петербурга плотность заселения *Ph. issikii* на липе европейской (*T. europaea*) превышала показатель на липе войлочной (*T. tomentosa*) (Тимофеева, 2013). Анализ поврежденности различных видов лип гусеницами *Ph. issikii* был выполнен в 2015 г. в арборетуме Центрального ботанического сада НАН Беларуси (г. Минск) (Синчук, Буга, 2016). Результаты исследования показали, что поврежденность листьев *T. tomentosa*, *T. tuan*, *T. mandshurica* и *T. amurensis* не превышала 2,5%, в то время как для *T. americana*, *T. × europaea*, *T. platyphyllos* и *T. cordata* показатель составил величину 3,5, 4,3, 5,7 и 8,9% соответственно. При этом наибольшая площадь мины были выявлена на липах *T. platyphyllos* ($1,28 \pm 0,05 \text{ см}^2$), *T. mandshurica* ($1,18 \pm 0,10 \text{ см}^2$) и *T. tomentosa* ($1,08 \pm 0,62 \text{ см}^2$) (Синчук, Гончаров, 2015). В то же время на *T. tuan*, *T. cordata*, *T. amurensis* и *T. americana* площадь мины составила $0,90 \pm 0,58$, $0,89 \pm 0,02$, $0,86 \pm 0,02$ и $0,81 \pm 0,02 \text{ см}^2$ соответственно. Не исключено, что минёр более эффективно использует ткани листьев последних четырех видов растений для своего развития. Анализ поврежденности листьев *T. amurensis* липовой молью-пестрянкой, проведенный в течение 2015–2018 гг. в

Центральном ботаническом саду НАН Беларуси (г. Минск) (Синчук, Гончаров, 2018), показал, что площадь изъятия листовой пластинки для первого поколения минёра может составлять до 10, для второго – 22,4%. При этом максимальная плотность заселения листа достигала показателя 18 мин на лист (Синчук, Гончаров, 2018). Кроме листьев самки *Ph. issikii* могут откладывать яйца на прилистники соцветий. Мины на прилистниках были отмечены нами на примерах удмуртских популяций минёра, а также в Беларуси (Рогинский и др., 2021).

Таким образом, липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* проходит развитие на одном роде одного семейства растений. Согласно классификации Ю.Н. Баранчикова (1987б), минёр является узким олигофагом.

Особенности цикла развития. Липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* в течение сезона дает две генерации. Эта особенность жизненного цикла хорошо известна для популяций первичного ареала минёра, например, Японии (Kumata, 1963a), Кореи (Kumata et al., 1983) и Приморского края (Ермолаев, 1977). Тоже справедливо и для популяций моли в Европе: Великобритании (Edmunds, Langmaid, 2005), Голландии (Huisman et al., 2013; Doorenweerd et al., 2014), Польши (Jaworski, 2009 a; Soika, Łabanowski, 2014), Чехии, Словакии (Šefrová, 2002), Австрии (Šefrová, 2002; Huemer, Erlebach, 2003; Perny, 2007), Венгрии (Szabóky, Csóka, 2003), Словении (Jurc, 2012), Хорватии (Matošević, 2007a; b; Matošević et al., 2009; Matošević, Pernek, 2011), Сербии (Dobrosavljevic et al., 2018), Румынии (Ureche, 2006; Stolnicu, Ureche, 2007),





Рисунок 2.11. Стадии развития липовой моли-пестрянки *Ph. issikii*: яйцо (А), гусеница (В), куколка (С), имаго (D) (фото И.В. Ермолаев)

Приднестровья (Антюхова, 2010 б; Антюхова, Мешкова, 2011), Латвия (Noreika, 1998), Белоруссии (Евдошенко, 2012; Евдошенко, Сауткин, 2012; Синчук, Буга, 2016; Синчук, Сауткин, 2016; Пинчук, Синчук, 2017; Синчук и др., 2017а; Шибанова и др., 2017) и Украины (Мешкова, Мікуліна, 2012; Meshkova et al., 2013; Мешкова, 2014; Мартынов, Никулина, 2020). На территории РФ два поколения минёра отмечали в Ленинградской (Щербакова и др., 2011;

Селиховкин, Тимофеева, 2012; Селиховкин и др., 2012; Тимофеева, 2014; Тимофеева и др., 2016), Тверская (Коробков, Барышникова, 2017), Московской (Осипова, 1990; 1992; 1995; Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Белов, 2011), Тульской (Барышникова, Большаков, 2004), Воронежской (Козлов, 1991), Самарской (Сачков и др., 1996; Сачков, 2007), Челябинской (Ольшванг и др., 2004), Свердловской (Ухова, Ольшванг, 2014), Новосибирской (Кириченко, 2013), Томской (Конусова и др., 2019) областях, Республике Крым (Стрюкова, Стрюков, 2022), Республике Мордовия (Сусарев, 2014). В некоторых работах (Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999; Perny 2007; Белов, 2011; Золотухин, 2002; Состояние..., 2004; Ефремова, Мищенко, 2008; 2010; Осипова, 1995; Yefremova, Mishchenko, 2012; Meshkova et al., 2013; Мищенко, 2014; 2016; Сильчук и др., 2016) указывается на возможность в отдельные сезоны с теплой осенью формирования третьего поколения *Ph. issikii*. При этом значительная часть гусениц этого поколения не успевает завершить свое развитие и погибает из-за листопада и холодов (Осипова, 1995; Беднова, Белов, 1999; Гниненко, Козлова, 2008). Стадии развития минёра представлены на рисунке 2.11.

Энтомофаги. Комплекс хищников липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* практически не изучен. По всей вероятности, один из наиболее обычных видов – евросибирский клоп *Anthocoris nemorum* (Linnaeus, 1761) (Anthocoridae). Питание клопа минёром отмечено в

Подмосковье (Осипова, 1992) и Ульяновской области (Мищенко, 2011). Клоп нападает на гусениц и куколок моли, прокалывая эпидермис листа над миной хоботком. Кроме того, личинок этого клопа можно обнаружить внутри поврежденной мины (Мищенко, 2011). Кроме того, в качестве хищника был отмечен стафилин *Anthophagus caraboides* (Linnaeus, 1758) (Staphylinidae) (Осипова, 1992).

Сведения о видовой структуре комплекса паразитоидов в первичном ареале *Ph. issikii* скудны и ограничены двумя территориями: Японией и Приморским краем РФ. Исследования, проведенные в лесах острова Хоккайдо, позволили выявить шестнадцать видов: *Holcothorax* sp., (Encyrtidae), *Cirrospilus* sp., *Elachertus fenestratus* Nees, 1834, *Elachertus* sp., *Sympiesis laevifrons*, *S. sericeicornis*, *Achrysocharoides* sp.1, *Achrysocharoides* sp.2, *Achrysocharoides* sp.3, *Chrysocharis laomedon* (Walker, 1839), *Ch. ujiyei* Kamijo, 1977, *Chrysocharis* sp., *Pediobius saulius* (Walker, 1839), *Pleurotroppopsis japonica* (Kamijo, 1977), *Mischotetrastichus petiolatus* (Erdős, 1961) (Eulophidae), *Dolichogenidea dilecta* (Haliday, 1834) (Braconidae) (Kamijo, 1965; 1977a; b; 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hirao, Murakami, 2008). Данные о паразитировании *M. petiolatus* минёра могут быть сомнительными, поскольку *Ph. issikii* трофически не связан с *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. (Kamijo, Ikeda, 1997). Соотношение экто- к эндопаразитоидов *Ph. issikii* на Хоккайдо составило 5 к 11. До недавнего времени среди паразитоидов *Ph. issikii* Приморского края был известен только *Sympiesis laevifrons* Kamijo 1965 (Сторожева и др., 1995). Анализ комплекса паразитоидов *Ph. issikii* в Приморском крае (на примере дендрария Горнотажной станции ДВО РАН) позволил выявить двенадцать видов: *Cirrospilus ussuriensis* Kosheleva, 2022, *Elachertus inunctus* Nees, 1834, *Sympiesis gordius* (Walker, 1839), *S. laevifrons*, *Achrysocharoides carinatus* Kosheleva, 2022, *A. cilla* (Walker, 1839), *A. nagasawi* Kosheleva, 2022, *Chrysocharis laomedon*, *Pediobius cassidae* Erdős, 1958, *Pleurotroppopsis japonica*, *Mischotetrastichus nadezhdae* (Kostjukov, 1977) (Eulophidae), *Pholetesor nataliae* Belokobylskij, 2022 (Braconidae) (Kosheleva et al., 2022). Таким образом соотношение экто- к эндопаразитоидов *Ph. issikii* Приморья составило 5 к 7.

Исследование видовой структуры паразитоидов липовой моли-пестрянки во вторичном ареале *Ph. issikii* ограничено рядом стран Европы. В 2005 г. в Хорватии из *Ph. issikii* был выведен *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834) (Matošević, 2007), в 2016–2017 гг. в Сербии – *Pediobius saulius* и *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834) (Dobrosavljevic et al., 2018). Детальный анализ видовой структуры комплекса паразитоидов *Ph. issikii* в Венгрии, проведенный в 2011–2013 гг. в шестнадцати точках страны (Szócs et al., 2014), показал наличие тринадцати видов Eulophidae (*Cirrospilus elegantissimus* Westwood, 1832, *C. lyncus*

Walker, 1838, *C. viticola* (Rondani, 1877), *Pnigalio soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis angustipennis* (Erdős, 1954), *S. dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Achrysocharoides cilla*, *Omphale versicolor* (Nees, 1834), *Pediobius saulius*, *Aprostocetus* sp., *Minotetrastichus frontalis*) и одного вида Braconidae (*Apanteles* sp.). В 2015 список паразитоидов *Ph. issikii* Венгрии был дополнен шестью видами: *Elachertus fenestratus*, *Pnigalio agraulis* (Walker, 1839), *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *Chrysocharis laomedon*, *Neochrysocharis formosus* (Westwood, 1833), *Aprostocetus zoilus* (Walker, 1839) (Eulophidae) (Szöcs et al., 2015). В 2016 г. в Румынии было выявлено пять паразитоидов *Ph. issikii*: *Cirrospilus lyncus*, *Pnigalio soemius*, *Minotetrastichus frontalis* (Eulophidae), *Gnamptodon pumilio* (Nees, 1834) и *Orgilus obscurator* (Nees, 1812) (Braconidae) (Andriescu et al., 2016). Исследование факторов смертности *Ph. issikii* на первом этапе инвазии в Болгарии выявило в качестве паразитоида минёра *Minotetrastichus frontalis* (Томов, 2009). Дальнейшая работа, проведенная в 2015–2016 гг. в двух парках г. Софии (Toshova et al., 2018), показала, что *Ph. issikii* атакуют двенадцать видов паразитоидов. Это *Elachertus inunctus*, *Pnigalio incompletes* (Boucek, 1971), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Pediobius saulius*, *Aprostocetus* sp., *Minotetrastichus platanellus* (Mercet, 1922), *Oomyzus sokolowskii* (Kurdjumov, 1912) (Eulophidae), *Colastes braconius* Haliday, 1833 (Braconidae) (Toshova et al., 2018). Паразитоидов минёра на Украине исследовали дважды. Работа, проведенная осенью 1988 г. в трех точках г. Киева (Mey, 1991), позволила выявить шесть видов паразитоидов (*Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus* (Nees, 1834), *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Minotetrastichus frontalis*). В дальнейшем этот комплекс был дополнен ещё шестью видами (*Elachertus* sp., *Pnigalio mediterraneus* Ferrière & Delucchi, 1957, *P. soemius*, *Pediobius saulius*, *Pnigalio* sp., *Achrysocharoides* sp.), выведенными в период 2008–2011 гг. из минёра в Харьковской области (Мешкова, Микулина, 2013). Все двенадцать видов являются представителями семейства Eulophidae.

Видовая структура комплекса паразитоидов *Ph. issikii* на территории РФ изучена фрагментарно. Впервые паразитоидов *Ph. issikii* на территории РФ исследовали в Приокско-Террасного заповеднике (Московская обл.) (Осипова, 1992). В ходе работы были выведены представители двух семейств: Eulophidae (*Pnigalio* sp., *Sympiesis* sp., *Chrysocharis* sp., *Tetrastichus* sp.), Trichogrammatidae (*Trichogramma*) и Braconidae (2 рода). В 2012–2013 гг. близ деревни Ожигово (Рузский район Московской обл.) из *Ph. issikii* было получено четыре вида эвлофид (*Pnigalio agraulis*, *Hyssopus geniculatus* (Hartig, 1838), *Chrysocharis laomedon*, *Mischotetrastichus petiolatus*) (Gokhman et al., 2014).

Исследование, проведенное на территории Ульяновской области под руководством З.А. Ефремовой (Мищенко и др., 2007; Егоренкова, 2008; Ефремова и др., 2009; Мищенко, 2009; 2011; Ефремова, Мищенко, 2008; 2009; 2010; Yefremova, Mishchenko, 2012), позволило выявить 20 видов. Восемнадцать из них были представителями эвлофид (*Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. elegantissimus*, *C. lyncus*, *C. viticola*, *Hyssopus geniculatus*, *Pnigalio soemius*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Pediobius cassidae* Erdős, 1958, *P. metallicus* (Nees, 1834), *Aprostocetus zoilus*, *Minotetrastichus frontalis*, *Mischotetrastichus petiolatus*, *Oomyzus incertus* (Ratzeburg, 1844), *Entedon* sp., *Aprostocetus* sp.). Кроме того, был обнаружен *Apanteles* sp. (Braconidae) и не идентифицированный представитель семейства Pteromalidae. В 2006 г. общая средняя зараженность паразитоидами *Ph. issikii* в 22 пунктах Ульяновской обл. составила $21,4 \pm 1,8\%$ (Ефремова, Мищенко, 2008). Доминировали *Sympiesis gordius* (42%), *Minotetrastichus frontalis* (20%) и *Chrysocharis laomedon* (11%). В 2012 г. список был дополнен еще тремя видами эвлофид: *Elachertus inunctus*, *Pnigalio cristatus* (Ratzeburg, 1848), *P. gyamiensis* Myartseva & Kurashev, 1990 (Мищенко, 2014; 2017).

Анализ паразитоидов минёра в Новосибирской области показал наличие представителей родов *Pnigalio* Schrank, 1802 и *Chrysocharis* Förster, 1856 (Eulophidae) (Кириченко, 2013; Kosheleva et al., 2022). При этом паразитированность составила не более 7% особей моли. Дальнейшее исследование липовых насаждений г. Новосибирска позволило выявить 9 видов: *Elachertus fenestratus*, *E. inunctus*, *Pnigalio pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius*, *Sympiesis gordius*, *Chrysocharis laomedon*, *Minotetrastichus frontalis*, *Mischotetrastichus petiolatus* и *Colastes braconius* (Eulophidae) (Kosheleva et al., 2022).

Патогены. Среди патогенов *Ph. issikii* выделен гриб *Lecanicillium aphanocladii* Zare & W. Gams 2001 (Hypocreales, Cordycipitaceae). Этот патоген, выявленный в 2010–2011 гг. в городе Вильнюсе (Литва), приводил к 21,9% смертности гусениц минёра (Pečiulytė, Kačergius, 2012). Передача патогена происходит горизонтально: от растения к растению. Для сравнения: смертность гусениц каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* Deschka et Dimič, 1986 от *L. aphanocladii* составила 30,4% (Pečiulytė, Kačergius, 2012).

Причина инвазии. Причина внезапного появления *Ph. issikii* в европейской части РФ осталась неизвестной. Гипотеза постепенного расширения ареала моли по ареалам представителей рода *Tilia* бесперспективна. В голоцене в результате послеледникового термического оптимума границы ареалов ряда широколиственных пород были значительно сокращены (Толмачев, 1974). Это привело к полному исчезновению лип на территории от Енисея до среднего Приамурья.

В литературе обсуждают два возможных варианта вектора липовой моли-пестрянки в европейской части РФ. Согласно первому из них, появление минёра произошло с интродукцией растений (Барышникова, Большаков, 2004). Из трех видов лип, растущих на российском Дальнем Востоке (Коропачинский, Встовская, 2002), два успешно интродуцированы в европейской части России. Липы амурская (*T. amurensis* Rupr.) и маньчжурская (*T. mandshurica* Rupr.) известны в виде культур в Москве, С.-Петербурге, Екатеринбурге, в Воронежской, Липецкой и Ульяновской областях, а также на Украине (Киев), начиная с 1958 г. (Васильев, 1958; Петухова, 1958). Согласно второму варианту, завоз минёра произошел с транзитным грузом, пришедшим с Дальнего Востока, возможно как с железнодорожным (Козлова, 2006; Гниненко, Козлова, 2007), так и с авиационным (Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Золотухин, 2002; Roques, Lees, 2010) транспортом.

Время начала инвазии. Точное время появления *Ph. issikii* в европейской части России также неизвестно. Достоверно известно лишь то, что к моменту выхода в свет фундаментальной сводки по Gracillariidae (Кузнецов, 1981) этот вид не был известен в европейской части СССР. Об этом же свидетельствует анализ 2850 гербарных листов (около 40 000 листьев) видов рода *Tilia*, собранных в период 1808–2014 гг. в Палеарктике и представленных в фондах БИН РАН (Kirichenko et al., 2017b). Листья липы из европейской части РФ, несущие повреждения видом рода *Phyllonorycter*, были выявлены в гербарном материале только за последние 20 лет. В первичном ареале *Ph. issikii* такие повреждения были обычны в Уссурийском заповеднике (Приморье) (1914, 1936 и 1951–1952 гг.), а также в трех северо-восточных провинциях Китая (Kirichenko, 2017b).

По всей вероятности, липовая моль-пестрянка была завезена в Европу в период 1980–1984 гг. Согласно устному сообщению С.А. Сачкова (Краснобаев, 2001; Мищенко, Золотухин, 2003), минёр был известен в Ульяновской области еще в 1982 г. По мнению В.В. Золотухина (2002), *Ph. issikii* могла попасть в г. Ульяновск непосредственно прямыми рейсами из Японии самолетов предприятия «Авиастар-СП». Одна из наиболее ранних находок вида датируется 1985 г. (Беднова, Белов, 1999): липовая моль была обнаружена в зеленых насаждениях г. Москвы (в Фили-Кунцевском лесопарке, лесопарке «Сокольники», в сквере на Люблинской улице). Столь значительный разброс точек в городе свидетельствует о том, что моль впервые появилась в Москве до 1985 г. В дальнейшем расширение ареала минёра произошло как на запад, так и на восток по ареалу рода *Tilia*.

Истрия инвазии. Инвазия *Ph. issikii* на территории РФ была стремительной. В 1986 г. рост численности минёра был отмечен как для Москвы, так и для Подмосковья (Орлинский и др., 1991; Осипова, 1992). В 1988 и 1989 гг. на территории Приокско-Террасного

биосферного заповедника поврежденность листьев липы минёром составляла лишь 7 и 9,5% соответственно (Осипова, 1990). В 1987 г. было замечено увеличение численности липовой моли близ п. Рамонь Воронежской области (Кузнецов и др., 1988; Козлов, Коричева, 1989; Козлов, 1991). К 1991 г. липовая моль-пестрянка была обнаружена в городах Самара и Уфа (Козлов, 1991; Kozlov, Koricheva, 1991), а также в Ульяновской области (Мищенко, Золотухин, 2003). В 1992 г. минёра нашли в Рязанской и Ленинградской областях (Осипова, 1992). В 1995 г. моль была выявлена в Ярославской области (Клепиков, 2005). В 2000 г. минёр был обнаружен в парке Лесотехнической академии г. Санкт-Петербурга (Поповичев, Бондаренко, 2010). К 2002 г. липовая моль-пестрянка повреждала липы в Саратовской и Пензинской областях, а также в Республике Татарстан (Золотухин, 2002). В этом же году минёра выявили в небольшом количестве в Нижегородской области на территории заповедника «Керженский» (Ануфриев, Баянов, 2002) и в г. Йошкар-Ола (Козлова, 2006). В 2003 г. моль обнаружили в Калининградской области (Гниненко, Шепелев, 2004) и в г. Белгороде (Стручаев, 2011), в 2004 г. – в Тульской (Барышникова, Большаков, 2004), Тверской (Гниненко, Козлова, 2008), Калужской (Шмытова, 2005а) и Челябинской (Ольшванг и др., 2004) областях. В 2005 г. минёра нашли в Смоленской области (Шмытова, 2005а), а также в г. Тюмень и Курган (Гниненко, Козлова, 2006; 2007). На следующий год моль была обнаружена в Свердловской области (Богачева, 2012). В 2008 г. бабочки *Ph. issikii* были собраны на световую ловушку близ д. Лащ-Таяб Яльчикского района Чувашской Республики (Ластухин, 2010). В этом же году минёра нашли в Новосибирске в дендрарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН и в парке близ Дома ученых (Кириченко и др., 2009а; б; Кириченко, Баранчиков, 2012). При этом доля листьев с минами не превышала 16%. В 2010 г. липовая моль была обнаружена в значительном количестве в дендрарии научно-исследовательского института садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (г. Барнаул) (Кириченко, Баранчиков, 2012; Кириченко, 2013). Поврежденность листьев липы мелколистной достигала до 70%. В 2012 г. единичные повреждения липы мелколистной были отмечены в Кузедеевской липовой рощи (Кемеровская область) (Кириченко, 2013). При этом поврежденность листьев нижней части кроны не превышала 8%. В этом же г. моль впервые нашли на Кавказе – в Республике Северной Осетии-Алании (Dobronosov, 2019). В 2013 г. минёра обнаружили в г. Омске (Князев и др., 2018), в 2015 г. – в Симферопольском районе Республики Крым (Савчук, Кайгородова, 2017) и г. Томске (Конусова и др., 2019). В 2016 г. моль отметили в Волгоградской области (Аникин и др., 2016). В 2018 г. *Ph. issikii* была найдена в самой восточной части своего вторичного ареала: в г. Красноярске (Кириченко и др., 2019а), в 2019 г. – в Абакане (Корицкая, 2019).

За пределами РФ липовая моль-пестрянка была впервые отмечена в 1988 г. в парках г. Киева (Buszko, Mazurkiewicz, 1998). При этом плотность заселения моли липы была значительной. В 1996 г. липовую моль нашли во многих местах восточной Польши (Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Buszko et al., 2000). К 1999 г. вид-вселенец дошел до столицы Силезского воеводства – г. Катовицы (Šefrová, 2002). В 1997 г. минёра обнаружили в Шилутском районе Литвы (парк Пагегю) и в г. Вильнюсс (парк Вингис) (Noreika, 1998), а в 1998 г. Латвии и Белоруссии (Buszko et al., 2000). В 2000 г. *Ph. issikii* нашли в ряде населенных пунктов Чехии (например, Brno-Žebětín, Brno-Kohoutovice и др.), Словакии (д. Секуле (Sekule) и в г. Пёзинок (Pezinok)) и Венгрии (Šefrová, 2002). В этом же году липовая моль-пестрянка была выявлена в Австрии. Минёра выявили на федеральных землях Нижняя (г. Рец и Мистельбах-ан-дер-Цайя) (Huemer, Rabitsch, 2002; Šefrová, 2002) и Верхняя Австрия, а также Штирия (Huemer, Erlebach, 2003). В 2003 г. моль выявили в Вене (Lehmann, Stübner, 2004a; b). В 2008 г. вид был обнаружен на федеральных землях Зальцбург (Kurz et al., 2010), в 2016 г. – Форарльберг (Hiermann et al., 2017).

Наиболее детальная информация по истории инвазии *Ph. issikii* собрана в Германии. В 2001 г. моль впервые попала в страну, двигаясь вдоль реки Нейсе (Neiße) по федеральным землям Бранденбург (Jänschwalde-Ost, Groß Gastrose) и Саксония (Graf et al., 2002; Lehmann, Stübner, 2004a; b; Lehmann, 2009). К концу 2003 г. минёр был известен из ряда мест восточной и южной частей земли Бранденбург и севернее Берлина, а также в ряде городов Саксонии (г. Майсен (Meißen) и Радебойль (Radebeul)) (Lehmann, Stübner, 2004a; b). В 2004 г. моль нашли в Баварии (Kolbeck et al., 2005), в 2005 – в столице Тюрингии в г. Эрфурте (Erfurt) (Rodeland, 2007). В 2006 г. инвазионный вид был обнаружен в ряде западных федеральных земель Германии: в Нижней Саксонии (например, Витцендорф (Wietzenhof), Хермансбург (Hermannsburg), Люнебург (г. Lüneburg)), в Северной Рейн-Вестфалии (г. Мюнстер (Münster)) (Kaiser, van Loh, 2007), в Рейнланд-Пфальце (лес Обер-Ольмер (Ober-Olmer) близ г. Майнца (Mainz)) (Rodeland, 2007), в Баден-Вюртемберге (близ Унтергромбаха (Untergrombach) (Reinhardt, Rennwald, 2007). В 2007 г. минёра выявили в федеральной земле Гессен (г. Лангензельбольд (Langenselbold)) (Reinhardt, Rennwald, 2007). Обследование земли Гессен, проведенное спустя три года (в 2010 г.) Х. Флюгелем (Flügel, 2011), показало, что в ряде мест этой территории минёр так и не появился.

Хронология дальнейшего распространения *Ph. issikii* в Европе выглядела следующим образом. В 2002 г. *Ph. issikii* нашли в Румынии (леса близ г. Яссы (Gheorghitaia и Frumuşica)) (Stolnicu, Ureche, 2007). В 2005 г. минёр был отмечен в Приднестровье (Антюхова, 2010б), в Хорватии (г. Загреб) (Matošević, 2007a; b) и в Великобритании

(Edmunds, Langmaid, 2005). В 2006 г. моль обнаружили в Словении (Jurg, 2012). В 2007 г. липовая моль-пестрянка была выявлена в Италии (природный парк Шлерн (Schlern) (провинция Южный Тироль)) (Huemer, 2007) и во Франции (Байнхайм, регион Эльзас) (Reinhardt, Rennwald, 2007). В 2009 г. *Ph. issikii* нашли в Нидерландах близ д. Постерхолт (Posterholt) и д. Синт-Одилиенберг (Sint Odiliënberg) провинции Лимбург (Huisman et al., 2013), а также близ д. Шунревоерд (Schoonrewoerd) в провинции Южная Голландия (Doorenweerd et al., 2014). В этот же год минёра выявили в Швейцарии (Meier et al., 2010). В 2011 г. моль была обнаружена в Бельгии (Зютендале (Zutendaal)) (Wullaert, 2012) и Молдавии (Timuş, 2015). В 2013 г. *Ph. issikii* нашли в Сербии (Dobrosavljevic et al., 2018), в 2014 – в Грузии (Kostjukov et al., 2016). К середине 2010-х гг. липовая моль-пестрянка была выявлена (в соответствии с ареалом рода *Tilia*) во всех странах Европы, за исключением Испании, Норвегии и Швеции (Рисунок 2.9).

Генетические особенности инвазии. Молекулярно-генетическое исследование 377 образцов, собранных из 16 стран Палеарктики, позволило выявить существование двух различных линий дифференцировки: *Ph. issikii* и предположительно нового вида *Phyllonorycter* (Кириченко и др., 2016б; Kirichenko et al., 2017a; Кириченко, 2020). Представители обеих линий одновременно встречаются на российском Дальнем Востоке и Японии и проходят развитие на одних и тех же видах рода *Tilia*. При этом генетическое расстояние между видами (по фрагменту гена COI) достигает 5%. Морфологический подход пока не позволил обосновать существование нового вида (Кириченко и др., 2016б; Kirichenko et al., 2017a). Отсутствие потери внутривидового генетического разнообразия при экспансии *Ph. issikii* в Европе и Западной Сибири может говорить о комплексном течении процесса инвазии с возможными повторными заносами с востока на запад и последующей гибридизацией (Кириченко, 2020).

Время прохождения фаз инвазии. Согласно современным представлениям, инвазия состоит из трех фаз: появления, становления и распространения (Liebhold, Tobin, 2008; Liebhold et al., 2023). Во время первой фазы особи попадают за пределы первичного ареала вида. Во второй фазе идет формирование самостоятельной популяции вида на новой территории, в третьей – экспансия в новые местообитания, соответствующие экологическому стандарту вида (Liebhold, Tobin, 2008; Liebhold et al., 2023).

В условиях Европы липовая моль-пестрянка может проходить три фазы инвазии за три календарных года. Так, если в 2005 г. в Словакии *Ph. issikii* был известен локально, то в 2006 г. – почти повсеместно (Zúbrik et al., 2007). С момента обнаружения первых мин *Ph. issikii* в насаждениях г. Москвы в 1985 г. (Беднова, Белов, 1999) до момента образования

первых очагов в несколько тысяч га в 1987 г. минёру потребовалось всего три года или шесть поколений (Белов, 2000а). Уже через три года после появления липовой моли-пестрянки липовые насаждения в Черновицком области Украины имели высокую плотность заселения минёром (Гниненко, 2011). При этом динамика роста плотности минёра в насаждении носила стремительный характер.

Экстремальное проявление абиотических факторов 2010 г. в виде жаркой и сухой погоды привело к исчезновению липовой моли-пестряки по всем липовым насаждениям Удмуртии (Ермолаев, Рублева, 2017). 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 «Телевышка» 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 заселенных деревьев составило 100% (Ермолаев, Рублева, 2017). Другими словами, в условиях Удмуртии *Ph. issikii* проходит три фазы инвазии всего за три года.

Скорость инвазии. Попыток исследовать скорость инвазии *Ph. issikii* в Европе было несколько. Разные авторы оценивали этот показатель от 80 до 100 (Lehmann, Stübner, 2004a; b; Lehmann, 2009; Kirichenko et al., 2014), в 110 (Šefrová, 2003) и даже в 200 км в год (Rodeland, 2007). Однако во всех этих случаях принцип расчета скорости инвазии минёра приведен не был.

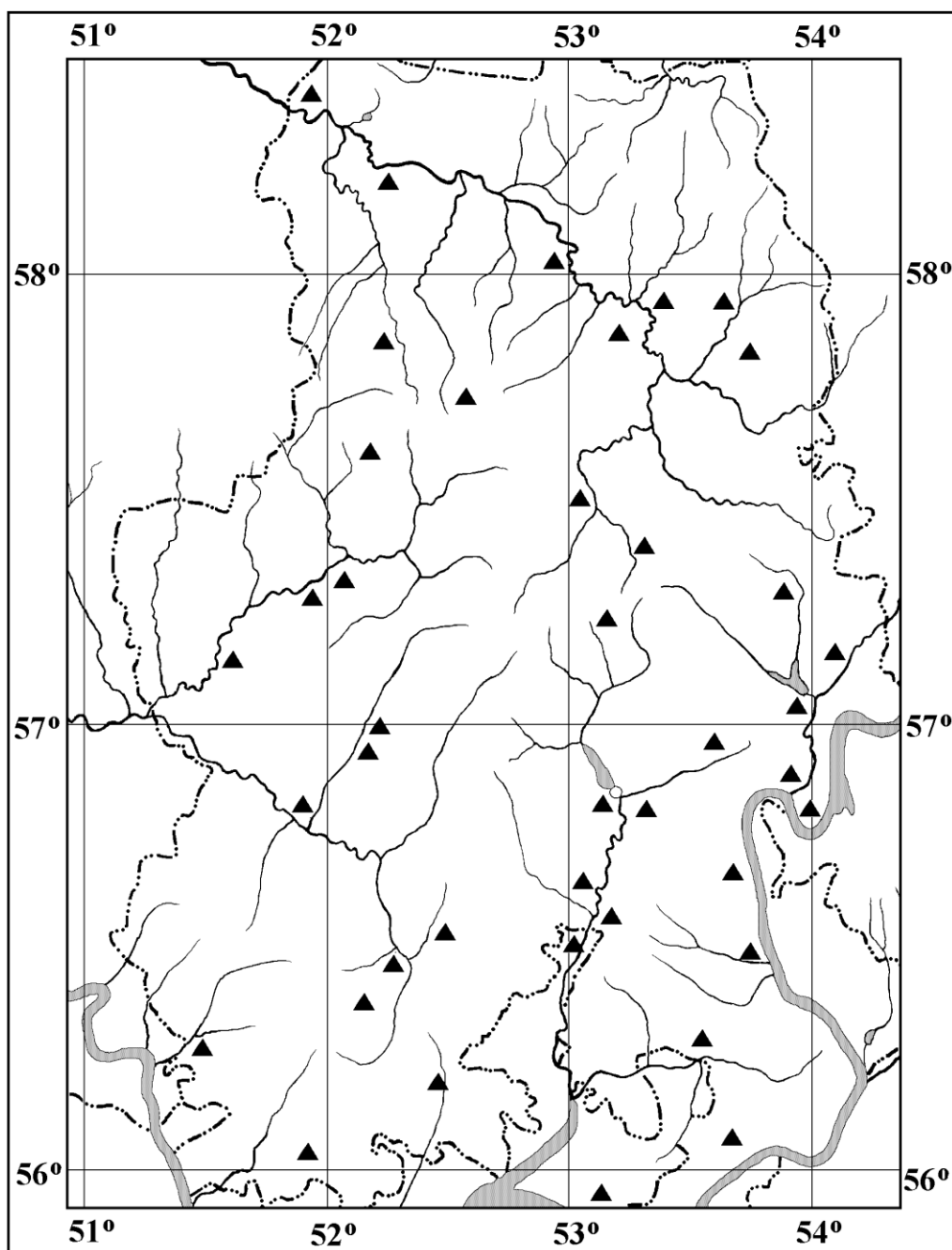


Рисунок 2.12. Распространение *Ph. issikii* на территории Удмуртии с момента появления (в 1999 г.) к началу 2003 г. Черным треугольником обозначены выявленные популяции минёра. (по: Ермолаеву, Мотошкова, 2008)

В действительности скорость инвазии *Ph. issikii* – величина переменная, связанная с направлением движения и особенностями отдельного года. Максимальные скорости инвазии минёра были показаны в направлении на запад и восток вторичного ареала. Так, к 2005 г. липовая моль-пестрянка была обнаружена (на первой фазе инвазии) на западе ареала в г. Эрфурт (Германия) (Rodeland, 2007), на востоке – в г. Тюмени (Гниненко, Козлова, 2006). Расстояние по прямой от Москвы в первом случае составляет 1840, во втором – 1720 км. Легко подсчитать, что скорость инвазии *Ph. issikii* на запад составила 87,6, на восток – 81,9

км в год. Расстояние до г. С.-Петербурга (северо-западное направление) минёр преодолел к 2000 г. (Поповичев, Бондаренко, 2010), т.е. скорость экспансии липовой моли составила 40 км в год. В сторону Ярославской области (Клепиков, 2005) (северо-восточное направление) скорость инвазии вида была только 24 км в год. Согласно нашим оценкам (Ермолаев, Рублева, 2017), за 27 лет инвазии вторичный ареал минёра составил 4 086 000 км². Легко подсчитать, что радиальная скорость инвазии (Tobin et al., 2015) *Ph. issikii* составила 42,2 км в год.

Скорость инвазии *Ph. issikii* может резко снижаться на границах ареала растения-хозяина. Так, в 1988 г. минёр был выявлен в г. Киеве (Buszko, Mazurkiewicz, 1998), а в г. Харькове (по прямой от Киева – 409 км) только спустя двадцать лет, т.е. в 2007 г. (Мешкова, Микулина, 2010). При этом в липовых насаждениях г. Донецка (по прямой от Харькова – 248 км) моль была обнаружена на первой фазе инвазии только в 2017 г. (Мартынов, Никулина, 2018). Распределение *Ph. issikii* на Донбассе носит дизъюнктивный характер и представляет собой сеть локальных популяций, связанных с естественными (байрачными и пойменными) и искусственными насаждениями с участием липы (Мартынов, Никулина, 2020). Такое распределение кормовых растений вероятно оказывает негативное влияние на скорость инвазии минёра. В регионе этот показатель составляет лишь 25 км в год (Мартынов, Никулина, 2020). То же справедливо для соседних территорий. В Приднестровье липовая моль-пестрянка была выявлена в 2005 (Антюхова, 2010б), а в соседней Молдавии – только в 2011 г. (Timuş, 2015). Схожая закономерность известна и для северной границы ареала липы. Согласно устному сообщению С.В. Пестова, специальное исследование 2014 г. не выявило минёра в посадках липы г. Сыктывкара. Хотя в г. Кирове (350 км южнее) липовая моль известна, по меньшей мере, с 2003 г. Скорость распространения *Ph. issikii* по отдельному региону можно проиллюстрировать на примере Удмуртии. Если в 1999 г. были выявлены первые деревья, заселенные минёром в г. Ижевске, то в 2003 г. моль была обнаружена по всей территории республики (Рисунок 2.12).

Механизмы, обеспечивающие высокую скорость инвазии *Ph. issikii*, раскрыты нами в рабочей главе 5.

2.1.4. Особенности биологии листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella*

Лиственничная чехлоноски *Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972 относится к подсемейству Coleophorinae, входящему в состав семейства молей-чехлоносок Coleophoridae отряда Lepidoptera.

Распространение. *P. sibiricella* – аборигенный евроазиатский вид (Рисунок 2.13). Минёр был отмечен в Финляндии и Швеции (Vives Moreno, 1988; Аникин, 1995; Anikin, 1998), Казахстане (Идрисова, Дягилев, 1978; Гниненко, 1994), Киргизии (Габрид, 2004; Габрид, Милько, 2011), Монголии (Яновский, 1979; 1980; Шишкин и др., 2018), Китае (Yang, 1984).



Рисунок 2.13. Распространение лиственничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (красные точки). Зеленым показан ареал рода *Larix* Miller, 1754 (И.В. Ермолаев: оригинал)

На территории РФ лиственничная чехлоноски *P. sibiricella* широко распространена в лесной и лесостепной зонах Западной и Восточной Сибири, а также Дальнего Востока. Минёр отмечен в Омской (Гайвас, Пантюхова, 2011), Новосибирской (Черепанов, 1952; Черепанов, Криволицкая, 1960; Фалькович, 1964; Христова, 1973; Миняйло, Плинская, 1974; Миняйло, Миняйло, 1975; Коломиец, Богданова, 1992; Гниненко и др., 2004), Иркутской (Фалькович, 1964) областях, в Алтайском (Золотаренко, 1957; Коломиец, Литвинчук, 1974; Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Литвинчук, 1981; Гниненко и др., 2004), Красноярском (Галкин, 1964; Кондаков, 1962; Казачинская, Кондаков, 1964; Кондаков, Казачинская, 1964; Баранчиков, 1986; Баранчиков, Баязитова, 1986; Баранчиков и др., 1986; Баранчиков, 1987; Баранчиков и др., 1991; Яновский, Бутанаев, 1990; Яновский, 1996; Гниненко и др., 2004; Яновский, 2002; Борисова, 2004; 2005) и Хабаровском (Аникин, 2015; 2016) краях, в Республиках Хакасия (Яновский, 1978; Ермолаев, Ермолаева, 2003; Ермолаев, 1999; 2011 а; б; 2014а; Полякова и др., 2020), Тыва (Нальняева, 1960; Коломиец, 1965; 1980; Эпова,

Плешанов, 1995; Гниненко и др., 2004; Яновский, 2004) и Бурятия (Райгородская, 1966а; б; 1967; Кондаков и др., 1979; Плешанов, 1982; Эпова, 1999).

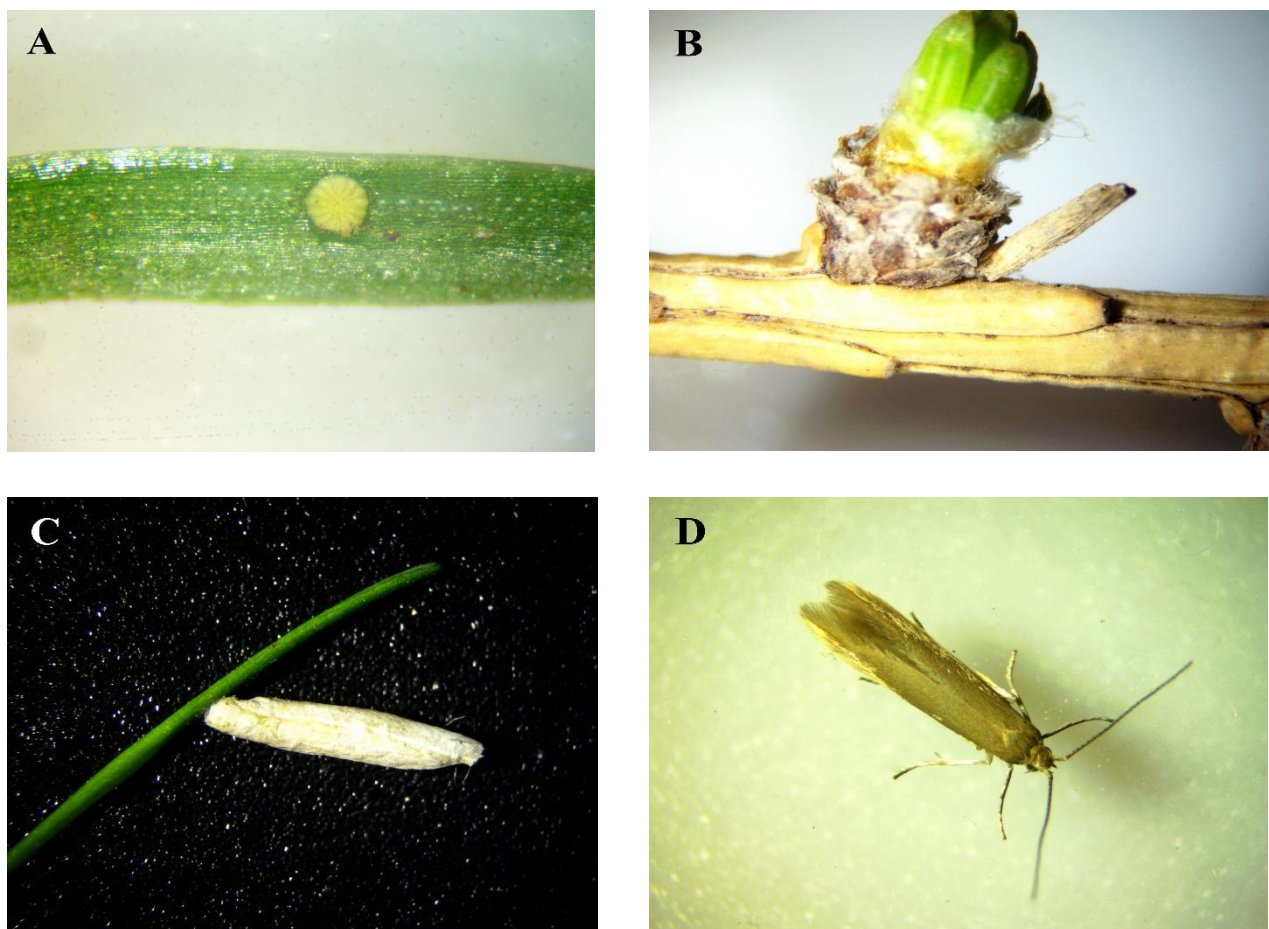


Рисунок 2.14. Стадии развития лиственничной чехлоноски *P. sibiricella*: яйцо (А), зимующая гусеница 3 возраста (В), чехлик с куколкой, прикреплённый на хвоинке (С), имаго (D) (фото И.В. Ермолаев)

Как фоновый вид лесных насаждений лиственницы вид известен в Ленинградской (Оль, 1911; Римский-Корсаков, 1929; Фалькович, 1964; Щербакова, 1980; 2009; Гребенщикова и др., 1986; Львовский, 1994; 1998; Селиховкин и др., 2012; Чапчикова, 2017; 2018; Чапчикова, Селиховкин, 2018; Селиховкин и др., 2018; Чапчикова, 2019), Архангельской (Ежов, 2003; 2016), Ярославской (Клепиков, 2008), Московской (Оль, 1911; Куликов, 1974; Белова, 1979; 1980; 1981 а; б; 1982б; 1983; 1984; Белова, Голубева, 1986; Белова, 1987а; 1996; Белова, Белов, 2004; Plocin, Reutskaya, 2015; Гниненко, Корешков, 2019), Калужской (Большаков и др., 2011), Ульяновской (Аникин, 1995), Саратовской (Anikin, 1998), Кировской (Круликовский, 1906; 1907; Чарушина, Шернин, 1974), Свердловской (Трусевич, 1981; 1982), Челябинской (Новоженков, 1961; Распопов, Малоземов, 1962; Олышванг и др., 2004; Соколов, 2009; Будашкин и др., 2015) областях, а также в

Республиках Карелия (Кутенкова, 1986), Мордовия (Аникин, Сусарев, 2014), Татарстан (Krulikowsky, 1908; Аникин, 2014), Башкортостан (Положенцев, 1949; Воронцов, 1984; Исмагилов и др., 2021), в Удмуртской Республике (Круликовский, 1904; 1907; Ермолаев, 2004; Большаков и др., 2014). На западе и востоке своего ареала вид замещается близкими видами – *P. laricella* Hübner, 1817 и *P. obducta* Meyrick, 1931 соответственно.

Кормовые растения. Лиственничная чехлоножка *P. sibiricella* связана с одним родом семейства сосновых (Pinaceae) – *Larix* Mill., 1754: *L. decidua* Miller, 1768 и *L. sibirica* Ledebour, 1833 (Фалькович, 1996; Anikin, 1998; Фалькович, 2006; Аникин, 2016). Незначительные повреждения минёра были отмечены также на интродуцированном растении: псевдотсуге (*Pseudotsuga* sp.) (Белова, 1980; 1981б) (Приложение 11).

Особенности цикла развития. Лиственничная чехлоножка *P. sibiricella* имеет однолетнюю генерацию. Стадии развития минёра представлены на рисунке 2.14. Лиственницы, поврежденные чехлоножкой, выглядят опаленными (Рисунок 4.8).

Продолжительность лёта составляет около трех недель (Приложение 12). В Московской области (Оль, 1911; Белова, 1979; 1980; 1981а; б; Белова, Белов, 2004; Состояние..., 2004) лет проходит в период с конца мая до второй декады июня, в Ленинградской (Гребенщикова и др., 1986), Ульяновской (Аникин, 1995), Саратовской (Anikin, 1998), Челябинской (Распопов, Малоземов, 1962; Ольшванг и др., 2004; Будашкин и др., 2015) и Новосибирской областях (Черепанов, 1952; Миняйло, Плинская, 1974; Миняйло, Миняйло, 1975), а также Удмуртской Республике (Ермолаев, 2004) – во второй половине июня – начале июля. На юге Красноярского края (Галкин, 1964; Кондаков, Казачинская, 1964; Баранчиков, 1987) и в Прибайкалье (Райгородская, 1966а) бабочки летают с конца июня до второй декады июля. В Республиках Тыва (Нальняева, 1960) и Хакасия лет *P. sibiricella* и откладка яиц происходит в течение июля.

Различного рода сдвиги от климатической нормы могут значительно смещать сроки развития *P. sibiricella*. Так, если в 1910 г. в г. Москве начало окукливания минёра наблюдали 27 апреля, то в 1915 г. – только 20 мая (Кулагин, 1934).

Энтомофаги. В Европе лиственничной чехлоножкой питаются 21 вид птиц из 9 семейств (Eidmann, 1965, стр. 113): *Sylvia borin* Boddaert, 1783, *S. articapilla* (Linnaeus, 1758) (Sylviidae), *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758), *Ph. collybita* (Vieillot, 1817), *Ph. sibilatrix* (Bechstein, 1793) (Phylloscopidae), *Regulus regulus* (Linnaeus, 1758) (Regulidae), *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) (Muscicapidae), *Aegithalos caudatus* (Linnaeus, 1758) (Aegithalidae), *Parus palustris* (Linnaeus, 1758), *P. cristatus* (Linnaeus, 1758), *P. ater* (Linnaeus, 1758), *P. caeruleus* (Linnaeus, 1758), *P. major* (Linnaeus, 1758) (Paridae), *Sitta europaea* (Linnaeus, 1758)

(Sittidae), *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758), *Spinus spinus* (Linnaeus, 1758), *Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758), *Pyrrhula pyrrhula* (Linnaeus, 1758), *Linaria cannabina* (Linnaeus, 1758) (Fringillidae), *Emberiza citronella* (Linnaeus, 1758), *E. hortulana* (Linnaeus, 1758) (Emberizidae). При этом наиболее активны синицы и зяблики. Часто на одном дереве можно встретить до 40–50 экз. Птицы ищут зимующие на побегах лиственницы чехлики с гусеницами третьего возраста. Некоторые птицы расклеывают чехлики, некоторые съедают их целиком (Eidmann, 1965).

Комплекс паразитоидов лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* в естественных лиственничниках изучен сравнительно слабо. В Швеции выявлено 11 видов паразитоидов *P. sibiricella* (Eidmann, 1965, стр. 105): *Mesopolobus subfumatus* (Ratzeburg, 1852), *Pteromalus* sp., *Sceptrothelys* sp. (Pteromalidae), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. salatis* Walker, 1838, *Cirrospilus* sp., *Dicladocerus westwoodii* Westwood, 1832, *Chrysocharis laricinellae* (Ratzeburg, 1848), *Chrysocharis nitetis* (Walker, 1839), *Derostenus* sp., (Eulophidae). В Литве были отмечены наездники *Dichatomus* sp. (Eulophidae), *Itopectis alternans* (Gravenhorst 1829), *Diadegma nanus* (Ichneumonidae) и (Пилецкис, Талмантене, 1978). Из материала, собранного в горном низкополотном разнотравном лиственничном лесу в урочище Хойбар Республики Тыва (окрестности г. Турана) были выведены *Diadegma elishae* (Bridgman, 1884), *Lathrostizus monilicornis* (Thomson, 1887) (Ichneumonidae) и *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae). При этом два первых вида были массовыми (Коломиец, 1965; 1980). Исследования И.А. Райгородской (1966а) позволили дополнить список наездником *Diadegma nanus* (Gravenhorst, 1829) (Ichneumonidae). Исследование культур лиственниц позволило расширить понимание о структуре комплекса паразитоидов *P. sibiricella*. В Москве вывели представителей семейства Pteromalidae, а также наездников *Cirrospilus pictus*, *Chrysocharis* sp. (Eulophidae) *Apanteles carpatus* (Say, 1836) и *Agathis pumila* (Braconidae). Среди них доминировали *C. pictus* и *Chrysocharis* sp. (Белова, 1982; 1987). В Прииссыккулье были обнаружены *Cirrospilus pictus*, *Dicladocerus westwoodii*, *Chrysocharis* sp.1., *Chrysocharis* sp.2 (Габрид, Милько, 2011).

2.2. Регионы исследований

2.2.1. Физико-географическая характеристика г. Ижевска и его окрестностей

Основные исследования в популяциях *Phyllonorycter apparella*, *Ph. populifoliella*, *Ph. issikii*, а также *Protocryptis sibiricella* были проведены в течении 1999–2024 гг. близ г. Ижевска (Удмуртская Республика). Город Ижевск – крупный (333,2 км²) промышленный город (56°84' с.ш. и 53°22' в.д.) с населением (на 1 января 2010 г.) 610 633 чел. Расположен в Вятско-Камском междуречье.

Климат. Климат исследуемого района умеренно континентальный с продолжительной и малоснежной зимой и теплым летом (Приложение 13). Переход между сезонами весной и осенью выражен хорошо (Климат Ижевска, 1979; Атлас Удмуртской Республики, 2016).

Наибольшее значение суммарной солнечной радиации в г Ижевске приходится на июнь (15,3 ккал/см²), наименьшее – на декабрь (0,8 ккал/см²). Отраженная от земной поверхности часть солнечной радиации зимой составляет 80%, летом – 15–25% (Макальская, 1998). В году около 100 дней без солнца (Удмуртская Республика, 2000).

Радиационный баланс в сумме за год составляет 35 ккал/см². При этом в течение пяти месяцев – с ноября по март – баланс отрицателен. Максимальные значения суммы радиационного баланса отмечены в июне (8,3 ккал/см²) (Макальская, 1998).

В течение всего года над территорией господствует континентальный воздух умеренных широт. Преобладающие воздушные массы – воздух умеренных широт с Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Количество циклонов за год преобладает над антициклонами (Макальская, 1998). Южные и юго-западные циклоны вызывают значительное изменение погоды: резкое потепление в холодное время года, обильные снегопады, сильные метели. Антициклоны входят на территорию главным образом с востока и запада (Удмуртская Республика, 2000).

Среднегодовое атмосферное давление – 748 мм. рт. ст. (Егоров, 2000). При этом в холодное время года давление выше и составляет около 750 мм. рт. ст., летом – 742 мм. рт. ст. В г. Ижевске преобладают ветры юго-западного направления. В разные сезоны повторяемость ветров этого направления почти одинакова (33–34%). Среднегодовая скорость ветра 4 м/сек. (Макальская, 1998).

Среднегодовая температура положительная (+2,1 °С) (Макальская, 1998; География Удмуртии..., 2009). Самый холодный месяц – январь (среднемесячная температура составляет –14,2 °С), самый теплый – июль (среднемесячная температура +18,7 °С). Период положительных среднесуточных температур удерживается 190–200 дней (Удмуртская Республика, 2000).

Увлажнение территории происходит за счет циклонов с Атлантики. Среднегодовое количество осадков в г. Ижевске и его окрестностях составляет 508 мм (Удмуртская Республика, 2000). Из них 170 мм выпадает зимой (Егоров, 2000) и 176 мм – летом (Макальская, 1998).

Рельеф. Территория близ г. Ижевска расположена на трех известных орографических единицах Вятско-Камского междуречья Русской равнины: Можгинской и Сарапульской возвышенностях и Центрально-Удмуртской низины (Илларионов, 2000). При этом общая амплитуда расчленения рельефа для всей территории района исследования составляет почти 200 м. Высокой точкой района является отметка 262 м, низкой – 64,6 м.

Долина реки Иж расчленяет район исследования на две почти равные части, занимая центральное положение на его территории. Общая протяженность долины в пределах района составляет около 45 км. Долина реки Кама на протяжении 16 км проходит по территории района. Основные морфологические элементы долины представлены руслом реки и ее правым коренным берегом (Илларионов, 2000).

Гидрографическая сеть. Речная сеть района исследования относится к бассейнам рек Камы и Ижа. На севере района расположен исток р. Чернушки, правого притока р. Вотки (бассейн р. Сива), на западе – верховья рр. Пойвай и Кырныш, левый приток р. Сия (бассейн р. Кильмезь) (Рысин, 2000). При этом все реки района относятся к рекам с преобладающим снеговым питанием (около 60%). За счет подземного стока и дождевого питания формируется 30–35% и 5–10% годового стока соответственно.

Река Кама протекает по территории района от д. Поваренки до д. Макарово на протяжении 15 км. Ширина русла на этом участке от 600 до 780 м. Средняя скорость течения в летнее-меженный период составляет 0,5 м/с. Глубина на перекатах варьирует в пределах 3,5–4,5 м. Река Иж – вторая по величине река, протекающая по району на протяжении почти 45 км в своем среднем течении. В пределах района ширина русла реки 25–30 м, глубина на перекатах составляет 1–2 м, на плесах до 3,5 м. Скорость течения – 0,5 м/с. Водный режим реки зарегулирован Ижевским водохранилищем площадью 2400 га (Рысин, 2000). Кроме того, на территории исследования находится 27 прудов плотинного типа, общей площадью 340 га.

Почвы. На территории района исследования преобладают подзолистые, серые лесные оподзоленные, дерново-кабонатные, дерновые аллювиальные и болотные почвы (Кузнецов, Рысин, 2000). Подзолистые почвы формируются под хвойными или хвойно-лиственными лесами на эоловых песках и покровных суглинках. Распространены по всей территории, особенно на севере Завьяловского района. Серые лесные почвы были образованы на

покровных суглинках и глинах под лиственными лесами и травянистой растительностью. Почва обладает темной окраской и залегает главным образом по пониженным элементам рельефа в южной части района. Серые лесные почвы имеют хорошо развитый гумусовый горизонт мощностью от 20–40 см. Дерново-карбонатные почвы формируются в местах выхода на поверхность пермских карбоновых пород. Поэтому они встречаются только на повышенных элементах рельефа, главным образом по южным склонам увалов. Дерновые аллювиальные почвы встречаются в прирусловой части поймы, но в условиях не ежегодного их затопления. Имеют гумусовый горизонт 15–20 см. Болотные почвы приурочены в основном к притеррасным поймам больших и малых рек. Встречаются в самой пониженной части речной долины и характеризуются застойным водным режимом. При этом растительные остатки не минерализуются и не гумифицируются, а превращаются в торф (Кузнецов, Рысин, 2000).

В Ижевске распространены дерново-средне- и сильноподзолистые почвы с пятнами дерново-карбонатных, которые сформировались на средних и легких суглинках (Кузнецов, 1994; Удмуртская Республика, 2000).

Растительность. Флора исследуемой территории относится к Центральному геоботаническому району УР и может быть классифицирована как бореальная.

Флора г. Ижевска насчитывает 1344 вида, в том числе 650 заносных и дичающих видов, объединенных в 568 родов и 117 семейств (Ильминских и др., 1998). Среди них 464 вида водорослей (Слободина, 2000), чуть более 200 видов лишайников (Пахомов, 2000), 285 видов макромиксов (Тычинин, 2000), 60 видов мхов (Ковалева, 2000), 5 видов плаунов, 19 видов папоротников и 6 видов голосеменных (Ильминских, Мельников, 2000).

Леса покрывают 37,3% площади района (Полозов, 2000). В геоботаническом плане на территории Завьяловского района происходит переход южнотаяжных и широколиственных лесов. Наиболее часто встречаются ельник липняковый и ельник снытевый. На пологих склонах, в небольших понижениях рельефа, в логах с ручьями встречаются ельники папоротниковые. В нижних частях склонов, по берегам рек и ручьев формируются ельники таволговые. Сосновые леса на территории района не имеют широкого распространения. Основные их массивы известны в Закамье и верхнем течении реки Иж.

Животный мир. Фауна исследуемой территории характеризуется сосуществованием бореальных и неморальных видов.

Фауна беспозвоночных животных изучена слабо. На территории отмечено 492 вида насекомых (Адаховский, 2000), в том числе 34 вида стрекоз, 31 вид прямокрылых, 3 вида

равнокрылых хоботных, 3 вида ухверток, 10 видов клопов, 3 вида сетчатокрылых, 2 вида скорпиониц, 226 жуков, 133 вида чешуекрылых, 47 перепончатокрылых насекомых.

Среди позвоночных животных на территории г. Ижевска известно 37 видов рыб, 7 видов амфибий, 5 видов пресмыкающихся, 153 вида птиц и 53 вида млекопитающих (Борисовский и др., 2000).

2.2.2. Физико-географическая характеристика Ширинского района Республики Хакасия

Экологические механизмы существования хронических очагов *P. sibiricella* были исследованы в период 1995–1999 гг. в Ширинском районе Республики Хакасия.

Ширинский район на севере граничит с Орджоникидзевским, на востоке и юго-востоке с Боградским, на юге с Усть-Абаканским районами РХ, на западе и юго-западе с Кемеровской областью по хребтам Кузнецкого Алатау и на северо-востоке с Красноярским краем по р. Енисей. Протяжённость границ района около 370 км. Площадь района – 6810 км². Координаты центральной части п. Шира – 54°49' с.ш. и 89°97' в.д. (Березовский и др., 1999).

Климат. Климат исследуемого района резко континентальный с холодной зимой и жарким летом (Приложение 14). На территории района выделяют климаты горной тайги, предгорной лесостепи и климат степи (Куминова и др., 1976).

Продолжительность солнечного сияния на территории Ширинского района составляет от 2030 часов в степном поясе до 1450 часов в поясе темнохвойной тайги (Парначев и др., 1997). Радиационные баланс за год – 28,0–35,0 ккал/см².

В пределах района преобладают воздушные массы Атлантики и Арктики, видоизмененные на пути следования, но сохранившие первоначальные качества. Кроме того, обычен континентально умеренный воздух и континентально тропический воздух, сформировавшийся из соседних регионов: тайгой Восточной Сибири и в Средней Азии соответственно. Зимой территория района попадает под влияние азиатского антициклона, формирующегося юго-западнее озера Байкал. Антициклон проходит южнее Хакасии по 50° с.ш. Это определяет господство ветров юго-западного направления. Континентальный умеренный воздух, приносимый этими ветрами, переваливаясь через Кузнецкий Алатау и Саяны и опускаясь, адиабатически нагревается. Вследствие этого зима в предгорных районах на 2,6–4,0 °С теплее, чем на дне котловины.

Среднегодовая температура отрицательная (–0,5 °С). Сумма температур за теплое время года 1550–1800 °С. Продолжительность безморозного периода 110 дней. Лето в

степной части района наступает во второй-третьей декаде мая, в горах – во второй декаде июня, когда температура воздуха переходит через 10 °С.

Атмосферное увлажнение неустойчивое и неравномерное, поскольку территория района расположена в дождевой тени гор Кузнецкого Алатау. Находясь на пути несущих влагу западных ветров, этот хребет принимает основную часть осадков на свои западные склоны. Так, в бассейне р. Томь в районе п. Приисковый (западный склон Кузнецкого Алатау) сумма годовых осадков достигает 1600–1700 мм, в то время как в бассейне р. Белый Июс (восточный склон) – 450–500 мм (Парначев и др., 1997).

Основное количество осадков (до 80–90%) выпадает с апреля по октябрь в виде ливневых дождей. Количество осадков за апрель – октябрь растет с увеличением высоты от степной зоны (250–350 мм) к горной лесостепи (350–450 мм) и к поясу лесов (450–650 мм). Распределение снежного покрова по территории очень неравномерно. Наименьшее количество снега выпадает в степной зоне. Так, средняя высота снежного покрова в Ширинской степи 13–15 см. Увеличение снежного покрова наблюдается на подветренных склонах и в понижениях (Куминова и др., 1976).

Рельеф. Рельеф района включает два компонента: Чебаково-Балахтинскую впадину и восточный склон горной системы Кузнецкого Алатау (Березовский и др., 1999).

Чебаково-Балахтинская (Северо-Минусинская) впадина расположена в восточной части района. Здесь преобладает холмисто-куэстовый рельеф в предгорной части, где особенно выделяются немногочисленные горы Сундуки, Чалпан и др., а также озёрно-котловинные степи и равнинные степи. Практически все солёные и солоноватые озера находятся в пределах впадины, ограниченной на юге Батенёвским кряжем.

Восточный склон горной системы Кузнецкого Алатау служит водоразделом бассейнов рек Обь и Енисей. Здесь преобладают высоко-, средне- и низкогорные формы рельефа, занимающие около половины территории района. Для горной системы характерна асимметрия рельефа с резко сдвинутым к западу главным водоразделом и понижением высот к северу. Самым восточным отрогом массива является Батенёвский кряж. Максимальные высотные отметки имеют горы Пухтасхыл (1820 м), Унгур (1588 м), Изых (1445 м), Кошкулак (1317 м) (Березовский и др., 1999).

Гидрографическая сеть. Гидрографическая сеть восточных склонов Кузнецкого Алатау выражена хорошо (Парначев и др., 1997). В северо-восточной части она представлена реками Черный и Белый Июс, Сон, Туим и их притоками (бассейн р. Обь). Ширина долин в верховьях 0,2–0,6 км, в низовьях – до 2 км. Средняя скорость течения воды составляет 0,8–3,0 м/сек. Известно 26 малых рек, общей протяженностью 788 км. Питание рек

происходит за счет подземных и поверхностных вод (осадков и снежников). На реках Ширинского района различают три фазы водного режима: весеннее половодье, летне-осенняя и зимняя межень (Парначев и др., 1997).

По картографическим материалам 1994 г. на территории Ширинского района известно 167 озер, площадь которых более 1 га. Наиболее крупные из них, например, Беле (площадь 75 км²), Ши́ра (35,9 км²), Черное (26,7 км²), Иткуль (23,2 км²), Фыркал (8,7 км²), Ошкаль (4,3 км²), Тус (2,6 км²), Ждирим (2,4 км²) (Березовский и др., 1999). Часть озер являются солеными, что связано как с засолением питающих озера грунтовых вод, так и с бессточностью водоемов. Проточные озера (Черное, Фыркал, Иткуль) имеют пресную воду (Прокофьев, 1993).

Значительную площадь района занимают верховые, низинные и промежуточные болота. Болота высокогорной части образуются за счет зарастания морено-подпрудных озер. В степной части встречаются только низинные болота, образованные вследствие зарастания озерных водоемов. Наиболее крупными болотами района являются: Сонские болота (1012 га), болото Поскотина (719 га), болота Белевские камыши (360 га), Усть-Сонские болота (298 га) и Иткульские болота (270 га) (Березовский и др., 1999).

Почвы. В пространственном распределении почв проявляется широтная зональность и вертикальная поясность (Куминова и др., 1976). В наиболее пониженных частях территории с абсолютными высотами 200–300 м встречаются каштановые почвы, по мере нарастания высоты и смены опустыненных степных фитоценозов настоящими и луговыми степями (300–450 м) отмечены черноземы обыкновенные, выше (500–700 м) – черноземы обыкновенные и выщелоченные, под лесами (700–1500 м) – горные лесные, горные подзолистые, дерново-подзолистые, а в высокогорном поясе – горно-луговые (субальпийские и альпийские) почвы.

Растительность. Общий состав флоры Ширинского района по неполным данным включает 113 семейств, около 600 родов и более 1250 видов высших сосудистых растений (Парначев и др., 1997). Преобладающая во флоре группа мезофитов составлена видами с широкими голарктическими и евразийскими, в меньшей степени азиатскими ареалами. Специфичность флоре передают 85 видов алтае-саянских эндемиков (Куминова и др., 1976).

Разнообразие природных условий создают условия для существования степной, лесной, луговой, тундровой и болотной растительности. Степная растительность включает опустыненными, настоящими, луговыми, каменистыми, солонцеватыми и песчаными степями. Луговые ассоциации представлены долинными и суходольными лугами. Лесная растительность (около 38,8% площади района) распространена по склонам Кузнецкого

Алатау и Батеневском кряже. Темнохвойные среднегорные леса (высота 600–700 м) представлены кедрово-пихтовыми, пихтовыми, еловыми и кедровыми насаждениями. Светлохвойные леса (лиственничники и сосняки) распространены в низкогорном поясе и предгорьях Чулымо-Енисейской котловины. На верхней границе леса встречаются лесолуговые и лесотундровые сообщества, состоящие из редколесья, субальпийских и альпийских лугов и мохово-лишайниковой тундры (Прокофьев, 1993; Березовский и др., 1999).

Животный мир. Материалы, отражающие специфику фауны Ширинского района, малочисленны. При этом комплексных оценок видовой структуры различных отрядов беспозвоночных не проводилось. На территории района известно 19 аборигенных и 10 акклиматизированных видов рыб, 4 вида амфибий, 6 видов пресмыкающихся, 297 видов птиц и 60 видов млекопитающих (Кохановский, 1962; Парначев и др., 1997; Березовский и др., 1999).

2.3. Методы исследования

2.3.1. Вспышка массового размножения *Phyllonorycter apparella* при реализации ППВ

Стационарное исследование комплекса паразитоидов *Ph. apparella* было проведено в г. Ижевске в хроническом очаге минёра. Работу провели с момента появления очага (в 2014 г.) до его исчезновения (в 2018 г.). С этой целью соответствии с ОСТ 56–69–83 в молодом осиннике (*Populus tremula* L.) была заложена одна пробная площадь 0,5 га (56°88' с.ш., 53°17' в.д.) (Рисунок 2.15). Высота деревьев составила $12,7 \pm 0,3$ м, диаметр – $12,9 \pm 0,7$ см ($n = 100$). Высоту дерева определяли с помощью электронного клинометра Haglöf EC II, диаметр на высоте 1,3 м – мерной вилкой Mantax Blue (800 мм) Haglöf. Осинник граничил со злаково-луговоухвощевым липняком с участием ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). В липняке функционировал хронический очаг инвазионного вида липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata 1963).

Работу проводили на 40 постоянных модельных деревьях осины. Ежегодно в период окукливания *Ph. apparella* (первая декада июля) на трех ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева проводили учеты плотности заселения минёром. С этих же ветвей собрали 70–80 листьев. Мины вырезали ножницами и помещали в пластиковые боксы с номером модельного дерева. Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории биостанции Удмуртского государственного университета «Сива». Пластиковые боксы с вырезанными минами хранили

до лета следующего года в натуральных условиях. За время исследования было вырезано 13 343 мин, выведено 5 800 экз. *Ph. apparella* и 2 649 экз. паразитоидов. Проверка видовой принадлежности минёра *Ph. apparella* была осуществлена С.В. Барышниковой.



Рисунок 2.15. Место проведения исследования. Очаг *Ph. apparella* близ г. Ижевск (2014–2017 гг.) обозначен красной точкой (по: Ермолаев и др., 2022)

Выведенные паразитоиды из семейств паразитических перепончатокрылых были определены З.А. Ефремовой. При определении видов рода *Chrysocharis* и *Achrysocharoides* использованы ключи для Палеарктических видов (Hansson, 1985a, b), видов рода *Minotetrastichus* – ключ для европейских видов Tetrastichinae (Graham, 1987), представителей семейства Braconidae – ключ для видов рода *Pholetesor* (Whitfield, 2006). Данные по видовому составу комплекса паразитоидов минёра построены с учетом синонимии и современной таксономии (Belokobylskij et al., 2019).

Трофические связи *Ph. apparella* оценили на основании данных литературы (Вредные..., 1949; Шлыков, 1952; Томилова, 1973; Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Кузнецов, 1981; Кутенкова, 1989; Мищенко, Золотухин, 2003; Ольшванг и др., 2004; Бельская, Воробейчик, 2013; Баянов и др., 2015; Аникин и др., 2016; Коробков, Барышникова, 2017; Лісовий и др., 2017б; Синчук и др., 2017; Акулов и др., 2018; Кириченко и др., 2018; Синчук и др., 2018; Herrich-Schäffer, 1855; Schütze, 1902; Knitschke, 1927; Vidal, Buszko, 1990; Tozlu et al., 2002; Anikin et al., 2004; Kollár, 2007; Kollár, Hrubik, 2009; Fazekas,

Schreurs, 2014; Kirichenko et al., 2019a).

При составлении рисунка 2.15 были использованы карты «Удмуртская Республика. Атлас. Масштаб 1:100 000», составленные ФГУП «Уралаэрогеодезия» (2009) и «*Populus tremula* Distribution Map» электронного ресурса «European Forest Genetic Resources Programme» (2024).

Схема взаимосвязей в комплексе паразитоидов в очаге *Ph. apparella* (Рисунок 3.3) построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2022).

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M / L$, где R – плотность заселения индивидуального модельного дерева, M – общее число мин на трех модельных ветвях нижнего яруса кроны, L – общее число листьев на этих ветвях.

$V = B / N \times 100$, где V – выживаемость куколок *Ph. apparella* на индивидуальном модельном дереве, B – число вышедших из мин бабочек, N – общее число собранных мин.

$P = W / N \times 100$, где P – зараженность паразитоидами гусениц и куколок *Ph. apparella* на индивидуальном модельном дереве, W – общее число экземпляров паразитоидов, N – общее число собранных мин.

$K = D - S$, где K – смертность от факторов неизвестной природы (идентификация причины смерти особи затруднена, например, смертность при индуцированной реакции на повреждение дерева-хозяина, смертность от ряда патогенов, смертность от дополнительного питания паразитоидов, смертность от внутривидовой конкуренции гусениц), D – общая смертность гусениц и куколок, S – смертность гусениц и куколок от паразитоидов.

Во всех случаях повторность наблюдений составила 40. Во всех случаях рассчитывали среднеарифметическое значение и его ошибку. При статистической обработке материала был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона (Ивантер, Коросов, 2011).

2.3.2. Вспышка массового размножения тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

Карта ареала *Ph. populifoliella* (Рисунок 2.4) была сделана в учебно-научной лаборатории геоинформационного картографирования Удмуртского государственного университета при помощи геоинформационной системы MapInfo Professional 12.5. В работе

были использованы данные литературы по распространению минёра, а также «Карта распределения *Populus nigra*» (Distribution..., 2009).

При анализе кормовых растений тополевой моли-пестрянки в Евразии использовали литературу только с точным определением минёра (*Ph. populifoliella*) и тополя (*Populus*): Мокржецкий, 1902; Вальх, 1913; Аверин, 1915а; Герасимов, 1932; Румянцев, 1934; Конаков и др., 1935; Пентин, 1939; Фролов, 1948; Штейнберг, 1950; Шлыков, 1952; Молчанова, 1956; Скопин, 1957; Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1958; 1959; Мирзоян, 1963; 1965; Поспелова, 1965; Горленко, Панько, 1967; Ломакина, 1967; Довнар-Запольский, 1969; Данилова, 1970; Данилова, 1973; Мержеевская и др., 1976; Баранник, 1981; Данилова, 1981б; Романенко, 1981; Трусевич, 1981; Белова, 1982а; б; Трусевич, 1982; Белова, 1985; Белова, Воронцов, 1987; Козаржевская, Князцова, 1987; Сачков, 1989; Проворова, 1990; Селиховкин, 1992; Коломиец, 1995; Гродницкий, 1997; Еремеева, 1998; Балевски, Томов, 1997; Кириченко и др., 1997; Белова и др., 1998; Капитоненко, 1998; Турова, 1998а; б; Хрынова, 1988; Голосова, Кузьмичев, 2000; Мищенко, Золотухин, 2003; Баранчиков, Белова, 2004; Габрид, 2004; Состояние..., 2004; Тарасова и др., 2004; Бакулин, 2005; Клепиков, 2005; Юрченко, 2006; Кириченко и др., 2009а; Секретенко и др., 2002; Ермолаев и др., 2011б; Ефремова и др., 2011; Мищенко, 2011; Евдошенко, Сауткин, 2012; Секретенко и др., 2013; Федорова, Конусова, 2013; Хлыстова, 2012; Епанчинцева, Максимов, 2016; Максимов и др., 2016; Ярушкина, 2016; Богачева, Замшина, 2017; Кириченко и др., 2017; Лісовий и др., 2017б; Синчук, Трещева, 2017; Трещева, 2017а; б; Богачева и др., 2018; Кириченко и др., 2018; Князев и др., 2018; Ермолаев, 2019; Воробьева и др., 2020; Селиховкин и др., 2020а; б; Синчук, 2020; Габрид, 2021; Кириченко и др., 2023; Синчук и др., 2024; Nicelli, 1851; Cuni y Martorell, 1881; Joannis, 1918; Caradja, 1920; Knitschke, 1927; Rensch, 1952; Erdős, 1954; Kozlovsky, 1955; Erdős, 1956; Delucchi, 1958; Szöcs, 1965; Buszko, 1990; Vidal, Buszko, 1990; Anikin et al., 2004; Šefrová, 2005; Corley et al., 2006; Zargaran et al., 2008; Kirichenko et al., 2019a; Ermolaev et al., 2016. Виды тополей гибридного происхождения не рассматривали. Таксономическое положение видов *Populus* в статье дано в соответствии с работой Дж. Е. Экенвальдера (Eckenwalder, 1996).

Сбор гербарного материала листьев девяти видов и четырех гибридов *Populus* (Рисунок 2.5) был осуществлен 13 августа 2018 г. в Главном ботаническом саду им. Цицина РАН.

Дальность разлета бабочек тополевой моли-пестрянки экспериментально оценивали в период с 23 июля по 1 августа 2007 г. С этой целью в г. Ижевске было собрано несколько десятков стволовых ветвей тополя бальзамического (*Populus balsamifera* Linnaeus, 1753) с

листьями с высокой плотностью моли в стадии куколки. Собранные ветви отвезли на биостанцию «Сива» Удмуртского государственного университета (70 км от города) и закрепили на вбитом в поле шесте (точечный источник). Вокруг шеста разместили на разных

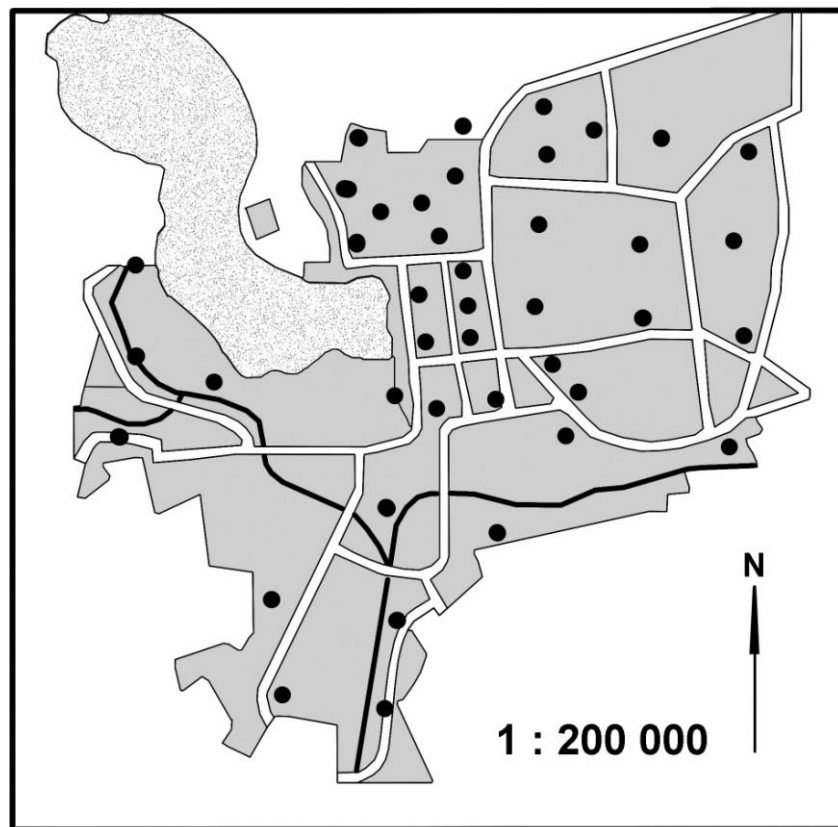


Рисунок 2.16. Карта-схема расположения 41 модельного дерева тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в г. Ижевске (по: Ermolaev et al., 2016)

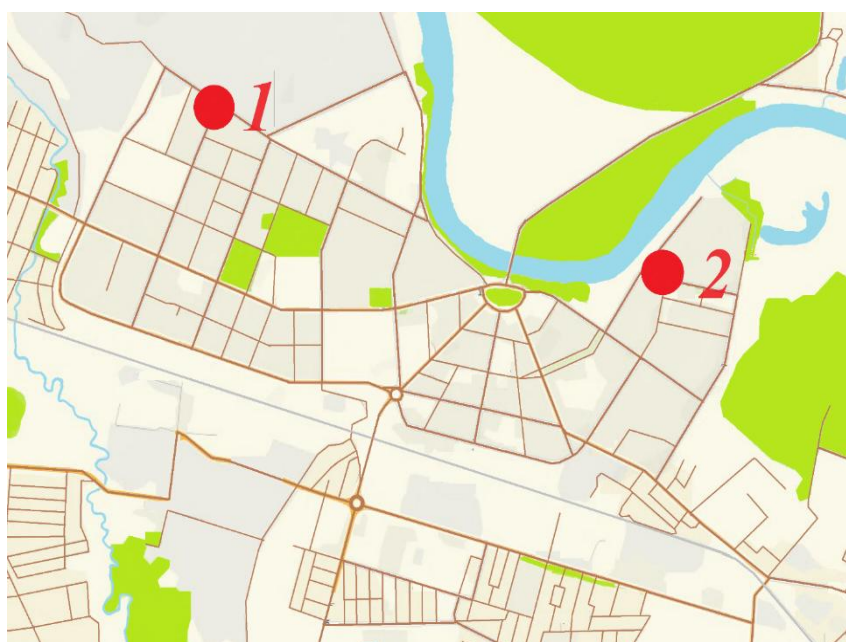


Рисунок 2.17. Места проведения исследования в г. Глазове. На пробной площадке № 1 произрастал тополь бальзамический (*Populus balsamifera* Linnaeus, 1753), на пробной площадке № 2 – тополь Джека (*P. balsamifera* × *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall, 1785) (по: Ermolaev et al., 2025)

сторонах горизонта клеевые ловушки размером 80 × 80 см на расстоянии 5, 15, 25, 50, 75 и 100 м. В качестве фиксатора насекомых использовали раствор сахарного сиропа.

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 (Рисунок 2.16). В период окукливания моли на ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева собрали 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. Проверка видовой принадлежности минёра была осуществлена С.В. Барышниковой.

Выведенные паразитоиды из семейств паразитических перепончатокрылых были определены З.А. Ефремовой. При определении видов рода *Chrysocharis* и *Achrysocharoides* использованы ключи для Палеарктических видов (Hansson, 1985a, b), видов рода *Minotetrastichus* – ключ для европейских видов Tetrastichinae (Graham, 1987), представителей семейства Braconidae – ключ для видов рода *Pholetesor* (Whitfield, 2006). Данные по видовому составу комплекса паразитоидов минёра построены с учетом синонимии и современной таксономии (Belokobylskij et al., 2019).

Комплекс паразитоидов *Ph. populifoliella* в г. Глазове исследовали в первой декаде июля 2023 г. на двух пробных площадках: № 1 на улице Т. Барамзиной (58°15' с.ш., 52°64' в.д.) и № 2 на ул. Калинина (58°14' с.ш., 52°69' в.д.) (Рисунок 2.17). На пробной площадке № 1 произрастало 10 экз. тополя бальзамического (*Populus balsamifera* Linnaeus, 1753), на пробной площадке № 2 – 8 экз. тополя Джека (*P. balsamifera* × *P. deltoides* W. Bartram ex Marshall, 1785). Высота деревьев на пробной площадке № 1 составила $22,9 \pm 0,6$, для № 2 – $18,7 \pm 0,8$ м. Диаметр стволов тополей на пробной площадке № 1 был $77,0 \pm 4,9$, для № 2 – $47,8 \pm 2,2$ см. Высоту дерева определяли с помощью электронного клинометра Haglöf ЕС II, диаметр на высоте 1,3 м – мерной вилкой Mantax Blue (800 мм) Haglöf. Все деревья на пробных площадках были с хорошо развитой кроной и без следов ее формирования.

В период окукливания молей первой генерации на ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева собирали от 60 до 70 листьев с минами. Мины

вырезали ножницами и помещали в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Собранный материал был оперативно доставлен в полевую лабораторию на биостанции Удмуртского государственного университета «Фертики». Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно. Боксы с минами держали в постоянных условиях (температура 22–25 °С, влажность 65%, фотопериод 18 : 6 ч). Всего вырезано 3032 мины и выведено 1979 экз. *Ph. populifoliella* и 456 экз. паразитоидов. Выведенные паразитоиды были определены Е.В. Целих (Pteromalidae), О.В. Кошелевой (Eulophidae) и С.А. Белокобыльским (Braconidae). Проверка видовой принадлежности минёра была осуществлена С.В. Барышниковой. Видовая принадлежность тополей подтверждена А.Н. Пузыревым.

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M / L$, где R – плотность заселения индивидуального модельного дерева, M – общее число мин на трех модельных ветвях нижнего яруса кроны, L – общее число листьев на этих ветвях.

$V = B / N \times 100$, где V – выживаемость куколок *Ph. populifoliella* на индивидуальном модельном дереве, B – число вышедших из мин бабочек, N – общее число собранных мин.

$P = W / N \times 100$, где P – зараженность паразитоидами гусениц и куколок *Ph. populifoliella* на индивидуальном модельном дереве, W – общее число экземпляров паразитоидов, N – общее число собранных мин.

$K = D - S$, где K – смертность от факторов неизвестной природы (идентификация причины смерти особи затруднена, например, смертность при индуцированной реакции на повреждение дерева-хозяина, смертность от ряда патогенов, смертность от дополнительного питания паразитоидов, смертность от внутривидовой конкуренции гусениц), D – общая смертность гусениц и куколок, S – смертность гусениц и куколок от паразитоидов.

Во всех случаях рассчитывали среднеарифметическое значение и его ошибку. При статистической обработке материала был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона (Ивантер, Коросов, 2011). При расчете фаунистического сходства комплексов паразитоидов тополевой моли-пестрянки Ижевска и Глазова использовали коэффициент Сьеренсена (K_S) (Sørensen, 1948).

2.3.3. Вспышка массового размножения листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

При анализе кормовых растений лиственничной чехлоноски в Евразии использовали литературу только с точным определением минёра (*Protocryptis sibiricella*) и лиственницы (*Larix*): Римский-Корсаков, 1929; Нальняева, 1960; Галкин, 1964; Кондаков, Казачинская, 1964; Идрисова, Дягилев, 1978; Белова, 1980; Яновский, 1980; Белова, 1981б; 1982б; Белова, Голубева, 1986; Баранчиков, 1987; Баранчиков и др., 1991; Гниненко, 1994; Габрид, 2001; Ермолаев, Ермолаева, 2003; Габрид, 2004; Ермолаев, 2004; Ольшванг и др., 2004; Борисова, 2005; Гайвас, Пантюхова, 2011; Габрид, 2016; Шишкин и др., 2018.

Исследование биоценотических механизмов возникновения, существования и затухания хронических очагов лиственничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (Lepidoptera, Coleophoridae) проведено 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 соответствии с ОСТ 56–69–83) в 1995 г. в 20 квартале Озерного лесничества Копьевского спецсемлесхоза близ с. Черное Озеро (54°65' с.ш., 89°39' в.д.). Древостой был представлен чистым лиственничником (*Larix sibirica* Ledeb.) разнотравным, колкового типа. Склон юго-восточной экспозиции, 10 градусов. Высота деревьев составила $8,1 \pm 0,1$ м, диаметр на высоте 1,3 м – $17,9 \pm 0,3$ см ($n = 250$). Полнота 0,3. Подрост отсутствовал. Редкий подрост состоял из спиреи средней (*Spiraea media* Schmidt) и кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt). В покрове доминировали злаки: пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski, тимopheевка степная *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., овсяница луговая *Festuca pratensis* Hund., мятлик сибирский *Poa sibirica* Roshev., ежа сборная *Dactylis glomerata* L. Кроме того, встречались подорожник средний *Plantago media* L., клевер ползучий *Trifolium repens* L., василистник простой *Thalictrum simplex* L., тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L., вероника седая *Veronica incana* L., лапчатка гусиная *Potentilla anserina* L., земляника зеленая *Fragaria viridis* Weston, зверобой оттянутый *Hypericum attenuatum* Choisy, нивяник обыкновенный *Leucanthemum vulgare* Lam. 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. Плотность заселения минёром деревьев определяли на побегах второго года развития на стадиях яйца, осенних и весенних гусениц третьего, а также четвертого возраста. Для этого с юго-восточной экспозиции кроны каждого модельного дерева высотным секатором срезали по три ветви с

высоты 2 и по три ветви с высоты 4 м и учитывали распределение гусениц или яиц чехлоноски по брахибластам побега.

Распределение и линейные размеры мин *P. sibiricella* исследовали в 1995 г. В период окукливания чехлоноски (конец июня) с 53 модельных деревьев было собрано по одной ветке, имеющей однолетние (1994) и двухлетние (1993) побеги. Ветви брали из нижнего яруса юго-восточной экспозиции крон. На отобранных ветвях учитывали количество гусениц. При учетах под миной понимали выеденное гусеницей пространство внутри иглки лиственницы, ограниченное с базальной и апикальной сторон иглы уцелевшими участками паренхимы. Далее рассчитывали среднее количество игл в брахибласте однолетних и двухлетних побегов, несущих по 1, 2, 3, 4 и 5 мин. В общей сложности обработано около 16 000 хвоинок.

Суточную активность гусениц четвертого возраста *P. sibiricella* изучили 12 июня 1997. На пять лиственниц, свободных от чехлоноски, было пересажено по 50 гусениц минёра. Учеты активности проводили через каждые 3 ч в течение суток.

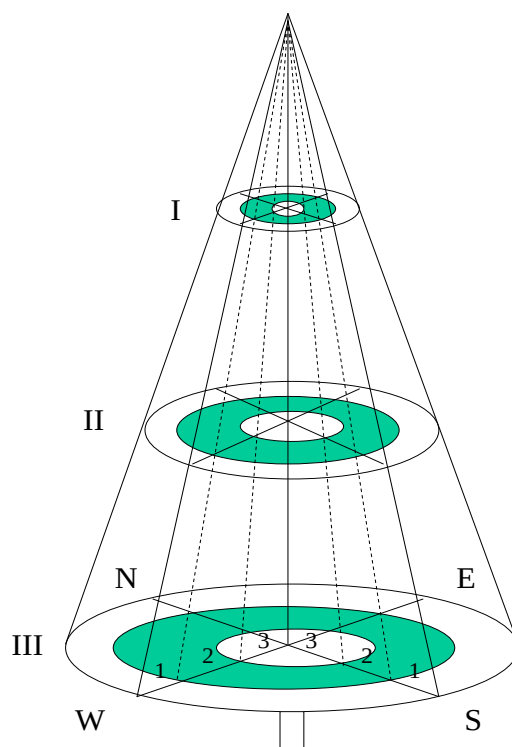


Рисунок 2.18. Схема отбора проб в кроне лиственницы. Ярусы кроны: I – верхний, II – средний, III – нижний. Участки на ветвях первого порядка: 1 – близ вершины, 2 – середина, 3 – близ основания. N – север, W – запад, S – юг, E – восток (по: Ермолаев, 2011a)

Распределение поврежденности хвои и отложенных яиц в кроне в кроне изучили в июле 1997 на примере десяти отдельно стоящих лиственниц с хорошо развитой кроной. Весенние плотности заселения деревьев не превышала 0,25 гус. / бр. Образцы побегов брали на ветвях первого порядка лиственниц в трех местах: близ основания, в середине и близ вершины ветви. Образцы отбирали с четырех сторон горизонта в верхней, средней и нижней части кроны каждого модельного дерева (Рисунок 2.18).

Зависимость размеров и плодовитости бабочек *P. sibiricella* от плотности заселения дерева-хозяина исследовали в 1995 году в условиях полевой лаборатории. Во второй половине июня с 9–10 деревьев каждой группы заселения было собрано и помещено в чашки Петри по 100–150 прониимф чехлоноски. У отродившихся имаго измеряли длину левого переднего крыла левой задней голени. Самок вскрывали и подсчитывали количество зрелых яиц (с полностью сформированным хорионом). В общей сложности обработано 1324 самок и 935 самцов.

Суточную активность лёта бабочек чехлоноски изучили 12 июля 1996 г. на пробной площади с весенней плотностью заселения лиственниц 0,75 гус. / бр. Исследование проводили с помощью клейких ловушек. Для этого использовали проволочные рамы 15 × 20 см. Рамы обшивали полиэтиленовой пленкой и покрывали с двух сторон фиксатором насекомых Pestifix фирмы «Flora» (Эстония). Каждую ловушку крепили на вершине отдельного деревянного шеста высотой 1,7 м. Десять шестов с ловушками устанавливали между лиственницами на расстоянии до деревьев 3–4 м. Пойманных бабочек снимали с ловушек ежечасно.

Дальность разлёта бабочек *P. sibiricella* от дерева-хозяина оценена с помощью линии из 15 клейких ловушек в 1996 г. Линия была установлена перпендикулярно лесополосе из лиственниц, окруженной степными ассоциациями. Длина лесополосы 1 км, ширина 10 м. Расстояние до ближайшего лиственничника 8 км. Весенняя плотность заселения деревьев минёром 0,5 гус. / бр. Время экспозиции 4 суток.

Оценку влияния степени повреждения естественного происхождения хвои на поведение самок *P. sibiricella* при яйцекладке провели в середине июля 1996 г. В случайном порядке выбрали по 3 дерева из каждого диапазона весенних плотностей 0–0,25, 0,5–0,75 и 1,0–1,25 гус. / бр. и повреждения степени I, II и III соответственно. С каждого выбранного дерева было взято по 9 отрезков ветвей, несущих ауксибласт, базальную хвою и 5 брахибластов прошлогодного побега. Ветви брали случайно в нижнем ярусе кроны с юго-восточной экспозиции. Каждую такую ветвь поместили в отдельную пробирку с водой и

закрепили на периферии нижнего яруса выбранных деревьев, с тем расчетом, чтобы каждое дерево-реципиент имело ветвь каждого из 9 деревьев-доноров. Ветви в пробирках держали в кроне в течение 3 суток. Затем у ветвей из пробирок проводили подсчет доли заселенных яйцами хвоинок и плотности яиц на заселенных хвоинках.

Оценку влияния искусственно поврежденной хвои на поведение самок *P. sibiricella* при яйцекладке провели летом 1998 г. В период завершения питания гусениц четвертого возраста (начало второй декады июня) на лиственнице, не имеющей повреждений, ножницами подрезали базальную хвою и хвою брахибластов прошлогодного побега. Размер повреждения – половина иглы. 17 побегов несло 50% подрезанных игл в укороченных побегах и 20 побегов – 100% игл. В качестве контроля использовали 19 побегов без повреждения с этого же дерева. В период лёта чехлоноски срезанные побеги с контрольного дерева поместили в отдельные пробирки в нижней части кроны дерева-реципиента, заселенного лиственничной чехлоноской. Время экспозиции 7 дней. Затем у ветвей из пробирок проводили подсчет доли заселенных яйцами хвоинок.

Определение содержания основных метаболитов первичной хвои лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоноской, провели в 1996 г. Были выбраны 10 деревьев с весенней плотностью заселения 1–1,3 гус. / бр. Контролем служили 10 лиственниц без следов повреждения. Образцы первичной хвои брали в три срока: в период минирования лиственницы гусеницами третьего возраста (5 июня), во время внедрения в хвою гусениц нового поколения (25 июля), при переходе деревьев к зимнему покою (27 сентября).

Содержание общего и белкового азота в хвое лиственницы определяли по методике Г.И. Гирс (1985). Материал, отобранный для определения углеводов, фиксировали 80% этанолом, объединенные экстракты выпаривали досуха и вновь экстрагировали водой (Вальтер и др., 1957). В водном экстракте до и после гидролиза (3 часа в 1% HCl в кипящей водяной бане) определяли концентрацию редуцирующих сахаров (Вознесенский и др., 1962) в трех химических повторностях. В остатках после спиртовой экстракции определяли крахмал (Humphreys, Kelly, 1961).

Роль факторов, ограничивающих численность лиственничной чехлоноски, оценили на примере генерации минёра 1995–1996 гг. методом таблиц выживаемости (Варли и др., 1978) на 52 модельных деревьях в следующие периоды: 1 – (стадии яйца и минирующих гусениц первого и второго возраста), 2 – (осенних и весенних гусениц третьего возраста), 3 – (весенних гусениц третьего и четвертого возраста), 4 – (пронимфы и куколки).

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. Паразитоиды были определены З.А. Ефремовой (Eulophidae), С.А. Белокобыльским (Braconidae) и Д.Р. Каспаряном (Ichneumonidae). Проверка видовой принадлежности минёра была осуществлена М.И. Фальковичем. Данные по видовому составу комплекса паразитоидов минёра построены с учетом синонимии и современной таксономии (Belokobylskij et al., 2019).

Зависимость размеров и плодовитости бабочек минёра от плотности заселения дерева-хозяина исследовали в 1995 г. в условиях полевой лаборатории. Во второй половине июня с 9–10 деревьев каждой группы заселения было собрано и помещено в чашки Петри по 100–150 пронимф чехлоноски. У отродившихся имаго измеряли длину левого переднего крыла и длину левой задней голени. Самок вскрывали и подсчитывали количество зрелых яиц (с полностью сформированным хорионом). Всего обработали 1324 самок и 935 самцов.

Развитие очага сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908) (площадью около 2 га) на месте хронического очага *P. sibiricella* наблюдали в июне 1995 г. к северо-западу от с. Черное озеро. Весенняя плотность заселения лиственниц чехлоносской составляла до 0,5 гус. / бр., сибирского шелкопряда – более 1000 гусениц на дерево.

Экстремальное проявление ранних заморозков на плотность *P. sibiricella* наблюдали в конце августа 1996 г. в исследуемом лиственничнике.

Значение шютте лиственницы (*Rhabdochline laricis* (Vuill.) J.K. Stone, 2014) в снижении численности минёра оценили в конце июля – начале августа 1997 г. на площади, расположенной в 2 км западнее места исследования. Весенняя плотность заселения деревьев чехлоноска в этом участке составила до 0,3 гус. / бр., степень поражения деревьев патогеном – 75% и более.

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M / L$, где R – плотность заселения индивидуального модельного дерева *P. sibiricella*, M – общее число гусениц (яиц) на брахибластах шести случайно выбранных побегов, L – общее число брахибластов на этих побегах.

$C = F / G \times 100$, где C – поврежденность хвои брахибластов, F – общее число минированных хвоинок в брахибласте, G – общее число хвоинок в брахибласте.

$H = K / S \times 100$, где H – плотность яиц на заселенной хвоинке побега, K – общее число яиц на побеге, S – общее число заселенных хвоинок на побеге.

$V = B / N \times 100$, где V – выживаемость куколок *P. sibiricella* на индивидуальном модельном дереве, B – число вышедших из мин бабочек, N – общее число собранных чехликов минёра.

$P = W / N \times 100$, где P – зараженность паразитоидами гусениц и куколок *P. sibiricella* на индивидуальном модельном дереве, W – общее число экземпляров паразитоидов, N – общее число собранных чехликов минёра.

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

2.3.4. Вспышка массового размножения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* при реализации инвазионной НПВ

При анализе кормовых растений липовой моли-пестрянки в Евразии использовали литературу только с точным определением минёра (*Ph. issikii*) и липы (*Tilia*): Козлов, 1991; Белова и др., 1998; Мищенко, Золотухин, 2003; Ольшванг и др., 2004; Микулина, 2008; Антюхова, 2010 а; б; Ефремова, Мищенко, 2010; Мешкова, Микулина, 2010; Антюхова, Мешкова, 2011; Гниненко, 2011; Евдошенко, Сауткин, 2012; Кириченко, Баранчиков, 2012; Мешкова, Мікуліна, 2012; Селиховкин, Тимофеева, 2012; Кириченко, 2013; Тимофеева, 2013; Тимофеева, 2014; Мищенко, Артемьева, 2015; Синчук, Гончаров, 2015; Аникин и др., 2016; Жоров и др., 2016; Зиновьев, Пестов, 2016; Карпин, 2016; Рыжая, Гляковская, 2016; Сильчук и др., 2016; Синчук, 2016; Синчук, Буга, 2016; Синчук, Гончаров, 2016; Тимофеева и др., 2016; Гляковская, 2017; Гончаров, 2017; Коробков, Барышникова, 2017; Лісовий и др., 2017б; Пинчук, Савчук, Кайгородова, 2017; Синчук, 2017а; б; Синчук и др., 2017; Шибанова и др., 2017; Гляковская, Рыжая, 2018а; Князев и др., 2018; Синчук, Гончаров, 2018; Синчук, Пинчук, 2018; Кириченко и др., 2019а; Конусова и др., 2019; Мартынов, Никулина, 2020; Меленец, Рыжая, 2020; Селиховки и др., 2020б; Синчук, Буга, 2020; Кутенкова, 2021; Рогинский и др., 2021; Алексанов и др., 2022; Злобин и др., 2022; Стрюкова, Стрюков, 2022; Кириченко и др., 2023; Лебедев, Кочнев, 2023; Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Noreika, 1998; Graf et al., 2002; Šefrová, 2002; Szabóky, Csóka, 2003; Anikin et al. 2004; Lehmann, Stübner, 2004 а; b; Šefrová, 2005; Kovács et al., 2006; Ureche, 2006; Hrubík, Kollár, 2007; Kollár, 2007; Perny, 2007; Reinhardt, Rennwald, 2007; Stolnicu, Ureche, 2007; Segerer, 2008; Jaworski, 2009а; b; Kurz et al., 2010; Jurc, 2012; Wullaert, 2012; Kollár, Donoval, 2013; Meshkova et al., 2013; Snieškienė, Stankevičienė, 2013; Doorenweerd et al., 2014; Soika, Łabanowski, 2014; Andriescu et al., 2016; Olenici, Duduman, 2016; Snieškienė, Stankevičienė, 2016; Kirichenko et al., 2017а;

Dobrosavljevic et al., 2018; Toshova et al., 2018; Fairushina, Volkov, 2020; Popov et al., 2020; Kosheleva et al., 2022.

Исследование биологии липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* провели в период 1999–2025 гг. в г. Ижевске. С этой целью (в соответствии с ОСТ 56–69–83) были заложены четыре пробные площади размером около 1 га с разной структурой древостоя, в соответствии с рекомендациями А.И. Ильинского (Ильинский и др., 1965, стр. 55): «Малиновая гора», «Питомник», «Парк им. С.М. Кирова», «Телевышка» (далее по тексту площади № 1, 2, 3 и 4 соответственно).

Пробная площадь № 1 (56°86' с.ш., 53°10' в.д.) заложена на территории Заречного лесничества (квартал 42, выдел 22). Исследуемый участок занимает нижнюю часть пологого склона северо-западной экспозиции с уклоном менее 5° (Рисунок 2.19А).



Рисунок 2.19. Пробные площади № 1 (А), 2 (В), 3 (С) и 4 (D) (фото И.В. Ермолаев)

Древостой липняка снытевого состоит из липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill., березы бородавчатой *Betula pendula* Roth., осины *Populus tremula* L., пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. с устойчивой примесью ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. (7Лп1Б1Ос1П+Е).

Бонитет II класса. Относительная полнота 0,6. Высота деревьев лесобразующей породы $25,6 \pm 0,2$ м, диаметр ствола на высоте 130 см (на уровне груди) $29,9 \pm 0,6$ см ($n = 100$). Возраст древостоя 100 лет. Подрост редкий (проективное покрытие 5%), высотой 1–6 м, включает черемуху обыкновенную *Padus avium* Mill., бересклет бородавчатый *Euonymus verrucosa* Scop., жимолость лесную *Lonicera xylosteum* L., рябину обыкновенную *Sorbus aucuparia* L.

Пробная площадь № 2 ($56^{\circ}83'$ с.ш., $53^{\circ}10'$ в.д.) заложена на территории Заречного лесничества (квартал 68, выдел 19), близ «Лесного базисного питомника Ижевского ОЛХ». Исследуемый участок занимает верхнюю часть склона северо-восточной экспозиции с уклоном менее 5° (Рисунок 2.19В).

Древостой липняка злаково-разнотравного представлен липой мелколистной *T. cordata* и елью сибирской *P. obovata* с единичным участием лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb., пихты сибирской *A. sibirica* и березы бородавчатой *B. pendula* Roth. (9Лп1Е, ед.Лс, ед.П, ед.Б). Бонитет IV класса. Относительная полнота 0,3. Высота деревьев *T. cordata* $19,1 \pm 0,2$ м, диаметр ствола $40,4 \pm 1,3$ см ($n = 100$). Кора многих деревьев покрыта эпифитами - мхами и лишайниками. Возраст древостоя 150 лет. Подрост очень редкий (проективное покрытие не более 5%), высотой 0,8–3 м, включает черемуху обыкновенную *Prunus padum* L., бересклет бородавчатый *Euonymus verrucosa* Scop., жимолость лесную *Lonicera xylosteum* L., рябину обыкновенную *S. aucuparia*, крушину ломкую *Frangula alnus* Mill., лещину обыкновенную *Corylus avellana* L., малину обыкновенную *Rubus idaeus* L.

Пробная площадь № 3 ($56^{\circ}86'$ с.ш., $53^{\circ}17'$ в.д.) заложена на территории парка имени С.М. Кирова. Исследуемый участок занимает достаточно ровное местоположение (Рисунок 2.19С).

Древостой липняка злаково-луговохвощевого представлен липой сердцевидной *T. cordata* и елью сибирской *P. obovata*, с единичным участием пихты сибирской *Abies sibirica* и березы бородавчатой *B. pendula* (8Лп2Е, ед.П, ед.Б). Бонитет III класса. Относительная полнота 0,4. Высота деревьев липы $7,6 \pm 0,2$ м, диаметр ствола $7,2 \pm 0,3$ см ($n = 100$). Возраст древостоя 20 лет. Подрост редкий (проективное покрытие не более 5%), высотой 1–5 м, включает черемуху обыкновенную *P. avium*, бересклет бородавчатый *E. verrucosa*, калину обыкновенную *Viburnum opulus* L. жимолость лесную *L. xylosteum*, рябину обыкновенную *S. aucuparia*, малину обыкновенную *R. idaeus*.

Пробная площадь № 4 ($56^{\circ}87'$ с.ш., $53^{\circ}17'$ в.д.) заложена близ телецентра. Исследуемый участок имел уклон 15° западной экспозиции. (Рисунок 2.19D).

Древостой представлен злаково-луговохвощевого липняком с участием ели сибирской *P. obovata* и пихты сибирской *A. sibirica* (6Лп3Е1П). Бонитет III класса. Относительная

полнота 0,5. Высота деревьев липы $18,8 \pm 0,2$ м, диаметр ствола $31,3 \pm 0,4$ см ($n = 165$). Возраст древостоя около 50 лет. Подрост редкий (проективное покрытие не более 10%), высотой 1–5 м, включает черемуху обыкновенную *P. avium*, бересклет бородавчатый *E. verrucosa*, рябину обыкновенную *S. aucuparia*, малину обыкновенную *R. idaeus*.

На всех четырёх пробных площадях была дерново-подзолистая, слабоподзоленная, суглинистая почва (Таблица 2.3). Агрохимический анализ почв проводили в химической лаборатории ИжГСХА. С каждой пробной площади было взято 10 почвенных образцов с последующим определением агрохимических показателей, таких как содержание органического вещества (гумуса) по И.В. Тюрину в модификации В.Н. Семакова (ГОСТ 26213–91); обменная кислотность (рН) в растворе KCl – потенциометрически (ГОСТ 26483–91); гидролитическая кислотность (Н, ммоль/100 г почвы) потенциометрически, по Каппену (ГОСТ 26212–91); сумма поглощенных оснований (S, ммоль/100 г почвы) – по Каппену-Гильковицу (ГОСТ 27821–88); расчет степени насыщенности основаниями (V, %) по сумме поглощенных оснований и гидролитической кислотности; содержание подвижных форм фосфора и калия (мг/100 г почвы) – по Кирсанову (ГОСТ 26207–91). Для более точного определения значений агрохимических показателей (гумус, P_2O_5 , K_2O , S, V) каждый образец анализировали в двух повторностях с последующим вычислением среднего арифметического значения.

Таблица 2.3. Общая характеристика почв четырёх пробных площадей

Характеристика	Пробная площадь			
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
Содержание гумуса, %	$5,3 \pm 0,3$	$5,2 \pm 0,2$	$4,3 \pm 0,2$	$4,5 \pm 0,2$
Реакция среды, рН	$5,7 \pm 0,1$	$5,8 \pm 0,1$	$5,7 \pm 0,1$	$5,7 \pm 0,1$
Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г почвы	$2,6 \pm 0,2$	$2,3 \pm 0,3$	$2,2 \pm 0,7$	$2,3 \pm 0,7$
Сумма поглощенных оснований, ммоль/100 г почвы	$23,1 \pm 1,5$	$24,6 \pm 1,4$	$14,8 \pm 1,1$	$15,1 \pm 1,2$
Степень насыщенности основаниями, %	$89,2 \pm 0,8$	$91,0 \pm 0,7$	$85,3 \pm 1,8$	$87,1 \pm 1,9$
Содержание подвижных форм фосфора, мг/100 г почвы	$3,0 \pm 0,7$	$3,1 \pm 0,8$	$3,6 \pm 0,6$	$3,5 \pm 0,7$
Содержание подвижных форм калия, мг/100 г почвы	$13,0 \pm 1,4$	$16,8 \pm 1,0$	$13,4 \pm 1,3$	$14,1 \pm 1,1$

Плотность заселения первым поколением *Ph. issikii* лип на пробной площади № 4 оценивали ежегодно с 2007 г. на примере 150–160 модельных деревьев. Учет проводили в период окукливания моли на трех ветвях первого порядка нижнего яруса северной

экспозиции каждого дерева. При этом на каждой ветви учитывали 50 листьев. Плотность заселения модельных деревьев на пробных площадях № 1, 2 и 3 проводили по той же методике в период 2001–2006 гг., а также в 2015 г. Расчет суммы эффективной температуры, необходимой для развития первой генерации липовой моли-пестрянки, проводили по работе В.Л. Мешковой (2009).

Сезонную динамику повреждения листьев липы мелколистной (*Tilia cordata*) членистоногими-филлофагами исследовали в 1999–2002 гг. в г. Ижевске. Работу провели на 15 пробных площадях. На каждой выбрали по 10 модельных деревьев. С 30 мая по 10 сентября с интервалом один раз в декаду оценивали поврежденность и изъятие листовой поверхности (Богачева, 1990) на модельной ветви, взятой с северной экспозиции нижнего яруса кроны каждого из 150 модельных деревьев. Количество листьев на модельной ветви составляло не менее 100 шт. Выделяли следующие типы повреждений: объедание, скелетирование, минирование, галло- и трубнообразование. Экологическую роль насекомых с колюще-сосущим ротовым аппаратом не оценивали в связи с методическими трудностями. Во-первых, часть клопов имеет смешанный вариант питания (зоофитофагия), во-вторых, проколы сложно отличить от проявления некоторых патогенов липы.

Состав членистоногих-филлофагов липы исследовали в течение вегетации на всех пробных площадях не с модельных деревьев. Сбор насекомых осуществляли обтряхиванием ветвей внутри энтомологического сачка и на расстеленный под кроной дерева полог. Питающихся липой имаго усыпляли и этикетировали. Личинок свободноживущих насекомых выкармливали в полевой лаборатории до окукливания. Минёров собирали на стадии куколки. Подтверждение определения собранного материала проведено экспертами: С.В. Барышниковой (Gracillariidae), И.М. Кержнером (Hemiptera), А.Ю. Матовым (Noctuidae), к.б.н. В.Г. Мироновым (Geometridae), В.Н. Ольшвангом (Tortricidae), Н.Н. Юнаковым (Curculionidae).

При анализе широты потенциальных трофических связей филлофагов выделяли монофагов и полифагов (монофаги – питающиеся в рамках одного рода, полифаги – питающиеся растениями двух и более семейств). Анализ широты потенциальных трофических связей членистоногих-филлофагов проведен на основе справочников: «Вредители леса» (1955); «Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур». Т. I. (1972), Т. II (1974), Т. III. Ч. 1 (1996) и Ч. 2 (1999).

Динамику выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* из популяций г. Перми, г. Уфы и с. Толбазы исследовали в 2019 г. Для этого 29–30 июня в каждом из указанных населенных пунктов с 20 модельных деревьев липы мелколистной (*T. cordata*) были собраны

листья с минами. Мины были вырезаны ножницами и помещены в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Выход молей фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории на биостанции Удмуртского государственного университета «Сива». В общей сложности было выведено 4372 экз. *Ph. issikii*.

Особенности разлета вышедших из куколок бабочек липовой моли-пестрянки оценили 6–10 июля 2014 г. близ биостанции УдГУ «Сива» (56°83' с.ш., 53°91' в.д.). Для исследования был выбран пойменный разнотравный луг (350 × 400 м), вокруг которого полукольцом был расположен смешанный лес. В центре луга был вбит шест (Рисунок 2.20).

На нем был создан

точный источник бабочек моли. Для этого на вершину шеста (1,9 м от земли) закрепили несколько десятков ветвей липы мелколистной, содержащих листья с минами липовой моли-пестрянки. В минах находились куколки моли. Плотность заселения минёра на собранных ветвях составляла до 8–10 мин на лист. Ветви заблаговременно были собраны в г. Ижевске и привезены на биостанцию в больших пластиковых мешках. С помощью лазерного дальномера (Bosch GLM 80 professional) вокруг шеста в разные стороны горизонта (С, В, Ю, З, СВ, ЮВ, ЮЗ, СЗ) были установлены клеевые ловушки высотой 1,9 м и размером 1,0 × 0,8 м на расстоянии 10, 15, 25, 50 и 75 м (Рисунок 2.21). Показания температуры, влажности воздуха, направления и силы ветра ежечасно снимали с помощью портативной метеостанции WindMate 300 (Рисунок 2.22). В качестве фиксатора насекомых использовали масляную суспензию сахарного сиропа.

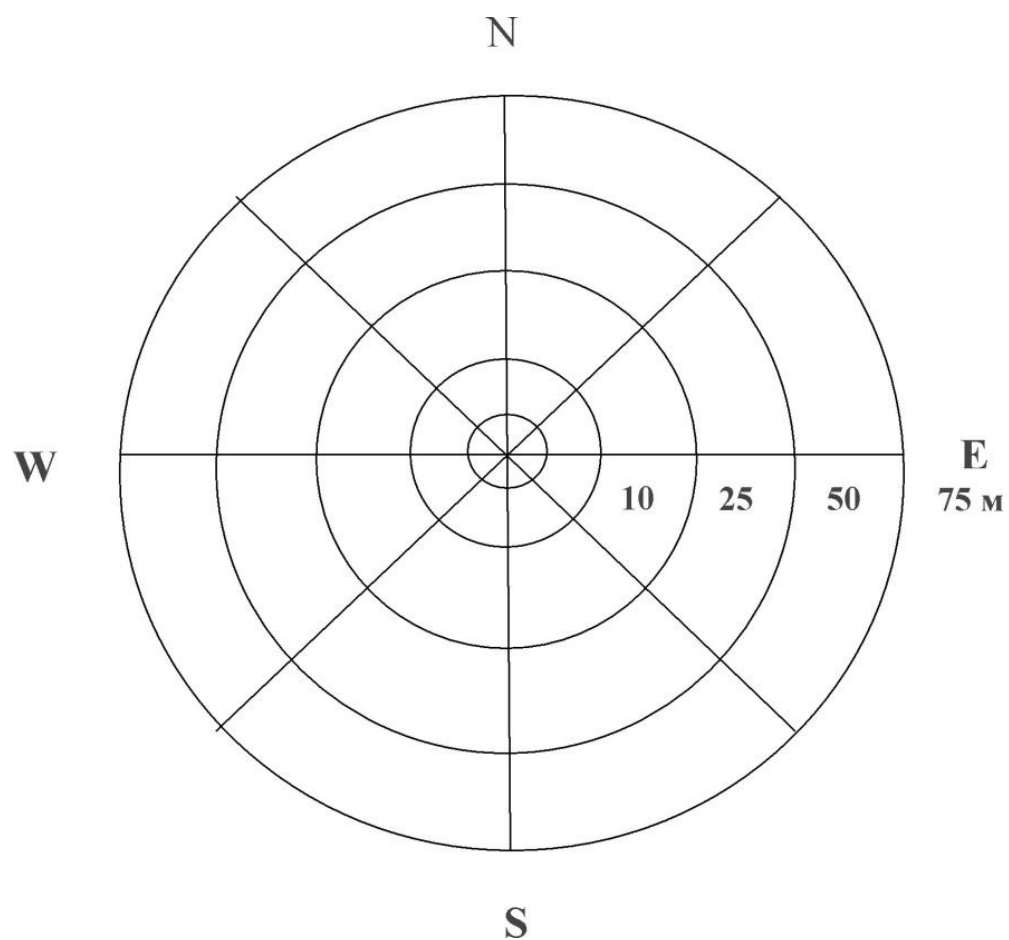


Рисунок 2.20. Схема ловушки для оценки дальности разлета бабочек *Ph. issikii* от точечного источника. N – север, W – запад, S – юг, E – восток (И.В. Ермолаев: ориг.)



Рисунок 2.21. Ловушки для оценки дальности разлета бабочек (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 2.22. Измерение погоды с помощью портативной метеостанции WindMate 300 (фото И.В. Ермолаев)

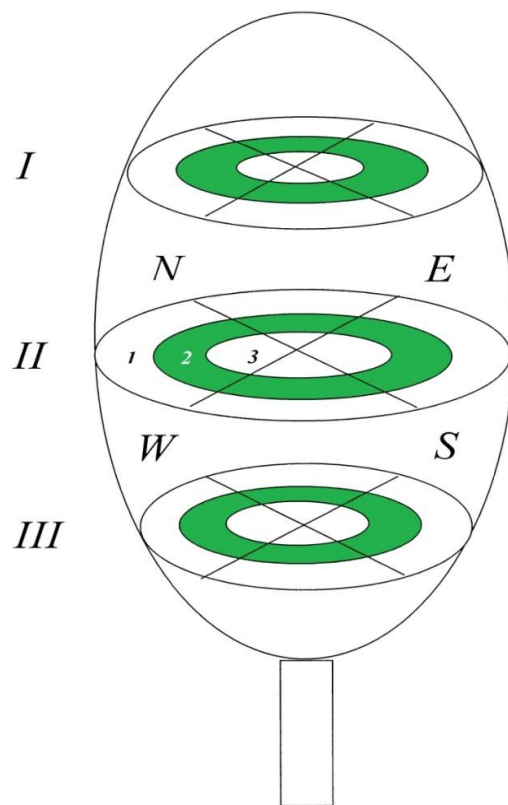


Рисунок 2.23. Схема отбора проб в кроне липы. Ярусы кроны: I – верхний, II – средний, III – нижний. Участки на ветвях первого порядка: 1 – близ вершины; 2 – середина; 3 – близ основания. N – север, W – запад, S – юг, E – восток (по: Ермолаев, Зорин, 2011б)

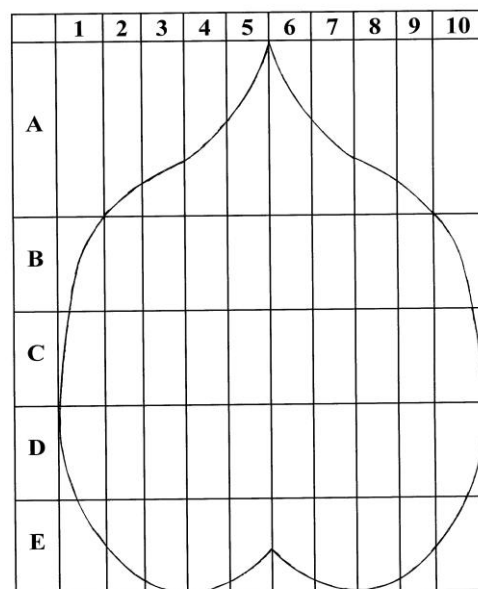


Рисунок 2.24. Шаблон для изучения пространственного распределения мин липовой моли-пестрянки по листу (по: Ермолаев, Мотошкова, 2008)

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.

Для оценки плодовитости моли 25.05.04 на площадке № 1 произвели сбор 170 самок с коры 10 модельных деревьев. В полевой лаборатории бабочек вскрывали и подсчитывали общее количество обнаруженных в яйцеводах яиц.

Распределение мин липовой моли-пестрянки первого поколения изучали в насаждениях Завьяловского лесничества в августе 2007 г. С этой целью заложили 15 пробных площадей различного состава. Плотность моли оценили на примере 10 модельных деревьев липы, находящихся в подросте.

Распределение мин липовой моли-пестрянки первого поколения исследовали в кроне липы мелколистной в августе 2009 г. на пробной площади № 4. С этой целью были выбраны десять деревьев с хорошо развитой кроной. Высота моделей – $13,1 \pm 0,2$ м, диаметр на уровне груди – $24,6 \pm 0,8$ см. Учет плотности проводили на ветвях первого порядка липы в трех местах: близ основания, в середине и близ вершины ветви. Образцы отбирали с четырех сторон горизонта в верхней, средней и нижней части кроны каждого модельного дерева (Рисунок 2.23). При работе с верхним и средним ярусом кроны скелетные ветви срезали. Середину ветви и кроны дерева определяли рулеткой.

При исследовании распределения мин минёра на поверхности листа липы использовали методику В.Г. Шевченко (1958), разработанную для галлообразователей. Данный метод успешно апробирован при изучении распределений мин дендрофильных чешуекрылых, в том числе и липовой моли-пестрянки (Козлов, Коричева, 1989; 1990). С этой целью в 2003 г. на площадке «Малиновая гора» было собрано по 20–30 листьев с 1, 2, 3 и т.д. минами (листья не имели иных повреждений) с каждого из 10 модельных деревьев. Листья сушили в ботаническом прессе. Далее на лист накладывали прозрачную бумагу, содержащую рисунок из 50 сегментов (Рисунок 2.24), и проводили подсчет мин в каждом из них. Для каждого размера листа использовали свой шаблон (всего 10). Результаты подсчетов суммировали по отдельному дереву и плотности. Площадь листьев и мин определяли методом сканирования с использованием программы Adobe Photoshop 7.0®.

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 2.4).

Исследование комплекса паразитоидов инвазионного вида *Ph. issikii* осуществили в зеленых насаждениях городов Москва (2016 г.), Н. Новгород (2017 г.), г. Казань (2017 г.), г. Ижевск (2001–2005 гг., 2015 г.), Пермь (2019 г.), Уфа (2019 г.). Екатеринбург (2017 г.), Тюмень (2017 г.), Тобольск (2019 г.), Омск (2019 г.) и Новосибирск (2018 г.). Кроме того, комплекс паразитоидов минёра был исследован близ с. Куккуяново и Толбазы (Республика Башкортостан), и на оз. Медвежье (Курганская область).

Таблица 2.4. 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

Во всех случаях сборы листьев осуществляли с модельных деревьев липы мелколистной (*Tilia cordata*). В период окукливания молей первой генерации на ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева собирали в среднем по 60–70 листьев с минами. Мины были вырезаны ножницами и помещены в пластиковые боксы в соответствии с номером модельного дерева. Собранный материал оперативно был доставлен в г. Ижевск. Боксы с минами держали в постоянных условиях (температура 22–25

°С, влажность 65%, фотопериод 18 : 6 ч) на биостанции Удмуртского государственного университета «Сива». Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно.

Паразитоиды были определены З.А. Ефремовой (Eulophidae), С.А. Белокобыльским (Braconidae). При определении видов рода *Chrysocharis* и *Achrysocharoides* использованы ключи для Палеарктических видов (Hansson, 1985a; 1985b), видов рода *Minotetrastichus* – ключ для европейских видов Tetrastichinae (Graham, 1987), представителей семейства Braconidae – ключ для видов рода *Pholetesor* (Whitfield, 2006). Данные по видовому составу комплекса паразитоидов минёра построены с учетом синонимии и современной таксономии (Belokobylskij et al., 2019).

Хищники и обитатели мин *Ph. issikii* были определены Н.В. Голуб (Psocoptera), С.В. Мироновым (Anystidae), С.А. Филимоновой (Anystidae), В.Б. Голуб (Hemiptera), С.В. Дедюхиным (Staphylinidae), С.Л. Есюниным (Aranei), В.И. Рожиной (Thysanoptera), А.Н. Созонтовым (Aranei), А.В. Шавриным (Staphylinidae).

Высоту деревьев определяли с помощью электронного клинометра Haglöf ЕС II, диаметр на высоте 1,3 м – мерной вилкой Mantax Blue (800 мм) Haglöf.

Карты ареалов представителей рода *Tilia* Евразии и Северной Америки были сделаны при обработке 28 карт ареалов отдельных видов лип из монографии С.Д. Пиготта (Pigott, 2012).

При построении карты распространения ареала липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* и рода липы в Евразии были использованы следующие материалы: карта «Липа сердцевидная. *Tilia cordata* Mill.» (Атлас., 1976), «Карта распределения *Tilia cordata*» и «Карта распределения *Tilia platyphyllos*» (Distribution..., 2009).

Указанные карты были сделаны в учебно-научной лаборатории геоинформационного картографирования Удмуртского государственного университета при помощи геоинформационной системы MapInfo Professional 12.5.

Материалы, связанные с влиянием экологических факторов на динамику численности *Ph. issikii*, собирали в течение 25 полевых сезонов (2001–2025 гг.) преимущественно на примере популяций минёра г. Ижевска. Для этой цели в период 2001–2006 гг. оценивали плотность заселения первым поколением минёра 40 модельных деревьев липы на каждой из пробных площадях № 1, 2 и 3, заложенных в липовых насаждениях близ города. В период 2007–2024 гг. эту работу проводили на примере 160 модельных деревьев пробной площади № 4.

Влияние зимних температур на выживаемость имаго *Ph. issikii* исследовали в конце марта 2018 г. Для этого на пробной площади № 4 были выбраны 5 елей, погибших в 2016 г.

Бабочки моли при выборе мест для зимовки, отдают предпочтение погибшим хвойным деревьям с отслаивающейся корой, под которую собираются в массе. С помощью стремянки на высоте 3–4 м каждого дерева топором аккуратно снимали кору деревьев. На обратной стороне коры подсчитывали количество живых и мёртвых бабочек на площади 30×30 см.

Влияние заморозка на выживаемость вышедших из диапаузы бабочек *Ph. issikii* изучили в мае – июне 2024 г. Для этого исследовали поврежденность минёром зеленых насаждений липы в семи городах: Омске, Тюмени, Кургане, Челябинске, Екатеринбурге, Уфе и Ижевске. В Ижевске и Екатеринбурге оценили плотность заселения 10 деревьев липы на каждой из 30 выбранных площадках. В г. Ижевске площадки были заложены на улицах 30 лет Победы, 9 Января, Азина, В. Сивкова, Красногеройская, Ленина, М. Горького, Динамовская, Л. Толстого, Молодежная, Новоажимова, Орджоникидзе, Промышленная, Пушкинская, Союзная, Студенческая, Удмуртская, Халтурина, в скверах Дружбы, Заречный, Им. А. Титова, Победы, переулках Ударный и Широкий, на бульваре Гоголя, в городке Машиностроителей, в Березовой роще, в парке им. Кирова и оружейника Драгунова, а также на Шабердинском тракте. В г. Екатеринбурге площадки заложили на улицах Бабушкина, Бебеля, Готвальда, Ильича, Кировградская, Культуры, Кунарская, Первомайская и Титова, в парках «Таганская слобода», им. 22-го Партсъезда, им. 50-летия ВЛКСМ, им. Павлика Морозова, на Аптекарской, Основинский, Харитоновский, Южный, Чкалова, Энгельса, близ драмтеатра, киноконцертного театра «Космос», оперного театра, стадиона «Динамо», площади Труда и 1-й Пятилетки, педагогического университета, Суворовского училища, дворца молодежи, проспекта Ленина и переулка Рижский. На каждом дереве считали количество мин *Ph. issikii* на 100 листьях липы, выбранных на ствольной ветви нижнего яруса северной экспозиции. Среднюю суточную температуру в семи названных городах получили как среднее восьми учетов температуры, измеренной на метеостанции города через каждые 3 часа в течение суток. При оформлении рисунков по распространению липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в г. Ижевске и Екатеринбурге в 2024 г. были использованы карты 2ГИС.

При анализе погоды на пробных площадях был использован архив данных метеостанции г. Ижевска (<http://ip5.ru>), а также архив фактической погоды Гидрометцентра России (<https://meteoinfo.ru/archive-pogoda>).

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M / L$, где R – плотность заселения индивидуального модельного дерева, M – общее число мин на трех модельных ветвях нижнего яруса кроны, L – общее число листьев на этих ветвях.

$V = B / N \times 100$, где V – выживаемость куколок *Ph. issikii* на индивидуальном модельном дереве, B – число вышедших из мин бабочек, N – общее число собранных мин.

$P = W / N \times 100$, где P – зараженность паразитоидами гусениц и куколок *Ph. issikii* на индивидуальном модельном дереве, W – общее число экземпляров паразитоидов, N – общее число собранных мин.

$K = D - S$, где K – смертность от факторов неизвестной природы (идентификация причины смерти особи затруднена, например, смертность при индуцированной реакции на повреждение дерева-хозяина, смертность от ряда патогенов, смертность от дополнительного питания паразитоидов, смертность от внутривидовой конкуренции гусениц), D – общая смертность гусениц и куколок, S – смертность гусениц и куколок от паразитоидов.

Во всех случаях рассчитывали среднеарифметическое значение и его ошибку. При статистической обработке материала был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона (Ивантер, Коросов, 2011). При сравнении средние данные, выраженные в процентах, предварительно преобразовывали как $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{x}$.

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

Развитие скоротечного очага листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* и его последствий наблюдали в период 2000–2002 гг. на примере защитной придорожной полосы листовенниц (*Larix sibirica*) близ п. Подшивалово Завьяловского района Удмуртской Республики. Состав полосы – 10Л, возраст (в 2000 г.) – 28 лет. Высота деревьев составила $13,8 \pm 0,1$ м, диаметр на высоте 1,3 м – $18,9 \pm 0,2$ см ($n = 250$). Степень дефолиации листовенниц определяли 3 июня 2000 г. на основании рекогносцировочной шкалы по методике Е.Г. Мозолева и др. (1990, стр. 14–17). Учеты плотности популяции моли проводили по методике, описанной в главе 2.3.3 (Рисунок 2.25).

Влияние повреждения филлофагом на линейный прирост выживших листовенниц 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. Все работы проводили с юго-восточной экспозиции кроны деревьев.

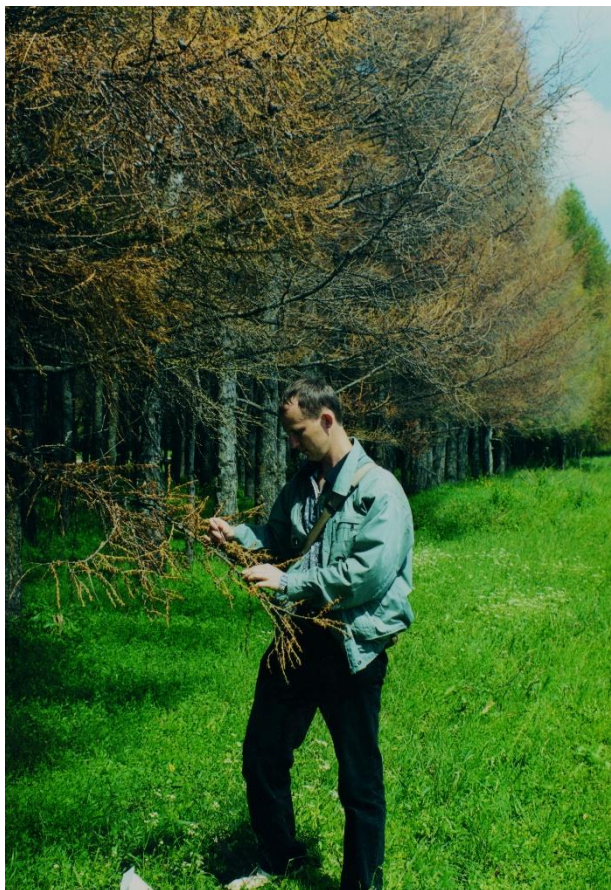


Рисунок 2.25. Оценка плотности заселения лиственницы лиственничной чехлоносой *P. sibiricella* (Подшивалово, 2000 г.) (фото И.В. Ермолаев)

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, стр. 248–255). Правильность определения ксилофагов была подтверждена М.Л. Данилевским (Cerambycidae), А.Л. Лобановым (Cerambycidae), М.Ю. Мандельштамом (Scolytidae).

Влияние лиственничной чехлоноски на продуктивность лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) в случае НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, изучили в 1998 г. в Ширинском районе Хакасии. На высоте 2 м промерили по 10 ауксибластов 1995, 1996, 1997 гг. и просчитали количество заложенных на них аксиллярных почек. Эти работы провели на юго-восточной стороне кроны дерева.

Известно, что генеративные органы представителей рода *Larix* закладываются в вегетативный сезон, предшествующий году цветения (Голутвина, Голутвин, 1980). В связи с этим 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. Отрезок брали в нижнем ярусе кроны с юго-восточной стороны.

Влияние различных плотностей заселения *Ph. issikii* на линейные приросты липы 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 удлиненных побегов текущего года и подсчитали количество сформированных на них почек.

Оценку влияния липовой моли-пестрянки на репродуктивные характеристики липы провели летом 2008–2010 гг. на пробной площади № 2. Для работы использовали маркированные ветви одной экспозиции нижнего яруса модельных деревьев липы. В период начала цветения проводили учет соцветий и цветков. Полученные показатели пересчитывали на один метр модельной ветви. Для исследования использовали маркированные ветви одной экспозиции нижнего яруса модельных деревьев липы. Количество соцветий и цветков пересчитывали на один метр модельной ветви.

Количество сахаров в нектаре липы при разных плотностях заселения *Ph. issikii* измерили в течение двух дней июля 2009 и 2010 гг. с помощью портативного поляриметра П-161 в полевых условиях. При определении нектарности растения использован метод смывания (Учет медоносных ресурсов..., 2001). С каждой модельной ветви одного дерева собирали по 20 цветков липы, помещали в чистую колбу и заливали 20 мл дистиллированной воды, встряхивали 5 минут и производили измерение.

Доброкачественность семян рассматривали как количество полнозернистых здоровых семян с характерной для данного вида окраской зародыша и эндосперма, выраженное в процентах от общего числа семян, взятых для анализа (Справочник...1978). Доброкачественность семян определили (в соответствии с ГОСТ 13056.8–97) методом взрезывания после предварительного выдерживания семян во влажной среде в течение 24 часов при температуре 20°C.

Влияние плотности заселения минёра на массу орешков липы оценили осенью 2008–2009 гг. С этой целью на пробной площади № 2 с каждой модельной ветви собирали плоды дерева. Каждый плод взвешивали, вскрывали и проращивали семена.

Анализ фитосанитарного риска (АФР) *Ph. issikii* выполнен по методике А.Д. Орлинского (Орлинский, 2002).

2.4. Заключение

Изложенные в главе методические подходы позволили исследовать экологические механизмы вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров при реализации ППВ (*Phyllonorycter apparella*) и НПВ (*Ph. populifoliella*, *Ph. issikii*, *Protocryptis sibiricella*): поведенческие адаптации филлофагов к растению-хозяину, влияние факторов смертности на динамику популяций насекомых.

Реализация методов позволила разобраться в механизмах инвазии липовой моли-пестрянки *Ph. issikii*, выявить факторы, влияющие на скорость инвазии минёра.

Важной составляющей исследования стала возможность оценки влияния вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров на физиологическое состояние кормового растения, его прирост и генеративные характеристики.

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

3.1. Экологические механизмы вспышки массового размножения *Ph. apparella* при реализации ППВ в Удмуртии

Осиновая моль-пестрянка *Phyllonorycter apparella* – аборигенный для Евразии вид. Исследование механизмов вспышки массового размножения моли при реализации ППВ провели на примере популяции минёра близ г. Ижевска.

В течение 2014–2016 гг. выход бабочек *Ph. apparella* из куколок происходил во второй декаде июля (Рисунок 3.1). При этом в период с 15 по 20 июля в 2014 г. вышло 91,8, в 2015 и 2016 гг. – 68,6 и 98,3% всех бабочек соответственно. В 2017 г. из-за холодной и затяжной весны появление бабочек наблюдали лишь в первой декаде августа. Перед зимовкой бабочки прятались в неровностях коры кормовых и близ стоящих деревьев. Например, березы (Мищенко, Золотухин, 2003), дуба (Большаков и др., 2010; 2015), пихты (Криволуцкая, 1962), сосны (Клепиков, 2005; Большаков и др., 2015).

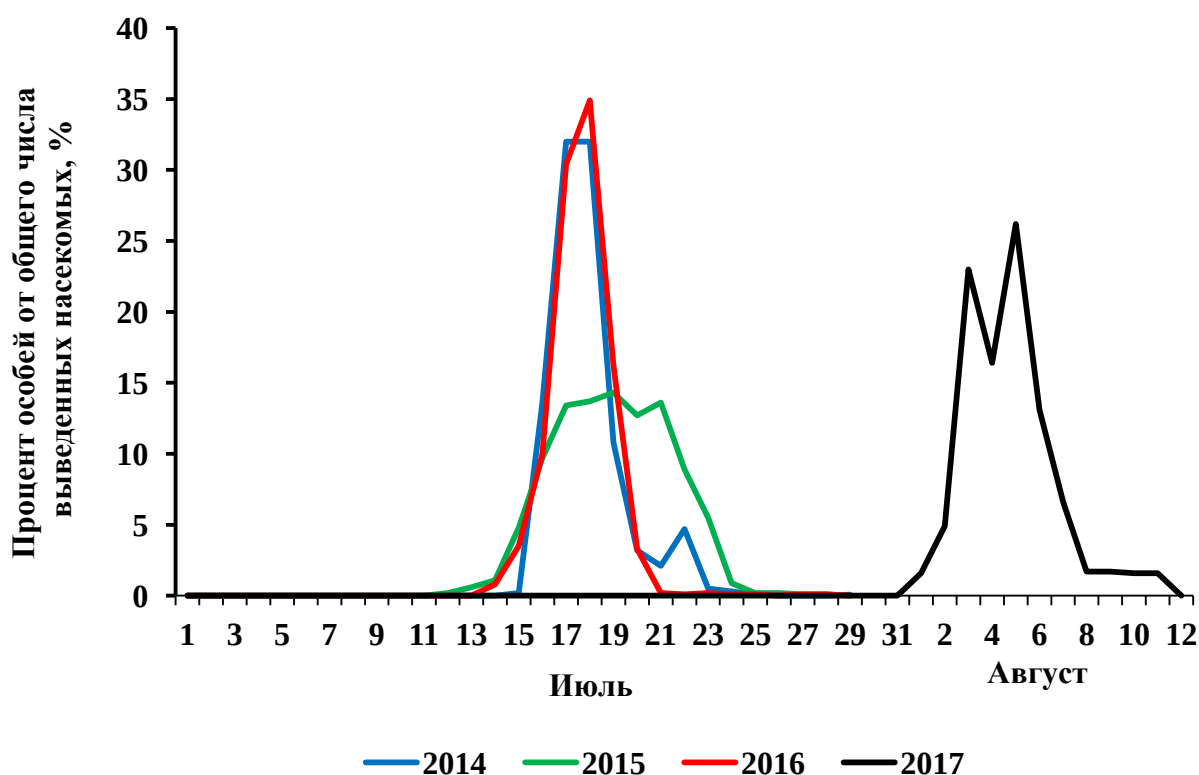


Рисунок 3.1. Динамика выхода бабочек *Ph. apparella* в условиях полевой лаборатории (г. Ижевск, 2014–2017 гг.). Примечание. При расчете в 2014 г. – $n = 2504$, при расчете 2015, 2016 и 2017 гг. – $n = 2287$, 1009 и 689 соответственно (И.В. Ермолаев: оригинал)

Эруптивные (более 1 мины на лист) (Auerbach et al., 1995) плотности *Ph. apparella* на территории Удмуртской Республики были отмечены авторами в 2007–2023 гг. в Увинском, Можгинском, Алнашском, Завьяловском, Воткинском и ряде других районов преимущественно в молодых осинниках. Очаги носили локальный характер, их местоположение не зависело от наличия и степени антропогенной нагрузки. Внутри очага все деревья были заселены минёром. Продолжительность функционирования очагов минёра составляла три – четыре года.

Исследуемый очаг *Ph. apparella* (площадью около 2 га) просуществовал с 2014 по 2017 гг. (Рисунок 3.2). 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 $1,0 \pm 0,1$ (во всех случаях $n = 40$) мин на лист соответственно.

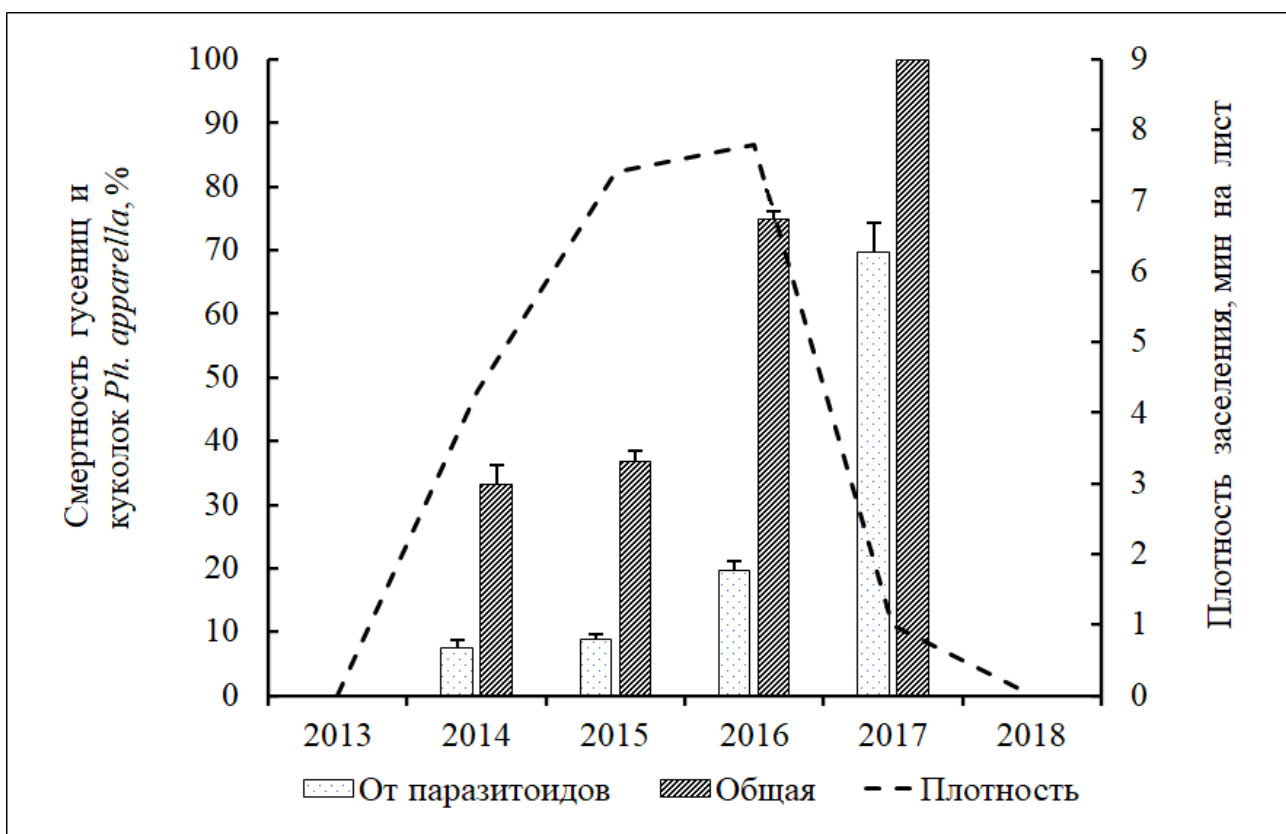


Рисунок 3.2. Динамика плотности и смертности *Ph. apparella* в очаге минёра близ г. Ижевска (по: Ермолаев и др., 2022)

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 г. выживаемость положительно и достоверно была связана с плотностью заселения дерева-хозяина ($r = 0,46$; $n = 40$; $P < 0,05$), во всех

других случаях связь была не достоверна: в 2015 – ($r = 0,18$; $n = 40$; $P > 0,05$), в 2016 – ($r = 0,16$; $n = 40$; $P > 0,05$). В течение 2014–2016 гг. выход молей из куколок происходил во второй декаде июля. При этом в период с 15 по 20 июля в 2014 г. вышло 91,8, в 2015 и 2016 гг. – 68,6 и 98,3% всех бабочек 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 фактора с плотностью заселения дерева в 2014 и 2016 гг. была достоверно отрицательной ($r = -0,37$; $n = 40$; $P < 0,05$ и $r = -0,33$; $n = 40$; $P < 0,05$), в 2015 г. отсутствовала ($r = -0,13$; $n = 40$; $P > 0,05$), в 2017 г. была достоверно положительной ($r = 0,43$; $n = 40$; $P < 0,05$).

Смертность гусениц и куколок *Ph. apparella* от паразитоидов увеличивалась в 2015–2017 гг. (Рисунок 3.2). 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 ($r = -0,48$; $n = 40$; $P < 0,05$ и $r = -0,43$; $n = 40$; $P < 0,05$), в 2015 и 2016 гг. связь была не достоверна ($r = -0,09$; $n = 40$; $P > 0,05$ и $r = 0,30$; $n = 40$; $P > 0,05$).

За четыре года существования очага из мин *Ph. apparella* было выведено 26 видов паразитоидов. Комплекс включал 25 видов Eulophidae и 1 вид Braconidae (Таблица 3.1). Соотношение экто- и эндопаразитоидов в видовой структуре паразитокомплекса – 12 : 14. 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 3.1). Корреляция между плотностью заселения дерева минёром и степенью зараженности доминирующим видом паразитоида *Ph. apparella* ежегодно варьировала. Если в 2014 г. корреляция для пары «*Ph. apparella* – *P. circumscriptus*» был достоверно отрицательным ($r = -0,32$; $n = 40$; $P < 0,05$), то в 2015 г. для пары «*Ph. apparella* – *C. trifasciatus*» и «*Ph. apparella* – *M. frontalis*» такой связи не было: ($r = 0,25$; $n = 40$; $P > 0,05$) и ($r = 0,05$; $n = 40$; $P > 0,05$) соответственно. Если в 2016 г. корреляция для пары «*Ph. apparella* – *C. trifasciatus*» была достоверно

положительной ($r = 0,39$; $n = 40$; $P < 0,05$), то для пар «*Ph. apparella* – *C. pictus*» и «*Ph. apparella* – *M. frontalis*» связь была недостоверной: ($r = 0,27$; $n = 40$; $P > 0,05$) и ($r = -0,24$; $n = 40$; $P > 0,05$) соответственно. В 2017 г. зараженность минёра *Ch. pentheus* достоверно падала с ростом плотности заселения дерева *Ph. apparella* ($r = -0,43$; $n = 40$; $P < 0,05$).

Таблица 3.1. 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> Fer. et Del., 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*. Жирным шрифтом выделены доминирующие виды.

Как видно из таблицы 3.1, в первый год существования очага *Ph. apparella* (2014 г.) гусениц и куколок минёра атаковали шесть видов паразитоидов. Это *Cirrospilus pictus*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Neochrysocharis formosus* и *Pholetesor circumscriptus*. Первых пять видов были отмечены в этом биотопе ранее, поскольку входили в комплекс паразитоидов *Ph. issikii* (Ермолаев и др., 2011; 20186).

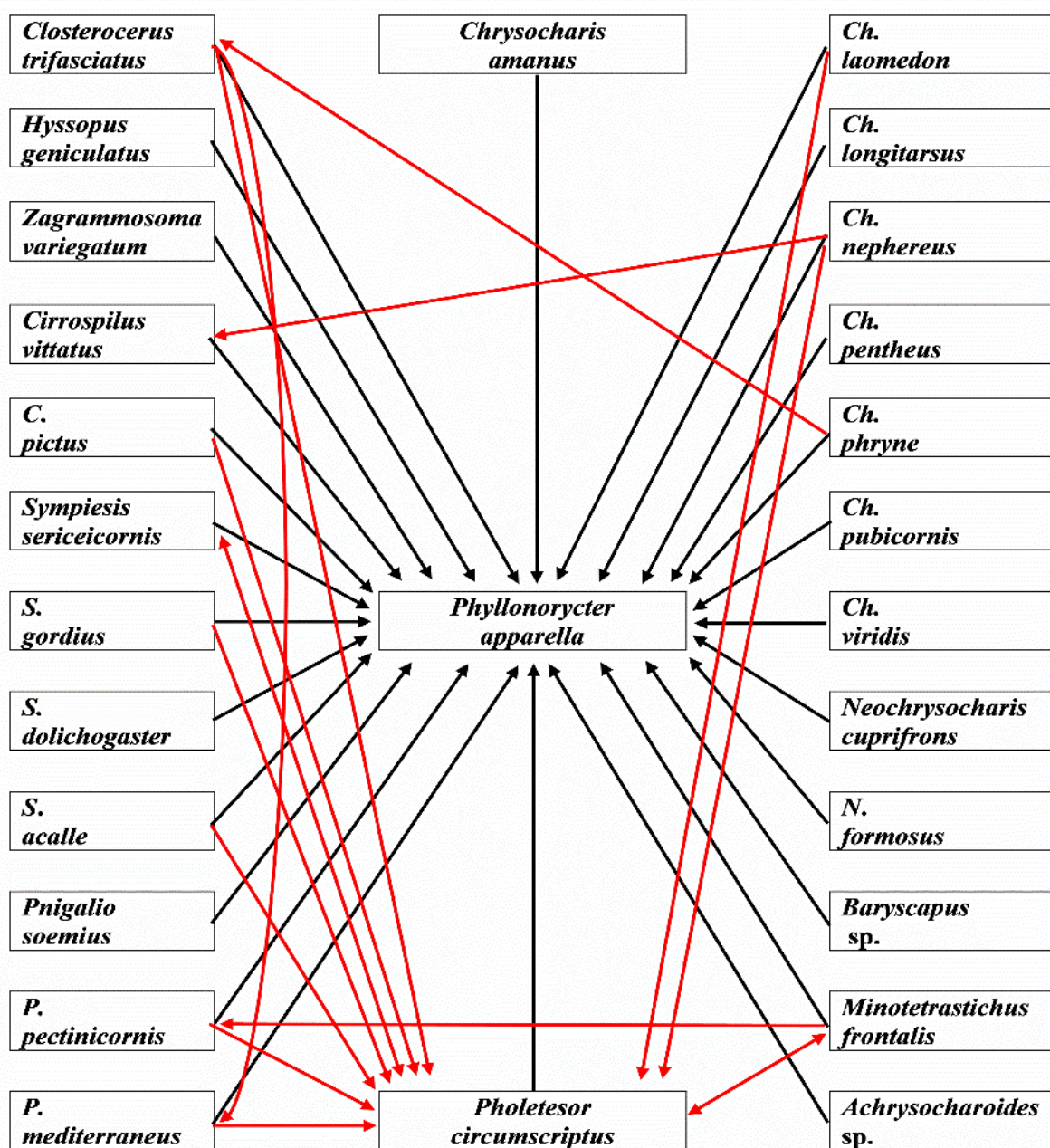


Рисунок 3.3. Схема возможных взаимосвязей в комплексе паразитоидов *Ph. apparella*. Черной стрелкой показан первичный паразитизм, красной – гиперпаразитизм. Схема построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2022) (по: Ермолаев и др., 2022)

Видовая структура комплексов паразитоидов представителей рода *Phyllonorycter* близка (Askew, Shaw, 1974, 1979b; Rott, Godfray, 2000; Ефремова и др., 2009). Это позволяет использовать компоненты одной ассоциации (*Ph. issikii*) при построении другой (*Ph. apparella*). Несмотря на это, среди видов абсолютно доминировал первичный эндопаразитоид *P. circumscriptus*. Этот вид тесно связан с *Ph. apparella* в Западной Сибири, например, в Новосибирской (Криволуцкая, 1962), Томской (Коломиец, 1965), Кемеровской

(Криволуцкая, 1962; Тобиас, 1971) областях и Красноярском крае (Криволуцкая, 1962). Увеличение плотности *Ph. apparella* способствовало росту численности, прежде всего, первичного паразитоида *P. circumscriptus*. Потенциально *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *C. pictus*, *Ch. laomedon* могли проявить себя и как первичные паразитоиды *Ph. apparella*, так и вторичные *Ph. circumscriptus* (Рисунок 3.3).

В 2015 г. общее число видов в комплексе паразитоидов выросло до девяти. При этом произошла смена доминирующих видов. Наиболее заметным среди них стал грегарный эктопаразитоид личинок и куколок *Minotetrastichus frontalis*. Увеличение численности этого доминирующего в комплексе паразитоидов *Ph. issikii* вида произошло на фоне роста плотности минёра (Ермолаев и др., 2018). Появление *M. frontalis* в комплексе *Ph. apparella* потенциально могло произойти как через первичный, так и вторичный паразитизм на виде *Ph. circumscriptus* (Рисунок 3.3). Субдоминант – эндопаразитоид *Closterocerus trifasciatus* ранее был отмечен нами в Ижевске в комплексе тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* (Ermolaev et al., 2016). В фундаментальном исследовании паразитоидов насекомых-минёров Британии (Askew, Shaw, 1974) показано, что *C. trifasciatus* при взаимодействии с представителями рода *Phyllonorycter* в большинстве случаев проявил себя именно как вторичный паразитоид. При этом вид потенциально может атаковать как *Ph. circumscriptus*, так и другого представителя комплекса *Ph. populifoliella* (Ermolaev et al., 2016) – *Pnigalio mediterraneus* (Рисунок 3.3).

В 2016 г. комплекс паразитоидов *Ph. apparella* состоял из 16 видов. К прежним доминантам добавился эктопаразитоид *Cirrospilus pictus*. При этом доля *M. frontalis* падала, *C. trifasciatus* росла. Увеличение разнообразия существующих в очаге связей «минёр – паразитоиды» создало возможности для появления новых случаев гиперпаразитизма. Например, появление в комплексе *Chrysocharis phryne* благодаря возможности атаковать *C. trifasciatus* или *Ch. nephereus* при паразитировании на *C. vittatus* (Рисунок 3.3).

В 2017 г. общее количество паразитоидов в комплексе *Ph. apparella* выросло до 19 видов. При этом доминировал эндопаразитоид *Ch. pentheus*, предпочитающий нападать на гусениц старшего возраста (Mafi, Ohbayashi, 2010). Предположительно вид проявил себя как вторичный паразитоид: атаковал доминирующие виды 2016 г. (*Cirrospilus pictus*, *Closterocerus trifasciatus*, *Minotetrastichus frontalis*), ушел в диапаузу и появился из мин *Ph. apparella* только в 2018 г. В результате значительной смертности гусениц и куколок от паразитоидов в 2017 г. очаг *Ph. apparella* прекратил свое существование на следующий год.

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 браконида 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 эдификатора. Вид определяет развитие всего комплекса паразитоидов *Ph. apparella*.



Рисунок 3.4. Личинки гиперпаразита атакуют куколку одиночного первичного эндопаразитоида *Chrysocharis* sp. в мине *Ph. apparella* (фото И.В. Ермолаев)

Гиперпаразитизм широко распространен как среди экто-, так и эндопаразитоидов (Рисунок 3.4). Например, при исследовании паразитоидов рода *Phyllonorycter*, развивающихся в 1974 г. на дубе и березе в графстве Чешир (Англия), в роле гиперпаразитоидов было выявлено 14 видов экто- и 10 видов эндопаразитоидов (Askew, Shaw, 1979b). Гиперпаразитоид может найти хозяина как по запаху, связанного с активностью

микробиологических симбионтов (например, полиднавирусов у представителей ихневмонид и браконид), впрыснутых в тело фитофага первичным паразитоидом (Zhu et al., 2018), так и по средствам летучих соединений, выделяемых растением при питании личинки фитофага (Poelman et al., 2012). При этом увеличение видового разнообразия первичных паразитоидов хозяина положительно связано с числом видов гиперпаразитоидов (Hawkins, 1994, стр. 135), общий уровень которого может достигать 90% (Holler et al., 1993). Интересно, что у ряда видов проявление гиперпаразитизма может зависеть от пола. Например, среди Entedontinae самцы значительно чаще самок могут проходить развитие как гиперпаразитоиды (Askew, Shaw, 1979).

Наше исследование позволило впервые показать структурные и функциональные изменения в комплексах паразитоидов при реализации вспышки массового размножения аборигенного чешуекрылого-минёра. Ранее усложнение видовой структуры комплекса паразитоидов и рост показателя зараженности паразитоидами последующих генераций хозяина были показаны при исследовании очагов ряда листоверток (Tortricidae). Например, роль паразитоидов в очагах серой лиственничной листовертки *Zeiraphera griseana* Hbn. в Восточной Саяне резко возрастала в районах, где очаги листовертки существовали на ограниченной территории в течение 2–3 лет подряд (Плешанов, 1982). При этом зараженность паразитоидами выросла с 25,6 до 61,6% (Плешанов, 1982). Изучение очага дубовой зеленой листовертки *Tortrix viridana* L. в Крымском заповеднике (Буковский, 1940), показало, что в 1932 г. (первый год существования очага) общая смертность филофага составила 20%, в 1933 и 1934 гг. – около 40 и до 80% соответственно. Выявлено, что наиболее важным фактором смертности *T. viridana* были паразитоиды. Число паразитированных куколок с 1932 по 1934 гг. росло со временем: 10, 20, 64% (Буковский, 1940). Схожие данные были получены в очаге *T. viridana* в Воронежском заповеднике в 1952–1954 гг. При этом наблюдали как увеличение числа видов паразитоидов, с 10 до 25, так и зараженности листовертки паразитоидами с 1,2 до 68% (Смирнов, 1960). Условиями таких структурных и функциональных изменений комплекса паразитоидов являются не инвазионное происхождение филофага и отсутствие значительной антропогенной трансформации в исследуемой экосистеме.

3.2. Заключение

Вспышка массового размножения аборигенного вида *Ph. apparella* при реализации ППВ включает три фазы: нарастание, кульминация, кризис. С момента формирования очага

смертность генерации минёра растёт ежегодно. Смертность генерации минёра в очаге растёт ежегодно. При этом сначала преобладает смертность минёра от факторов неизвестной природы, в дальнейшем основной вклад вносят паразитоиды.

Впервые на примере минирующего чешуекрылого показано, что в ходе вспышки массового размножения вида происходит увеличение как числа видов паразитоидов, так и ежегодная смена доминирующих видов. Усложнение видовой структуры комплекса паразитоидов идет с участием вида эдификатора как за счет усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма. Развитие комплекса паразитоидов во времени приводит к росту зараженности хозяина. В результате очаг минёра прекращает свое существование.

Восемь видов (*Pnigalio mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *Zagrammosoma variegatum*, *Chrysocharis longitarsus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis cuprifrons* и *N. formosus*) впервые указаны в качестве паразитоидов *Ph. apparella*.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ 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 *Phyllonorycter populifoliella* при НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов

Тополевая моль-пестрянка – аборигенный евроазиатский вид, широко распространенный в Европе, Урале, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, а также в Западной, Южной, Центральной, Восточной Азии, а также в Индии (Каталог чешуекрылых..., 2008; 2019; Kirichenko et al., 2025). Несмотря на эвритопность, популяции *Ph. populifoliella* имеют высокую плотность популяции в городских условиях. Здесь хронические очаги минёра могут существовать на протяжении десятилетия и даже более. В отдельных работах хронические очаги моли отмечены как постоянные (например, Горленко, Панько, 1967; Ivinskis et al., 2009).

Динамика численности тополовой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* в городах – пример неперiodической популяционной волны, возникающие в результате сложного сочетания разных факторов. Впервые идея о том, что динамика минёра в городах определяется сложным сочетанием факторов прозвучала еще в 1974 г. при исследовании популяций минёра Екатеринбурга (Данилова, 1974). Тезис получил подтверждение при изучении хронических очагов моли в Москве (Сулханов, 1992б; 1995б). Но, несмотря на это, общая картина экологических механизмов, обеспечивающих возникновение и существование хронических очагов минёра, была раскрыта не полностью.

Хронические очаги *Ph. populifoliella* известны по всему ареалу вида и связаны преимущественно с городами. К сожалению, материалов, отражающих полную историю вспышек минёра в какой-либо географической точке, не существует. Результаты отдельных исследований сведены в приложение 15. Из таблицы видно, что наиболее полная летопись очагов собрана на примере московских популяций моли. Здесь проблемы с *Ph. populifoliella* существовали как минимум на протяжении 36 лет XX века. При этом одна из самых длительных вспышек имела продолжительность 16 лет (1974–1989 гг.). Значительная информация получена также на примерах популяций минёра в Екатеринбурге, Новосибирске и Красноярске.

Помимо зеленых насаждений городов вспышки массового размножения тополевой моли-пестрянки отмечены только на юге ареала вида (Приложение 15). Например, в лесных полосах Кавказа (Мирзоян, 1963) и в подгорных равнинах в пределах кустарниково-степного

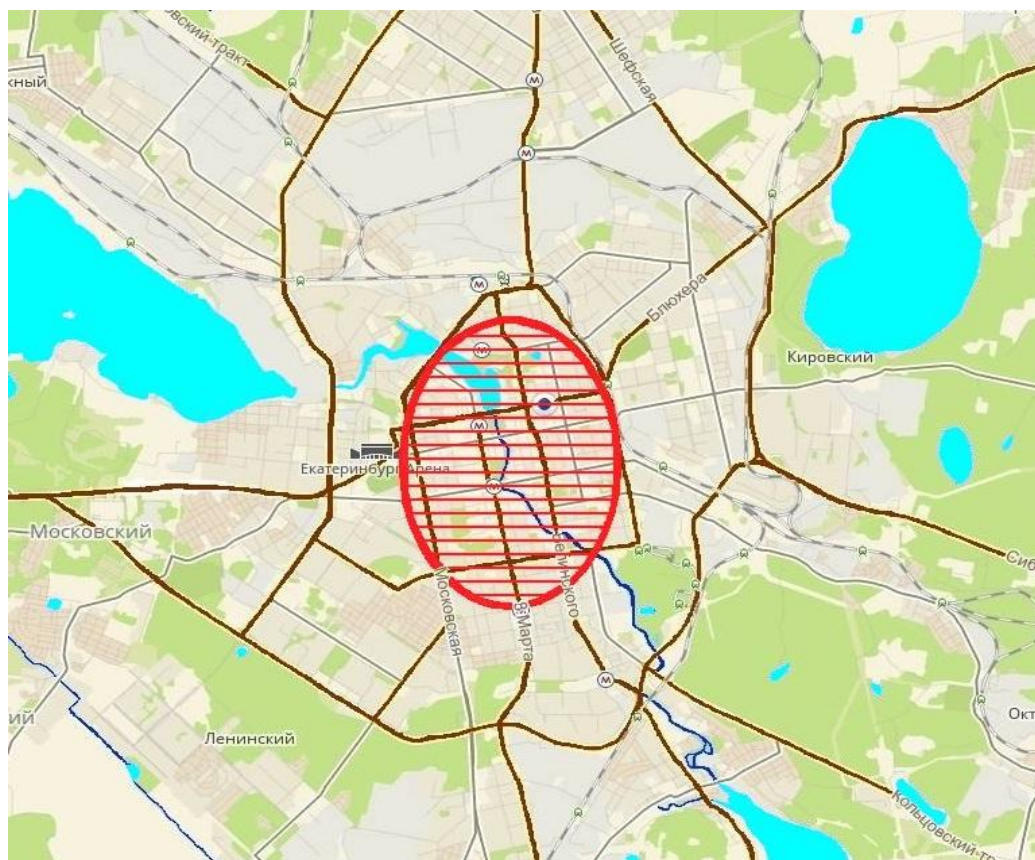


Рисунок 4.1. Хронический очаг *Ph. populifoliella* в Екатеринбурге 1967–1980 гг. Рисунок сделан по материалам работы А.П. Даниловой (1981б)) (по: Ермолаев, 2019)



Рисунок 4.2. Хронический очаг *Ph. populifoliella* в Ижевске 2002–2010 гг. (по: Ермолаев, 2019)

пояса в Средней Азии (Скопин, 1957). Например, в Чуйской долине (Северная Киргизия) *Ph. populifoliella* давала очаги на протяжении 1950–1974 гг. (Романенко, 1981). Несмотря на это, в населённых пунктах Средней Азии плотность популяции моли была выше, чем в естественных насаждениях (Романенко, 1959).

Хронические очаги *Ph. populifoliella* часто связаны с историческим центром города. Одним из первых на это обстоятельство обратил внимание Ю.М. Колосов (1918) на примере Екатеринбурга. Интересно, что дальнейшая локализация очага моли не претерпела существенных изменений. Спустя полвека исследование распределения плотностей *Ph. populifoliella* показало максимальную численность минёра в центральной части города, соответствующей Екатеринбургу дореволюционного периода (Данилова, 1973; 1981б). Эта территория ограничена на севере ул. Челюскинцев, на востоке – ул. Восточной, на юге – ул. Щорса, на западе – ул. Московской (Рисунок 4.1). Общая площадь очага по нашим оценкам составила около 1150 га. При этом в новых районах города, возникших в 30-е годы и позднее, моль не была обнаружена (Данилова, 1981б). Связь хронических очагов *Ph. populifoliella* с центральной частью города была отмечена также в Минске (Чумаков, Лозинская, 2015), Москве (Сулханов, 1992б), Кемерово (Еремеева, 2008). Исследование хронических очагов *Ph. populifoliella* методом картографирования, проведенное в 2005–2007 гг. в Ижевске (Ермолаев, Трубицын, 2008), также показала наличие максимальной плотности

заселения тополя минёром в центре города (Рисунок 4.2). Очаг был ограничен с севера улицей Кирова, с запада, востока и юга – улицами М. Горького, Удмуртская и К. Либкнехта соответственно. 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 (Рисунок 4.3). 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 совпало с направлениями ветра в период исследования. Таким образом, бабочки тополевой моли-пестрянки имеют низкую летную активность, при этом используют воздушные потоки.

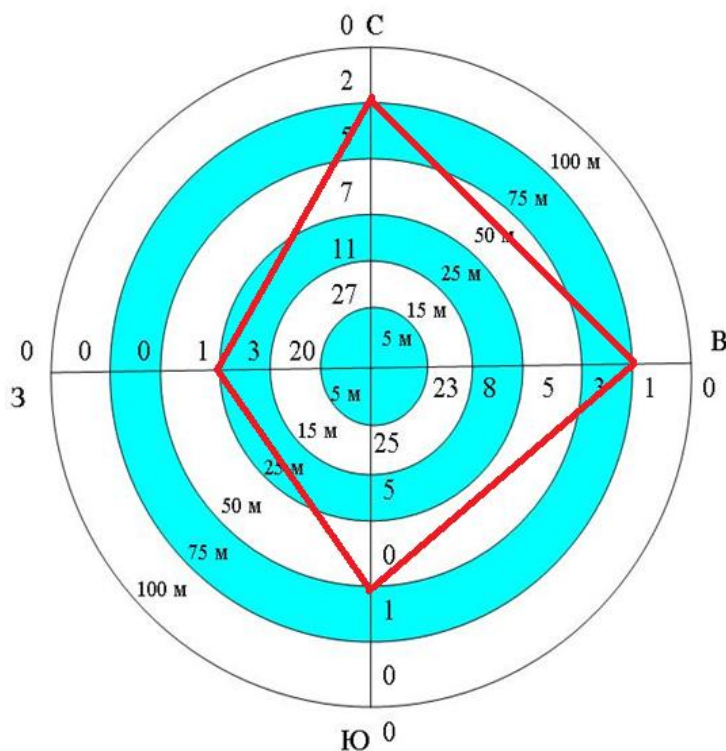


Рисунок 4.3. Распределение дальности разлета бабочек *Ph. populifoliella* (по горизонтали и вертикали) от точечного источника, шт. (И.В. Ермолаев: ориг.)

Продолжительность существования вспышки массового размножения *Ph. populifoliella* в городе может составлять десять лет и более. В отдельных работах хронические очаги моли отмечены как постоянные (например, Горленко, Панько, 1967; Ivinskis et al., 2009). Анализ вспышки массового размножения *Ph. populifoliella* 1974–1989 гг. в г. Москве, показал, что моль имела коэффициент размножения вида, близкий к единице, в период 1979–1985 гг. (Белова, 1994). Количество бабочек в очагах может быть столь велико, что они способны сплошь покрывать стволы тополей «как бы серебристой чешуйчатой плёнкой» (Дмитриев, 1969).

В парках, скверах и улицах центральной части городов РФ и других стран Восточной Европы зачастую доминируют старые тополя. Высокая скорость роста и формирования насаждения, нетребовательность к условиям произрастания, морозоустойчивость, легкость размножения и декоративность позволила этим деревьям стать основной культурой в озеленении большинства городов. При этом особую популярность получили североамериканские тополя (*Populus balsamifera* и *P. ×canadensis*), попавшие в Россию в XIX веке (Якушина, 1982). Так, в 1898 г. на всех улицах Харькова был посажен тополь разнолистный (*P. heterophylla*) (Мокржецкий, 1902). Помимо этого, там же активно высаживался тополь черный (*P. nigra*) и канадский (*P. ×canadensis*). К 1913 г. к этим деревьям были добавлены тополь бальзамический (*P. balsamifera*) и берлинский (*P. ×berolinensis*) (Вальх, 1913; Аверин, 1915а). В конце 50-х XX века в СССР спрос на посадочный материал древесных растений был столь велик, что питомниках в массе выращивали только быстрорастущие породы, и прежде всего тополь бальзамический (Горчаковская и др., 1958; Виноградов, 1960). В результате *P. balsamifera* стал доминировать в большинстве городов, особенно на Урале, в Западной и Восточной Сибири (Бакулин, 1990; Уразгильдин и др., 1997; Войтюк, 2011; Селенина и др., 2011; Соколова и др., 2011; Бухарина и др., 2012). Например, доля тополя бальзамического в составе зеленых насаждений Москвы составляет 8% (Состояние..., 1998), центральной части Сыктывкара – 26% (Мингалева, 2012), Екатеринбурга и Братска – 30 (Данилова, 1981б) и 37,2% (Рунова, Гнатович, 2013) соответственно. Перемещение посадочного материала между регионами способствовало расширению ареала *Ph. populifoliella*. По всей вероятности, именно таким способом минёр появился в Забайкалье (Рудых, Будаева, 2012) и Хабаровске (Юрченко, 2006).

Ph. populifoliella является узким олигофагом и может повреждать 12 видов рода *Populus*: *P. alba*, *P. balsamifera*, *P. deltoides*, *P. koreana*, *P. laurifolia*, *P. macrocarpa*, *P. maximowiczii*, *P. nigra*, *P. pseudosimonii*, *P. simonii*, *P. suaveolens* и *P. tremula* (Приложение 5). 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* (такие как *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.

Тепловое загрязнение центральной части города может оказывать влияние на выживаемость зимующих бабочек *Ph. populifoliella*. Общеизвестно, что над городами формируется теплый слой воздуха высотой до 200 м. При этом температура воздуха в городе бывает на 0,5–5,0 °С выше, чем в пригороде (Ландсберг, 1983; Musco, 2016). Тоже отмечено в г. Ижевске (Климат Ижевска, 1979, стр. 87) и Екатеринбурге (Климат Свердловска, 1981, стр. 55). Совпадение в пространстве очага *Ph. populifoliella* с областью теплового загрязнения города доказана нами на примере Екатеринбурга (глава 5.4.1). Использование в качестве зимних убежищ любых щелей, воздухозаборников и вентиляционных систем зданий повышает шансы имаго *Ph. populifoliella* на переживание неблагоприятного периода.

Существование города неминуемо связано с загрязнением атмосферного воздуха. Такой показатель, как комплексный индекс загрязнения атмосферы (ИЗА), учитывает количественные характеристики существующих примесей и характеризует уровень хронического загрязнения воздуха. Например, в период с 1991 по 2017 гг. на территории РФ количество городов с высоким и очень высоким уровнем загрязнения атмосферного воздуха (ИЗА > 7) достигало 147 (Ежегодник..., 2018, стр. 17). При этом в состав загрязнителей могут входить сотни различных веществ. Среди них наибольшее значение имеют взвешенные твердые частицы (пыль, зола, сажа, сульфаты, нитраты), металлы, аммиак, ароматические углеводороды (бензол, ксилол, толуол, этилбензол, бензпирен), озон, сероводород и сероуглерод, фенол, формальдегид, оксиды азота, углерода и серы, а также фторид и хлорид водорода (Ежегодник..., 2018). Основными источниками загрязнения крупных городов остаются автотранспорт и выбросы различных промышленных предприятий.

Ph. populifoliella выдерживает значительное загрязнение атмосферного воздуха и достигает максимальных плотностей в зоне его умеренного воздействия. Другими словами, минёр обладает квазиадаптивной численной реакцией (Селиховкин, 1992; 1996). Подобное умеренное воздействие типично для центра большинства городов. Кроме того, максимальные плотности заселения тополей молью часто отмечали вдоль дорог. Например, в 1913 г. очаг *Ph. populifoliella* был растянут вдоль железной дороги между станциями Харьков и Мерефа (около 30 км) (Вальх, 1913). Наиболее пострадали тополя, расположенные

непосредственно близ дороги. При этом повреждение деревьев было отмечено на расстоянии до 0,5 км от железнодорожных путей (Вальх, 1913). Существование максимальной плотности заселения тополей *Ph. populifoliella* вдоль автомагистралей города показано на примерах Минска (Чумаков, Лозинская, 2015), Москвы (Белов, 2000а), Ижевска (Ермолаев, Трубицын, 2008).

В условиях полевой лаборатории выход *Ph. populifoliella*, собранных в 2010 г. в г. Ижевске, происходил с 5 по 21 июля, т.е. в течение 17 дней (Рисунок 4.4). Наиболее массовое появление имаго наблюдали 10 июля. 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 ($r = -0,30$; $n = 41$; $P < 0,05$). Появление паразитоидов наблюдали с 5 по 23 июля с пиком 11 июля (Рисунок 4.4).

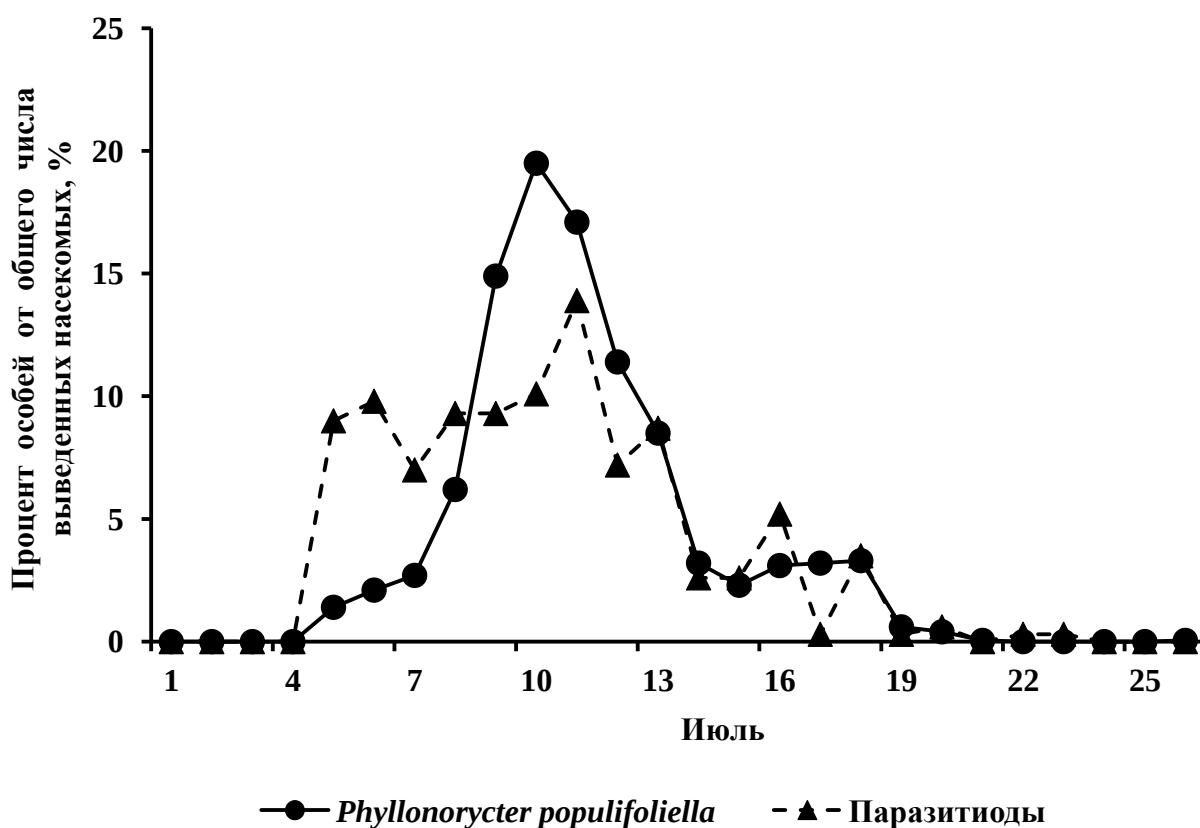


Рисунок 4.4. Динамика выхода моли *Ph. populifoliella* и ее паразитоидов из г. Ижевска в условиях полевой лаборатории 2010 г. (по: Ermolaev et al., 2016)

Наше исследование в гг. Ижевске (Ermolaev et al., 2016) и Глазове (Ermolaev et al., 2025) позволило выявить 40 вида паразитоидов *Ph. populifoliella* из трех семейств Pteromalidae, Eulophidae и Braconidae (Таблица 2.2). 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*.

Формирование комплекса паразитоидов *Ph. populifoliella* произошло, по-видимому, за счет естественных полифагов, активно атакующих различных представителей семейства Gracillariidae. Например, 17 видов паразитоидов в г. Ижевске являются общими как для тополевой, так и для другого аборигенного вида – осиновой моли-пестрянки (*Ph. apparella*) (Ермолаев и др., 2022): *Cirrospilus pictus*, *Pnigalio mediterraneus*, *P. pectinicornis*, *P. soemius*, *Sympiesis dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. nephereus*, *Ch. pentheus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Ch. viridis*, *Closterocerus trifasciatus*, *Neochrysocharis cuprifrons*, *N. formosus* и *Minotetrastichus frontalis*.

Основу паразитокомплекса тополёвой моли-пестрянки г. Ижевска составили *Sympiesis sericeicornis* (22,6%), *Chrysocharis laomedon* (17,2%) и *S. gordius* (14,2%). *Sympiesis sericeicornis* является преимущественно одиночным первичным или вторичным эктопаразитоидом гусениц и куколок минирующих молей, в том числе и представителей рода *Phyllonorycter* (Belokobylskij et al., 2019). *S. gordius* является одиночным эктопаразитоидом. Чаще выступает в роли первичного паразита и заражает личинок и куколок представителей ряда семейств отрядов Hymenoptera и Lepidoptera, особое предпочтение – гусеницы видов рода *Phyllonorycter* (Gracillariidae) (Bouček, Askew, 1968). *Chrysocharis laomedon* – первичный (иногда вторичный), одиночный эндопаразитоид, также предпочитающий гусениц и личинок многих видов молей-пестрянок (Belokobylskij et al., 2019).

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.

Исследование, проведенное в 2023 г. в г. Глазове, показало, что появление молей *Ph. populifoliella*, развивавшихся на тополях *Populus balsamifera* и *P. × jackii*, было относительно асинхронным. Если в первом случае выход бабочек происходил с 11 по 26 июля (с максимумом 15 июля), то во втором – с 13 по 28 июля (с максимумами 20 и 22 июля) (Рисунок 4.5).

При этом появление паразитоидов тополевой моли-пестрянки с двух видов тополей происходило в один период: с 9 по 30 июля с максимумом для особей с *P. balsamifera* 15 июля, а для *P. × jackii* – 17 июля (Рисунок 4.6).

Тополя с пробной площадки № 1 (*P. balsamifera*) были ближе к центру очага *Ph. populifoliella* и имели достоверно ($P < 0,05$) более высокую плотность заселения, чем растения с пробной площадки № 2 (*P. × jackii*) (Таблица 4.1). Одновременно выживаемость *Ph. populifoliella* была также достоверно выше на пробной площадке № 1. Необходимо отметить, что на обеих пробных площадках выживаемость не была связана со средней плотностью заселения минёром дерева-хозяина (Таблица 4.2).

Общая смертность гусениц и куколок *Ph. populifoliella* на пробной площадке № 2 (*P. × jackii*) достоверно превысила этот показатель на пробной площадке № 1 (*P. balsamifera*) за счет преобладания смертности по неизвестным причинам: $48,0 \pm 5,0$ против $26,0 \pm 1,7\%$ (Таблица 4.1). В обоих случаях общая смертность не зависела от средней плотности заселения растения

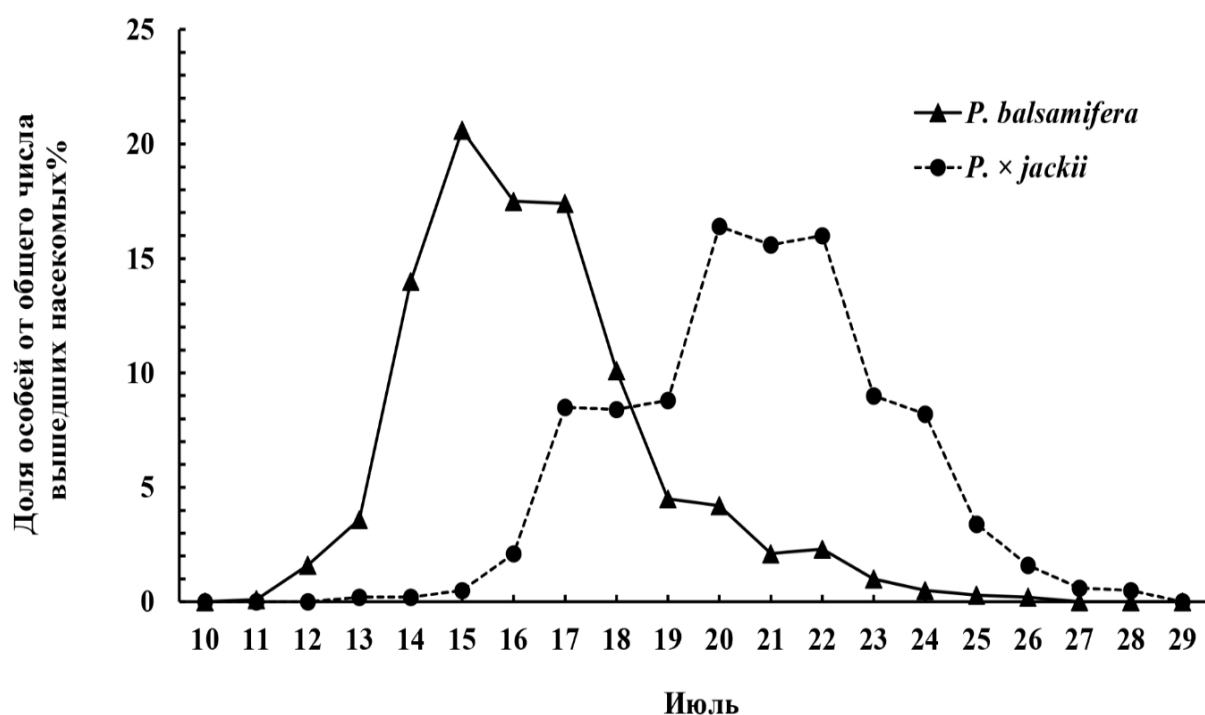


Рисунок 4.5. Динамика выхода молей *Ph. populifoliella* на тополях *Populus balsamifera* и *P. × jackii* из г. Глазова в условиях полевой лаборатории (по: Ermolaev et al., 2025)

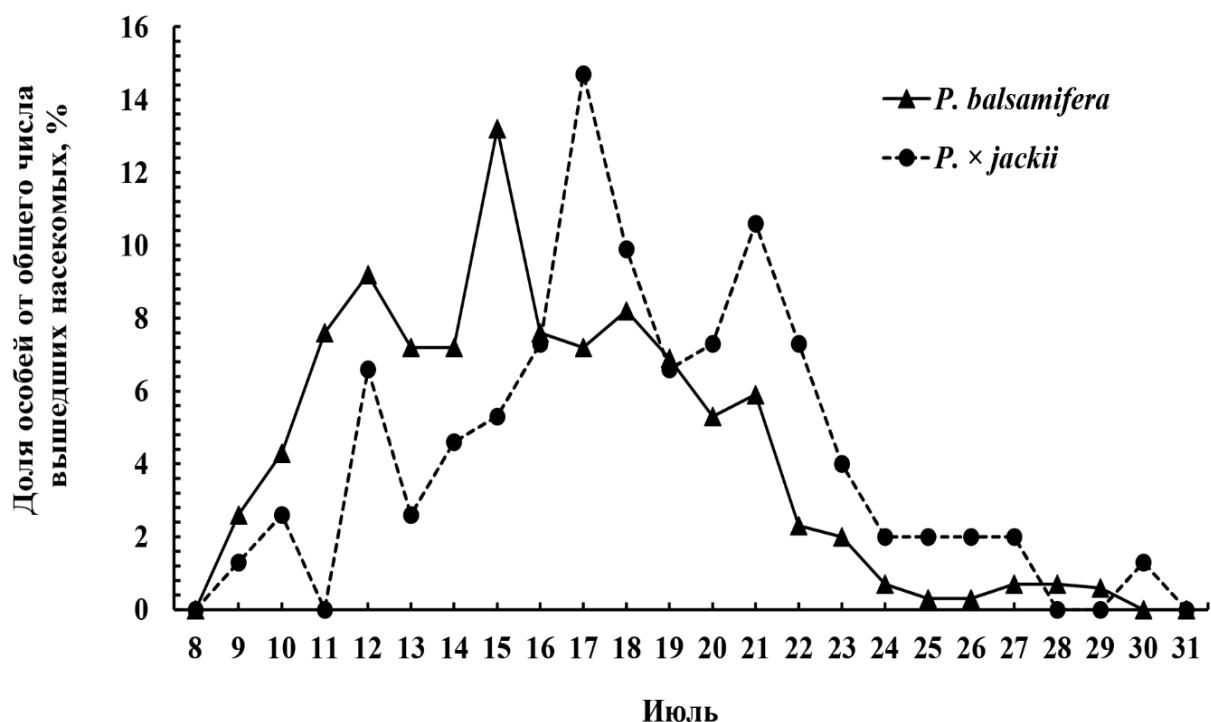


Рисунок 4.6. Динамика выхода паразитоидов *Ph. populifoliella* на тополях *Populus balsamifera* и *P. × jackii* из г. Глазова в условиях полевой лаборатории (по: Ermolaev et al., 2025)

минёром: ($r = -0,01$, $n = 8$, $P > 0,05$) и ($r = -0,16$, $n = 10$, $P > 0,05$) соответственно. На пробной площадке № 2 смертность от неизвестных причин достоверно падала с увеличением плотности заселения тополя молью (Таблица 4.2). Причина этой картины осталась неясной.

Таблица 4.1. Выживаемость и смертность гусениц и куколок тополевой моли-пестрянки (*Ph. populifoliella*) в Глазове

Тополь	Плотность заселения модельного дерева, мин на лист	Выживаемость молей, %	Смертность молей, %	
			от паразитоидов	по неизвестной причине
<i>P. balsamifera</i>	12,0 ± 0,8 A	74,0 ± 1,8 B	15,5 ± 2,0	10,5 ± 1,0 C
<i>P. × jackii</i>	7,8 ± 1,4 A	52,0 ± 5,0 B	13,5 ± 2,9	34,5 ± 6,0 C

Для *P. balsamifera* $n = 10$, для *P. × jackii* – $n = 8$. Достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 4.2. Значения коэффициентов корреляции между показателями плотности заселения тополя молью *Ph. populifoliella* и характеристиками выживаемости и смертности гусениц и куколок в г. Глазове

Место	Выживаемость	Смертность молей

	молей	от паразитоидов	по неизвестной причине
<i>P. balsamifera</i>	$r = 0,16$	$r = -0,22$	$r = 0,15$
<i>P. × jackii</i>	$r = 0,01$	$r = 0,96^*$	$r = -0,47^*$

Для *P. balsamifera* $n = 10$, для *P. × jackii* – $n = 8$. * – корреляция достоверна ($P < 0,05$).

Смертность от паразитоидов была относительно низкой и сопоставимой на двух площадках (Таблица 4.1). При этом только на площадке № 2 зараженность паразитоидами достоверно росла сопряженно с плотностью заселения растения минёром (Таблица 4.2). Это может свидетельствовать о существовании разной функциональной реакции (Solomon, 1949; Holling, 1959) паразитоидов на плотность *Ph. populifoliella* внутри одного очага филлофага в условиях города. Последнее обстоятельство может быть связано как с разной степенью загрязнения внутри города, так и разным уровнем доступности источников дополнительного питания для паразитоидов. Видовая структура комплекса паразитоидов тополевой моли-пестрянки (*Ph. populifoliella*) на тополях в г. Глазове представлена в таблице 4.3.

Сравнение комплексов паразитоидов Ижевска (Ermolaev *et al.*, 2016) и Глазова (Ermolaev *et al.*, 2025) показало их не высокое сходство ($K_S = 0,49$). Ижевск – это более крупный город, расположенный южнее Глазова более чем на 140 км. Если в Ижевске среди паразитоидов доминировали *Sympiesis sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon* и *S. gordius*, то в Глазове – *S. gordius*, *Chrysocharis laomedon* и *Ch. nephereus*. Общее количество паразитоидов *Ph. populifoliella* в Удмуртии, выявленное в ходе двух работ, составило 40 видов. Для сравнения, в 13 подобных исследований в Московской области было выявлено лишь 20 паразитоидов этого минёра (Ермолаев, 2019).

Таблица 4.3. Видовая структура комплекса паразитоидов тополевой моли-пестрянки (*Ph. populifoliella*) на тополях в г. Глазове, %

Вид	<i>P. balsamifera</i>	<i>P. × jackii</i>
Pteromalidae		
<i>Pteromalus semotus</i> (Walker, 1834)* ▲	$1,0 \pm 0,7$	0
Eulophidae		
<i>Cirrospilus diallus</i> Walker, 1838*	$6,8 \pm 2,1$	$2,6 \pm 1,5$
<i>C. elegantissimus</i> Westwood, 1832*	0 A	$2,3 \pm 1,1$ A
<i>C. elongatus</i> Bouček, 1959* ▲	$0,4 \pm 0,4$	0
<i>C. pictus</i> (Nees, 1834)*	$6,7 \pm 3,0$	$6,1 \pm 2,8$
<i>Elachertus fenestratus</i> Nees, 1834*	$0,6 \pm 0,6$	$0,6 \pm 0,6$
<i>Phygadeuon mediterraneus</i> Ferriere et Delucchi, 1957*	$2,7 \pm 1,3$	$8,1 \pm 3,2$
<i>P. soemius</i> (Walker, 1839)*	$2,2 \pm 1,2$	$5,2 \pm 2,3$
<i>Sympiesis acalle</i> (Walker, 1848)*	$0,7 \pm 0,7$	0
<i>S. gordius</i> (Walker, 1839)*	$20,8 \pm 2,6$	$13,7 \pm 3,9$
<i>S. laevifrons</i> Kamijo, 1965* ▲	$0,3 \pm 0,3$	$0,2 \pm 0,2$

<i>S. sericeicornis</i> (Nees, 1834)*	5,7 ± 2,0	2,5 ± 2,0
<i>Chrysocharis laomedon</i> (Walker, 1839)	18,2 ± 3,0	18,1 ± 4,9
<i>Ch. nephereus</i> (Walker, 1839)	18,3 ± 3,0	26,3 ± 3,2
<i>Ch. pentheus</i> (Walker, 1839)	1,0 ± 0,7	1,7 ± 1,1
<i>Closterocerus trifasciatus</i> Westwood, 1833	5,8 ± 2,1	2,0 ± 2,0
<i>Pediobius saulius</i> (Walker, 1839)	0,7 ± 0,7	0
<i>Baryscapus pospelovi</i> (Kurdjumov, 1912) ▲	0,5 ± 0,4	0
<i>Minotetrastichus frontalis</i> (Nees, 1834)*	5,5 ± 1,9	4,1 ± 2,0
Braconidae		
<i>Pholetesor circumscriptus</i> (Nees, 1834)	2,1 ± 1,4	6,5 ± 2,2

Примечания. * – эктопаразитоид. ▲ – вид впервые выявлен как паразитоид *Ph. populifoliella*. Для *P. balsamifera* $n = 10$, для *P. × jackii* – $n = 8$. Достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Комплексы паразитоидов, экологически связанные с тополями *P. balsamifera* и *P. × jackii*, оказались близки как в качественном, так и количественном отношении (Таблица 4.3). Это можно объяснить генетической близостью тополей и, по-видимому, инфохемических сигналов, необходимых для поиска минёра. Единственное достоверное различие ($P < 0,05$) выявлено в количестве *Cirrospilus elegantissimus*: на *P. × jackii* этого эктопаразитоида было больше.

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* (Рисунок 4.7). Если это окажется общим эволюцион-

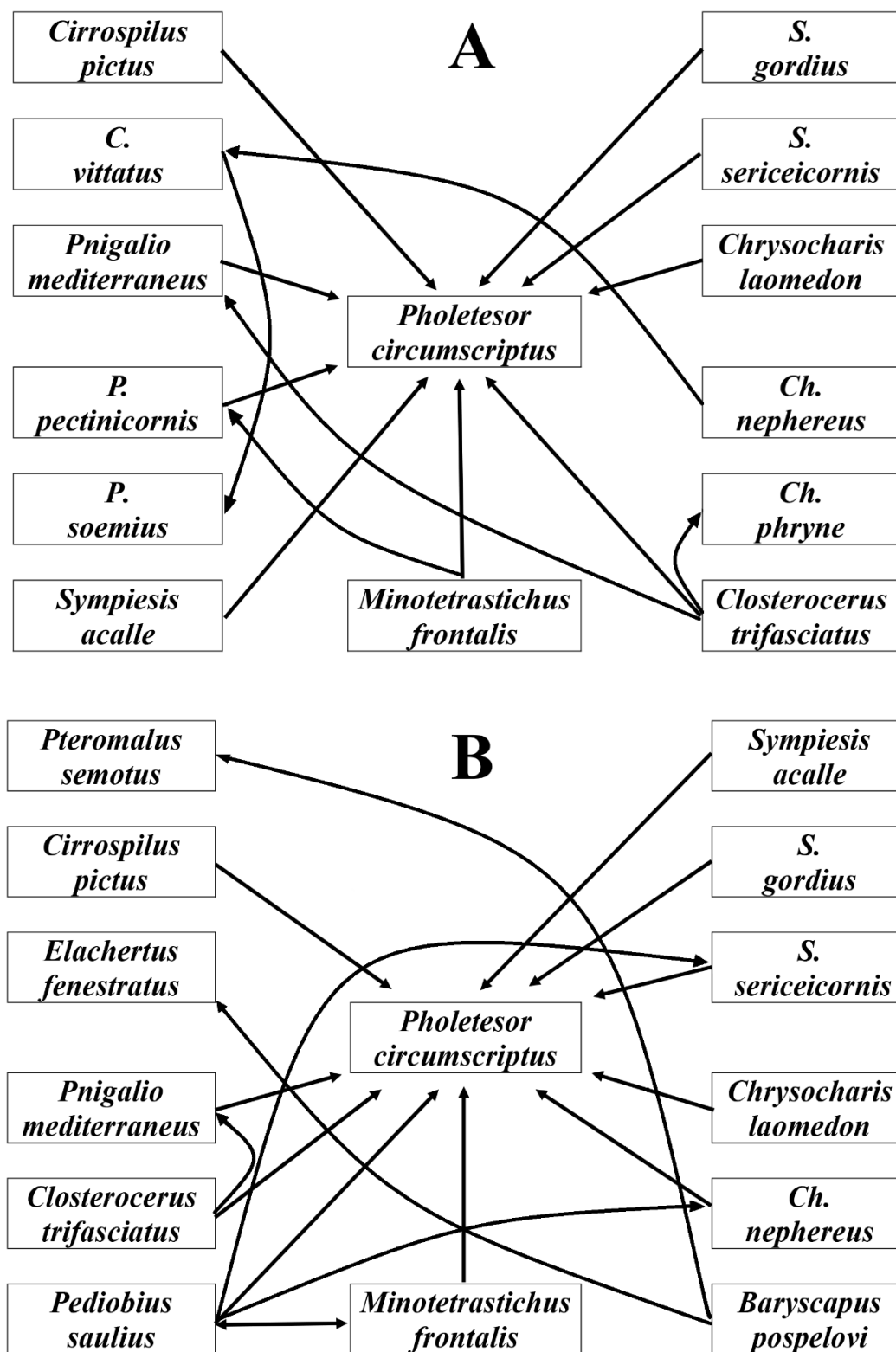


Рисунок 4.7. Схема известных в литературе случаев гиперпаразитизма между паразитоидами, выведенными из осиновой моли-пестрянки *Ph. apparella* в Ижевске (по: Ермолаев и др., 2022) (A) и тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* в г. Глазове (по: Ermolaev et al., 2025) (B). Схема построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2024).

ным 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.

Отсутствие регуляции плотности минёра паразитоидами в условиях крупного города – явление, по всей вероятности, типичное. Ранее отрицательная корреляция между уровнем паразитизма *Ph. populifoliella* и средней плотностью заселения тополей молью показана на примере Москвы (Сулханов, 1995а) и Красноярска (Kirichenko, 2005). Исследования, проведенные в 2012–2013 гг. в Киеве (Дрозда и др., 2014), выявили, что количество куколок минёра, уничтоженных энтомофагами, возрастает в направлении от центра города к его периферии (от 5,1 до 14,8%). В 1987 г. зараженность минёра паразитоидами на периферии Москвы (12,2%) была выше, чем в центре города (0,4–0,6%) (Сулханов, 1992б). Другими словами, разница показателя в рамках города составляла 20–30 раз (Сулханов, 1990; 1995б).

Внутри очага *Ph. populifoliella* постоянно поддерживается гетерогенность заселения деревьев минёром. В местах со средним заселением деревьев на следующий год происходит рост, в местах с максимальными плотностями – сокращение численности моли (Полежаев, 1934; Румянцев, 1934).

Наиболее часто затухание хронического очага *Ph. populifoliella* на следующий год происходит в результате действия экстремальных абиотических факторов или присутствия возбудителей заболеваний дерева-хозяина. Так, в 1985 г. в ряде очагов *Ph. populifoliella* в Москве произошло снижение численности моли под влиянием марсонииоза, вызываемого несовершенным грибом *Marssonina populi* (Libert) Magnus (Белова, Воронцов, 1987). Поражение листьев этим патогеном привело к опадению листьев и гибели гусениц минёра, находящихся в них. Схожий результат даёт заражение листьев тополя ржавчиной, возбудителем которой является гриб *Melampsora populina* Desmazières, 1847. В результате повсеместного поражения бальзамического и чёрного тополей ржавчиной в 2005–2006 гг. в Хабаровске произошло раннее пожелтение и опадение листьев (Юрченко, 2006). При этом гусеницы *Ph. populifoliella* не успели пройти свое развитие и погибли в опавших листьях, в результате плотность популяции минёра была снижена до нуля. Поражение листьев тополя ржавчиной в С.-Петербурге приводило к 87% смертности гусениц в минах (Бондаренко, 2008).

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

4.2.1. Особенности биологии *P. sibiricella*

Листовенничная чехлоноски *Protocryptis sibiricella* – аборигенный, моновольтильный вид. В Хакасии бабочки летали и откладывали яйца в течение июля (Таблица 4.4). Распределение яиц по побегам листовенницы определяло положение гусениц первых двух возрастов. Эмбриональное развитие вида проходило в течение 20–25 дней. Гусеницы первого и второго возраста минировали хвою. В первой декаде сентября гусеницы третьего возраста выходили из хвоинки и строили защитный чехлик. В дальнейшем гусеница перемещалась по поверхности побегов, неся чехлик на своем теле таким образом, что снаружи были видны только голова и грудные ноги. Также вели себя и гусеницы четвертого возраста. Гусеницы третьего возраста проходили зимовку близ основания брахибластов, а также в трещинах коры листовенницы. В мае с распусканием хвои чехлоноски продолжала питание. Во второй половине мая гусеницы меняли свой осенний чехлик на более просторный. К концу месяца гусеницы линяли в третий раз. Во второй-третьей декаде июня гусеницы четвертого возраста заканчивали питание, закрепляли свой чехлик в верхней части неминированной хвоинки или внутри брахибласта и окукливались. Стадия куколки продолжалась около двух недель. Листовенницы, поврежденные *P. sibiricella* в хроническом очаге минёра, выглядят опаленными (Рисунок 4.8).

Таблица 4.4. Календарь развития листовенничной чехлоноски *P. sibiricella* генерации 1995–1996 гг. в Ширинском районе Хакасии

Стадия	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Яйцо							+	+	+						
Гусеница 1 возраста									+	+	+				
2 возраста											+	+	+		
3 возраста	+	+	+										+	+	+
4 возраста			+	+	+										
Куколка					+	+	+								
Имаго							+	+	+						

Поведение минёра при расселении. Время лёта листовенничной чехлоноски *P. sibiricella* в районе исследования варьировало. Если в 1995 и 1996 гг. лёт бабочек проходил в

течение всего июля (Таблица 4.4), то в 1997 и 1998 гг. лёт начался в последней декаде июня и продолжался до начала третьей декады июля. Лёт прекращался при осадках и/или при температуре воздуха ниже 13 С°. В начале лёта доминируют самцы. В условиях полевой лаборатории показано, что имаго могли выходить в течение 15 дней. При этом пик появления самцов приходился на 7, самок – на 8-й день (Рисунок 4.9).



Рисунок 4.8. Повреждения лиственниц (*Larix sibirica*), нанесенные гусеницами *P. sibiricella* (Хакасия, с. Черное Озеро, 1995) (фото И.В. Ермолаев)

В конце лёта на деревьях встречали только яйцекладущих самок. При этом в яйцеводах самок было обнаружено незначительное количество яиц (Таблица 4.5).

Таблица 4.5. Количество яиц в яйцеводах самки лиственничной чехлоноски (шт.) в конце лёта моли (22 июля 1996 г.) на примере 10 случайно выбранных модельных деревьев

Номер дерева	Количество яиц в яйцеводах	Номер дерева	Количество яиц в яйцеводах
304	$4,6 \pm 0,6$ ($n = 24$)	520	$4,4 \pm 0,5$ ($n = 17$)
305	$5,4 \pm 0,5$ ($n = 16$)	601	$4,4 \pm 0,6$ ($n = 31$)
423	$4,5 \pm 0,7$ ($n = 22$)	604	$3,5 \pm 0,5$ ($n = 28$)
505	$4,3 \pm 0,5$ ($n = 31$)	605	$4,2 \pm 0,7$ ($n = 20$)
507	$4,5 \pm 0,5$ ($n = 19$)	606	$6,9 \pm 1,8$ ($n = 15$)

Примечание: n – количество исследованных самок.

Бабочки листовенничной чехлоноски летали на протяжении всего времени суток (Рисунок 4.10). При этом лёт самцов и самок был разграничен во времени. Самцы чаще попадали в ловушки в период с 2 до 13 ч. В остальное время преобладали самки. Для самцов были выявлены два пика активности лёта в периоды с 2 до 3 и с 9 до 10 ч; для самок – один пик в 22–23 ч. Согласно классификации В.Б. Чернышева (1984), имаго минёра летает в утренне-вечернее время. До недавнего времени некоторые исследователи (Миняйло, Плинская, 1974) считали, что самки моли не летают и сидят на хвоинках в «призывных» позах. Лет имаго прекращался во время дождя, при сильном ветре или при температурах воздуха ниже +10 °С (Белова, Белов, 2004).

Исследование дальности разлёта имаго моли показало, что почти четверть пойманных особей не отлетали от дерева более чем на 2 м, половина бабочек – 15 м, 91% – 50 м, 97% – более чем на 100 м. В ловушках, расположенных на расстоянии 500 и 1000 м, было выявлено соответственно 2,7 и 0,7% от числа пойманных особей. Малые размеры моли и их слабая летная активность не позволяли им совершать самостоятельные миграции на большие расстояния от места выхода.

Плодовитость самок *P. sibiricella* невелика. Если в Московской области этот показатель составил в среднем около 50 яиц (Белова, 1980), то в Кыргызстане и Западной Сибири около 25–45 (Габрид, 2004) и 50–60 яиц (Баранчиков, Баязитова, 1986) соответственно. Наше исследование на примере генерации моли 1997–1998 гг. показало, что потенциальная плодовитость (включая яйца с несформированным хорионом) составляла $44,0 \pm 0,4$ ($n = 327$) яйца. Спаривание и яйцекладка происходили уже в первые дни лёта.

Самки откладывали преимущественно по одному яйцу на хвоинку, как правило, в верхнюю ее часть. Наше исследование, проведенное в июле 1995 г. близ с. Чёрное Озеро, показало, что в 85,1% случаев ($n = 2455$) чехлоноска откладывала по одному яйцу на хвоинку. Количество хвоинок с двумя, тремя, четырьмя и пятью яйцами составили 11,2, 2,4, 0,9 и 0,4% соответственно. Схожие результаты были получены на примере московской (Белова, 1981a) и новосибирской (Черепанов, 1952) популяций минёра. Наличие двух и более яиц на одной хвоинке наблюдали при высоких показателях плотности заселения и связано, по-видимому, с тем, что некоторые самки делали повторные кладки. Локализация отложенного яйца определяла местоположение гусениц первых двух возрастов, т.е. поведение самки сводило к минимуму возможную конкуренцию гусениц младших возрастов.

Результат анализа изменчивости уровней освоения яйцами моли хвои деревьев-доноров, помещенной в кроне деревьев-реципиентов, показал, что на распределение яиц

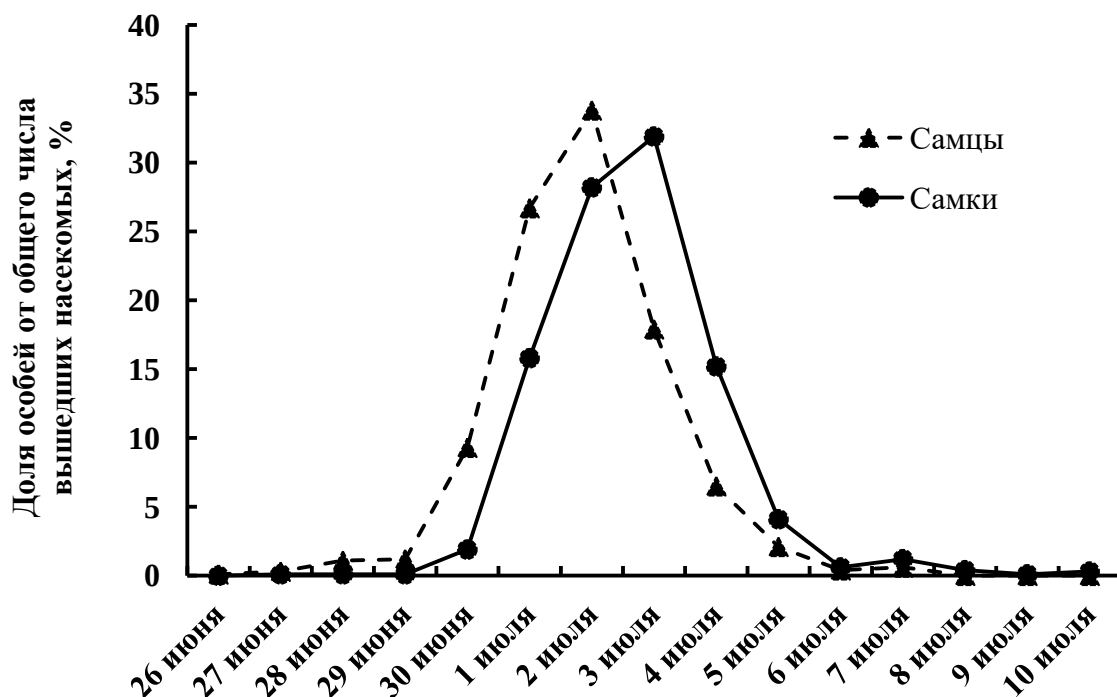


Рисунок 4.9. Динамика появления бабочек лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* в условиях полевой лаборатории (на примере генерации 1994–1995 гг.) (самцов – 935, самок – 1324 экз.) (по: Ермолаев, 2011б)

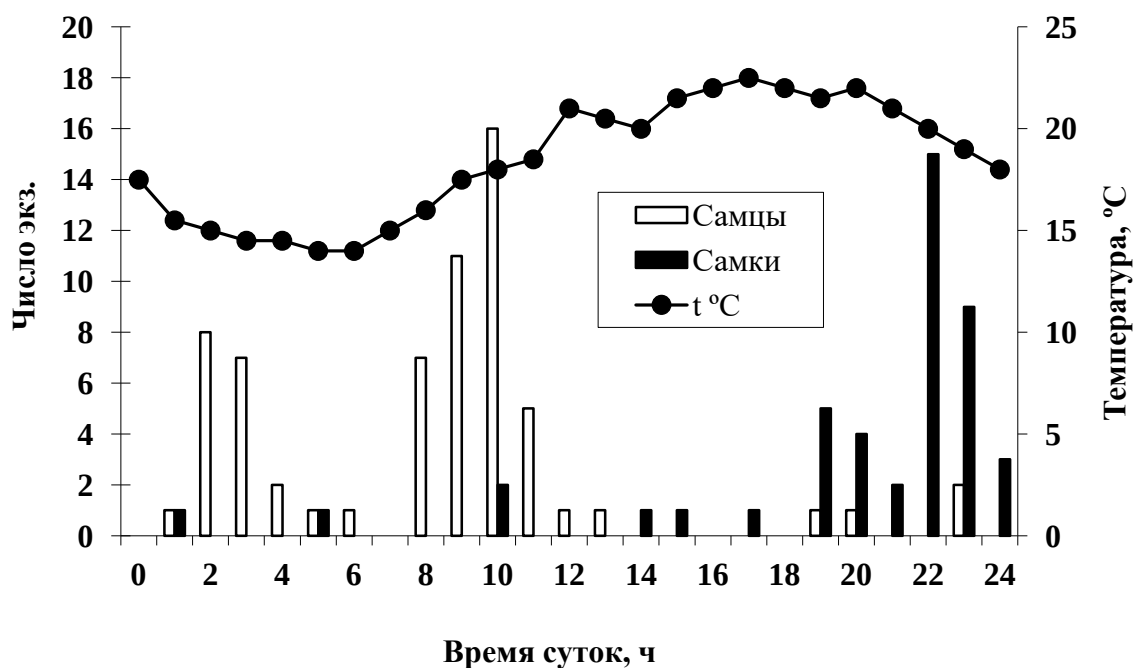


Рисунок 4.10. Суточная активность лёта бабочек лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* (Хакасия, с. Чёрное Озеро, 12 июля 1996 г.) (по: Ермолаев, 2011б)

Таблица 4.6. Результаты анализа изменчивости показателей освоения хвои деревьев-доноров в кронах деревьев-реципиентов яйцами лиственничной чехлоноски

Факторы	Хвоя					
	ауксибластов		базальная		брахибластов	
	F	P <	F	P <	F	P <
	Заселение хвои					
Донор	12,5	0,001	3,94	0,024	16,3	0,001
Реципиент	0,11	0,896	0,11	0,900	3,2	0,047
Взаимодействие	0,15	0,961	0,61	0,660	0,81	0,521
	Плотность яиц					
Донор	8,68	0,001	3,05	0,053	2,51	0,089
Реципиент	0,72	0,492	0,22	0,802	0,21	0,808
Взаимодействие	0,99	0,420	0,28	0,892	1,25	0,299

Таблица 4.7. Доля заселенных яйцами лиственничной чехлоноски (%) хвоинок

Группа повреждения деревьев-доноров	Группа повреждения деревьев-реципиентов					
	I		II		III	
Ауксибласт						
I	0	AB	1,09 ± 0,55	C	0,90 ± 0,63	DE
II	7,85 ± 2,51	A	6,51 ± 2,38		7,47 ± 1,42	D
III	5,18 ± 2,21	B	5,37 ± 1,25	C	6,31 ± 2,09	E
Базальная хвоя						
I	2,95 ± 1,87		1,87 ± 0,76	F	1,85 ± 1,02	G
II	4,79 ± 1,60		6,53 ± 1,76	F	8,76 ± 1,98	G
III	7,01 ± 3,36		5,08 ± 2,1		5,16 ± 2,72	
Брахибласт						
I	0,78 ± 0,19	HI	1,80 ± 0,27	K	1,75 ± 0,41	LM
II	3,74 ± 1,01	Ha	5,86 ± 1,22	K	6,44 ± 0,96	La
III	3,94 ± 1,10	I	3,50 ± 1,01		5,65 ± 0,89	M

Примечание: достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами; большие буквы – различия между группами деревьев-доноров (по вертикали), малые – между группами деревьев-реципиентов (по горизонтали); в каждой клетке $n = 9$.

главным образом оказывало влияние состояние хвоинок на конкретном побеге дерева-донора (Таблица 4.6). Состояние кроны дерева-реципиента достоверно сказывалось на уровне заселения хвои лишь внесенных брахибластов.

Степень повреждения хвои гусеницами влияла на поведение самок при яйцекладке (Таблица 4.7). Так, слабо поврежденная хвоя меньше привлекала самок по сравнению с хвоей, имеющей повреждения средней степени и значительней. На одних и тех же реципиентах доля заселенных хвоинок ауксибластов и брахибластов деревьев-доноров из I группы повреждения была достоверно ниже, чем во II и III группах. Аналогичную картину наблюдали для базальной хвои деревьев-доноров I и II групп повреждения. Достоверных

различий по заселению средне и сильно поврежденной хвои (II и III группы) не было обнаружено.

Таблица 4.8. Плотность яиц лиственничной чехлоноски (шт. на 1 хвоинку) на заселенной хвоинке

Группа повреждения деревьев-доноров	Группа повреждения деревьев-реципиентов		
	I	II	III
Ауксибласт			
I	0 AB	$0,44 \pm 0,24$	$0,22 \pm 0,15$ C
II	$0,77 \pm 0,21$ A	$0,60 \pm 0,19$	$0,88 \pm 0,11$ C
III	$0,60 \pm 0,19$ B	$0,75 \pm 0,15$	$0,68 \pm 0,17$
Базальная хвоя			
I	$0,33 \pm 0,16$	$0,44 \pm 0,17$	$0,44 \pm 0,17$
II	$0,74 \pm 0,19$	$0,81 \pm 0,16$	$0,69 \pm 0,17$ D
III	$0,59 \pm 0,19$	$0,50 \pm 0,20$	$0,33 \pm 0,16$ D
Брахибласт			
I	$0,77 \pm 0,15$	$1,03 \pm 0,04$	$0,92 \pm 0,12$
II	$1,16 \pm 0,16$	$1,01 \pm 0,01$	$1,08 \pm 0,05$
III	$0,93 \pm 0,12$	$0,88 \pm 0,11$	$1,03 \pm 0,02$

Примечание: достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами; большие буквы – различия между группами деревьев-доноров (по вертикали), малые – между группами деревьев-реципиентов (по горизонтали); в каждой клетке $n = 9$.

Анализ плотности яиц на заселенной хвое различных побегов (Таблица 4.8) показал равномерность заселения базальной хвои и хвои брахибластов вне зависимости от поврежденности побегов доноров и реципиентов. Исключение составил вариант на III группе повреждения деревьев-реципиентов. Здесь базальная хвоя II группы повреждения доноров имела достоверно большую плотность яиц на заселенной хвоинке по сравнению с базальной хвоей III группы доноров. Хвоя ауксибластов I группы доноров имела достоверно меньшую плотность яиц на заселенной хвоинке по сравнению со II группой доноров при помещении исследуемых отрезков на деревья-реципиенты I и III групп повреждения. Равномерность в распределении яиц на соседних побегах является, по-видимому, следствием общей стратегии самок моли при расселении – частой смены объекта яйцекладки.

Схожие результаты были получены при анализе особенностей повреждения модельных деревьев. Плотность заселения кроны положительно была связана со степенью ее весенне-раннелетнего повреждения. Так, в 1995 и 1996 гг. высокая весенняя плотность гусениц обусловила большее количество отложенных яиц: ($r = 0,43$; $n = 120$; $P < 0,001$) и ($r = 0,47$; $n = 127$; $P < 0,001$) соответственно. Исследование пространственного расположения яиц чехлоноски в кроне 10 модельных деревьев при весенней плотности заселения до 0,25 гус. / бр. показало наличие 17 (из 36 вариантов) случаев достоверной положительной корреляции

между поврежденностью хвои брахибластов и плотностью отложенных на них яиц (Таблица 4.9).

Разная степень искусственного повреждения хвоинок не оказала влияние на поведение бабочек во время яйцекладки (Таблица 4.10). Это обстоятельство подразумевает, что бабочки, по всей вероятности, ориентировались на специфические сигналы, возможно, химической природы, индуцируемые в процессе питания гусениц.

Таблица 4.9. Значения коэффициентов корреляции между поврежденностью (%) хвои брахибластов и плотностью яиц (шт. на хвоинку), отложенных на брахибласты лиственничной чехлоносой

Сторона горизонта	Участок кроны		
	близ вершины	середина	близ основания
Верхний ярус			
Север	$r = 0,25^{***}$ ($n = 216$)	$r = 0,45^{***}$ ($n = 208$)	$r = 0,37^{***}$ ($n = 211$)
Восток	$r = 0,12$ ($n = 225$)	$r = 0,10$ ($n = 195$)	$r = 0,06$ ($n = 217$)
Юг	$r = 0,28^{***}$ ($n = 196$)	$r = 0,27^{***}$ ($n = 209$)	$r = 0,24^{***}$ ($n = 190$)
Запад	$r = 0,15^*$ ($n = 194$)	$r = 0,04$ ($n = 195$)	$r = 0,10$ ($n = 207$)
Средний ярус			
Север	$r = 0,33^{***}$ ($n = 205$)	$r = 0,05$ ($n = 199$)	$r = -0,08$ ($n = 198$)
Восток	$r = 0,07$ ($n = 207$)	$r = 0,18^{**}$ ($n = 200$)	$r = 0,10$ ($n = 217$)
Юг	$r = 0,34^{***}$ ($n = 192$)	$r = 0,28^{***}$ ($n = 191$)	$r = -0,03$ ($n = 203$)
Запад	$r = 0,27^{***}$ ($n = 197$)	$r = 0,24^{***}$ ($n = 194$)	$r = 0,11$ ($n = 209$)
Нижний ярус			
Север	$r = -0,02$ ($n = 197$)	$r = -0,04$ ($n = 197$)	$r = -0,08$ ($n = 203$)
Восток	$r = 0,36^{***}$ ($n = 194$)	$r = 0,22^{**}$ ($n = 191$)	$r = 0,05$ ($n = 182$)
Юг	$r = 0,44^{***}$ ($n = 194$)	$r = 0,07$ ($n = 187$)	$r = -0,06$ ($n = 193$)
Запад	$r = 0,26^{***}$ ($n = 187$)	$r = 0,08$ ($n = 190$)	$r = 0,02$ ($n = 194$)

Примечание: в скобках – число исследованных брахибластов. Корреляция достоверна при $P < 0,05$ – *; $P < 0,01$ – **; $P < 0,001$ – ***.

Таблица 4.10. Доля заселенных яйцами хвоинок дерева-донора (%), подрезанных ножницами в период питания гусениц лиственничной чехлоносой четвертого возраста и помещенных в крону дерева-реципиента

Повреждение игл в укороченных побегах	n	Базальная хвоя	Брахибласт
0 %	19	$2,1 \pm 0,8$	$3,2 \pm 0,5$
50 %	17	$3,9 \pm 1,0$	$3,0 \pm 0,6$
100 %	20	$3,3 \pm 0,9$	$2,7 \pm 0,3$

Примечание: n – число исследованных побегов.

Таким образом, поведение чехлоносой при расселении определяло существование хронического очага моли на одном и том же месте. Низкая лётная активность бабочек и предпочтение ранее поврежденных лиственниц при откладке яиц приводило к повторному

заселению деревьев. Анализ поведения листовенничной чехлоноски при питании и расселении позволил выявить эффективные адаптации минёра к состоянию дерева-хозяина.

Трофическое поведение минёра. Согласно классификации А.М. Герасимова (1952, стр. 130), чехлоноски занимают промежуточное положение между постоянными и временными минёрами. С постоянными минёрами эту переходную группу объединяют минирующий образ жизни гусениц младших возрастов и, как правило, отсутствие возможности в течение личиночного развития поменять растение, выбранное самкой во время яйцекладки. Последнее обстоятельство доказано и для листовенничной чехлоноски (Eidmann, 1965, стр. 102). Схожесть с временными минёрами выражается в возможности свободного перемещения в рамках растения (или соседних растений, если между ними есть контакт) личинок старших возрастов и значительное количество наносимых ими повреждений. Например, гусеница четвертого возраста *P. sibiricella* выедала в среднем 130 мм² площади хвои, минируя до 32 хвоинок (Баранчиков, 1987а). По всей вероятности, такое поведение имеет глубокий адаптивный смысл, поскольку позволяет гусеницам старших возрастов сглаживать нежелательные эффекты индуцированных реакций растения-хозяина и затрудняет работу паразитов и хищников.

Трофическое поведение гусениц третьего и четвертого возрастов чехлоноски было связано с частичным повреждением хвоинки и частой их сменой. При этом гусеницы не трогали эпидермис и смоляные каналы игл. Свежеминированная хвоя выглядела белесой, а крона поврежденной листовенницы – опаленной. При низкой плотности заселения листовенниц гусеницы минёра редко повреждали хвою повторно, при высокой плотности заселения гусеницы были вынуждены питаться минированной хвоей (Баранчиков, 1986; Габрид, 2001; 2004). К моменту окукливания моли хвоинки в брахабластах, где весной плотность заселения минёром достигала 0,25 гус. / бр., могут быть минированы до 2 раз (Таблица 4.11), и 3, 4, и 5 раз при плотности заселения 0,25–0,75, 0,75–1,0 и 1,0–1,25 гус. / бр. соответственно. При максимальной плотности заселения все хвоинки в брахибластах были поврежденными.

Трофическое поведение чехлоноски, направленное на частую смену хвои, можно объяснить с двух позиций. Согласно первой дефолиация вызывает в листовеннице ряд индуцированных реакций (см. главу 4.2.2). По предположению Ю.Н. Баранчикова (1986), частая смена гусеницами листовенничной чехлоноски брахибластов является генетически закрепленной превентивной реакцией фитофага, которая служит преадаптацией к проявлению антибиоза растения-хозяина. Согласно второй, точечность повреждений и

частая смена хвои – попытка гусениц чехлоноски уйти от прессинга паразитоидов (Аникин, 2004).

Исследование суточной активности показало, что гусеницы 4 возраста поедали хвою в любое время суток, а перемещались в утренние и дневные часы (Таблица 4.12).

Таблица 4.11. Количество минированных хвоинок в брахибластах последовательно расположенных однолетних и двухлетних метамерах лиственницы (%) при разной величине плотности заселения лиственничной чехлоносской дерева-хозяина

Весенняя плотность, гус./бр.	n	Количество мин на хвоинке					
		0	1	2	3	4	5
0 – 0,25	11	$82,2 \pm 2,5$ $76,6 \pm 2,5$	$17,6 \pm 2,2$ $22,4 \pm 2,3$	$1,2 \pm 0,4$ $1,0 \pm 0,4$			
0,25 – 0,5	10	$61,4 \pm 3,1$ $58,6 \pm 3,2$	$36,3 \pm 2,8$ $38,9 \pm 3,0$	$2,1 \pm 0,7$ $2,4 \pm 0,6$	$0,2 \pm 0,1$ $0,2 \pm 0,1$		
0,5 – 0,75	11	$48,4 \pm 4,3$ $42,4 \pm 3,6$	$43,3 \pm 3,4$ $49,4 \pm 3,1$	$7,7 \pm 1,3$ $7,4 \pm 1,2$	$0,6 \pm 0,2$ $0,8 \pm 0,3$		
0,75 – 1,0	11	$9,9 \pm 2,3$ $7,6 \pm 2,5$	$71,9 \pm 2,2$ $69,4 \pm 3,1$	$15,9 \pm 1,8$ $18,3 \pm 1,9$	$2,0 \pm 0,7$ $4,2 \pm 1,0$	$0,3 \pm 0,1$ $0,5 \pm 0,2$	
1,0 – 1,25	10		$47,8 \pm 4,0$ $38,4 \pm 3,9$	$36,7 \pm 2,6$ $37,2 \pm 2,2$	$13,2 \pm 1,8$ $20,5 \pm 2,4$	$2,0 \pm 0,7$ $3,6 \pm 0,9$	$0,3 \pm 0,2$ $0,3 \pm 0,2$

Примечание: в числителе даны результаты для однолетних метамеров (1994 г.), в знаменателе – для соседних двухлетних (1993 г.); n – число исследованных лиственниц.

Таблица 4.12. Суточная активность гусениц лиственничной чехлоноски четвертого возраста (%) 12 июня 1997 г.

Время суток, ч	Температура воздуха, °С	Количество гусениц		
		питающихся	перемещающихся	неподвижных
0	11,5	$30,2 \pm 3,0$	0	$69,8 \pm 3,0$
3	10,5	$33,4 \pm 3,3$	0	$66,6 \pm 3,3$
6	10	$27,1 \pm 3,6$	$2,6 \pm 1,2$	$70,3 \pm 3,6$
9	12	$29,2 \pm 4,1$	$5,0 \pm 2,4$	$65,8 \pm 5,0$
12	13,5	$18,4 \pm 3,4$	$4,5 \pm 2,1$	$77,1 \pm 3,1$
15	13	$33,9 \pm 5,7$	$3,7 \pm 1,8$	$62,4 \pm 5,2$
18	14,5	$30,6 \pm 8,0$	$4,6 \pm 2,5$	$64,8 \pm 7,9$
21	10,5	$38,3 \pm 4,2$	0	$61,7 \pm 4,2$
24	9	$43,2 \pm 3,2$	0	$56,8 \pm 3,2$

Примечание: 0 – в это время гусеницы не перемещались.

Гусеницы старших возрастов равномерно повреждали соседние брахибласты. Подобное поведение минёра было отмечено при разной плотности заселения лиственниц (Таблица 4.11). Однако внутри кроны дерева были участки с разной степенью повреждения. При этом расположение сильно поврежденных участков в кроне разных деревьев сильно варьировало и зависело от весенней плотности заселения. Поврежденность росла с верхнего яруса кроны к нижнему и от основания ствольной ветви к вершине (Таблица 4.13). Это

связано с предпочтением гусеницами более освещенных участков кроны. Схожие данные были получены при исследовании очагов двух других видов лиственничных чехлоносок – *P. laricella* в Швеции (Eidmann, 1965) и Канаде (Miller, Finlayson, 1977a) и *P. dahurica* в Центральной Якутии (Аммосов, 1975).

Таблица 4.13. Распределение участков с поврежденной хвоей (%) в кроне 10 деревьев лиственницы в момент окукливания лиственничной чехлоноски

Сторона горизонта	Участок кроны		
	близ вершины	середина	близ основания
Верхний ярус			
Север	4,8 ± 0,6 (n = 216)	7,3 ± 1,2 (n = 208)	0,03 ± 0,01 (n = 211)
Восток	0,05 ± 0,01 (n = 225)	2,1 ± 0,4 (n = 195)	4,1 ± 0,6 (n = 217)
Юг	3,6 ± 0,7 (n = 196)	7,9 ± 0,9 (n = 209)	2,3 ± 0,3 (n = 190)
Запад	3,6 ± 0,8 (n = 194)	2,5 ± 0,4 (n = 195)	1,9 ± 0,3 (n = 207)
Средний ярус			
Север	12,8 ± 1,3 (n = 205)	5,7 ± 0,7 (n = 199)	2,2 ± 0,4 (n = 198)
Восток	6,8 ± 0,8 (n = 207)	6,5 ± 0,8 (n = 200)	6,5 ± 0,7 (n = 217)
Юг	5,8 ± 1,0 (n = 192)	3,3 ± 0,6 (n = 191)	4,8 ± 0,6 (n = 203)
Запад	5,6 ± 0,7 (n = 197)	4,4 ± 0,6 (n = 194)	1,7 ± 0,3 (n = 209)
Нижний ярус			
Север	18,2 ± 1,6 (n = 197)	12,0 ± 1,6 (n = 197)	7,2 ± 1,0 (n = 203)
Восток	22,0 ± 2,0 (n = 194)	5,8 ± 0,8 (n = 191)	7,5 ± 1,0 (n = 182)
Юг	15,6 ± 1,4 (n = 194)	4,8 ± 0,7 (n = 187)	3,8 ± 0,8 (n = 193)
Запад	9,7 ± 1,0 (n = 187)	7,2 ± 1,0 (n = 190)	2,7 ± 0,6 (n = 194)

Примечание: в скобках – количество исследованных брахибластов.

Таким образом, особенности питания гусениц старших возрастов лиственничной чехлоноски (частичные и множественные повреждения хвои, совпадение во времени периода интенсивного питания гусениц старших возрастов с периодом усиленных регенеративных процессов в кроне лиственницы) (см. главу 4.2.2) позволяют сохранить резистентность дерева к вторичным вредителям даже при максимальных плотностях заселения минёром. Тем самым создается основа значительной продолжительности существования хронического очага филлофага.

4.2.2. Особенности взаимодействия в системе «лиственница – чехлоноска»

Дефолиация лиственниц лиственничной чехлоноской вызывала изменения в обмене первичных метаболитов дерева-хозяина. Исследование первичной хвои, поврежденной минёром, показало достоверное снижение содержания воды ($P < 0,001$) (Таблица 4.14), моносахаров ($P < 0,05$) и крахмала ($P < 0,05$) (Таблица 4.15) к моменту внедрения в хвою гусениц нового поколения (25 июля). Во время питания гусениц старших возрастов (5 июня)

содержание общего и белкового азота в поврежденной хвое превышало аналогичные показатели в контроле ($P < 0,01$ и $P < 0,05$ соответственно) (Таблица 4.16).

Таблица 4.14. Содержание воды (% от сырой массы) в первичной хвое лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоносой в 1996 г.

Тип дерева	Сроки взятия проб		
	5 июня	25 июля	27 сентября
Неповрежденное	75,4 ± 0,5	72,5 ± 0,4 A	68,2 ± 0,9
Поврежденное	76,1 ± 0,5	65,5 ± 1,2 A	65,3 ± 1,6

Примечание: достоверные различия ($P < 0,001$) отмечены одинаковыми буквами; $n = 10$.

Таблица 4.15. Содержание подвижных углеводов (мг/г абсолютно сухой массы) в первичной хвое лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоносой в 1996 г

Тип дерева	Сроки взятия проб		
	5 июня	25 июля	27 сентября
Моносахара			
Неповрежденное	180,0 ± 30,8	125,7 ± 26,6 A	85,6 ± 38,4
Поврежденное	125,8 ± 9,9	49,9 ± 9,2 A	122,8 ± 30,7
Крахмал			
Неповрежденное	179,6 ± 18,8	170,1 ± 17,7 B	99,1 ± 7,8
Поврежденное	169,7 ± 15,2	117,8 ± 9,2 B	82,7 ± 7,1

Примечание: достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами; $n = 10$.

Таблица 4.16. Содержание азотных соединений (% от абсолютно сухой массы) в первичной хвое лиственницы, поврежденной лиственничной чехлоносой в 1996 г.

Тип дерева	Сроки взятия проб		
	5 июня	25 июля	27 сентября
Общий азот			
Неповрежденное	2,19 ± 0,03 A	1,87 ± 0,05	0,76 ± 0,06 B
Поврежденное	2,43 ± 0,07 A	1,90 ± 0,03	0,97 ± 0,08 B
Белковый азот			
Неповрежденное	1,91 ± 0,03 C	1,65 ± 0,05 D	0,58 ± 0,05
Поврежденное	2,08 ± 0,05 C	1,45 ± 0,06 D	0,7 ± 0,08
Небелковый азот			
Неповрежденное	0,29 ± 0,02	0,21 ± 0,02 E	0,18 ± 0,02 F
Поврежденное	0,35 ± 0,04	0,45 ± 0,06 E	0,28 ± 0,05 F

Примечание: достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами; $n = 10$.

В середине вегетации (25 июля) в первичной хвое наблюдали снижение уровня белкового ($P < 0,05$) и увеличение небелкового ($P < 0,001$) азота (Таблица 4.16). При этом различий в концентрации общего азота между опытом и контролем не обнаружили. При переходе растения к зимнему покою (27 сентября) содержание общего азота в хвое

поврежденных деревьев превысило значение контроля ($P < 0,05$) за счет небелковых соединений.

Дефолиация лиственницы чехлоноской имеет отличия от повреждения дерева свободноживущими филлофагами. Во-первых, гусеницы старших возрастов *P. sibiricella* не съедают за раз хвоинку целиком. Даже при максимальной плотности заселения часть органов ассимиляции (и транспирации) есть на каждом участке кроны. Во-вторых, частые повторные нарушения эпителиальной ткани оставшейся части хвоинки проводят к постоянному дополнительному испарению воды с поврежденных мест. Это влияет на снижение содержания воды в первичной хвое (Таблица 4.14). Общеизвестно, что дефолиация хвойных растений свободноживущими филлофагами оказывает негативное влияние на скорость ксилемного тока (Гирс, 1982, стр. 134). При резком снижении транспирирующей хвои ксилемный транспорт осуществляется корнями. Особенности поведения гусениц чехлоноски во время питания, по-видимому, способствуют поддержанию скорости ксилемного тока лиственницы, в том числе и за счет транспирации, и тем самым положительно влияют на жизнеспособность дерева.

Частичное повреждение кроны лиственницы не приводило к нарушениям поглотительной деятельности корней. Об этом свидетельствуют особенности азотного обмена растения. Содержание общего азота в поврежденных деревьях превышало аналогичные показатели контрольных деревьев: в начале сезона за счет белковой, в конце – за счет небелковой части (Таблица 4.16). Схожая картина ранее была показана на примере весенней дефолиации лиственниц гусеницами сибирского шелкопряда (Васильева, 1972). Повышение доли небелкового азота в обмене растения могло быть связано с перераспределением поступающих веществ в меньшей биомассе листового аппарата.

Известно, что выживаемость хвойного дерева, поврежденного насекомым-филлофагом, определяется видовой принадлежностью растения, степенью, временем и характером повреждения, а также получением дополнительных повреждений (Плешанов, 1979; Рожков и др., 1991). При этом жизнестойкость хвойного дерева связана с его регенеративными возможностями.

Рефолиация хвойных растений зависит от частоты естественной смены хвои и темпов накопления резервных веществ, необходимых для ее восстановления (Рожков и др., 1991), и направлена на восстановление нормального корнелистового баланса, обеспечивающего гомеостаз дерева (Гирс, 1982, с. 195). По своим регенеративным возможностям лиственница сильно выделяется среди хвойных (Плешанов, 1982; Рожков и др., 1991). Благодаря

ежегодной смене листового аппарата дерево обладает меньшим восстановительным периодом, чем вечнозеленые хвойные (Пиндюра, Плешанов, 1975; Плешанов, 1982).

Особое место в функционировании системы «лиственница – чехлоноска» занимает совпадение во времени периода питания гусениц старших возрастов с периодом усиленных регенеративных процессов в кроне лиственницы. Максимальное повреждение кроны лиственницы чехлоноской происходит при питании гусениц старших возрастов весной и ранним летом. В это время деревья лиственницы способны частично компенсировать потерю своего ассимилирующего аппарата: продолжается рост поврежденных хвоинок и удлиненных побегов образуется почти в 2 раза больше, чем на неповрежденных деревьях (Плешанов, 1982, с. 56). В конце июня – начале июля на отдельных ветвях с весенней плотностью заселения минёром от 0,5 гус. / бр. и более, происходит образование вторичной хвои. Кроме того, при частичном повреждении филлофагом деревья могут повышать интенсивность фотосинтеза за счет увеличения эффективности использования хлорофилла. В зависимости от типа дефолиации интенсивность фотосинтеза лиственниц может увеличиваться на 97–137% (Плешанов, 1982, стр. 33).

Дефолиация лиственницы филлофагом приводит к возникновению в растении ряда индуцированных реакций. Изучение состава поврежденной хвои показало, что в тканях 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 филлофагу компонентов (в частности, Δ^3 -карена) (Рожков и др., 1979), повышается содержание гемицеллюлоз (Каверзина, 1978) и лигнина (Benz, 1974). Известны примеры активизации смолы выделения у поврежденных филлофагом деревьев (Исаев, Гирс, 1975, с. 131). Энергетическое обеспечение индуцированных реакций также снижает уровень подвижных углеводов в тканях растения. В результате стимулирования защитных реакций в тканях растения, вероятно, снижается уровень подвижных углеводов в тканях растения (Таблица 4.15).

Индуцированные реакции лиственницы при дефолиации могут оказывать негативное влияние на популяцию филлофага. Анализ литературных данных (Васильева, 1972; 1973; Плешанов, Васильева, 1977; Васильева, Рожков, 1979) свидетельствуют о том, что в результате биохимических изменений состава хвои может повышаться смертность личинок, снижаться вес куколок, плодовитость имаго, резистентность личинок по отношению к патогенам, меняется половой индекс популяции.

Индукцированные реакции лиственницы могут оказывать регулирующее влияние на состояние популяций лиственничной чехлоноски. Повышение весенней плотности заселения приводило к достоверному снижению ($r = -0,46$, $n = 1324$, $P < 0,001$) потенциальной плодовитости самок. Уменьшение плодовитости *P. sibiricella* с повышением поврежденности дерева-хозяина было показано и ранее (Баранчиков, 1986). Происходило уменьшение размеров моли: например, переднего крыла (для самцов $r = -0,24$; $n = 935$; $P < 0,001$; для самок $r = -0,46$; $n = 1324$; $P < 0,001$), и размеров голени (для самцов $r = -0,2$; $n = 935$; $P < 0,001$; для самок $r = -0,18$; $n = 1324$; $P < 0,001$).

4.2.3. Экологические механизмы вспышки массового размножения *P. sibiricella*

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 чехлоноски в первый период (стадии яйца и минирующих гусениц первого и второго возраста) положительно и достоверно ($r = 0,53$; $n = 52$; $P < 0,001$) была связана с плотностью отложенных яиц и составила $41,9 \pm 3,0\%$ ($n = 52$) от их числа (Таблица 4.17). 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 mine и не имело видимых следов повреждений или поражений.

Таблица 4.17. Таблица выживаемости генерации *P. sibiricella* 1995–1996 гг. при разных плотностях заселения лиственницы (экземпляров / брахибласт)

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	E-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	I	128,4±30,7		128,9±23,5		102,1±15,8	

1996 г							

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.

Результаты нашего исследования показали, что количество яиц, отложенных самками *P. sibiricella* на лиственнице, положительно и достоверно было связано с весенней плотностью заселения дерева (см. главу 4.2.1). Такое предпочтение приводило к повторному заселению уже сильно поврежденных предыдущей генерацией деревьев, имеющих индуцированные реакции (см. главу 4.2.2). Степень проявления индуцированных реакций зависела от степени повреждения деревьев. В результате смертность минирующих гусениц чехлоноски первого и второго возраста росла с увеличением плотности отложенных яиц (Таблица 4.17).

Частично смертность гусениц первых двух возрастов может быть связана с нападениями бракониды *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844). Самка эндопаразитоида откладывает яйца не во всех атакованных гусениц (Quednau, 1970b). Механическое повреждение одного и того же хозяина яйцекладом (до 10 раз) приводит к его гибели. Это поведение отмечено в течение всей жизни имаго. Таким способом, одна самка убивает в среднем 15,2 гусеницы чехлоноски (максимум 48 экз.) (Quednau, 1970b).

Общая смертность зимующих гусениц *P. sibiricella* третьего возраста не была связана с начальной плотностью второго периода ($r = 0,16$; $n = 52$; $P > 0,05$) 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 (высота чехликов составляла $2,38 \pm 0,06$, ширина – $0,65 \pm 0,01$ мм ($n = 30$)). 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 ($r = -0,05$; $n = 52$; $P > 0,05$) 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 (высота чехликов составляла $5,42 \pm 0,08$, ширина – $1,41 \pm 0,03$ мм ($n = 30$)) одиночными особями наблюдали до начала июня.

Наблюдения за муравьями *Camponotus* sp., связанными на листовенницах с тлями рода *Cinara* Curtis, 1835, в условиях садка с букетом побегов дерева показали, что хищники игнорировали листовенничную чехлоноску как потенциальный кормовой объект на протяжении всего периода развития свободноживущих гусениц минёра (Дмитриенко, Петренко, 1976). К аналогичному выводу пришел А.А. Рупайс (1981), пытавшийся использовать муравьев *Formica rufa* Linnaeus, 1761 в биологической борьбе против листовенничной чехлоноски *P. laricella*. Слабое или полное отсутствие влияния муравьев на минёра было подчеркнуто и в других работах (Baird, 1923; Eidmann, 1965).

Общая смертность пронице и куколок *P. sibiricella* не была связана с начальной плотностью четвертого периода ($r = 0,16$; $n = 52$; $P > 0,05$) 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).

Смертность чехлоноски в этот период оценили экспериментально на примере пронице, которых собрали с 59 (1995 г.) и 60 (1996 г.) модельных деревьев разной плотности заселения минёром и поместили в чашки Петри. При этом в 1995 и 1996 гг. число вышедших бабочек чехлоноски положительно и достоверно ($r = 0,25$; $n = 59$; $P < 0,05$ и $r = 0,31$; $n = 60$; $P < 0,01$ соответственно) было связано с весенней плотностью заселения листовенниц. В 1995 г. выход имаго составил $42,3 \pm 3,0$ %, в 1996 г. – $50,6 \pm 2,7$ % от числа собранных пронице. В 1995 г. смертность пронице 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 пронице и куколок от паразитоидов достоверно росла с уменьшением весенней плотности заселения листовенниц ($r = -0,45$; $n = 59$; $P < 0,001$ и $r = -0,29$; $n = 60$; $P < 0,05$ соответственно) и составила $23,9 \pm 2,3$ % и $32,3 \pm 2,6$ % соответственно.

Таблица 4.18. Смертность куколок листовенничной чехлоноски *P. sibiricella* (%) генераций 1995 и 1996 гг. от паразитоидов

Семейство	Вид	1995	1996
Eupelmidae		$0,10 \pm 0,05$	$1,78 \pm 0,47$
Eulophidae	<i>Cirrospilus pictus</i> Nees, 1834*	$0,97 \pm 0,20$	$8,78 \pm 1,34$
	<i>Elachertus fenestratus</i> Nees, 1834*	$0,09 \pm 0,04$	0
	<i>Chrysocharis nephereus</i> Walker, 1839	$5,45 \pm 0,84$	$11,56 \pm 1,35$

	<i>Neochrysocharis formosus</i> (Westwood, 1833)	3,99 ± 0,60	7,33 ± 0,88
Ichneumonidae	<i>Diadegma laricinellum</i> (Stobl, 1904)	4,21 ± 0,82	0,33 ± 0,19
	<i>Gelis</i> sp.*	1,85 ± 0,43	2,00 ± 0,86
	<i>Scambus</i> sp.*	0,04 ± 0,03	0
	<i>Diaglyptidea</i> sp. *	0,05 ± 0,03	0,11 ± 0,11
Braconidae	<i>Agathis pumila</i> (Ratzeburg, 1844)	7,11 ± 0,88	0,44 ± 0,22

Примечание: число модельных деревьев в 1995 г. – $n = 59$, в 1996 г. – $n = 60$. * – эктопаразитоид

Наше исследование позволило установить паразитоидов *P. sibiricella* 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). Пять из девяти видов были эктопаразитоидами (Таблица 4.18). Четыре вида (*E. fenestratus*, *Ch. nephereus*, *N. formosus*, *D. laricinellum*) были впервые отмечены в качестве паразитоидов листовенничной чехлоноски *P. sibiricella*.

Cirrospilus pictus – одиночный, первичный эктопаразитоид минирующих насекомых из отрядов Lepidoptera, Coleoptera and Hymenoptera. Кроме того, вид отмечен как вторичный паразитоид представителей семейств Eulophidae, Ichneumonidae и Braconidae (Belokobylskij et al., 2019). Голарктический вид (Bouček, Askew, 1968). Известен как паразитоид *P. laricella* в Англии (Thorpe, 1933), Австрии и Чехии (Fulmek, 1962), Сербии (Tabakovic-Tosic et al., 2011), *P. sibiricella* в культурах листовенницы г. Москвы (Белова, 1982б; 1987а) и Прииссыкулья (Габрид, Милько, 2011), *P. dahurica* в Восточной Сибири (Плешанов, 1982). В 1934 г. для биологической борьбы с *P. laricella* был завезен в Северную Америку (Graham, 1943). В Австрии на листовенничной чехлоноске *P. laricella* паразитоид может давать от двух до трех поколений (Jagsch, 1973). Яйца первой генерации откладываются на готовящихся к зимовке гусеницах третьего возраста. Имаго этого поколения выходят весной. Второе поколение развивается на гусеницах четвертого возраста и появляется перед выходом имаго хозяина. Возможно появление третьей генерации, если паразитоид атакует гусениц *P. laricella*, зараженных *Agathis pumila* или представителями рода *Diadegma* Förster, 1869 (Jagsch, 1973). При температурах 26, 21 и 16 °C *C. pictus* проходит развитие от яйца до имаго за 11, 16 и 21 день соответственно (Pinto et al., 2005).

Elachertus fenestratus – одиночный, первичный эктопаразитоид. Известен как редкий паразитоид гусениц четвертого возраста листовенничной чехлоноски *P. laricella* в Австрии.

Развитие следующих поколений *E. fenestratus* происходит на альтернативных хозяевах (Jagsch, 1973).

Chrysocharis nephereus – одиночный, первичный, иногда вторичный эндопаразитоид. Выведен из листовенничной чехлоноски *P. laricella* в Англии (Thorpe, 1933), Сербии (Tabakovic-Tosic et al., 2011), Венгрии (Fulmek, 1962). Особенности взаимоотношения представителей рода *Chrysocharis* Förster, 1856 с листовенничной чехлоноской, заселенной *A. pumila*, хорошо описаны на примере *Ch. laricinellae* (Ratzeburg, 1848) (Cody et al., 1967; Quednau, 1970a).

Neochrysocharis formosus – одиночный, первичный эндопаразитоид личинок минирующих насекомых. Вторичный паразитоид представителей семейства Eulophidae (Belokobylskij et al., 2019). Космополит. Известен как паразитоид *P. laricella* в ареале листовенницы западной (*Larix occidentalis* Nuttall.) (Denton, 1979). Например, в штатах Монтана, Айдахо и Вашингтон (Bousfield, Lood, 1973), в провинции Британская Колумбия (Erickson, 1985). При температуре 25 °C *N. formosus* развивается от яйца до имаго за $14,4 \pm 0,2$ дня (Chien, Ku, 2001). Продолжительность жизни имаго самок и самцов составляет $22,3 \pm 1,2$ и $7,5 \pm 0,7$ дней соответственно (Chien, Ku, 2001).

Diadegma laricinella – одиночный, первичный эндопаразитоид гусениц разных видов листовенничных чехлоносок. В сезон дает одно поколение. Известен как паразитоид *P. laricella* в Австрии и Сербии (Fulmek, 1962; Tabakovic-Tosic et al., 2011) и *P. dahurica* в Восточной Сибири (Плешанов, 1982). В 1932 г. для борьбы с *P. laricella* был интродуцирован в США (Dowden, 1962). Предпочитает нападать на гусениц листовенничной чехлоноски второго возраста, зимует внутри чехлика гусениц третьего возраста и завершает свое развитие в мае (Dowden, 1934). При этом паразитоид задерживает развитие гусениц моли (Dowden, 1934).

Gelis sp. – первичные или вторичные эктопаразитоиды чехлоносок и Microlepidoptera, личинки которых развиваются в коконах (Shaw, 2017). С листовенничными чехлоносками связано около десятка видов рода *Gelis* Thunberg, 1827 (Jagsch, 1973). Известны как геперпаразитоиды Ichneumonidae и Braconidae (Jagsch, 1973). *Scambus* sp. – эктопаразитоиды личинок скрыто живущих насекомых. С *Protocryptis* spp. связаны четыре вида: *S. brevicornis* (Gravenhorst, 1829) (Fulmek, 1962), *S. decorus* Walley 1960, *S. hispae* (Harris, 1835) и *S. transgressus* (Holmgren 1868) (Denton, 1979; Raske, Schooley, 1979). *Diaglyptidea* sp. – эктопаразитоиды (Атанасов и др., 1981). Ранее как паразитоиды *Protocryptis* spp. отмечены не были.

Agathis pumila – высокоспециализированный эндопаразитоид рода *Protocryptis*. Моновольтильный вид. Известен как паразитоид *P. laricella* в Англии, Италии, Австрии, Германии, Сербии (Thorpe, 1933; Thompson, 1945; Fulmek, 1962; Jagsch, 1973; Tabakovic-Tosic et al., 2011), *P. sibiricella* в Московской области (Белова, 1982б; 1987а), Удмуртской Республике (Ермолаев, 2004) и Республике Тыва (Коломиец, 1965; 1980), *P. dahurica* в Восточной Сибири и Дальнем Востоке (Плешанов, 1982; Аннотированный каталог..., 2012). В 1932 г. для борьбы с *P. laricella* был интродуцирован в США (Dowden, 1962). Детальное описание всех стадий развития браконида сделано в работе Ф. Кведнау (Quednau, 1970b). В условиях лаборатории при температуре 16 °С средняя продолжительность жизни браконида составляет 45,6 дня. Паразитоид атакует непаразитированных гусениц чехлоноски первого и второго возраста. При температуре воздуха 25 °С эмбриональное развитие яиц *A. pumila* длится 7 дней. Зимует личинкой второго возраста. Весной вид продолжает развитие и проходит еще три возраста. При температуре воздуха 24 °С стадия куколки длится 8 дней. Потенциальная плодовитость самок около 300 яиц. Спаривание длится около минуты и не является обязательным условием яйцекладки. В условиях лаборатории при средней жизни имаго 22 дня средняя фактическая плодовитость на самку составила 139,8 яиц. При поиске хозяина браконид руководствуется хемо- и вибротаксисами (Quednau, 1970b). Наличие *A. pumila* удлиняет время развития лиственничной чехлоноски до 10–14 дней (Graham, 1948; Cody et al., 1967), что повышает шансы потенциальных гиперпаразитоидов (Jagsch, 1973).

Таблица 4.19. Коэффициенты корреляции между весенней плотностью заселения минёром лиственниц и смертностью от паразитоидов

Вид	1995	1996
Eupelmidae	$r = -0,17$	$r = 0,41$ ***
<i>Cirrospilus pictus</i>	$r = -0,06$	$r = 0,05$
<i>Elachertus fenestratus</i>	$r = -0,45$ ***	–
<i>Chrysocharis nephereus</i>	$r = -0,09$	$r = -0,35$ **
<i>Closterocerus formosus</i>	$r = -0,09$	$r = -0,31$ **
<i>Diadegma laricinella</i>	$r = -0,48$ ***	$r = 0,11$
<i>Gelis</i> sp.	$r = -0,40$ ***	$r = -0,27$ *
<i>Scambus</i> sp.	$r = -0,10$	–
<i>Diaglyptidea</i> sp.	$r = 0,04$	$r = 0,07$
<i>Agathis pumilus</i>	$r = -0,34$ **	$r = -0,10$

Примечание: n – число модельных деревьев; в 1995 г. – $n = 59$, в 1996 г. – $n = 60$. Корреляция достоверна при $P < 0,05$ – *; $P < 0,01$ – **; $P < 0,001$ – ***.

Связь между весенней плотностью заселения минёром лиственниц и смертностью от паразитоидов показана в таблице 4.19. Из нее видно, что в 1995 г. смертность чехлоноски от паразитоидов *Elachertus fenestratus*, *Diadegma laricinella*, *Gelis* sp. и *Agathis pumilus*

достоверно 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.

Общая выживаемость генерации моли 1995–1996 гг. не была связана с плотностью отложенных яиц ($r = -0,02$; $n = 52$; $P > 0,05$) 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.

Возникновение хронических очагов лиственничной чехлоноски приурочено к местам с ухудшенными лесорастительными условиями или участкам леса, подверженным значительной антропогенной нагрузке (Плешанов и др., 1978; Плешанов, 1982; Гайвас, Пантюхова, 2011). Такие очаги часто возникают близ обочин дорог, на окраинах сельскохозяйственных угодий и занимают, как, правило, небольшие территории. Хронические очаги *P. dahurica* отмечены в ряде пунктов Иркутского, Усольского, Ольховского и Казачинско-Ленского районов Иркутской области, в Тункинском аймаке Бурятии, в Джелтулакском районе Амурской области (Плешанов и др., 1978; Плешанов, 1982).

Хронический очаг лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* близ с. Черного Озера сформировался под влиянием регулярного выпаса крупного рогатого скота (Рисунок 4.8). По свидетельству очевидцев, очаг существовал на протяжении более 10 лет. Схожим образом были сформированы очаги, например, *P. dahurica* в лесах Лено-Амгинского междуречья (Центральная Якутия) (Никифорова, Черосов, 2011).

Пастбищная дигрессия оказывает негативное влияние на состояние экосистемы. При этом растительность пастбищ меняется в градиенте интенсивности выпаса. Так, выпас приводит к замене коренных ценозов на сообщества с преобладанием рудеральных или эфемерных компонентов, а также к снижению высоты травостоя, снижению сырой фитомассы и проективного покрытия (Муллагулов и др., 2009; Лебедева и др., 2011). Выпас меняет характеристики почвы: снижаются влажность и содержание гумуса и агрономически ценных агрегатов, а также интенсивность процессов разложения органического вещества, увеличивается плотность верхних горизонтов почвы (Муллагулов и др., 2009; Лебедева и др., 2010; 2011; Булгакова, 2012). Кроме того, с увеличением антропогенного воздействия на экосистему снижается видовое разнообразие микромицетов почвы, меняется их структура, увеличивается численность микромицетов с потенциальными токсикологическими

характеристиками (Марьина-Чермных и др., 2012). Последнее обстоятельство, по мнению авторов, может приводить экосистему в стрессовое состояние.

Экологические механизмы вспышки массового размножения листовенничной чехлоноски *P. sibiricella* при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, связаны с тремя условиями.

1) **Эффективные адаптации минёра к состоянию дерева-хозяина.** Поведение гусениц чехлоноски при питании создает предпосылки длительного функционирования системы «дерево – минёр». С одной стороны, гусеницы старших возрастов чехлоноски частично повреждают хвою листовенницы. С другой – наиболее интенсивное повреждение дерева минёром происходит в весенний и раннелетний периоды. В это время листовенница обладает различными возможностями регенерации (см. главу 4.2.2). В результате поведение гусениц при питании не приводит к необратимому ослаблению и потере резистентности листовенницы к вторичным вредителям. Для сравнения – в случае свободноживущих филлофагов последовательная полная двух-трехкратная дефолиация листовенниц пяденицей Якобсона (*Erannis jacobsoni* Djakonov, 1926) неизменно ведет к гибели деревьев (Плешанов, 1982). Поведение чехлоноски при расселении определяет существование хронического очага моли на одном и том же месте. Низкая лётная активность бабочек и предпочтение ранее поврежденных листовенниц при откладке яиц приводит к повторному заселению деревьев (см. главу 4.2.1).

2) **Антропогенное разрушение эволюционно сложившихся факторов регуляции численности моли.** В 1995 и 1996 гг. нами показана отрицательная и достоверная связь между плотностью заселения чехлоноской и зараженностью паразитоидами минёра. Эта закономерность ранее была выявлена на примере *P. laricella* в Европе (Jung, 1942; Jagsch, 1973) и *P. dahurica* в Восточной Сибири (Плешанов, 1982, стр. 170). 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. На примере чехлоноски *Coleophora pruniella* Clemens, 1861 показано, что основным фактором, ограничивающим количество и эффективность паразитоидов минёра, является недостаток числа альтернативных хозяев (Doner, 1936). Тот же тренд известен и для листовенничной чехлоноски *P. laricella* (Miller, Finlayson, 1977b).

Комплекс паразитоидов *P. sibiricella* в исследуемом очаге имеет только два узких специалиста с одной генерацией в год – *Diadegma laricinella* и *Agathis pumila*. Отсутствие

альтернативных хозяев в весенний и раннелетний период приводит к массовому нападению неспециализированных и поливольтильных паразитоидов *C. pictus* и *Ch. nephereus* на гусениц чехлоноски, уже заселенных *D. laricinella* и *A. pumila*. В результате численность специалистов резко падает, а «неспециалистов» – растёт (1995 и 1996 гг., таблица 4.19). 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.

Локальное антропогенное разрушение комплекса паразитоидов чехлоноски положительно влияет на численность минёра. На примере генерации чехлоноски 1995–1996 гг. было показано, что выживаемость минёра не была связана с плотностью отложенных яиц и составила $12,0 \pm 1,4\%$ от числа отложенных яиц.

3) Постоянная гетерогенность состояния кормового растения в очаге. Общеизвестно, что индивидуальное развитие листовенничной чехлоноски связано с одним деревом-хозяином (Eidmann, 1965, стр. 102). Это определяет существование механизмов регуляции плотности минёра на уровне индивидуальной консорции: как через проявление индуцированных реакций растения, так и через лимит его ассимилирующего аппарата. Смертность гусениц младших возрастов, достоверно связанная с плотностью, максимальна на деревьях с высокой плотностью заселения. Это приводит к асинхронности снижения численности минёра на экологическом пространстве очага. В результате наблюдается ежегодная смена плотности заселения минёром одних и тех же деревьев листовенницы.

На примере 121 модельного дерева в 1995–1996 гг. изучили динамику перехода листовенниц из одной группы заселения в другие. Результаты суммировали в таблице 4.20. Из нее видно, что из деревьев I группы, имевших весной 1995 г. плотность менее 0,25 гус. / бр., 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 гус. / бр.), 5% – в III (0,5–0,75 гус. / бр.) и 2,5% – в IV группу заселения (0,75–1,0 гус. / бр.). 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 гус. / бр.) 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 4.20. Доля модельных деревьев (%), принадлежащих весной 1995 г. к одной группе заселения листовенничной чехлоноской, 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 4.20 демонстрирует наличие двух процессов: повышения плотности заселения на деревьях с малой и уменьшения – на деревьях с большой плотностью. При этом изменение плотности заселения лиственниц минёром из одной крайней группы в другую связан с переходом деревьев через промежуточные диапазоны плотности заселения. Деревья с максимальной плотностью существуют лишь один сезон и на следующий год дополняют пул средне- и слабозаселенных деревьев. В свою очередь слабозаселенные деревья индуцируют незначительную реакцию на повреждение минёром и, по всей вероятности, создают более благоприятные условия для выживания гусениц младших возрастов очередной генерации минёра и приводят к повышению весенней плотности гусениц. Увеличение размеров и плодовитости бабочек моли, наблюдаемое при слабом заселении лиственниц (см. главу 4.2.2), также способствует нарастанию плотности на этих деревьях. Переходы лиственниц из одной группы заселения в другую поддерживают гетерогенность экологического пространства очага и создают перспективу его дальнейшего функционирования.

С одной стороны, гетерогенность состояния растения-хозяина существенно ограничивает количество оптимального кормового ресурса для популяции минёра, с другой стороны – обеспечивает устойчивость и продолжительность взаимодействия системы: «лиственница – чехлоноска». Дефицит корма при увеличении численности минёра приводит к изменению его поведения при яйцекладке и последовательному освоению кормовой базы в направлении от оптимума к пессимуму. Так, наше исследование особенностей распределения мин липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963) при плотности заселения 1 мина на лист позволило выявить на листе липы зоны наибольшего предпочтения при откладке яиц. При плотности 10 мин на лист распределение яиц по листу становится практически равномерным (глава 5.1). Схожие изменения ранее показаны и на примере тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* (Treitschke, 1833) (Полежаев, 1939а). Увеличение плотности *Stigmella nylandriella* (Tengsöröm, 1848) до 18 мин на лист также приводило к появлению равномерного распределения мин по листу рябины (Козлов,

Коричева, 1989). Тоже справедливо и в распределении минёра по кроне дерева-хозяина. Так, дубовая широкоминирующая моль-пестрянка *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) при низкой плотности заселения повреждает верхний ярус деревьев, при высокой – верхний, средний и нижний (Миняйло, 1983). Дубовая одноцветная моль *Tischeria ekebladella* (Bjerkander, 1795) предпочитает откладывать яйца на листья в нижней части кроны деревьев (Баганич, 1964). При высоких плотностях крона дерева заселяется полностью. С повышением плотности распределение мин амурской минирующей моли *A. amurensis* Kuznetsov, 1960 меняется с преобладания верхней части кроны на равномерный по всей кроне дуба (Малахова, Умнова, 1980). Полный и равномерный вариант освоения кормового ресурса может подрывать устойчивость растения-хозяина. Например, реализация скоротечного очага (ППВ) листовенничной чехлоноски *P. sibiricella* приводит к полному и равномерному уничтожению ассимилирующего аппарата по всей кроне листовенницы и к гибели дерева (см. главу 6.1). В исследуемом хроническом очаге гибели растений не происходило.

Несмотря на схожесть экологических механизмов вспышки массового размножения при реализации инвазионной НПВ и НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, первый случай имеет ряд особенностей: 1). нехватка эффективных эволюционно сложившихся форм регуляции в популяциях инвазионного вида со стороны третьего трофического уровня; 2). значительные (а не локальные) площади поражения; 3). значительно более серьезные экологические последствия. Исследование экологических последствий инвазионной НПВ на примере *P. laricella* в Северной Америке (см. главу 1.3.2) показало, что наряду с сокращением числа шишек на дереве, происходило резкое сокращение продуктивности листовенницы (Flowers, Kanaskie, 2007). Так, после четырех-пятилетней сильной дефолиации чехлоноской радиальный прирост листовенниц снижался до 92–94% (с 3 до 0,1 мм) (Tunnock et al., 1969; Tunnock, Ryan, 1985). Кроме того, исследование шести пробных площадей с листовенницей *L. occidentalis* в северном Айдахо, сильно дефолированных в течение четырех лет (с 1969 по 1972 гг.) минёром, показало гибель $15,9 \pm 5,1\%$ деревьев (Tunnock, 1972). Причиной гибели ослабленных растений стало нападение на них усача *Tetropium velutinum* LeConte, 1869 и / или инфицирование корней патогенами. Схожим образом ксилофаги заселяли хронически повреждаемую чехлоноской *P. sibiricella* листовенницу *L. sibirica* в Кыргызстане (Габрил, 2001).

Исследование позволило выявить три варианта затухания хронических очагов листовенничной чехлоноски *P. sibiricella*. Первый связан с межвидовыми конкурентными взаимоотношениями минёра со свободноживущими насекомыми-филлофагами. Так, в начале

июня 1995 г. на месте хронического очага моли к северо-западу от с. Черное Озеро наблюдали вспышку массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908). Весенняя плотность заселения лиственниц минёром составляла до 0,5 гус. / бр., сибирского шелкопряда – более 1000 гусениц на дерево. В результате полной дефолиации лиственниц шелкопрядом все гусеницы чехлоноски погибли.

Второй вариант определен косвенным влиянием патогенов лиственницы. В 1997 г. в период внедрения гусениц первого возраста в хвою (конец июля – начало августа) в лиственничнике с весенней плотностью заселения минёром до 0,3 гус. / бр. наблюдали образование очага шютте лиственницы (*Rhabdocline laricis* (Vuill.) J.K. Stone, 2014). Степень поражения деревьев патогеном составила 75% и более. В результате преждевременного опадания хвои на этой площади показатели плотности чехлоноски были снижены до нуля.

Третий вариант связан с экстремальным проявлением абиотических факторов. Согласно данным ближайшей метеостанции (районный центр Шира) (40 км на юго-восток от места исследований) 27 августа 1996 г. средняя температура ночью опустилась до 0,9 °С, 28, 29, 30 и 31 августа – 1,0, 4,0, 3,5, и 5,0 °С соответственно. Ранние заморозки привели к преждевременному опадению хвои лиственницы вместе с находившимися внутри неё гусеницами третьего возраста. При этом сами гусеницы были живы. Они не успели сделать чехлики и остаться на дереве. В результате плотность зимующих гусениц третьего возраста была снижена в 6,7 раза по сравнению с аналогичным показателем предыдущей генерации. Если в 1995 г. плотность гусениц третьего возраста, вышедших из игл, составила $0,57 \pm 0,05$ ($n = 119$), то в 1996 г. – только $0,085 \pm 0,006$ гус. / бр. ($n = 126$). Схожее явление было описано в 1969–1970 гг. на примере лиственничной чехлоноски *P. laricella* в высокогорных районах Австрии (Jagsch, 1973). Роль раннего заморозка в динамике минёра показано и на других примерах. Так, ранний заморозок (–3.0 °С) 24 сентября 1973 г. в Донецкой области Украины привел к 100% смертности гусениц третьего и 96,5% смертности четвертого возраста третьего поколения нижнеесторонней минирующей яблонной моли *Phyllonorycter pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) (Опаренко, 1975).

После экономического кризиса 1998 г. поголовье крупного рогатого скота (более 200 голов), повреждавшего лесостепной лиственничник близ с. Черного Озера, было сокращено и возобновления существования очага больше не происходило.

4.3. Заключение

Вспышка массового размножения аборигенного вида при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания факторов, может иметь продолжительный характер за счет более длительного (чем при ППВ) периода существования эруптивной плотности вида (фаза кульминации). Эта ситуация приводит к возникновению хронических очагов. Существование вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, связано с тремя условиями.

1. Эффективность адаптаций минёра к состоянию кормового растения.

1.1. Индивидуальное развитие *Ph. populifoliella* и *P. sibiricella* связано с одним деревом-хозяином, что обеспечивает регуляцию плотности консумента за счет преждевременного опадения пораженных листьев и / или внутривидовой конкуренции.

1.2. Питание гусениц моли не приводит к гибели дерева, что оказывает влияние на продолжительность взаимоотношений в системе «растение – филлофаг».

1.3. Слабая миграционная способность минёров обеспечивает повторное заселение кормовых растений и относительное постоянство границ очага.

2. Постоянная гетерогенность состояния кормовых растений в очаге.

2.1. Разнородность проявления регуляционных факторов в рамках всего экологического пространства очага.

2.2. Смена заселенности деревьев во времени.

3. Антропогенное влияние на выживаемость моли. 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 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.

Двадцать видов (*Pteromalus semotus*, *Cirrospilus elongatus*, *Elachertus fenestratus*, *E. gallicus*, *Phaenocarpa 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*) впервые указаны в качестве паразитоидов *Ph. populifoliella*.

Четыре вида (*Elachertus fenestratus*, *Chrysocharis nephereus*, *Neochrysocharis formosus*, *Diadegma laricinellum*) впервые отмечены в качестве паразитоидов листовенничной чехлоноски *P. sibiricella*.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ 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., 2025.

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

5.1. Особенности биологии *Ph. issikii* во вторичном ареале минёра

Липовая моль пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) – инвазионный вид дальневосточного происхождения (Kirichenko et al., 2022; Lu et al., 2022). Вторичный ареал этого минёра охватывает значительную часть липовых насаждений Европы, РФ и Кавказа (Ермолаев, Рублёва, 2017; Kirichenko et al., 2017; 2022). Минёр в течение сезона дает две генерации (глава 2.1.3). Сроки лёта *Ph. issikii* в разных частях ареала вида представлены в приложении 16. Из приложения видно, что лёт бабочек первого поколения минёра во вторичном ареале варьирует от июня (страны Европы) до июля (большинство территорий РФ). Для второго поколения – с августа до сентября (для большинства территорий). В ряде мест (например, в Ленинградской (Тимофеева, 2014), Московской (Козлова, 2006; Гниненко, Козлова, 2007), Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2008) областях) второе поколение минёра многочисленнее первого.

Важнейшее влияние на развитие генераций *Ph. issikii* оказывает географическое положение местообитания конкретной популяции минёра. Разная теплообеспеченность территорий может существенно сдвигать сроки развития поколения моли. Например, г. Уфа (54°74' с.ш., 55°96' в.д.) на 365 км южнее г. Перми (58°01' с.ш., 56°22' в.д.) и 80 км севернее села Толбазы (54°01' с.ш., 55°89' в.д.). Как видно из рисунка 5.1 в 2019 г. максимум выхода бабочек уфинской и толбазинской популяций отличаются на сутки, тогда как уфинской и пермской популяций – уже 12 суток. Значительный интерес представляет изменчивость циклов развития минёра в конкретном регионе.

Изменчивость количества генераций на северной границе распространения моли отмечено в Ярославской области (Клепиков, 2005) и Удмуртской Республике (Ермолаев, Мотошкова, 2008). В зависимости от погодных условий здесь бывает либо одно, либо два поколения минёра. При этом в Удмуртии первое поколение всегда значительно более многочисленное, чем второе. Например, в 2015 г. количество мин второго поколения составило не более 30–40% от количества первого. Преобладание одной генерации *Ph. issikii* было отмечено и для популяций минёра г. Екатеринбурга (Богачева и др., 2018; Ермолаев и др., 2019), Тюмени, Омска и Новосибирска (Ермолаев и др., 2023) (Рисунок 5.2).

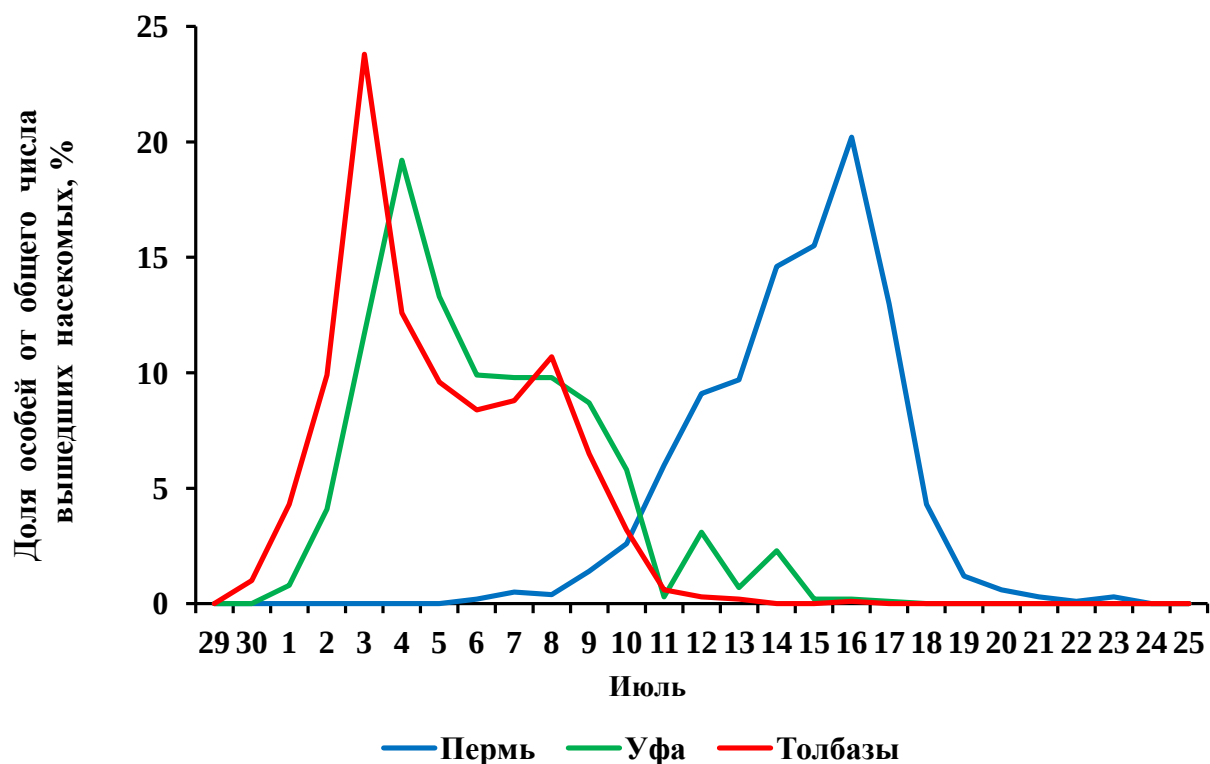


Рисунок 5.1. Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* в пермской ($n = 2170$), уфинской ($n = 1075$) и толбазинской ($n = 1127$) популяциях минёра (2019 г.) (по: Ермолаев, Домрачев, 2020)

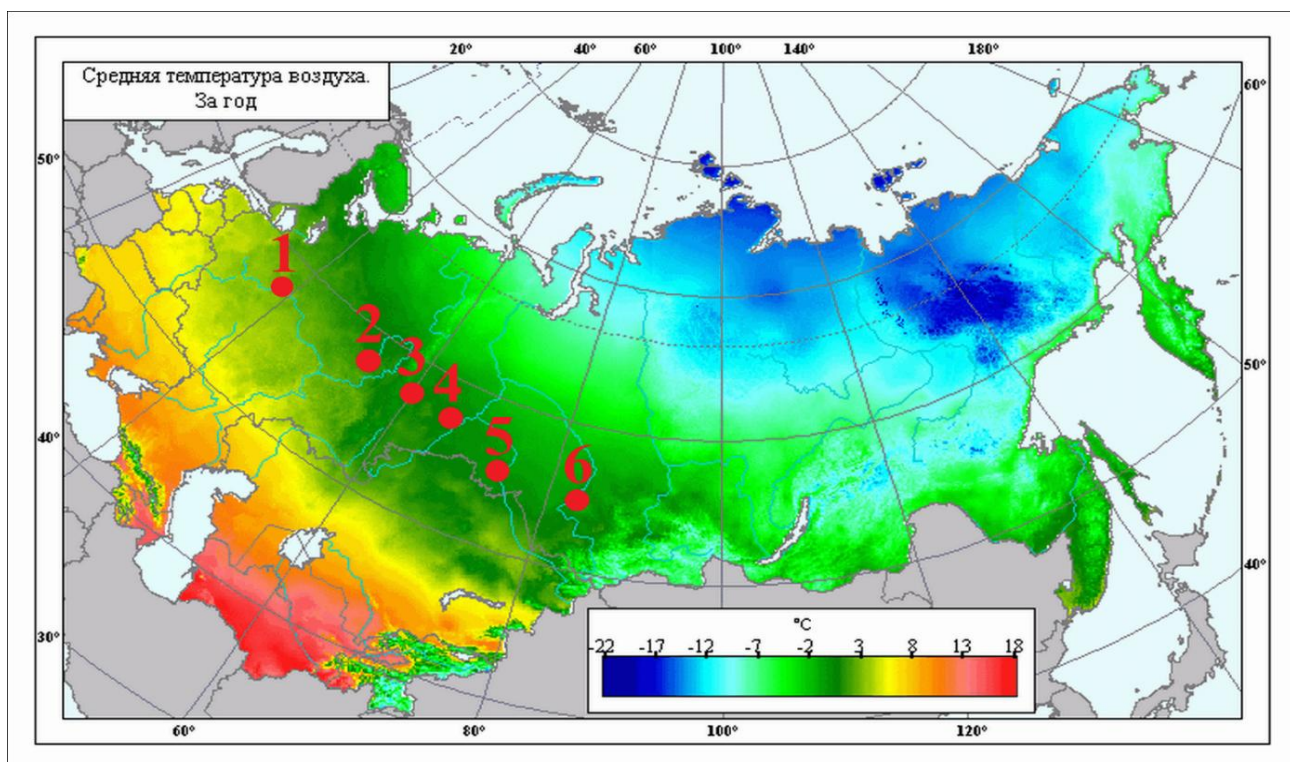


Рисунок 5.2. Территория с преобладанием одной генерации *Ph. issikii* (красные точки: 1 – г. Ярославль, 2 – г. Ижевск, 3 – г. Екатеринбург, 4 – г. Тюмень, 5 – г. Омск, 6 – г. Новосибирск) (И.В. Ермолаев: ориг.)

Наше исследование, проведенное в 2001–2005 гг. на трех пробных площадях г. Ижевска, показало, что средняя продолжительность развития первой генерации моли сопоставима у разных полов и варьирует от $48,1 \pm 0,1$ (пробная площадь № 1, 2004 г., самки) до $67,0 \pm 0,1$ дней (пробная площадь № 3, 2001 г., самцы) (Таблица 5.1). 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 с различиями текущих погодных условий. Таким образом, продолжительность развития первого поколения *Ph. issikii* в Удмуртии – 6–9 недель. В то время как в Центральной Европе этот показатель составляет всего 5–7 недель (Šefrová, 2002).

Таблица 5.1. Продолжительность развития (дни) первой генерации *Ph. issikii* близ г. Ижевска в 2001–2005 гг.

Пробная площадь	Пол	2001	2002	2003	2004	2005
№ 1	♂	$65,5 \pm 0,1$ $n = 1173$	$62,5 \pm 0,1$ $n = 578$	$56,6 \pm 0,1$ $n = 1010$	$48,3 \pm 0,1$ $n = 710$	$60,5 \pm 0,1$ $n = 876$
	♀	$65,3 \pm 0,1$ $n = 1081$	$62,4 \pm 0,1$ $n = 636$	$56,5 \pm 0,1$ $n = 936$	$48,1 \pm 0,1$ $n = 806$	$60,2 \pm 0,1$ $n = 768$
№ 2	♂	$63,8 \pm 0,1$ $n = 958$	$64,8 \pm 0,1$ $n = 614$	$57,7 \pm 0,1$ $n = 862$	$50,4 \pm 0,1$ $n = 828$	$60,7 \pm 0,1$ $n = 795$
	♀	$63,7 \pm 0,1$ $n = 943$	$64,6 \pm 0,1$ $n = 587$	$57,5 \pm 0,1$ $n = 879$	$50,3 \pm 0,1$ $n = 835$	$60,5 \pm 0,1$ $n = 768$
№ 3	♂	$67,0 \pm 0,1$ $n = 439$	$61,5 \pm 0,1$ $n = 673$	$55,3 \pm 0,1$ $n = 1097$	$48,8 \pm 0,1$ $n = 800$	$59,5 \pm 0,1$ $n = 758$
	♀	$66,9 \pm 0,1$ $n = 455$	$61,4 \pm 0,1$ $n = 608$	$55,2 \pm 0,1$ $n = 1073$	$48,7 \pm 0,1$ $n = 797$	$59,2 \pm 0,1$ $n = 707$

Полученные материалы позволили рассчитать сумму эффективных температур, необходимую для развития первой генерации липовой моли-пестрянки близ г. Ижевска в 2001–2005 гг. (Таблица 5.2). Расчеты сделаны для нижних порогов развития 7, 8, 9 и 10 °С. Средняя сумма эффективных температур (при нижней пороговой температуре 10 °С) за пять лет 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, при 9, 8 и 7 – $136,3 \pm 1,9$, $157,1 \pm 2,1$ и $177,9 \pm 2,3$ °С соответственно. 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 $117,1 \pm 1,2$ °C, при 9, 8 и 7 – $129,9 \pm 1,3$, $142,7 \pm 1,5$ и $155,5 \pm 1,6$ °C соответственно.

Таблица 5.2. Сумма эффективных температур (°C), необходимая для развития первой генерации *Ph. issikii* близ г. Ижевска в 2001–2005 гг.

Нижний порог развития	Пол	2001	2002	2003	2004	2005
Пробная площадь № 1						
10 °C	♂	$268,5 \pm 0,6$ $n = 1173$	$324,0 \pm 0,4$ $n = 578$	$304,5 \pm 0,5$ $n = 1010$	$313,0 \pm 0,5$ $n = 710$	$322,7 \pm 0,2$ $n = 876$
	♀	$266,9 \pm 0,6$ $n = 1081$	$323,3 \pm 0,3$ $n = 636$	$303,9 \pm 0,5$ $n = 936$	$311,4 \pm 0,5$ $n = 806$	$322,2 \pm 0,2$ $n = 768$
9 °C	♂	$329,8 \pm 0,7$ $n = 1173$	$374,6 \pm 0,5$ $n = 578$	$352,9 \pm 0,6$ $n = 1010$	$357,9 \pm 0,5$ $n = 710$	$382,2 \pm 0,3$ $n = 876$
	♀	$327,8 \pm 0,7$ $n = 1081$	$373,8 \pm 0,4$ $n = 636$	$352,3 \pm 0,6$ $n = 936$	$356,1 \pm 0,5$ $n = 806$	$381,4 \pm 0,3$ $n = 768$
8 °C	♂	$393,9 \pm 0,8$ $n = 1173$	$426,5 \pm 0,6$ $n = 578$	$404,3 \pm 0,6$ $n = 1010$	$404,0 \pm 0,6$ $n = 710$	$442,5 \pm 0,3$ $n = 876$
	♀	$391,8 \pm 0,8$ $n = 1081$	$425,5 \pm 0,5$ $n = 636$	$403,6 \pm 0,6$ $n = 936$	$402,1 \pm 0,6$ $n = 806$	$441,4 \pm 0,3$ $n = 768$
7 °C	♂	$458,4 \pm 0,9$ $n = 1173$	$479,1 \pm 0,7$ $n = 578$	$458,5 \pm 0,7$ $n = 1010$	$450,3 \pm 0,7$ $n = 710$	$502,8 \pm 0,4$ $n = 876$
	♀	$456,1 \pm 0,9$ $n = 1081$	$477,9 \pm 0,6$ $n = 636$	$457,7 \pm 0,7$ $n = 936$	$448,1 \pm 0,6$ $n = 806$	$501,4 \pm 0,4$ $n = 768$
Пробная площадь № 2						
10 °C	♂	$258,1 \pm 0,4$ $n = 958$	$336,6 \pm 0,7$ $n = 614$	$313,5 \pm 0,7$ $n = 862$	$333,2 \pm 0,6$ $n = 828$	$323,1 \pm 0,2$ $n = 795$
	♀	$257,4 \pm 0,4$ $n = 943$	$335,2 \pm 0,7$ $n = 587$	$312,1 \pm 0,7$ $n = 879$	$332,2 \pm 0,5$ $n = 835$	$322,6 \pm 0,2$ $n = 768$
9 °C	♂	$317,9 \pm 0,5$ $n = 958$	$389,4 \pm 0,8$ $n = 614$	$363,1 \pm 0,8$ $n = 862$	$380,2 \pm 0,6$ $n = 828$	$382,7 \pm 0,3$ $n = 795$
	♀	$317,2 \pm 0,5$ $n = 943$	$387,8 \pm 0,8$ $n = 587$	$361,5 \pm 0,8$ $n = 879$	$379,0 \pm 0,6$ $n = 835$	$382,1 \pm 0,2$ $n = 768$
8 °C	♂	$380,2 \pm 0,6$ $n = 958$	$443,6 \pm 1,0$ $n = 614$	$415,6 \pm 0,8$ $n = 862$	$428,5 \pm 0,7$ $n = 828$	$443,1 \pm 0,3$ $n = 795$
	♀	$379,3 \pm 0,6$ $n = 943$	$441,8 \pm 0,9$ $n = 587$	$413,8 \pm 0,8$ $n = 879$	$427,2 \pm 0,6$ $n = 835$	$442,3 \pm 0,3$ $n = 768$
7 °C	♂	$443,0 \pm 0,7$ $n = 958$	$498,5 \pm 1,1$ $n = 614$	$470,9 \pm 0,9$ $n = 862$	$476,9 \pm 0,7$ $n = 828$	$503,7 \pm 0,4$ $n = 795$
	♀	$442,0 \pm 0,6$ $n = 943$	$496,5 \pm 1,1$ $n = 587$	$469,0 \pm 0,9$ $n = 879$	$475,5 \pm 0,7$ $n = 835$	$502,7 \pm 0,4$ $n = 768$
Пробная площадь № 3						
10 °C	♂	$275,9 \pm 0,8$ $n = 439$	$320,6 \pm 0,3$ $n = 673$	$293,1 \pm 0,5$ $n = 1097$	$317,5 \pm 0,5$ $n = 800$	$320,6 \pm 0,2$ $n = 758$
	♀	$275,5 \pm 0,8$ $n = 455$	$320,2 \pm 0,3$ $n = 608$	$292,1 \pm 0,5$ $n = 1073$	$317,3 \pm 0,5$ $n = 797$	$320,1 \pm 0,2$ $n = 707$
9 °C	♂	$338,8 \pm 0,9$ $n = 439$	$370,2 \pm 0,4$ $n = 673$	$340,3 \pm 0,5$ $n = 1097$	$362,9 \pm 0,5$ $n = 800$	$379,1 \pm 0,2$ $n = 758$

	♀	337,9 ± 1,0 n = 455	369,6 ± 0,4 n = 608	339,0 ± 0,6 n = 1073	362,6 ± 0,5 n = 797	378,3 ± 0,3 n = 707
8 °C	♂	404,4 ± 1,1 n = 439	421,1 ± 0,5 n = 673	390,4 ± 0,6 n = 1097	409,5 ± 0,6 n = 800	438,4 ± 0,3 n = 758
	♀	403,7 ± 1,1 n = 455	420,5 ± 0,5 n = 608	389,0 ± 0,6 n = 1073	409,2 ± 0,6 n = 797	437,2 ± 0,3 n = 707
7 °C	♂	470,4 ± 1,2 n = 439	472,7 ± 0,5 n = 673	443,3 ± 0,6 n = 1097	456,3 ± 0,6 n = 800	497,7 ± 0,4 n = 758
	♀	469,6 ± 1,2 n = 455	471,9 ± 0,6 n = 608	441,8 ± 0,7 n = 1073	456,0 ± 0,6 n = 797	496,2 ± 0,4 n = 707

Таблица 5.3. Сроки развития, количество генераций и плотность заселения липы (мин на 100 листьев) *Ph. issikii* на пробной площади № 4

Год	Дата раскрытия листьев липы	Дата, когда набирается 307 °C (при нижней пороговой температуре 10 °C)	Количество генераций моли	Плотность заселения липы первым поколением моли
2001	5 мая	15 июля	1	42,2 ± 3,8
2002	15 мая	13 июля	1	135,6 ± 10,3
2003	18 мая	14 июля	1	301,9 ± 11,7
2004	19 мая	6 июля	1	634,8 ± 18,8
2005	9 мая	2 июля	1	505,0 ± 16,3
2006	17 мая	28 июня	2	584,3 ± 18,4
2007	16 мая	3 июля	1	100,6 ± 6,6
2008	16 мая	12 июля	1	150,5 ± 9,6
2009	17 мая	9 июля	1	317,7 ± 12,6
2010	11 мая	25 июня	2	57,0 ± 4,4
2011	22 мая	6 июля	1	1,6 ± 0,4
2012	29 мая	3 июля	1	52,3 ± 4,6
2013	15 мая	26 июня	2	212,7 ± 12,3
2014	13 мая	2 июля	1	146,1 ± 10,8
2015	8 мая	22 июня	2	597,1 ± 19,6
2016	5 мая	26 июня	2	99,6 ± 7,0
2017	20 мая	21 июля	1	101,9 ± 9,6
2018	18 мая	9 июля	1	647,2 ± 19,8
2019	11 мая	7 июля	1	423,3 ± 9,7
2020	9 мая	10 июля	1	400,8 ± 14,2
2021	10 мая	18 июня	2	518,2 ± 12,7
2022	14 мая	12 июля	1	113,6 ± 3,8
2023	4 мая	1 июля	1	537,7 ± 17,4
2024	15 мая	28 июня	2	0*
2025	9 мая	23 июня	2	5,8 ± 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 5.3). В случае, если это происходило в июле

(Рисунки 5.3, 5.4 и 5.5), 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 (Рисунок 5.6). В городах бабочки были отмечены на чердаках (Осипова, 1992; Состояние..., 2004), в нежилых помещениях (Беднова, Белов, 1999; Состояние..., 2004), в щелях железнодорожного вагона (Синчук, Сауткин, 2016), в поленницах дров (Осипова, 1992; 1995). При формировании второго поколения *Ph. issikii* в Удмуртии 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).

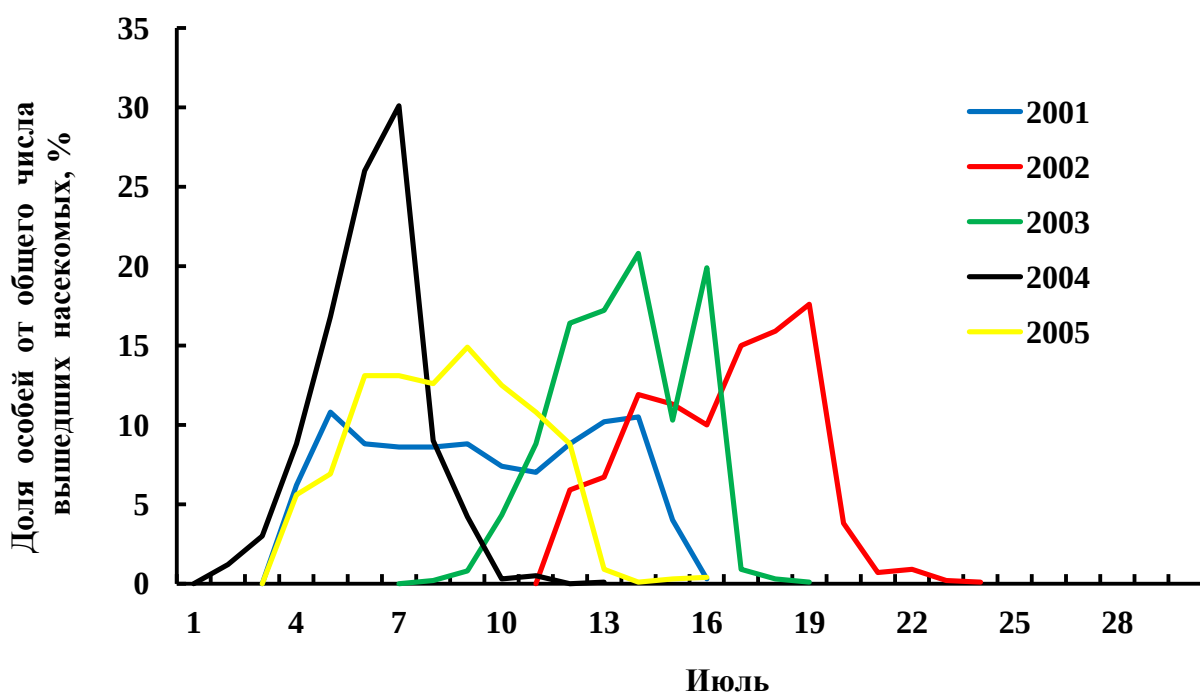


Рисунок 5.3. Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на пробной площади № 1 в 2001–2005 гг. Примечание: при расчете в 2001 г. $n = 2254$, в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. — $n = 1222$, $n = 1953$, $n = 1508$ и $n = 1643$ соответственно (по: Ермолаев, Домрачев, 2020)

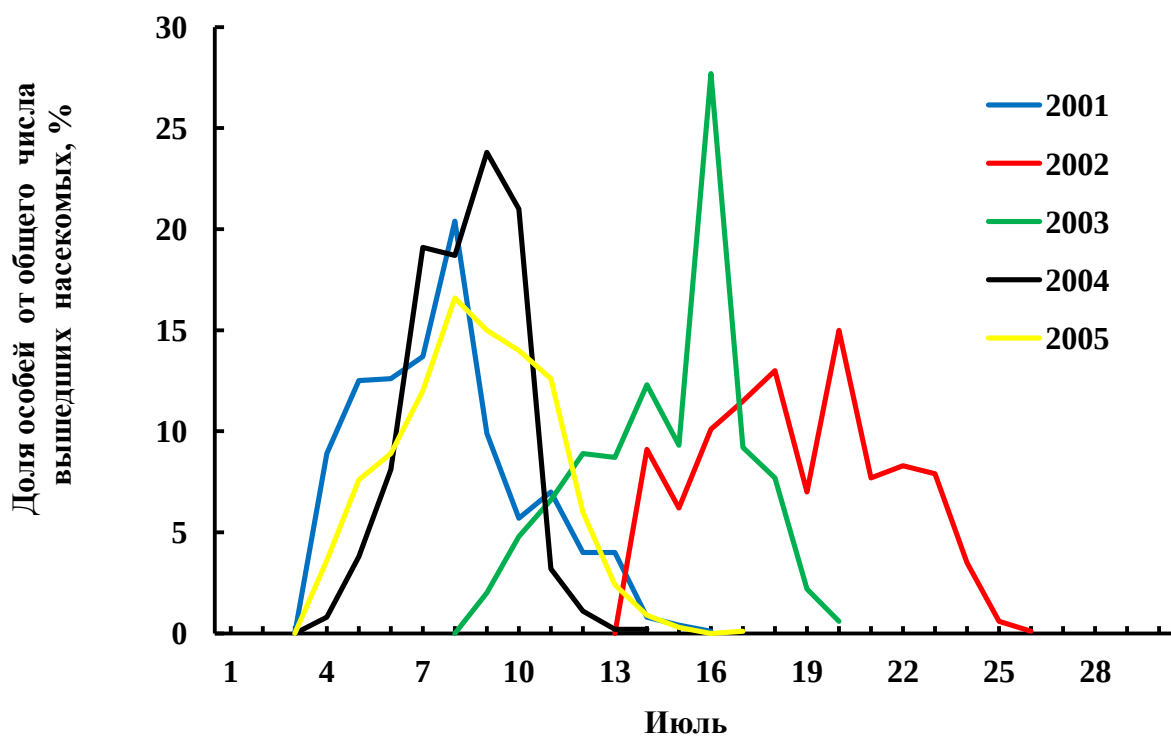


Рисунок 5.4. Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на пробной площади № 2 в 2001–2005 гг. Примечание: при расчете в 2001 г. $n = 1911$, в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. – $n = 1211$, $n = 1761$, $n = 1669$ и $n = 1555$ соответственно (по: Ермолаев, Домрачев, 2020)

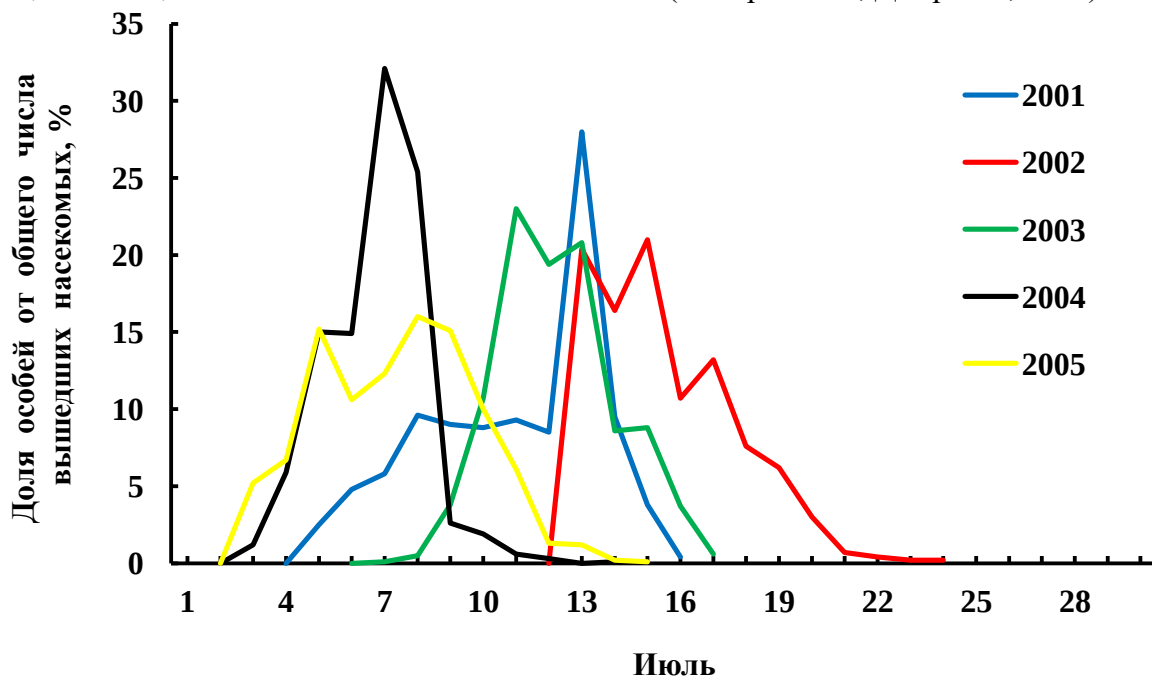


Рисунок 5.5. Динамика выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на пробной площади № 3 в 2001–2005 гг. Примечание: при расчете в 2001 г. $n = 894$, в 2002, 2003, 2004 и 2005 гг. – $n = 1292$, $n = 2171$, $n = 1598$ и $n = 1465$ соответственно (по: Ермолаев, Домрачев, 2020)



Рисунок 5.6. Бабочки *Ph. issikii*, ушедшие в диапаузу в начале августа на обратной стороне коры сухостойной ели (пробная площадь № 4, 5.08.2018) (фото И.В. Ермолаев)

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 5.3). 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. Так, лабораторное исследование генерации минёра *Phyllonorycter ringoniella* (Matsumura, 1931), выращенной в контролируемых условиях при семи вариантах постоянной температуры,

показало, что при снижении температуры воздуха с 32,3 до 15,6 °С продолжительность жизни самки росла с 6,3 до 18,3 дней, фактическая плодовитость – с 9,9 до 65,2 яиц, количество яиц, отложенных в течение суток – с 1,7 до 3,6 шт. (Geng, Jung, 2017). В результате падения фактической плодовитости происходит существенное снижение количества образованных мин (максимум – 30–40% от их весеннего количества).

2. Выживаемость второй генерации *Ph. issikii* существенно ниже, чем у первой. Тоже было показано при исследовании представителей других *Phyllonorycter*, развивавшихся в 1974 г. на дубе и березе в графстве Чешир (Англия) (Askew, Shaw, 1979a). 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., 2018б). Некоторое количество 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).

При серьезной нехватке эффективных факторов регуляции численности *Ph. issikii* во вторичном ареале (Ермолаев, 2014б; Ермолаев, Рублева, 2017) и, как следствие, выживаемости генераций от 53,2 до 89% (Ермолаев и др., 2011а; 2018б; 2019) локальное направление динамики минёра зависит от числа зимующих бабочек. Количество зимующих особей, обеспечивающее рост плотности популяции минёра на территории Удмуртии, образуется при реализации моновольтильного цикла развития вида.

На той части ареала *Ph. issikii*, где моль успевает дать две генерации, средняя плотность заселения липы минёром относительно невысока. Так, в г. С.-Петербурге за более чем двадцатилетнюю историю наблюдений максимальная плотность заселения липы *Ph. issikii* была в 2013 г. – до 2 мин на лист (Селиховкин и др., 2020б). Так, исследование, проведенное близ п. Рамонь (Воронежская область) в 1987–1988 гг. (Козлов, 1991), выявило,

что плотность заселения липовых насаждений *Ph. issikii* составила 2–4 и 4–6 мин на лист соответственно. В 1990 г. повторное изучение этого места показало значительное снижение плотности моли (Орлинский и др., 1991). В конце 2021 г. в липовых насаждениях *T. cordata* национального парка «Нарочанский» (Беларусь) средняя плотность заселения листьев дерева вторым поколением минёра составила от 1,2 до 1,9 мин на лист (Рогинский и др., 2021).

Первые перезимовавшие бабочки могут появляться ранней весной до схода снега. Наше наблюдение в конце апреля 2017 г. в насаждениях г. Ижевска показало наличие бабочек при величине снежного покрова 30–40 см. При этом значительное их количество было обнаружено на прогреваемых (7 °С и выше) участках коры хвойных деревьев: на ели, сосне, пихте и лиственнице. Под пологом леса появление моли задерживается (Осипова, 1992). В массе бабочки *Ph. issikii* появляются перед распусканием почек липы при температуре воздуха около 10 °С. В Киеве это происходило в третьей декаде апреля (Сильчук и др., 2016), в Харькове (Meshkova et al., 2013), а также в Подмосковье – в конце апреля, начале мая (Осипова, 1990; 1992; 1995; Беднова, Белов, 1999), в Удмуртии – обычно в начале мая.

Спаривание бабочек происходит до появления листьев липы. Так, ранней весной 2016 г. под г. Ижевском спаривающихся бабочек *Ph. issikii* наблюдали уже 22 апреля, в то время как появление листьев липы произошло только к 5 мая. Поздней весной 2017 г. – 16 и 20 мая соответственно. Начало спаривания моли фенологически совпадало с началом цветения медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort. (1865)), ветрениц алтайской (*Anemone altaica* Fischer ex C.A. Meyer, 1830) и лютичной (*A. ranunculoides* L., 1753).

Моли активно летают в вечером и ночью (Šefrová, 2003; Мищенко, 2011), а также днём под пологом леса при температуре воздуха выше 15 °С. Бабочки положительно реагируют на свет (Клепиков, 2005; Барышникова, Дубатов, 2007; Ластухин, 2010). Днём большинство молей сидит на стволах деревьев. При высокой температуре воздуха бабочки собираются на теневой стороне дерева (Беднова, Белов, 1999).

Потенциальная плодовитость самок первого поколения относительно невелика. Так, в Московской области этот показатель составлял $28,3 \pm 1,0$ яиц (максимум – 52 яйца, минимум – 10), а самок второго поколения, вылетевших с зимовки – $17,0 \pm 0,7$ яиц (максимум – 36 яиц, минимум – 7 яиц) (Осипова, 1990). Согласно другим данным (Белова и др., 1998; Беднова, Белов, 1999), плодовитость самок варьировала от 8 до 38 яиц, в среднем составляет 18 яиц. Реализованная плодовитость *Ph. issikii* французской популяции была около 20 яиц (Beguinot, 2016).

Самки *Ph. issikii* откладывают яйца по одному на нижнюю поверхность листа. Первые яйца минёра на листьях липы были выявлены в г. Харькове во второй декаде мая (Meshkova et



Рисунок 5.7. Повреждения, нанесенные гусеницами *Ph. issikii* листьям *Tilia cordata* (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 5.8. Верхнесторонняя мина *Ph. issikii* (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 5.9. Экзувий куколки *Ph. issikii* (фото И.В. Ермолаев)

al., 2013), в Удмуртии – в конце мая, начале июня. Эмбриональное развитие минёра в Чехии составило 4–8 (Šefrová, 2002), в Удмуртии – до 10–12 дней.

Гусеницы первого возраста вгрызаются в мезофилл листа и образуют змеевидную часть мины. В дальнейшем происходит формирование пятновидной части, которая постепенно разрастается и поглощает змеевидную. В результате образуются овальные нижнесторонние складчатые мины (Рисунок 5.7). Экскременты гусеницы в них собраны в комок. Сверху листа мина становится заметна лишь на последних возрастах гусеницы. По всему вторичному ареалу *Ph. issikii* можно встретить верхнесторонние мины *Ph. issikii* (Рисунок 5.8). Например, такие мины находили в Приднестровье (Антюхова, 2010б; Антюхова, Мешкова, 2011), в Харьковской (Мешкова, Микулина, 2010), Ульяновской (Мищенко, 2011; Yefremova, Mishchenko, 2012), Томской (Конусова и др., 2019) областях. По данным Х. Сефровой (Šefrová, 2002), на долю верхнесторонних приходится не более 0,5% всех мин.

Окукливание происходит в мине. В лабораторных условиях при температуре воздуха 25 °С продолжительность стадии куколки составляет 6 дней, при 20 °С – 8 (Šefrová, 2002). В естественных условиях продолжительность стадии куколки составляет 10–15 дней. При выходе имаго куколка прорывает нижний эпидермис листа и появляется на 2/3 над его поверхностью (Рисунок 5.9). После выхода из куколки бабочка способна активно летать уже через 2–3 часа (Мищенко, 2011).

Поведение бабочек *Ph. issikii* при разлете. Наша попытка экспериментально оценить дальность разлета моли показала, что лёт бабочек начинался в вечернее время (после 19 ч), когда на точечный источник начинала падать тень от деревьев с опушки леса. Массовый лёт наблюдали с 20 до 21 ч. Последние бабочки покидали источник к 22 ч. Лёт бабочек прекращался при температуре воздуха ниже 15 °С.

Большинство взлетающих бабочек стремительно набирало высоту, используя восходящие от земли потоки воздуха. При такой особенности лёта лишь отдельные особи попадали в ловушки, расположенные на расстоянии 10 и 25 м. В ловушки, расположенные на расстоянии 50 и 75 м, попало только по одному экземпляру моли. Использование восходящих от земли потоков воздуха позволяет бабочкам липовой моли-пестрянки перемещаться на значительные расстояния.

Особенности распределения *Ph. issikii* в насаждении. Особенности распределения чешуекрылых-минёров в насаждениях зависит от состава последних, а также от вертикальной и горизонтальной структуры слагающих насаждения компонентов. В первичном ареале липовая моль-пестрянка была отмечена в долинных широколиственных

лесах и дубравах с участием липы (Ермолаев, 1977). Во вторичном ареале минёра часто характеризовали как эвритопный вид. Это было отмечено, например, для Тульской области (Барышникова, Большаков, 2004) и Республики Башкортостан (Баянов и др., 2015). Однако дальнейшие исследования позволили выявить более детальные особенности распределения моли. Так, в Подмосковье было показано предпочтение молью высокополнотных (Осипова, 1992), а также припойменных насаждений (Осипова, 1995). В Ярославской области вид был обычен в лесах с примесью широколиственных пород (Клепиков, 2005). В Республике Мордовия минёр был обнаружен в смешанных и лиственных лесах (Сусарев, 2014). В Среднем и Нижнем Поволжье моль предпочитала парки в населенных пунктах (Аникин и др., 2016). В Приднестровье минёр был выявлен только в более влажной агроклиматической зоне (Антюхова, 2010б). В Чехии и Словакии моль предпочитала затененные древостои на высоте около 600 (Šefrová, 2002), в Румынии – около 700 м над уровнем моря (Kovács et al., 2006). Исследование распределения *Ph. issikii* в разных местах Словении также показало, что плотность заселения липы минёром выше в предгорных и горных районах (Jugč, 2012).

Наше исследование, проведенное в августе 2007 г. в Завьяловском лесничестве под г. Ижевском, показало наличие липовой моли-пестрянки в липовом подлеске насаждений разного состава (Таблица 5.4). Максимальные плотности были отмечены в сомкнутых липняках (площади № 3, 13, 14) и ельниках (площади № 7, 11, 15). Поэтому можно предположить предпочтение молью этого вида затененных участков древостоя. Распределение средней плотности мин липовой моли-пестрянки было положительно и достоверно связано с полнотой насаждения ($r = 0,56$; $n = 15$; $P < 0,05$). Предпочтение минёра более плотных древостоев было отмечено также на примере зелёных насаждений г. Харькова (Мешкова, Мікуліна, 2012) и Минска (Шибанова и др., 2017).

Таблица 5.4. Плотность заселения *Ph. issikii* (мин на 100 листьев) деревьев липы в подлеске в насаждениях разного состава Нагорного участкового лесничества Завьяловского лесничества

№ пробной площади	Координаты, с.ш., в.д.	Структура*	Полнота древостоя	Плотность моли
1	56°56', 53°07'	8Ос2Е / 7Лп2Кл1Е	0,4	6,5 ± 1,2
2	56°56', 53°07'	9Лп1Е / 9Лп1П	0,4	3,8 ± 0,8
3	56°55', 53°07'	8Лп1Е1Ос / 8Лп2Кл	0,7	83,1 ± 9,0
4	56°55', 53°07'	8Лп1Е1Ос / 8Лп1Е1Кл	0,7	35,9 ± 4,2
5	56°55', 53°07'	5Лп3Ос1Е1Б / 9Лп1Ос	0,7	62,7 ± 7,8
6	56°54', 53°08'	5Лп3Е2Б / 9Лп1Е	0,4	16,0 ± 4,8
7	56°54', 53°09'	9Е1Б / 9Лп1Е	0,9	66,8 ± 9,3
8	56°54', 53°09'	10Б / 9Лп1Е	0,3	2,5 ± 1,2

9	56°54', 53°10'	4Е4С2Б / 9Лп1Е	0,5	8,5 ± 1,8
10	56°54', 53°10'	10С / 10Лп	0,7	4,8 ± 1,8
11	56°54', 53°10'	6Е3Лп1Ос / 9Лп1П	0,6	72,7 ± 8,6
12	56°54', 53°11'	10С / 10Лп	0,7	58,3 ± 4,2
13	56°53', 53°10'	8Лп1П1Е / 8Лп1Е1П	0,8	105,5 ± 10,6
14	56°53', 53°10'	7Лп2Е1Ос / 6Лп2Е2П	0,6	128,5 ± 12,9
15	56°53', 53°10'	7Е2П1Лп / 4П6Лп	0,7	79,4 ± 11,4

Примечание: * – в числителе – состав древостоя, в знаменателе – состав подроста. Во всех случаях $n = 10$.

Особенности расселения *Ph. issikii* в кроне дерева. Распределение мин различных видов молей-пестрянок в кроне растения-хозяина может зависеть от двух составляющих.

Во-первых, на поведение яйцекладущих самок оказывают влияние абиотические факторы. Так, влияние освещенности было показано на примере двух молей-пестрянок дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fischer ex Ledebour, 1850). Если *Acrocercops amurensis* Kuznetzov, 1960 предпочитал листья с верхней части кроны, то *Phyllonorycter crenata* (Kumata, 1957) повреждал преимущественно подрост и листья из нижнего яруса (Ермолаев, 1977). Распределение яиц по кроне растения-хозяина может зависеть от наличия ветра. Например, кармашковая или серебристая моль (*Callisto denticulella* Thunberg, 1794) предпочитала заселять центральные участки кроны кормовых растений или участки, защищенные от ветра (Кузнецов, 1999).

Во-вторых, поведение бабочек может зависеть от физиологических характеристик растения-хозяина. Так, выбор самок *Caloptilia pulverea* Kumata, 1966 зависел от возраста листьев. Бабочки отдавали предпочтение верхушечным молодым листьям подроста ольхи японской (*Alnus japonica* (Thunberg) Steudel, 1840) (Ермолаев, 1979а). Распределение мин липовой моли-пестрянки на листьях порослевых побегов липового пня имело достоверные отличия от аналогичного распределения на листьях дерева (Kozlov, Koricheva, 1991).

На пространственное распределение мин *Ph. issikii* в кроне липы оказывает влияние возраст и соответственно размеры дерева. Наше трехлетнее исследование нижнего яруса модельных деревьев высотой 4–5 м (Ермолаев, Мотошкова, 2008), показало практически равномерный вариант освоения кормовой базы в независимости от экспозиции ветви и плотности заселения растения. Последнее связано с относительной однородностью освещения в кронах этих деревьев.

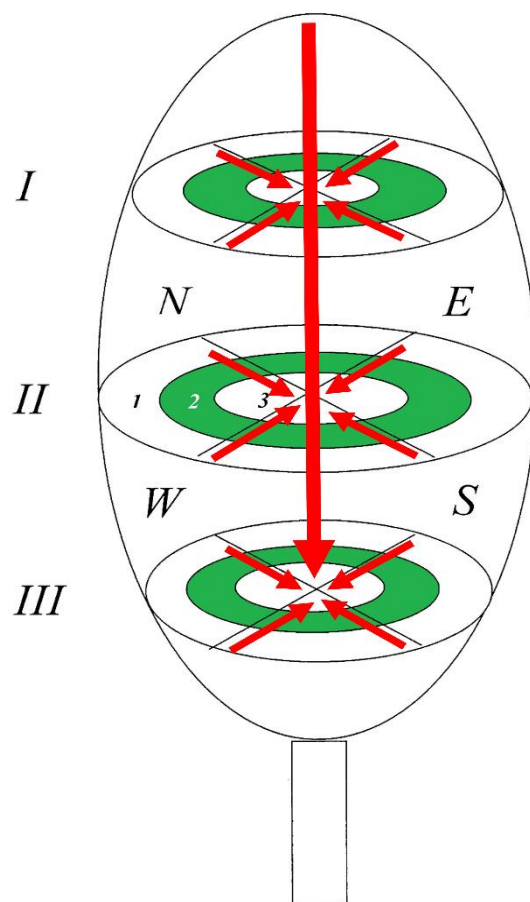


Рисунок 5.10. Распределение плотности липовой моли-пестрянки в кроне липы мелколистной. Красными стрелками показано направление увеличения плотности заселения липы минёром (по: Ермолаев, Зорин, 2011б)

Распределение липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii*) в кроне липы высотой $14,6 \pm 0,3$ м ($n = 10$) было неравномерно (Рисунок 5.10). По вертикали происходило достоверное ($P < 0,05$) увеличение плотности минёра как при переходе с верхнего яруса на средний, так и со среднего на нижний. Это было показано для всех схожих участков ветвей разных ярусов одной экспозиции. При этом на нижний ярус приходилось $61,5 \pm 2,0\%$ всех мин на дерево, в то время как на второй и первый $28,8 \pm 1,8$ и $9,7 \pm 1,4\%$ соответственно. По горизонтали было обнаружено достоверное ($P < 0,05$) нарастание плотности от вершины ветви к основанию. Эта закономерность была выявлена в 75% случаев. Полученные данные согласуются с материалом о распределении *Ph. issikii* в кроне липы, полученном на основании рекогносцировочной оценки (Беднова, Белов, 1999). Авторы также выявили предпочтение минёром (88% поврежденных листьев) нижней трети кроны дерева. Исследование распределения мин липовой моли-пестрянки на дереве-хозяине, проведенное в

2009 г. на деревьях (12 м) в аллее парка Лесотехнической академии (г. С.-Петербург) (Поповичев, Бондаренко, 2010), также показало, что в условиях относительно однородной освещенности минёр предпочитал нижнюю часть кроны липы. То же было выявлено при исследовании зеленых насаждений городов Москвы (Гниненко и др., 2019) и Тюмени (Галанов, 2023). Высокая плотность моли на ветвях нижней части кроны дерева-хозяина была отмечено и в Чехии (Šefrová, 2002), Австрии (Huemer, Erlebach, 2003), Польше (Jaworski, 2009a; Soika, Łabanowski, 2014), Румынии (Olenici, Duduman, 2016) и Украине (Сильчук и др., 2016).

Особенности расселения *Ph. issikii* на листе. При плотности 1 мина на лист на листовой пластинке были выявлены зоны наибольшего предпочтения при откладке яиц. Это средние (C3–C4) и (C7–C8) и нижние (D3–D8) участки листа (Рисунок 5.11).

При плотности заселения 10 мин на лист происходила существенная трансформация описанной выше картины: значительное выравнивание распределения мин, как в центральной, так нижней части листа. При этом плотности в вышеуказанных секторах C3 и C8 достоверно ($P < 0,05$) падали, а в большинстве секторов (A2–9, B4–7, C1, C10, D1, D10, E1–3, E8–10) росли. Схожие изменения ранее были показаны на примере тополевой моли-пестрянки (*Phyllonorycter populifoliella*) (Полежаев, 1939a). Увеличение плотности *Stigmella nylandriella* (Tengström, 1848) (Nepticulidae) до 18 мин на лист также приводило к появлению равномерного распределения мин по листу рябины (Козлов, Коричева, 1989).

Лист растения экологически неоднороден. Это обусловлено как морфологически, так и физиологически. Например, преобладание устьиц у мезофитов на нижней поверхности листа приводит к более холодному и влажному микроклимату на нижней поверхности, чем на верхней (Willmer, 1986). Последнее обстоятельство может активно влиять на поведение минёров при яйцекладке. Так, из 227 минирующих чешуекрылых Англии 73% откладывали яйца только на нижнюю поверхность листьев, 21% – только на верхнюю и 6% – на обе поверхности (Reavey, Gaston, 1991). Разнообразие экологических условий даже в рамках одной из поверхностей листа обуславливает существование участков большего предпочтения минёрами. Эта закономерность хорошо исследована на примере молей-пестрянок. Так, бабочки *Caloptilia pulverea* Kumata, 1966 (Gracillariidae) предпочитали откладывать яйца близ главной жилки нижней поверхности листа ольхи японской *Alnus japonica* (Thunberg) Steudel, 1840 (Ермолаев, 1979a). Самки *Phyllonorycter quercus* (Amsel & Hering, 1931) выбирали нижнюю сторону и дистальную часть листа *Quercus coccifera* Linnaeus, 1753 (Auerbach, Simberloff, 1989). Самки *Cameraria hamadryadella* (Clemens, 1859)

приступали к откладке на верхней поверхности вдоль главной жилки листа *Q. alba* Linnaeus, 1753 (Auerbach et al., 1995).

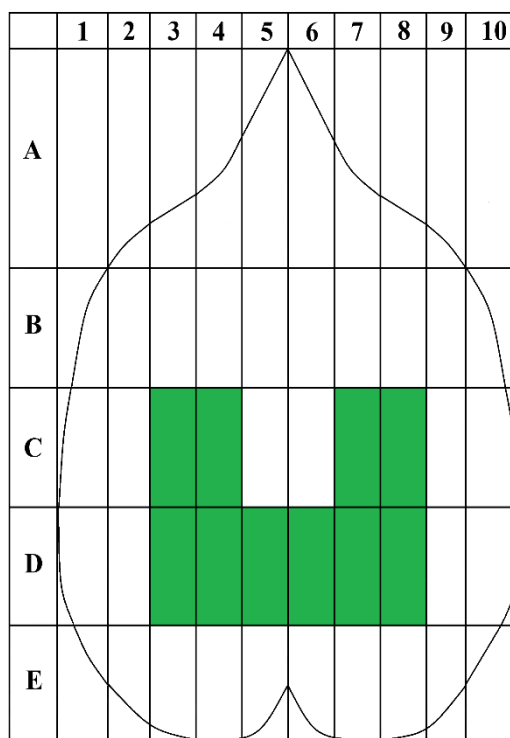


Рисунок 5.11. Распределение мин (%) липовой моли-пестрянки по листьям липы мелколистной при плотности заселения листа 1 мина на лист. Зеленым участки листа имеют достоверно большее предпочтение при яйцекладке моли, чем белые ($P < 0,05$) (по: Ермолаев, Мотошкова, 2008, с изменениями)

Исследование распределения мин липовой моли-пестрянки на листе при низких плотностях заселения выявило наличие участков наибольшего предпочтения при яйцекладке моли. Положение этих участков для популяции минёра в г. Ижевске оказалось близким с таковыми для популяций в Воронежской области (Козлов, Коричева, 1989; 1990) и г. Минска (Синчук, 2017а). Особенности строения листа липы мелколистной, по всей вероятности, могут оказывать влияние на существование географической изменчивости распределения мин *Ph. issikii*. Этот факт был показан на примере четырех популяций минёра (Коричева, 1990а; Kozlov, Koricheva, 1991).

Изменение распределения яиц на листе может происходить вследствие существования у яйцекладущих самок чешуекрылых-минёров неких природных маркеров, отражающих занятость определенного участка листа. Функционирование подобных маркеров может иметь глубокий адаптивный смысл. Такой механизм позволяет: 1. обеспечить минимизацию возможных ответных реакций растения-хозяина (например, преждевременного опадения листьев) и как следствие гибели минёра; 2. снизить возможные негативные последствия

внутрипопуляционных взаимоотношений между особями минёра; 3. максимально распределить потомство в пространстве, и тем самым затруднить работу энтомофагов. В результате общая выживаемость генерации может существенно возрасть. По всей вероятности, подобные маркеры могут иметь инфохемическую (Vet, Dicke, 1992) природу и являться секретом половых желез самки. Косвенным свидетельством в пользу данной гипотезы являются тот факт, что второе яйцо самки откладывают чаще всего на противоположной стороне листа. При этом оно разграничено с первым средней жилкой (Condrashoff, 1964; Auerbach, Simberloff, 1989).

Функционированием инфохемических маркеров можно объяснить существование положительной и достоверной связи между площадью листа и количеством отложенных на него молью-пестрянкой яиц. Наличие такой связи ранее было показано на примерах тополевой моли-пестрянки (*Ph. populifoliella*) (Полежаев, 1934), сиреневой моли (*Gracilaria syringella*) (Полежаев, 1939б), а также *Phyllonorycter quercus* (Auerbach, Simberloff, 1989) и *Cameraria* sp. (Faeth, 1991a). Повышение плотности заселения растения минёром приводит к возникновению следующей последовательности. На начальном этапе яйцекладущие самки выбирают оптимальные участки на поверхности листа, затем – субоптимальные. В последующем происходит насыщение яйцами участков между первыми и вторыми. Наличие маркеров, закрепляющих за особью определенный участок, выравнивает распределение яиц по листу. Листья большей площади способны разместить большее количество «индивидуальных участков». Возникает связь между площадью листа и отложенным на него количеством яиц.

Плотности липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* могут достигать значительной величины, например, 35 мин на лист (Ермолаев, Рублева, 2017). Связь плотности заселения листьев минёром и их поврежденностью показана в таблице 5.5. При плотностях более 500 мин на 100 листьев расчет поврежденности растения-хозяина становится бессмысленным, поскольку данный показатель уже превышает порог в 95%. Полученные результаты хорошо согласуются с выводами предыдущих работ. Так, исследования, проведенные в августе 1987–1988 гг. близ поселка Рамонь (Воронежская область) (Козлов, 1991), показали, что первый год плотность *Ph. issikii* составляла в среднем 2–4 мины на лист (при 70% поврежденности), во второй – 4–6 мин на лист (при 98% поврежденности).

Таблица 5.5. Изменение показателя поврежденности липы мелколистной в зависимости от плотности заселения дерева липовой молью-пестрянкой

Диапазоны плотностей,	<i>n</i>	Плотность заселения дерева, количество мин на 100	Поврежденность, %

количество мин на 1 листьев		листьев	
0–100	211	40,6 ± 1,9	27,2 ± 1,1
100–200	96	148,3 ± 3,1	70,3 ± 1,0
200–300	79	243,9 ± 3,2	85,7 ± 0,6
300–400	50	348,5 ± 4,4	93,4 ± 0,4
400–500	42	445,9 ± 4,8	95,9 ± 0,5
500–600	29	556,6 ± 5,5	97,6 ± 0,5
600–700	21	644,4 ± 6,9	98,8 ± 0,2
700–800	21	759,2 ± 5,9	98,8 ± 0,3
800–900	19	839,1 ± 7,6	99,0 ± 0,3

Примечание: n – число исследованных случаев

Таблица 5.6. Площадь листьев липы мелколистной и наносимых повреждений липовой молью-пестрянкой при разных плотностях заселения листа

Плотность, мин на лист	Площадь		
	листа, см ²	повреждения, %	одной мины, см ²
1–3	55,1 ± 0,6; $n_1 = 988$	5,4 ± 0,1; $n_1 = 988$	1,25 ± 0,01; $n_2 = 2131$
4–6	60,1 ± 0,7; $n_1 = 901$	10,9 ± 0,3; $n_1 = 901$	1,31 ± 0,01; $n_2 = 4420$
7–9	75,3 ± 1,1; $n_1 = 504$	14,7 ± 0,2; $n_1 = 504$	1,32 ± 0,01; $n_2 = 3900$
10–12	91,0 ± 1,8; $n_1 = 232$	17,0 ± 0,3; $n_1 = 232$	1,35 ± 0,01; $n_2 = 2489$

Примечание: n_1 – число исследованных листьев; n_2 – число исследованных мин.

Количество мин липовой моли-пестрянки на листе было положительно и достоверно ($r = 0,46$; $n = 2618$; $P < 0,001$) связано с его площадью. Схожий вывод для *Ph. issikii* был получен в работе Д.А. Белова и Н.К. Беловой (Белов, Белова, 2010). Эта закономерность была продемонстрирована и на других видах, например, тополевой моли (*Ph. populifoliella*) (Полежаев, 1934), сиреневой моли (*G. syringella*) (Полежаев, 1939б), а также *Ph. quercus* (Auerbach, Simberloff, 1989) и *Cameraria sp.* (Faeth, 1991a).

Поведение минёра при питании. Повышение плотности заселения листа молью приводит к снижению относительной площади всех мин на листе. Так, если при диапазоне плотностей 1–3 мины на лист площадь повреждения листа составляла $5,4 \pm 0,1\%$, то при плотности 10–12 мин на лист – только $17,0 \pm 0,3\%$ (Таблица 5.6). Это связано с тем, что с ростом плотности заселения самки *Ph. issikii* отдавали предпочтение листьям липы большей площади. Взаимодействие в системе «липа – липовая моль-пестрянка» носит активный характер. На это указывает наличие достоверного увеличения площади мины при повышении плотности заселения молью дерева-хозяина (Таблица 5.6).

Известно, что повреждение кормового растения минёрами может приводить к изменению его биохимических характеристик (Faeth, 1986; Potter, Kimmerer, 1986; Marino et al., 1993). Индуцированные реакции дерева (Haukioja, 1990) в виде качественных и

количественных биохимических перестроек, в том числе и вторичных компонентов растения, могут негативно сказываться на состоянии кормовой базы. В результате минёр вынужден компенсировать потери за счет большей величины потребления корма.

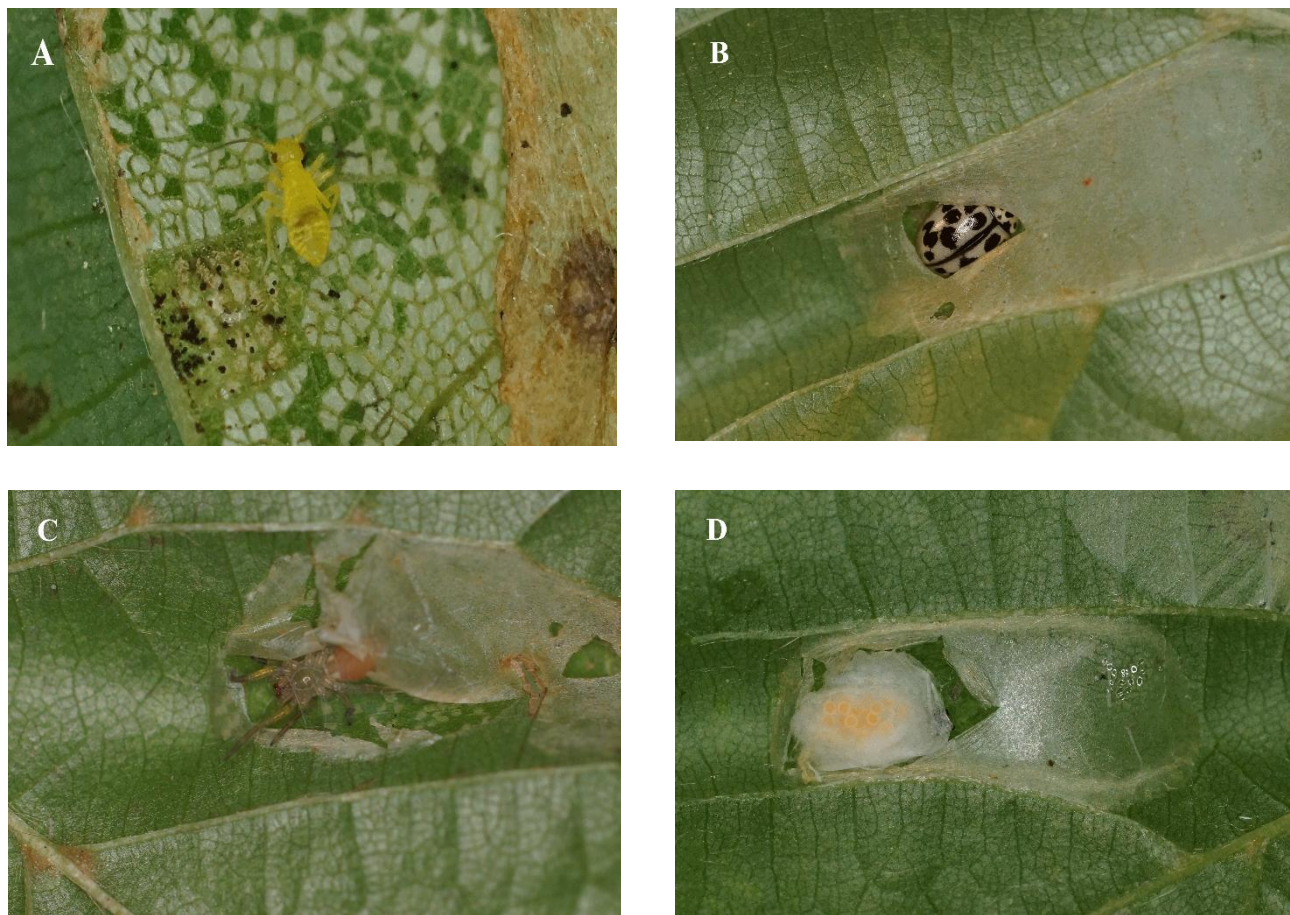


Рисунок 5.12. Членистоногие, экологически связанные с минами *Ph. issikii*. А – личинка сеноеда *Valenzuela flavidus* в мине *Ph. issikii* (г. Москва, ботанический сад МГУ, 18.07.2017); В – божья коровка *Oenopia conglobata* внутри мины *Ph. issikii* (Удмуртская Республика, биостанция УдГУ «Сива», 10.07.2016); С – паук *Clubiona* sp. сшивает разорванную мину *Ph. issikii* (Воронежский государственный природный биосферный заповедник, 21.08.2022); D – кладка паука *Clubiona* sp. в мине *Ph. issikii* (г. Ижевск, 02.07.2017) (фото И.В. Ермолаев)

Экологические связи аборигенных дендробионтных членистоногих с *Ph. issikii*.

Наше исследование показало, что ряд членистоногих использовали мины *Ph. issikii* как временные убежища. Большинство таких случаев было отмечено во время развития куколки, а также в период после выхода из мины имаго. Например, в минах часто прятался сеноед *Valenzuela flavidus* (Stephens, 1836) (Psocoptera, Caeciliusidae) (Рисунок 5.12А). Этот голарктический, партеногенетический вид обычный обитатель лиственных деревьев (Голуб, 2015; 2016).

После выхода *Ph. issikii* мины активно использовали в качестве укрытий мелкие хищники. Так, жуки божьей коровки *Oenopia conglobata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Coccinellidae) были активны днём и прятались в минах ночью (Рисунок 5.12В). Ювенильные особи паука *Clubiona* sp. (Araneae, Clubionidae) залезали в мины в дневные часы, и выходили из них охотиться ночью. При этом пауки часто ремонтировали старые мины с разорванным эпидермисом (Рисунок 5.12С). Использование пауками *Clubiona* sp. мин *Ph. issikii* автор наблюдал в Воронежском государственном природном биосферном заповеднике, а также в популяциях моли в ряде районов Удмуртской Республики. Интересно, что самки пауков *Clubiona* sp. дополнительно использовали мины в качестве мест укрытия для собственных кладок яиц (Рисунок 5.12D). При этом эмбриональное развитие яиц паука в мине продолжалось около 20 дней.

Анализ более шести сотен листьев *T. cordata*, собранных в конце ноября 2016 г. на постоянной пробной площади по учету *Ph. issikii* (г. Ижевск), показал отсутствие каких-либо зимующих беспозвоночных в минах инвайдера.

5.2. *Ph. issikii* – доминирующий филлофаг *Tilia cordata*

На территории бывшего СССР было известно 135 видов членистоногих-филлофагов растений рода *Tilia* (Вредители леса, 1955). Это представители 9 отрядов и 38 семейств насекомых и паукообразных. Основу экологического комплекса составляет отряд чешуекрылые (Lepidoptera) – 57,1%. Представители равнокрылых (Homoptera) и клещей (Acariformes) – 10,4 и 8,9% соответственно. На долю жесткокрылых (Coleoptera) приходится 5,9%, бахромчатокрылых (Thysanoptera), полужесткокрылых (Heteroptera), перепончатокрылых (Hymenoptera), двукрылых (Diptera) и прямокрылых (Orthoptera) – 5,2, 4,4, 3,7, 3,7 и 0,7% соответственно. В дальнейшем список филлофагов липы был дополнен 4 видами: эребидой *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) и совкой *Acronicta aceris* (Linnaeus, 1758),

Таблица 5.7. Видовая структура комплекса членистоногих-филлофагов липы мелколистной г. Ижевска

№	Семейство	Вид	ТП
1	Membracidae	<i>Centrotus cornutus</i> (Linnaeus, 1758)	П
2	Aphididae	<i>Eucallipterus tiliae</i> (Linnaeus, 1758)	П
3	Miridae	<i>Closterotomus biclavatus</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	П
4		<i>Lygocoris viridis</i> (Fallén, 1807)	П
5	Lygaeidae	<i>Kleidocerys resedae</i> (Panzer, 1797)	П
6	Acanthosomatidae	<i>Elasmotethus interstinctus</i> (Linnaeus, 1758)	П
7	Pentatomidae	<i>Carpocoris purpureipennis</i> (De Geer, 1773)	П
8		<i>Palomena prasina</i> (Linnaeus, 1761)	П

9	Buprestidae	<i>Trachys minutus</i> (Linnaeus, 1758)	M, O
10	Curculionidae	<i>Phyllobius maculicornis</i> Germar 1824	O
11		<i>Ph. pyri</i> Linnaeus 1758	O
12		<i>Ph. argentatus</i> (Linnaeus, 1758)	C, O
13		<i>Ph. oblongus</i> (Linnaeus, 1758)	O
14		<i>Polydrosus inustus</i> Germar, 1824	O
15		<i>Protapion flavipes</i> (Paykull, 1792)	O
16	Tenthredinidae	<i>Parna tenella</i> (Klug, 1814)	M*
17	Nepticulidae	<i>Stigmella tiliae</i> (Frey, 1856)	M*
18	Gracillariidae	<i>Phyllonorycter issikii</i> (Kumata, 1963)	M
19	Tortricidae	<i>Archips crataeganus</i> (Hübner, [1799])	T
20		<i>Ptycholoma lecheana</i> (Linnaeus, 1758)	C, T
21	Geometridae	<i>Plagodis dolabraria</i> (Linnaeus, 1767)	O
22		<i>Ectropis crepuscularia</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	O
23		<i>Biston betularia</i> (Linnaeus, 1758)	O
24		<i>Cyclophora quercimontaria</i> (Bastelberger, 1897)	O
25		<i>Electrophaes corylata</i> (Thunberg, 1792)	O
26	Notodontidae	<i>Phalera bucephala</i> (Linnaeus, 1758)	C, O
27	Noctuidae	<i>Colocasia coryli</i> (Linnaeus, 1758)	O
28		<i>Amphipyra pyramidea</i> (Linnaeus, 1758)	O
29		<i>Cosmia trapezina</i> (Linnaeus, 1758)	O
30	Cecidomyiidae	<i>Didymomyia tiliacea</i> (Bremi, 1847)	Г*
31	Eriophyidae	<i>Eriophyes tiliae</i> var. <i>rudis</i> Nalepa 1918	Г*
32		<i>Eriophyes tiliae</i> var. <i>nervalis</i> Nalepa 1918	Г*
33		<i>Eriophyes tetratrichus stenoporus</i> Nalepa 1918	Г*

Примечание: типы повреждений (ТП) обозначены буквами (О – объедание; С – скелетирование; М – минирование; Г – галлообразование; Т – трубкообразование; П – проколы); * – обозначены монофаги, все другие – полифаги.

долгоносиком *Phyllobius oblongus* (Linnaeus, 1758) и липовым паутинным клещом *Eotetranychus tiliarum* (Hermann, 1804) (Белосельская, 1955). В работе В.И. Гусева (1984) была подтверждена возможность питания листьями представителей рода *Tilia* для *Arctornis l-nigrum* (Müller, 1764) (Erebidae).

Публикаций, посвященных комплексу филофагов лип разных регионов России, крайне мало. В широколиственных лесах в южной лесостепи Русской равнины было известно 34 вида (Моравская, 1954; 1975), в декоративных насаждениях липы Подмосковья – 22 (Белова, 1982а), в С.-Петербурге и области – 23 вида (Стадницкий, Гребенщикова, 1984; Мусолин, 1989; Лукмазова, 2010; Подоляцкая, Мясникова, 2010; Буй Динь Дык, 2020а). Комплексное исследование липовых насаждений г. Москвы (Зайцев, Дмитриева, 1992; Белова, Белов, 1999) показало наличие 38 видов филофагов из 14 семейств 5 отрядов. При этом доля Lepidoptera составила 47,3%. На долю Acariformes и Coleoptera пришлось по 18,4, Diptera и Hymenoptera – по 10,6 и 5,3% соответственно.

Филлофаги наносят разные варианты повреждений листа: объедание, скелетирование, минирование, проколы, галло- и трубкообразование. Анализ списка членистоногих-филлофагов рода *Tilia* (Вредители леса, 1955) показывает, что для большинства характерны объедание (44,7%) и проколы (20,7%). Трубкообразование занимает 10,7, скелетирование, галлообразование и минирование – 9,2, 8,6 и 6,1% соответственно. Повреждения, наносимые рядом личинок филлофагов липы, могут быть двух, трех и даже четырех вариантов. Число таких видов составляет 10,4% (Вредители леса, 1955). Например, гусеницы липовой огневки (*Salebriopsis albicilla* (Herrich-Schäffer, 1849)) (Pyralidae) скелетируют и объедают сплетенные листья липы (Синёв, 1999). Гусеницы *Roeslerstammia erxlebelli* (Fabricius, 1787) (*Roeslerstammiidae*) первых двух возрастов минируют лист липы. Далее личинка живет свободно, скелетируя загнутый и заплетенный край листа. Затем гусеница выгрызает в листе дыры (Загуляев, 1994). Другими словами, этот филлофаг на разных этапах своего развития может объедать, минировать, скелетировать и образовывать трубки.

В составе комплекса членистоногих-филлофагов липы мелколистной г. Ижевска было выявлено 33 вида из 17 семейств 7 отрядов (Таблица 5.7). Из них представителей *Lepidoptera* – 39,4%, *Coleoptera*, *Heteroptera*, *Acariformes* и *Homoptera* – 21,2, 18,2, 9,1 и 6,1% соответственно. На долю *Hymenoptera* и *Diptera* приходилось по 3%. Большинство видов филлофагов объедали (39,4%) и прокалывали (24,3%) листья. Образовывали галлы 12,1% видов, минировали и образовывали трубки – 9,1 и 3,0% соответственно. При этом минимум четыре вида (12,1%) – *T. minutus*, *Ph. argentatus*, *P. lecheana* и *Ph. bucephala* – наносили по два типа повреждений. Анализ широты потенциальных трофических связей членистоногих-филлофагов показал, что 81,8% комплекса являются полифагами. При этом представителями рода *Populus* могли питаться 59,3, *Betula* и *Acer* – 51,8 и 40,7% полифагов соответственно. Группа монофагов липы (18,2%) была представлена исключительно минёрами и галлообразователями.

Общая поврежденность листьев 150 модельных деревьев нарастала в течение вегетации (Рисунок 5.13). Это происходило за счет увеличения доли объеденных (Рисунок 5.14),

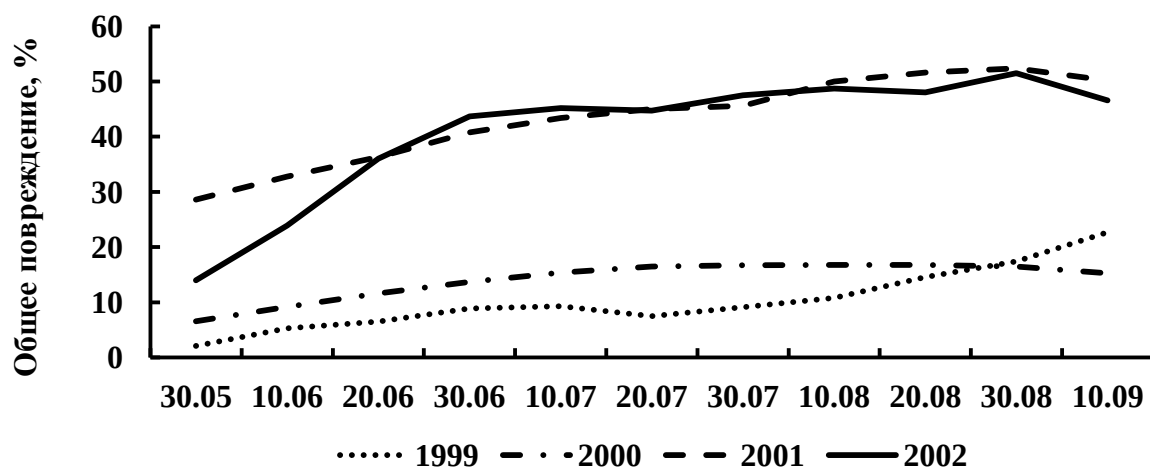


Рисунок 5.13. Динамика общей поврежденности (%) листьев липы мелколистной в г. Ижевске в 1999–2002 гг. (по: Ермолаев, Сидорова, 2011)

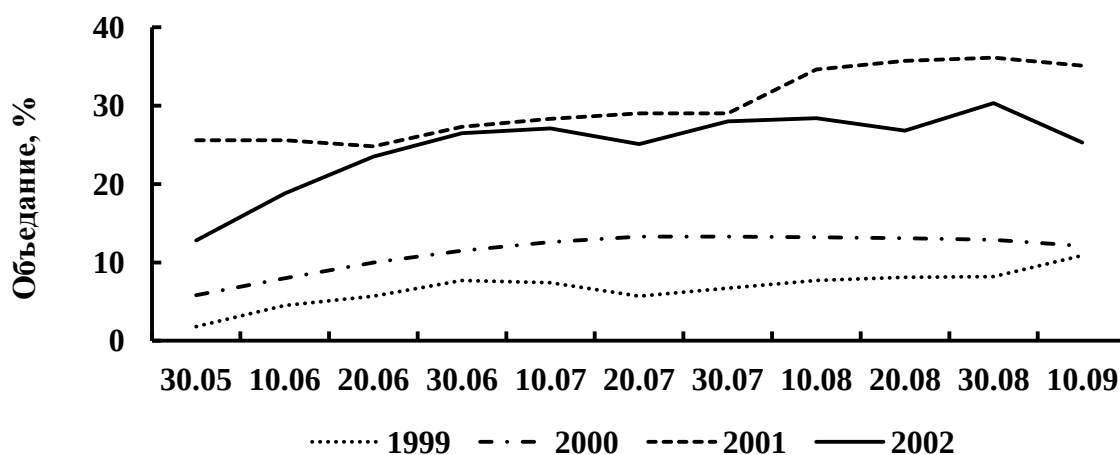


Рисунок 5.14. Динамика объедания (%) листьев липы мелколистной в г. Ижевске в 1999–2002 гг. (по: Ермолаев, Сидорова, 2011)

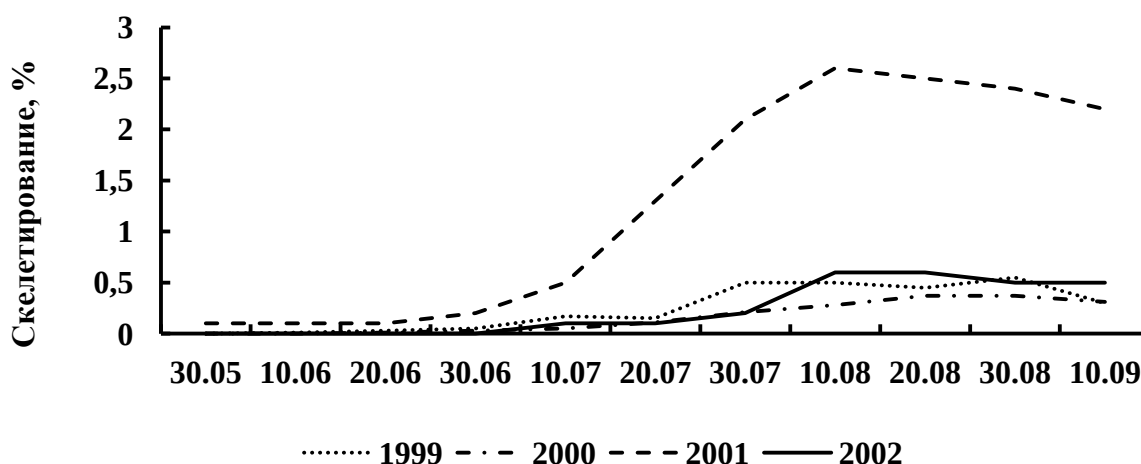


Рисунок 5.15. Динамика скелетирования (%) листьев липы мелколистной в г. Ижевске в 1999–2002 гг. (по: Ермолаев, Сидорова, 2011)

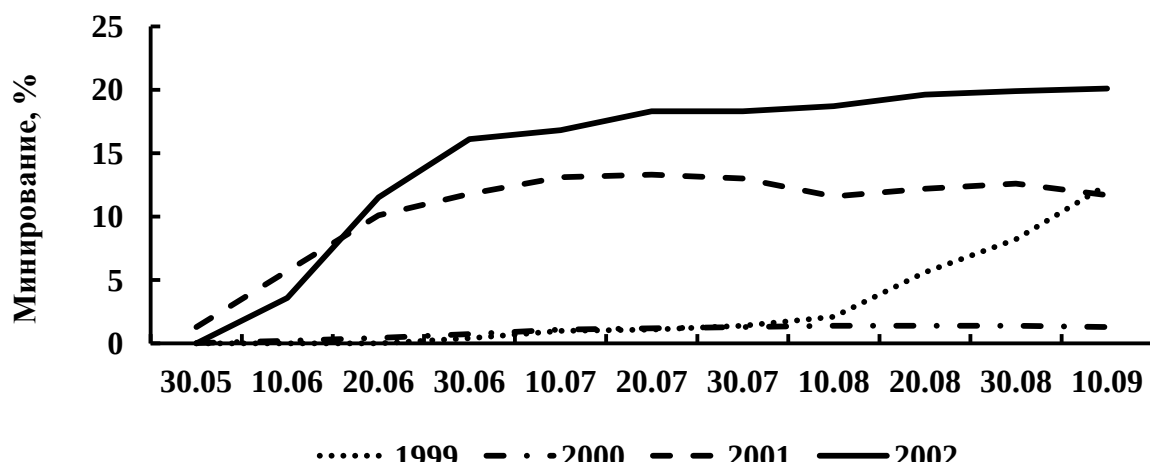


Рисунок 5.16. Динамика минирования (%) листьев липы мелколистной в г. Ижевске в 1999–2002 гг. (по: Ермолаев, Сидорова, 2011)

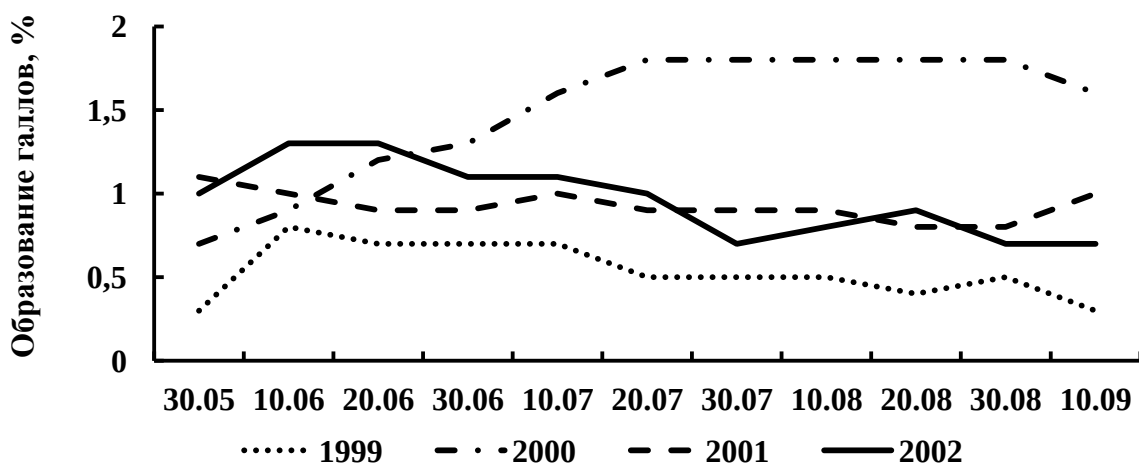


Рисунок 5.17. Динамика галлообразования (%) листьев липы мелколистной в г. Ижевске в 1999–2002 гг. (по: Ермолаев, Сидорова, 2011)

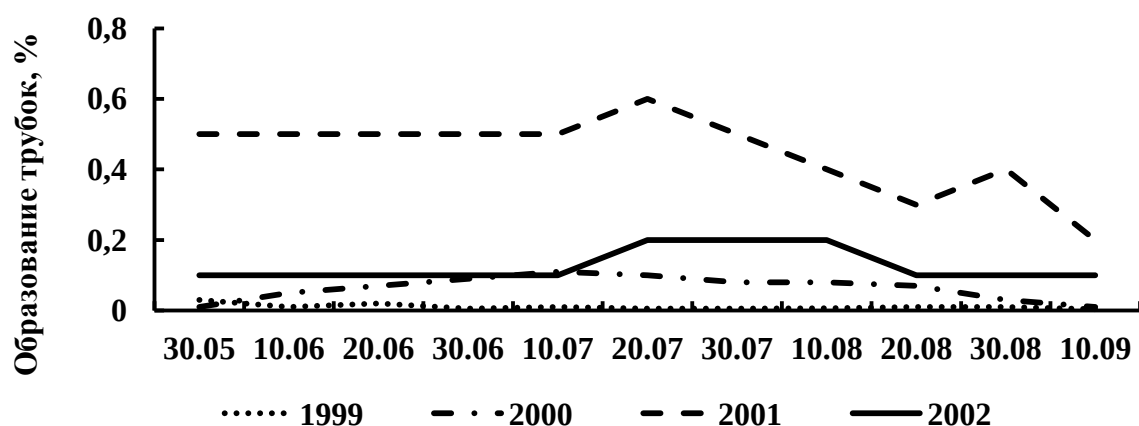


Рисунок 5.18. Динамика трубкообразования (%) листьев липы мелколистной в г. Ижевске в 1999–2002 гг. (по: Ермолаев, Сидорова, 2011)

Таблица 5.8. Сроки повреждения липы мелколистной членистоногими-филлофагами (кроме полужесткокрылых) г. Ижевска

Вид	Месяц / декада											
	май	июнь			июль			август			сентябрь	
	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
<i>T. minutus</i>	+И	+И	+Л	+Л	+Л	+И	+И	+И	+И	+И	+И	+И
<i>Ph. maculicornis</i>	+	+										
<i>Ph. pyri</i>	+	+										
<i>Ph. argentatus</i>	+	+										
<i>Ph. oblongus</i>	+	+										
<i>P. inustus</i>	+	+										
<i>P. flavipes</i>	+	+										
<i>P. tenella</i>				+	+	+						
<i>S. tiliae</i>				+	+	+						
<i>Ph. issikii</i>		+	+	+				+	+	+		
<i>A. crataeganus</i>	+	+	+	+								
<i>P. lecheana</i>	+	+	+			+	+	+	+	+		
<i>P. dolabraria</i>		+	+	+					+	+	+	
<i>E. crepuscularia</i>	+	+	+	+				+	+	+	+	
<i>B. betularia</i>				+	+	+			+	+	+	+
<i>C. quercimontaria</i>								+	+	+	+	
<i>E. corylata</i>									+	+	+	+
<i>Ph. bucephala</i>					+	+	+	+				
<i>C. coryli</i>				+	+	+	+					
<i>A. pyramidea</i>	+	+	+									
<i>C. trapezina</i>	+	+	+									
<i>D. tiliacea</i>	+	+	+									
<i>E. tiliae</i> var. <i>rudis</i>	+	+	+									
<i>E. tiliae</i> var. <i>nervalis</i>	+	+	+	+	+							
<i>E. tetratrichus stenoporus</i>	+	+	+									

Примечание: +^Л – повреждение личинок; +^И – повреждение имаго.

Таблица 5.9. Динамика температуры (°C) воздуха в г. Ижевске в мае 1999–2002 гг.

Декада	1999	2000	2001	2002
1	3,8 ± 1,4 AB	4,4 ± 0,9 CD	12,8 ± 1,4 AC	12,7 ± 1,3 BD
2	5,6 ± 0,8 E	5,2 ± 0,9 FG	12,6 ± 0,9 EFH	8,9 ± 1,5 GH
3	11,9 ± 1,4 IK	15,2 ± 0,6 ILM	12,8 ± 0,7 LN	3,9 ± 0,8 KMN

Примечание: данные взяты из архива погоды сервера «Погода России» (<http://meteo.infospace.ru>). Достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

скелетированных (Рисунок 5.15) и минированных (Рисунок 5.16) листьев. Галлы (Рисунок 5.17) и трубки (Рисунок 5.18) существенного влияния на общую картину степени повреждения не оказывали. Повреждение липы различными видами членистоногими-филлофагами в течение вегетации представлено в таблице 5.8.

Основа сезонной картины повреждения липы зависит от активности весеннего комплекса филофагов. К 20 июня 1999 г. общая поврежденность деревьев составила 28,6% от суммарной поврежденности за год. К 20 июня 2000, 2001 и 2002 гг. – 70, 69,6 и 51,1% соответственно. Всего лишь к 3 учету из 11 средняя общая поврежденность за четыре года составляла более половины – 54,8%. Схожий вывод был получен при исследовании динамики поврежденности листьев березы, осины и ивы в Челябинской области (Рафес, Соколов, 1976), березы и рябины в лесах Нижнего Приангарья (Петренко, Дрянных, 1978), дуба черешчатого в устье р. Сивы (Ермолаев, Васильев, 2022). По всей вероятности, синхронизация стадий питания и роста основного количества филофагов с весенним изменением биохимического состава листьев кормового растения является общей адаптацией представителей с гетеродинамным развитием.

Изменения взаимоотношений комплекса филофагов с липой мелколистной показаны на рисунке 5.13. Так, 10 сентября 1999 г. общая поврежденность листьев составила $22,7 \pm 2,4$, в 2000, 2001 и 2002 гг. – $15,3 \pm 0,7$, $50,2 \pm 2,6$ и $46,6 \pm 2,7\%$ соответственно. Значительная изменчивость показателя связана со спецификой проявления абиотических факторов в период раскрывания листьев. В первые декады мая в 1999 и 2000 гг. отмечалась прохладная погода (Таблица 5.9), что и привело к позднему раскрытию листьев: только к 20 и 25 мая соответственно. В то же время жаркое начало месяца в 2001 и 2002 гг. существенно сдвинуло данное фенологическое явление до 5 и 15 мая соответственно. Теплое начало мая 2001 и 2002 гг. позволило липе раскрыть листья в срок, сопоставимый с появлением листьев берез, тополей, ив и ряда других деревьев. Последнее обстоятельство не отмечено нами в 1999 и 2000 гг. В эти годы липы раскрыли листья значительно позже указанных растений (Рисунок 5.19).

Поскольку весенняя группа филофагов липы в значительной степени представлена полифагами, фенологическое совпадение момента раскрытия листьев липы с другими деревьями в 2001 и 2002 гг. привело к перераспределению листогрызущих между разными видами растений. В результате к первому учету (30 мая) показатели поврежденности листьев липы на модельных деревьях в разы превосходили соответствующие данные для 1999 и 2000 гг. (Рисунок 5.13). Бурное нарастание повреждения на листьях липы 2002 г. было несколько сбито резким понижением температуры в конце мая (Таблица 5.9). Однако уже к третьей декаде июня общая поврежденность была сопоставима с 2001 г. (Рисунок 5.13).

Более позднее по сравнению с другими видами древесных растений распускание почек липы позволяет дереву «уходить» от прессинга со стороны филофагов, поскольку в норме к



Рисунок 5.19. Степень раскрытия листовой пластинки липы мелколистной *Tilia cordata* в разные годы. Верхнее фото (Ижевск, 2000 г.): *Sorbus aucuparia*, *B. pendula*, *Salix* sp., *T. cordata*, Нижнее фото (Ижевск, 2002 г.): *Populus laurifolia*, *Acer platanoïdes*, *Betulus pendula*, *T. cordata* (фото И.В. Ермолаев)

моменту появления листьев липы значительная часть листогрызущих уже питается другими видами древесных растений.

На листьях липы среди повреждений доминировало объедание, что обусловлено относительным обилием в комплексе свободноживущих филлофагов, а также разнообразием этой группы в фенологическом отношении. Объедание листьев липы в начале вегетации в значительной степени было связано с активностью имаго долгоносиков (Таблица 5.8): *Ph. maculicornis*, *Ph. pyri*, *Ph. argentatus*, *Ph. oblongus*, *P. inustus*, *P. flavipes*. Раннелетние повреждения наносили гусеницы совок *A. pyramidea* и *C. trapezina*, а также имаго златки *T. minutus*. Летние повреждения образовывали гусеницы *Ph. bucephala*, *C. coryli* и молодые жуки *T. minutus*. В августе и сентябре листья объедали пяденицы *P. dolabraria*, *E. bistortata*, *B. betularia*, *C. quercimontaria*, *E. corylata*, а также имаго златки *T. minutus*. При этом гусениц первых трех видов можно было встретить и в июне. К концу вегетации 1999 г. (Рисунок 5.14) количество объеденных листьев составило $10,9 \pm 1,0$, в 2000, 2001 и 2002 гг. – $12,1 \pm 0,6$, $35,1 \pm 1,4$ и $25,3 \pm 2,0$ соответственно. В течение всего исследования основная доля объеденных листьев имела степень изъятия до 25%. К 10 сентября 1999 г. этот показатель составил $9,7 \pm 0,9\%$ от общего числа листьев на модельной ветви. В 2000, 2001 и 2002 г. – $6,7 \pm 0,3$, $32,0 \pm 1,3$ и $22,9 \pm 1,8\%$ соответственно. Доля поврежденных листьев со степенью изъятия поверхности листа в диапазоне от 25 до 50% к концу сезона 1999 г. составила лишь $0,9 \pm 0,2\%$, для 2000, 2001 и 2002 гг. – $3,1 \pm 0,1$, $2,6 \pm 0,3$ и $2,0 \pm 0,3\%$ соответственно. Количество листьев с диапазоном повреждения от 50 до 75% было незначительным и лишь в 2000 г. достигало показателя $1,7 \pm 0,1\%$.

В исследуемый период было отмечено незначительное скелетирование листьев. Раннелетние повреждения наносили жуки *Ph. argentatus*, летние – бабочки *Ph. bucephala* и *P. lecheana*. К 10 сентября 1999 и 2000 гг. данное повреждение составило $0,3 \pm 0,1\%$, в 2001 г. – $0,5 \pm 0,3\%$ (Рисунок 5.15). В 2002 г. этот показатель вырос до $2,2 \pm 0,2\%$ в результате увеличения численности гусениц *Ph. bucephala* младших возрастов.

Минирование листьев липы отмечали часто. К 10 сентября 1999 г. данное повреждение имело $12,5 \pm 2,2\%$ листьев модельной ветви (Рисунок 5.16). В 2000, 2001 и 2002 гг. – $1,3 \pm 0,1$, $11,8 \pm 1,7$ и $20,1 \pm 2,7\%$ соответственно. При этом в 99% случаев повреждение нанесено липовой молью-пестрянкой *Ph. issikii*. Участие в повреждении трех других видов минёров (*T. minutus*, *P. tenella* и *S. tiliae*) было минимальным. Схожие результаты были показаны при анализе комплекса минёров на *T. cordata* осенью 2006 г. близ г. Регенсбурга (Regensburg) (земля Баварии) (Segerer, 2008). При этом доля листьев, поврежденных *Ph.*

issikii, составила 87%. Видами *Bucculatrix thoracella* (Thunberg, 1794) и *Stigmella tiliae* (Frey, 1856) было повреждено лишь 8 и 5% соответственно (Segerer, 2008). Как видно из рисунка 5.16, в 1999 г. количество минированных листьев выросло в конце вегетации. Это произошло за счет второго поколения *Ph. issikii*. Как было показано ранее (таблица 5.3), реализация второго поколения часто приводило к снижению численности минёра на следующий год. В результате в 2000 г. количество минированных листьев было минимальным в течение всей вегетации. В 2001 и 2002 гг. *Ph. issikii* дала одну генерацию. После завершения развития гусениц этой генерации показатель минированных листьев существенно не менялся. К 2002 г. количество минированных листьев липы стало сопоставимо с числом объединенных в г. Ижевске и его окрестностях. В результате *Ph. issikii* стал доминирующим филлофагом липы мелколистной. Исследование сезонной динамики повреждения показало, что при минировании большинство листьев имело степень изъятия листовой поверхности до 25%. К 10 сентября 1999 г. этот показатель составил $8,2 \pm 1,4\%$ поврежденных листьев, в 2000, 2001 и 2002 г. – $1,1 \pm 0,1$, $11,8 \pm 1,7$ и $26,0 \pm 4,0\%$ соответственно.

Галлообразование листьев было встречено относительно редко. Повреждение было связано с четырьмя видами членистоногих (Таблица 5.7). К концу вегетации 1999 г. только $0,3 \pm 0,1\%$ листьев на модельных ветвях имели галлы (Рисунок 5.17). В 2000, 2001 и 2002 гг. этот показатель составил $1,6 \pm 0,2$, $1,0 \pm 0,2$ и $0,7 \pm 0,3\%$ соответственно. Галлообразование как повреждение было связано с активностью весенней и раннелетней сезонных групп и совпадало во времени с периодом активного роста растения-хозяина. Это показано на примере 1999, 2001 и 2002 г. В 2000 г. наблюдали нарастание количества галлов вплоть до 20 июля за счет липового жилкового клещика *E. tiliae* var. *nervalis*.

Трубнообразование на листьях липы было отмечено крайне редко: например, в 1999 и 2000 гг. лишь на 0,004 и 0,01% листьев соответственно (Рисунок 5.18). В последующие годы (2001, 2002) – $0,20 \pm 0,05$ и $0,10 \pm 0,03\%$. Весенние повреждения связаны с появлением гусениц *A. crataegana*, а также перезимовавших гусениц *P. lecheana* второго и третьего возраста. Небольшое увеличение повреждения к 20 июля 2001 и 2002 гг. мы связываем с активностью гусениц *P. lecheana* нового поколения.

Таким образом, через три года после своего появления в г. Ижевске и его окрестностях липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* стала доминирующим филлофагом липы мелколистной. Это же отмечено и для других насаждений. Так, мониторинг липовых насаждений, проведенный в 2014 г. в заказнике «Бушковский лес» (Кировская область),

показал, что минёр имеет наибольшее биоценотическое значение среди всех фитофагов (Домнина и др., 2015): поврежденность листьев липы молью составила от 30 до 100%.

5.3. Влияние плотности популяции липовой моли-пестрянки на соотношение внутривидовых форм

Полиморфизм, зависимый от плотности популяции, известен для насекомых разных отрядов: Orthoptera, Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera и Coleoptera (Wilson, Cotter, 2009). Например, при увеличении плотности обитания нимфы пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* Forsskål, 1775 меняли цвет с зеленого на желто-черный (Uvarov, 1966). Повышение плотности содержания гусениц лугового мотылька *Loxostege sticticalis* (Linnaeus, 1761) в садках приводило к росту доли темных (угольно-черных) и уменьшению доли светлых (зеленовато-желтых и серо-зеленых) форм гусениц (Кнор и др., 1993, 2000). Окраска жуков большого мучного хрущака *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 варьирует от рыжевато-коричневого до чёрного. При этом чёрные жуки встречались при высокой плотности популяции (Barnes, Siva-Jothy, 2000).

Согласно теории профилактики, зависящей от плотности популяции (density-dependent prophylaxis) (Wilson, Cotter, 2009), организмы, живущие в условиях высокой плотности популяции, могут менять состояние иммунной системы и повышать свою устойчивость к патогенам. Это может проявляться в усилении меланизации особей и их иммунных реакций. На примере гусениц восточной луговой совки *Mythimna separata* Walker, 1865, обладающих полиморфизмом, исследовали взаимосвязь между плотностью, цветом кутикулы и устойчивостью к патогену (Kunimi, Yamada, 1990). Гусениц со второго по пятый возраст выращивали при разной плотности (по 1, 2, 5 и 20 экз. на контейнер). Гусениц пятого возраста перорально заражали вирусом. Результаты исследования показали, что восприимчивость к патогену снижалась с увеличением плотности выращивания. При этом темные гусеницы, встречающиеся при высокой плотности, были вдвое более устойчивы по отношению к вирусу, чем светлые (Kunimi, Yamada, 1990). Светлые гусеницы африканской кукурузной совки *Spodoptera exempta* (Walker, 1856), выращенные одиночно, были примерно в 10 раз более восприимчивы к вирусу, чем темные гусеницы, выращенные в группе. При этом содержание в гемолимфе ключевого фермента в синтезе меланина и важного компонента иммунной системы насекомых — фенолоксидазы — росло от одиночно выращенных светлых гусениц к темным гусеницам, выращенным в группе (Reeson et al.,

1998). Не исключено, что меланизация, возникающая при высокой плотности, является побочным продуктом





Рисунок 5.20. «Светлая» (вверху) и «темная» (внизу) морфа *Ph. issikii* (фото Т. Jaworski)

повышения активности фенолоксидазы в гемолимфе и кутикуле насекомых (Wilson, Cotter, 2009). У гусениц капустной совки *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758) степень меланизма и устойчивость к патогену также росла с увеличением плотности выращивания. Однако, при крайне высоких значениях плотности происходило снижение устойчивости гусениц (Goulson, Cory, 1995). Зависящие от плотности фенотипические изменения не ограничиваются цветом и могут затрагивать изменения в морфологии, физиологии и поведении (Applebaum, Heifetz, 1999).

Гормональная регуляция полиморфизма, зависящего от плотности популяции, по всей вероятности, связана с содержанием ювенильного гормона. Насекомые, выращенные одиночно (по сравнению с насекомыми, выращенными в группе), имеют высокие титры ювенильного гормона (Yagi, Kuramochi, 1976; Nijhout, Wheeler, 1982). Это приводит к отсутствию меланизации покровов (Ikemoto, 1983; Fescemyer, Hammond, 1988) и увеличивает продолжительность развития личинки (Yagi, Kuramochi, 1976; Fescemyer, Hammond, 1988). Низкие титры ювенильного гормона связаны с миграцией вида (Nijhout, 1994).



Рисунок 5.21. Спаривание бабочек *Ph. issikii* «светлой» и «темной» морф (Ижевск, 09.05.2016, фото И.В. Ермолаев)

Особый теоретический и практический интерес представляет исследование динамики структуры популяций видов, дающих биологические инвазии. Общеизвестно, что *Ph. issikii* имеет две морфы (Kumata, 1963a) (Рисунок 5.20). «Светлая» морфа имеет хохолок золотисто-охристого цвета с белыми чешуйками в центре, «темная» – черный с белыми чешуйками в центре. У некоторых экземпляров «темной» морфы хохолок может быть полностью белым. Грудь пестрая с двумя или тремя белыми продольными полосами. «Светлая» морфа имеет грудь золотисто-охристого, «темная» – темно коричневого цвета. Изначально морфы рассматривали как сезонный диморфизм: «светлую» морфу считали летней, «темную» – осенней (Kumata, 1963a).

Таблица 5.10. Динамика полового индекса (%) первого поколения липовой моли-пестрянки на трех пробных площадях

Год	n_1	Плотность заселения, мин на 100 листьев	Поврежденность, %	n_2	Самцы	Самки
Пробная площадь № 1						
2001	40	$155,5 \pm 14,8$	$64,7 \pm 3,5$	2253	$48,4 \pm 1,1$	$51,6 \pm 1,1$
2002	39	$120,6 \pm 12,6$	$58,7 \pm 4,1$	1214	$47,0 \pm 1,6$	$53,0 \pm 1,6$

2003	40	169,0 ± 14,2	66,5 ± 3,0	1946	51,9 ± 1,1	48,1 ± 1,1
2004	40	897,7 ± 41,5	98,1 ± 0,4	1516	47,1 ± 1,1	52,9 ± 1,1
2005	40	478,7 ± 29,7	95,1 ± 1,0	1644	53,5 ± 1,4	46,5 ± 1,4
Пробная площадь № 2						
2001	40	67,6 ± 6,5	40,8 ± 2,4	1901	49,4 ± 1,1	50,6 ± 1,1
2002	38	28,6 ± 4,7	19,3 ± 2,6	1201	52,0 ± 2,0	48,0 ± 2,0
2003	39	17,8 ± 4,1	12,4 ± 2,3	1741	49,3 ± 1,3	50,7 ± 1,3
2004	40	308,4 ± 24,8	86,4 ± 1,7	1661	49,8 ± 1,3	50,2 ± 1,3
2005	40	372,7 ± 23,5	92,7 ± 0,9	1533	51,8 ± 1,4	48,2 ± 1,4
Пробная площадь № 3						
2001	40	42,2 ± 3,9	30,2 ± 2,2	894	50,8 ± 1,9	49,2 ± 1,9
2002	40	135,6 ± 12,2	62,2 ± 3,6	1279	52,2 ± 1,2	47,8 ± 1,2
2003	40	301,9 ± 25,8	82,1 ± 2,8	2171	50,5 ± 1,1	49,5 ± 1,1
2004	40	634,8 ± 33,3	97,6 ± 0,6	1597	49,9 ± 1,1	50,1 ± 1,1
2005	40	505,0 ± 33,3	95,6 ± 1,0	1465	52,0 ± 1,2	48,0 ± 1,2

Примечание: n_1 – число модельных деревьев; n_2 – число исследованных бабочек

Показатели плотностей заселения модельных деревьев липы мелколистной и поврежденности листьев первым поколением моли оказались значительными на всех трех пробных площадях (Таблица 5.10). В период 2001–2003 гг. эти показатели росли на площади № 1, снижались на площади № 2, совершали колебания на площади № 3. В 2004 г. наблюдали повсеместный подъем численности моли. При этом на площади № 1 средние плотности достигли показателя в 900 мин на 100 листьев. В 2005 г. произошло снижение численности моли на площадях № 1 и № 3 и повышение на площади № 2. Изменение плотности заселения практически не оказывали влияние на половой индекс популяции (Таблица 5.10).

Наши исследования показали, что «светлые» и «темные» морфы *Ph. issikii* встречались в каждой генерации (Рисунок 5.21). Это же было отмечено и работе Клепикова (Клепиков, 2005). Отношение между ними широко варьировало в зависимости от года и места исследования (Таблица 5.11).

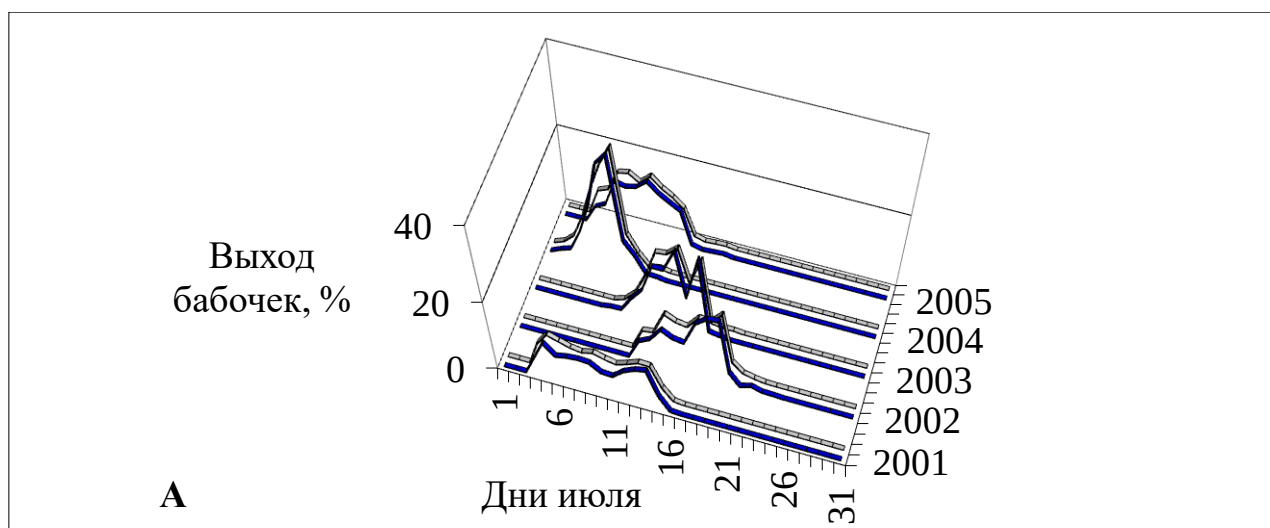
Таблица 5.11. Отношение между морфами (%) бабочек первого поколения липовой моли-пестрянки на трех пробных площадях в г. Ижевске

Год	n_1	n_2	Плотность заселения, мин на 100 листьев	Самцы		Самки	
				«Темные»	«Светлые»	«Темные»	«Светлые»
Пробная площадь № 1							
2002	39	1214	120,6 ± 12,6	15,0 ± 1,3	32,0 ± 1,3	23,1 ± 1,5	29,9 ± 1,4
2003	40	1946	169,0 ± 14,2	45,8 ± 1,1	6,1 ± 0,7	43,7 ± 1,1	4,4 ± 0,5
2004	40	1516	897,7 ± 41,5	45,2 ± 1,1	1,9 ± 0,4	51,2 ± 1,0	1,7 ± 0,3
2005	40	1644	478,7 ± 29,7	50,9 ± 1,4	2,6 ± 0,5	44,1 ± 1,3	2,4 ± 0,4

Пробная площадь № 2							
2002	38	1201	28,6 ± 4,7	23,6 ± 1,9	28,4 ± 1,7	21,4 ± 1,8	26,6 ± 1,9
2003	39	1741	17,8 ± 4,1	44,1 ± 1,4	5,2 ± 0,7	45,9 ± 1,1	4,8 ± 0,7
2004	40	1661	308,4 ± 24,8	46,4 ± 1,4	3,4 ± 0,5	47,6 ± 1,3	2,6 ± 0,5
2005	40	1533	372,7 ± 23,5	50,0 ± 1,4	1,8 ± 0,4	46,4 ± 1,5	1,8 ± 0,4
Пробная площадь № 3							
2002	40	1279	135,6 ± 12,2	17,1 ± 1,2	35,1 ± 1,5	18,8 ± 1,5	29,0 ± 1,4
2003	40	2171	301,9 ± 25,8	38,0 ± 1,2	12,5 ± 1,0	40,8 ± 1,4	8,7 ± 1,0
2004	40	1597	634,8 ± 33,3	47,2 ± 1,1	2,7 ± 0,4	48,2 ± 1,1	1,9 ± 0,3
2005	40	1465	505,0 ± 33,3	51,3 ± 1,1	0,7 ± 0,2	47,2 ± 1,1	0,8 ± 0,2

Примечание: n_1 – число модельных деревьев; n_2 – число исследованных бабочек.

Время появления бабочек обоих полов в условиях лаборатории практически совпадало как в разные сезоны, так и на разных площадях. Выход бабочек на протяжении 2001–2005 гг. на пробных площадях № 1, № 2 и № 3 показан на рисунке 5.22. Схожая синхронизация в появлении самцов и самок ранее была известна на примере *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Trimble, 1986b). Как правило, представители разных морф одного пола появлялись одновременно. В каждом третьем случае представители с «темными» крыльями выходили достоверно ($P < 0,05$) позже «светлых» бабочек вне зависимости от пола (Таблица 5.12). В одной морфе самцы и самки появлялись одновременно. Исключение составили представители «темной» морфы в 2005 г. с площади № 1. Здесь самки вышли достоверно ($P < 0,05$) раньше самцов.



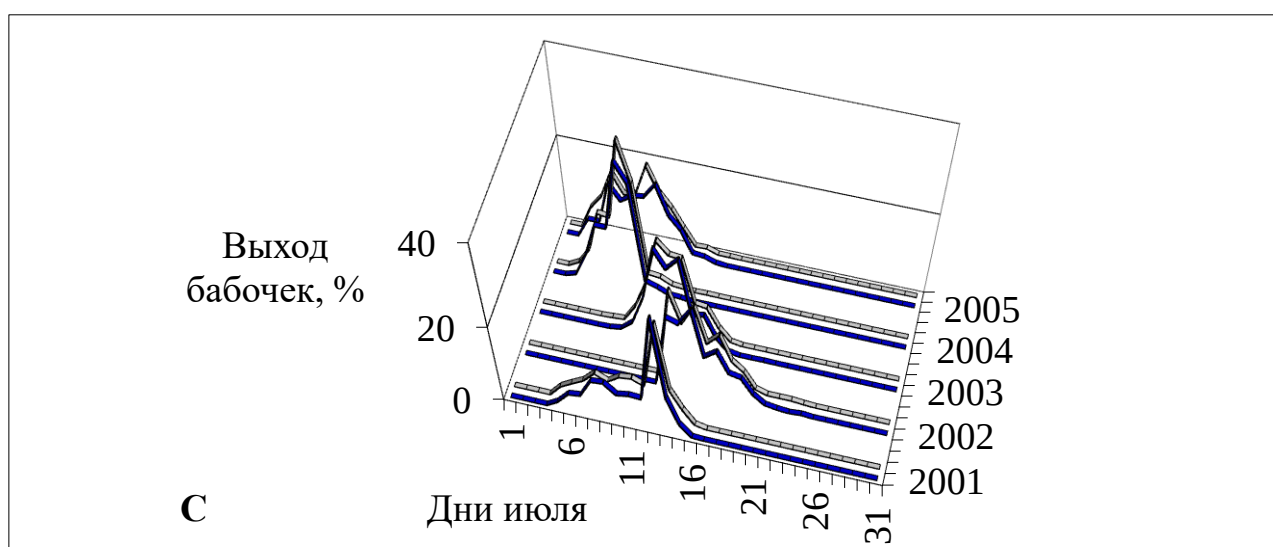
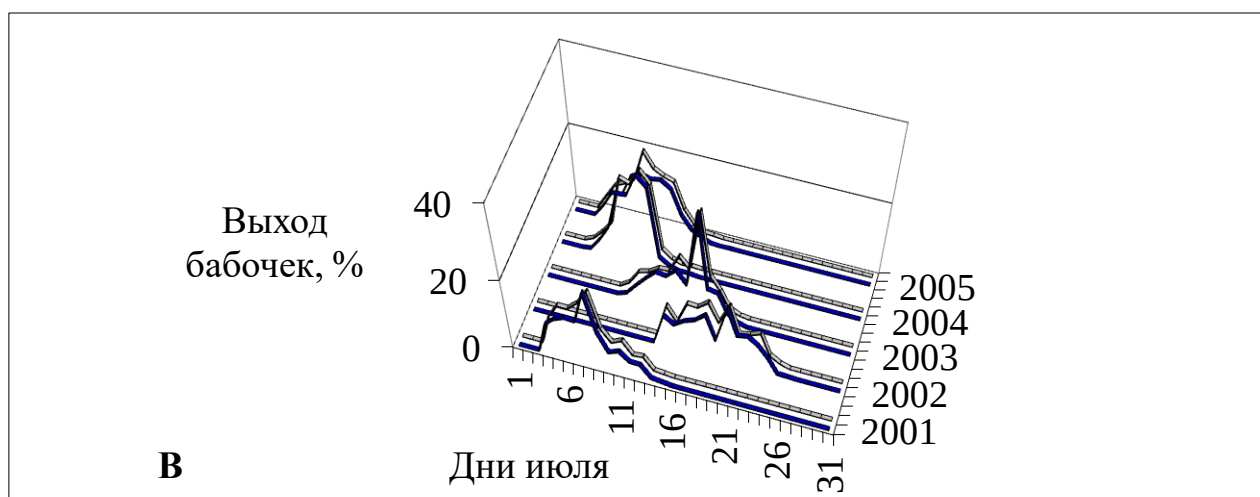


Рисунок 5.22. Динамика выхода бабочек липовой моли-пестрянки на трех пробной площадях (А – № 1; В – № 2; С – № 3) на протяжении 2001–2005 гг. Темным цветом показаны самцы, светлым – самки (по: Ермолаев, Ижболдина, 2012)

Таблица 5.12. Время (сутки) появления бабочек липовой моли-пестрянки

Год	n_1	Самцы		Самки	
		«Темные»	«Светлые»	«Темные»	«Светлые»
Пробная площадь № 1					
2002	39	$5,8 \pm 0,2$ ($n_2=185$)	$5,5 \pm 0,1$ ($n_2=393$)	$5,6 \pm 0,1$ A ($n_2=283$)	$5,3 \pm 0,1$ A ($n_2=353$)
2003	40	$6,6 \pm 0,1$ B ($n_2=893$)	$6,1 \pm 0,2$ B ($n_2=117$)	$6,5 \pm 0,1$ ($n_2=853$)	$6,6 \pm 0,2$ ($n_2=83$)
2004	40	$5,2 \pm 0,1$ ($n_2=680$)	$5,5 \pm 0,2$ ($n_2=30$)	$5,1 \pm 0,1$ ($n_2=778$)	$5,3 \pm 0,1$ ($n_2=28$)
2005	40	$5,5 \pm 0,1^*$ ($n_2=837$)	$6,4 \pm 0,5$ ($n_2=39$)	$5,2 \pm 0,1^*$ ($n_2=728$)	$6,0 \pm 0,5$ ($n_2=40$)

Пробная площадь № 2					
2002	38	6,2 ± 0,2 C (n ₂ =263)	5,4 ± 0,2 C (n ₂ =351)	5,8 ± 0,2 (n ₂ =244)	5,5 ± 0,2 (n ₂ =343)
2003	39	6,8 ± 0,1 D (n ₂ =771)	6,2 ± 0,2 D (n ₂ =91)	6,6 ± 0,1 E (n ₂ =802)	5,8 ± 0,3 E (n ₂ =77)
2004	40	7,4 ± 0,1 (n ₂ =770)	7,1 ± 0,2 (n ₂ =56)	7,3 ± 0,1 F (n ₂ =792)	6,6 ± 0,3 F (n ₂ =43)
2005	40	5,7 ± 0,1 (n ₂ =768)	5,2 ± 0,5 (n ₂ =27)	5,5 ± 0,1 (n ₂ =711)	5,3 ± 0,5 (n ₂ =27)
Пробная площадь № 3					
2002	40	3,8 ± 0,1 G (n ₂ =215)	3,4 ± 0,1 G (n ₂ =458)	3,8 ± 0,1 I (n ₂ =237)	3,2 ± 0,1 I (n ₂ =369)
2003	40	6,3 ± 0,1 (n ₂ =821)	6,3 ± 0,1 (n ₂ =276)	6,3 ± 0,1 (n ₂ =888)	6,2 ± 0,1 (n ₂ =186)
2004	40	5,8 ± 0,1 (n ₂ =756)	5,5 ± 0,3 (n ₂ =44)	5,7 ± 0,1 (n ₂ =767)	6,1 ± 0,4 (n ₂ =30)
2005	40	5,5 ± 0,1 (n ₂ =748)	5,4 ± 0,9 (n ₂ =10)	5,2 ± 0,1 (n ₂ =695)	4,4 ± 0,7 (n ₂ =12)

Примечание: n_1 – число модельных деревьев; n_2 – число исследованных бабочек. Достоверные различия ($P < 0,05$) между морфами одного пола отмечены одинаковыми буквами, между полами одной морфы – звездочками (* – для «Темных», ** – для «Светлых»).

Морфометрический анализ бабочек показал, что в большинстве случаев у представителей одного пола достоверные отличия по длине тела между особями с «темными» и «светлыми» крыльями не были выявлены (Таблица 5.13). В рамках одной морфы самцы имели всегда большую длину тела ($P < 0,001$), чем самки.

Длина крыла бабочек со «светлым» вариантом окраски была достоверно меньше аналогичного показателя для особей с «темным» вариантом для самцов в 7, для самок в 10 случаях из 12 (Таблица 5.14). В рамках одной морфы самцы имели большую длину крыла ($P < 0,05$), чем самки. Исключение для последнего случая составили представители «светлой» морфы в 2004 (на пробных площадях № 1 и № 3) и в 2005 (на всех трех площадях) гг.

Таблица 5.13. Длина тела бабочек липовой моли-пестрянки (мм) на трех пробных площадях

Год	n ₁	Самцы		Самки	
		«Темные»	«Светлые»	«Темные»	«Светлые»
Пробная площадь № 1					
2002	39	3,81 ± 0,03* (n ₂ =185)	3,83 ± 0,02** (n ₂ =393)	3,45 ± 0,02* (n ₂ =283)	3,44 ± 0,02** (n ₂ =353)
2003	40	3,74 ± 0,01* (n ₂ =893)	3,77 ± 0,03** (n ₂ =117)	3,45 ± 0,01* D (n ₂ =853)	3,52 ± 0,03 ** D (n ₂ =83)
2004	40	3,78 ± 0,01*	3,75 ± 0,08**	3,45 ± 0,01*	3,37 ± 0,06**

		($n_2=680$)	($n_2=30$)	($n_2=778$)	($n_2=28$)
2005	40	$3,86 \pm 0,01^* \text{ A}$ ($n_2=837$)	$3,71 \pm 0,06^{**} \text{ A}$ ($n_2=39$)	$3,50 \pm 0,01^* \text{ E}$ ($n_2=728$)	$3,38 \pm 0,04^{**} \text{ E}$ ($n_2=40$)
Пробная площадь № 2					
2003	39	$3,71 \pm 0,01^* \text{ B}$ ($n_2=771$)	$3,78 \pm 0,03^{**} \text{ B}$ ($n_2=91$)	$3,43 \pm 0,01^*$ ($n_2=802$)	$3,43 \pm 0,03^{**}$ ($n_2=77$)
2004	40	$3,82 \pm 0,01^*$ ($n_2=770$)	$3,75 \pm 0,05^{**}$ ($n_2=56$)	$3,47 \pm 0,01^*$ ($n_2=792$)	$3,39 \pm 0,04^{**}$ ($n_2=43$)
2005	40	$3,95 \pm 0,01^*$ ($n_2=768$)	$3,89 \pm 0,08^{**}$ ($n_2=27$)	$3,57 \pm 0,01^*$ ($n_2=711$)	$3,57 \pm 0,05^{**}$ ($n_2=27$)
Пробная площадь № 3					
2003	40	$3,81 \pm 0,01^* \text{ C}$ ($n_2=821$)	$3,88 \pm 0,02^{**} \text{ C}$ ($n_2=276$)	$3,49 \pm 0,01^*$ ($n_2=888$)	$3,53 \pm 0,02^{**}$ ($n_2=186$)
2004	40	$3,83 \pm 0,02^*$ ($n_2=756$)	$3,88 \pm 0,06^{**}$ ($n_2=44$)	$3,45 \pm 0,01^* \text{ F}$ ($n_2=767$)	$3,25 \pm 0,08^{**} \text{ F}$ ($n_2=30$)
2005	40	$3,94 \pm 0,01^*$ ($n_2=748$)	$3,92 \pm 0,11^{**}$ ($n_2=10$)	$3,56 \pm 0,01^*$ ($n_2=695$)	$3,35 \pm 0,11^{**}$ ($n_2=12$)

Примечание: n_1 – число модельных деревьев; n_2 – число исследованных бабочек. Достоверные различия ($P < 0,05$) между морфами одного пола отмечены одинаковыми буквами, между полами одной морфы – звездочками (* – для «Темных», ** – для «Светлых»).

Исследование содержимого яичников самок в начале периода спаривания и откладки яиц показало (Таблица 5.15), что самки с «темными» крыльями достоверно ($P < 0,001$) были более плодовиты, чем самки со «светлым» вариантом крыла.

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 приводило 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 ($r = -0,61$; $n = 160$; $P < 0,001$). Важными следствиями активизации пассивного расселения бабочек липовой моли-пестрянки при увеличении плотности популяции являются возможности вида уходить от крайних проявлений внутривидовой конкуренции за ресурс, а также негативных реакций растения-хозяина.

Таблица 5.14. Длина левого переднего крыла бабочек липовой моли-пестрянки (мм) на трех пробных площадях

Год	N ₁	Самцы		Самки	
		«Темные»	«Светлые»	«Темные»	«Светлые»
Пробная площадь № 1					
2002	39	3,25 ± 0,01* (n ₂ =185)	3,24 ± 0,01** (n ₂ =393)	3,19 ± 0,01* Н (n ₂ =283)	3,15 ± 0,01** Н (n ₂ =353)
2003	40	3,18 ± 0,01*	3,16 ± 0,02**	3,11 ± 0,01* I	3,05 ± 0,02** I

		($n_2=893$)	($n_2=117$)	($n_2=853$)	($n_2=83$)
2004	40	$3,21 \pm 0,01^* \mathbf{A}$ ($n_2=680$)	$3,10 \pm 0,04 \mathbf{A}$ ($n_2=30$)	$3,13 \pm 0,01^* \mathbf{J}$ ($n_2=778$)	$2,99 \pm 0,05 \mathbf{J}$ ($n_2=28$)
2005	40	$3,30 \pm 0,01^* \mathbf{B}$ ($n_2=837$)	$3,09 \pm 0,04 \mathbf{B}$ ($n_2=39$)	$3,21 \pm 0,01^* \mathbf{K}$ ($n_2=728$)	$3,13 \pm 0,03 \mathbf{K}$ ($n_2=40$)
Пробная площадь № 2					
2002	38	$3,24 \pm 0,01^* \mathbf{C}$ ($n_2=263$)	$3,19 \pm 0,01^{**} \mathbf{C}$ ($n_2=351$)	$3,15 \pm 0,01^* \mathbf{L}$ ($n_2=244$)	$3,10 \pm 0,01^{**} \mathbf{L}$ ($n_2=343$)
2003	39	$3,17 \pm 0,01^*$ ($n_2=771$)	$3,13 \pm 0,02^{**}$ ($n_2=91$)	$3,09 \pm 0,01^* \mathbf{M}$ ($n_2=802$)	$3,04 \pm 0,02^{**} \mathbf{M}$ ($n_2=77$)
2004	40	$3,24 \pm 0,01^* \mathbf{D}$ ($n_2=770$)	$3,12 \pm 0,03 \mathbf{D}$ ($n_2=56$)	$3,16 \pm 0,01^* \mathbf{N}$ ($n_2=792$)	$3,09 \pm 0,02 \mathbf{N}$ ($n_2=43$)
2005	40	$3,31 \pm 0,01^*$ ($n_2=768$)	$3,26 \pm 0,04$ ($n_2=27$)	$3,23 \pm 0,01^*$ ($n_2=711$)	$3,20 \pm 0,03$ ($n_2=27$)
Пробная площадь № 3					
2002	40	$3,24 \pm 0,01^*$ ($n_2=215$)	$3,24 \pm 0,01^{**}$ ($n_2=458$)	$3,17 \pm 0,01^*$ ($n_2=237$)	$3,15 \pm 0,01^{**}$ ($n_2=369$)
2003	40	$3,23 \pm 0,01^* \mathbf{E}$ ($n_2=821$)	$3,20 \pm 0,01^{**} \mathbf{E}$ ($n_2=276$)	$3,14 \pm 0,01^* \mathbf{O}$ ($n_2=888$)	$3,11 \pm 0,01^{**} \mathbf{O}$ ($n_2=186$)
2004	40	$3,23 \pm 0,01^* \mathbf{F}$ ($n_2=756$)	$3,14 \pm 0,03^{**} \mathbf{F}$ ($n_2=44$)	$3,15 \pm 0,01^* \mathbf{P}$ ($n_2=767$)	$2,97 \pm 0,04^{**} \mathbf{P}$ ($n_2=30$)
2005	40	$3,33 \pm 0,01^* \mathbf{G}$ ($n_2=748$)	$3,17 \pm 0,04 \mathbf{G}$ ($n_2=10$)	$3,24 \pm 0,01^* \mathbf{Q}$ ($n_2=695$)	$3,08 \pm 0,08 \mathbf{Q}$ ($n_2=12$)

Примечание: n_1 – число модельных деревьев; n_2 – число исследованных бабочек. Достоверные различия ($P < 0,05$) между морфами одного пола отмечены одинаковыми буквами, между полами одной морфы – звездочками (* – для «Темных», ** – для «Светлых»).

Повышение плотности заселения растения-хозяина представителями семейства Gracillariidae часто приводит к обострению внутривидовой конкуренции между особями. Смертность от внутривидовой конкуренции, положительно зависима от плотности, обуславливает существенное снижение численности минёров. На примере тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* убедительно было показано, что смертность гусениц, связанная с конкуренцией, может достигать величины 35,8% (Полежаев, 1934). Увеличение плотности *Ph. ringoniella* (Matsumura, 1931) до показателя 25 личинок на лист приводило к 50% личиночной смертности (Sekita, Yamada, 1979). Схожие данные (53%) известны для *Ph. salicifoliella* (Chambers, 1971) (Martin, 1956).

Таблица 5.15. Основные характеристики бабочек-самок липовой моли-пестрянки, собранных 25.05.04 на десяти стволах липы мелколистной

Самки	n	Длина, мм		Количество яиц в яичниках, шт.
		тела	крыла	

«Темные»	142	3,55 ± 0,02 A	3,23 ± 0,01 B	32,4 ± 1,0 C
«Светлые»	28	3,26 ± 0,04 A	3,04 ± 0,03 B	23,7 ± 1,4 C

Примечание: *n* – число исследованных бабочек; достоверные различия ($P < 0,001$) отмечены одинаковыми буквами.

Повреждения, наносимые фитофагом, могут вызывать в организме растения-хозяина индуцированную реакцию. Последняя проявляется в изменении содержания первичных и вторичных метаболитов и носит, как правило, неспецифичный характер. Минёры, подобно открытоживущим филлофагам, вызывают изменения биохимических характеристик растения-хозяина (Faeth, 1986; Potter, Kimmerer, 1986; Marino et al., 1993) и тем самым могут негативно влиять на качество кормовой базы. Помимо этого, увеличение плотности заселения растения минёром повышает вероятность преждевременного опадения листа и гибель развивающихся в нем гусениц моли (Auerbach, Simberloff, 1989; Auerbach et al., 1995).

Изменение соотношения внутривидовых форм бабочек липовой моли-пестрянки на протяжении пяти лет происходило на фоне практически стабильного полового индекса (Таблица 5.10). Этот показатель имеет индикаторное значение, поскольку носит регуляторный характер и отражает общее состояние популяции в определенный отрезок времени. Сохранение оптимального соотношения полов является важнейшим механизмом поддержания генетической разнородности популяций (Шварц, 1969, стр. 70). Это, по-видимому, способствует поддержанию некоего адаптивного отношения морф в разных диапазонах плотностей минёра.

На примере различных отрядов насекомых (главным образом, Homoptera, Hemiptera, Orthoptera) (Roff, 1986; Andersen, 1997) известно, что короткокрылые самки в полиморфных популяциях имеют возможность перераспределять энергию, которая в норме идет на развитие крыловых мышц и крыльев, на большую продукцию яиц. Для чешуекрылых, по всей вероятности, это правило не работает. Результаты нашего исследования показали, что бóльшую плодовитость имеют представители более длиннокрылой «темной» морфы (Таблица 5.15). Аналогичная картина была получена при сравнении средней плодовитости коротко- и длиннокрылых самок волнянки *Orgyia thyellina* Butler, 1881 (Sato, 1977). Короткокрылые самки откладывали в среднем 390 яиц, в то время как длиннокрылые – 477 яиц.

Таким образом, изменение плотности популяции липовой моли-пестрянки оказывает влияние на соотношение внутривидовых форм вида. Увеличение плотности заселения растения-хозяина приводит к повышению доли «темных» форм бабочек, отличающихся большей длиной крыла и плодовитостью.

5.4 Факторы смертности *Ph. issikii* во вторичном ареале минёра

5.4.1. Влияние абиотических факторов

Картина выхода первого поколения бабочек *Ph. issikii* на одной локации может ежегодно варьировать (Таблица 5.3). Значительная изменчивость времени появления листьев липы на нашей пробной площади (от 4 мая в 2023 г. до 29 мая в 2012 г.) и разная динамика теплообеспеченности в течение вегетации оказывала существенное влияние на динамику появления имаго. За период наблюдений время появления первого поколения минёра в г. Ижевске сдвигалось на месяц: от 18 июня (2021 г.) по 21 июля (2017 г.). Схожую задержку в по времени развития *Ph. issikii* в 2017 г. наблюдали и в соседней Кировской области в заповеднике «Нургуш» (Кировская область) (Целищева, 2017). Известны случаи и других значительных фенологических сдвигов. Так, в 1990 г. в Московской области в связи с весенним похолоданием сроки развития минёра также были смещены на месяц (Осипова, 1992; 1995). В результате вылет второго поколения начался лишь во второй декаде сентября. При этом в другие годы (период наблюдений 1988–1994 гг.) такие смещения не превышали 2–3 недель (Осипова, 1995). В 2001–2002 гг. лёт бабочек второго поколения в Москве наблюдали в сентябре – октябре (Козлова, 2006; Гниненко, Козлова, 2007).

Влияние температуры на динамику численности в популяциях *Ph. issikii* может зависеть и от рельефа местности. Особенно это заметно в долине крупной реки. Даже в годы с максимальной плотностью заселения *Ph. issikii* на пробной площади № 4 под г. Ижевском (например, 5 и более мин на лист в 2004, 2005, 2006, 2015, 2018, 2021, 2023 гг.) этот показатель в долине реки Кама (близ биостанции Удмуртского государственного университета «Сива») не превышал величины 0,25 мины на лист. По всей вероятности, это явление связано с негативным влиянием частых локальных заморозков при ночном выхолаживании воздуха в низинных участках долины на разные стадии развития минёра. Схожий эффект наблюдали при исследовании популяции *Ph. populifoliella* близ р. Ангары (Фролов, 1948).

Крайне негативный эффект на численность развивающихся гусениц оказывают экстремально высокие температуры. Например, аномально жаркий июль и август 2010 г. негативно повлияли на жизнеспособность имаго второго поколения *Ph. issikii* в г. Ижевске. В результате плотность популяции минёра в 2011 г. была снижена во многих насаждениях до нуля. То же произошло и с тополевой молью-пестрянкой *Ph. populifoliella*, хронический очаг которой существовал в Ижевске с 2002 г. Засуха и высокая температура воздуха 2017 г. в

Сербии также привела к гибели большинства гусениц второй второго поколения моли (Dobrosavljevic et al., 2018). К сожалению, механизм влияния засухи на жизнеспособность молей-пестрянок остался не известен.

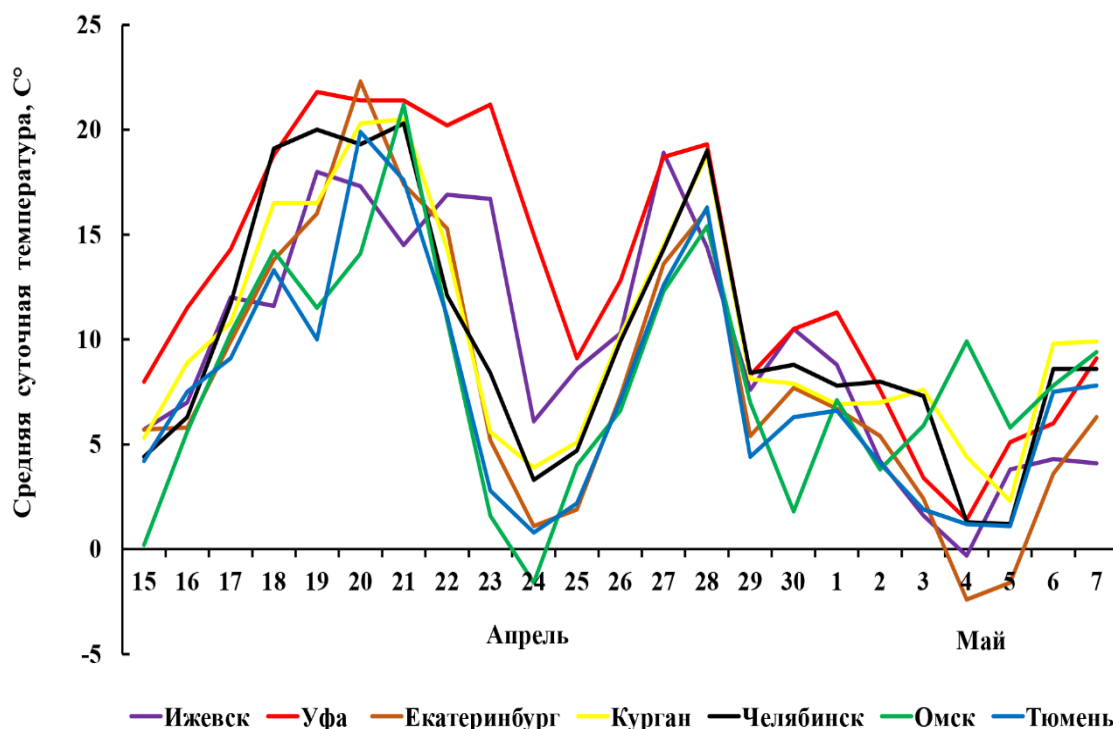


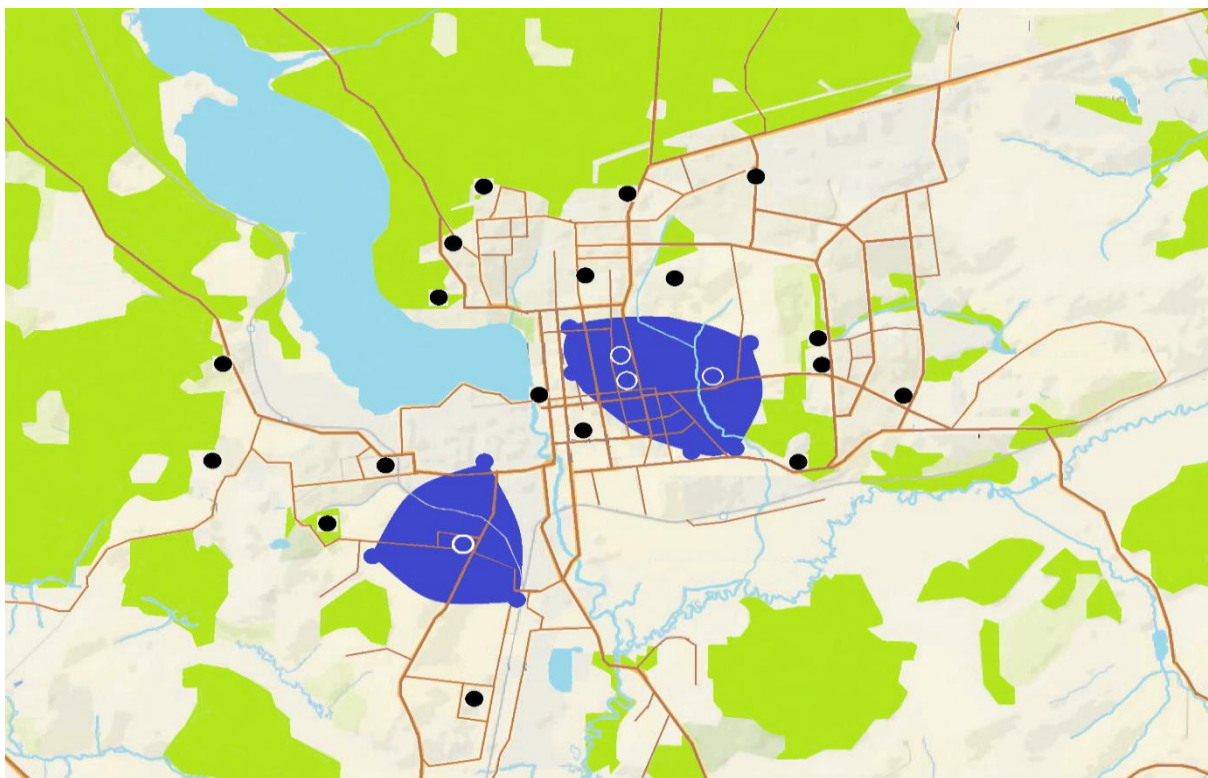
Рисунок 5.23. Динамика средней суточной температуры в период с 15.04.24 по 7.05.24 в семи городах РФ по данным архива фактической погоды Гидрометцентра России (<https://meteoinfo.ru/archive-pogoda>) (по: Ермолаев и др., 2025)

В разных частях вторичного ареала бабочки *Ph. issikii*, по-видимому, по-разному переносят зиму. Так, в условиях Среднего и Нижнего Поволжья минёр с трудом проходят этот период (Аникин и др., 2016). С этим авторы связывают малочисленность первого поколения минёра. Напротив, в центральной части РФ бабочки *Ph. issikii* успешно зимовали при температурах ниже $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Масляков, Ижевский, 2011). Так, холодная зима 2005–2006 гг. в Москве (температура воздуха ниже $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ держалась более 10 дней) не оказала существенного влияния на зимующих бабочек (Гниненко, Козлова, 2008). То же было отмечено нами под г. Ижевском. Так, в 27–29 декабря 2002 г. средняя суточная температура воздуха составила $-32,3$, $-34,2$ и $-36,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно. При этом бабочки успешно перенесли зимовку. Наша оценка, проведённая в конце марта 2018 г. на пробной площади № 4, показала, что смертность бабочек за зимний период может составлять около 15–20%.

Весенние заморозки могут негативно влиять на численность вышедших из диапаузы бабочек *Ph. issikii*. Вторая половина апреля 2024 г. в восточной части вторичного ареала *Ph. issikii* была теплой. Например, средняя суточная температура выше 10 °C в Екатеринбурге и Тюмени продержалась 5 суток, в Челябинске, Кургане и Омске – 6 суток, в Ижевске и Уфе – 7 и 9 суток соответственно. При этом показатель достигал в большинстве городов более 20 °C (Рисунок 5.23). В результате этого все бабочки *Ph. issikii* вышли из зимней диапаузы. Наше исследование, проведенное с помощью пирометра в г. Ижевске, показало, что первые бабочки *Ph. issikii* могут выходить из зимней диапаузы при нагреве коры зимовочного дерева уже в 7°C.

Дальнейшее снижение температуры ниже 0 °C в сочетании с выпадением снежного покрова привело к гибели моли на значительной территории Предуралья, Урала, Зауралья и Западной Сибири. В Западной Сибири было несколько волн заморозков. В Омске ночные отрицательные температуры держались с 23 по 26 апреля (до –6,1 °C) и с 29 апреля по 3 мая (до –4,1 °C). В Тюмени это явление наблюдали 24–25 апреля (до –1,8 °C), с 29 по 30 апреля (до –2,2 °C) и 4 по 6 мая (до –3,6 °C). На остальной территории заморозок прошел с 4 по 6 мая. При этом ночная температура воздуха опускалась в Кургане до –1,1 °C, в Челябинске, Екатеринбурге, Уфе и Ижевске – до –2,3, –3,6, –4,8 и –4,1 °C соответственно.

Вместе с *Ph. issikii* на территории Урала и Западной Сибири исчез и другой инвазивный вид – дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae). В последние годы этот аборигенный вид расширял свой ареал в том числе и на восток (Ермолаев и др., 2024б). Детальное исследование дубовых посадок в парке Омского государственного агроуниверситета (г. Омск, 2.06.24), в экопарке Затюменский (г. Тюмень, 3.06.24), в дендрарии ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург, 4.06.24) показали полное отсутствие этого вида. Ранее этот минёр давал очаги в первой (Гайвас и др., 2019) и третьей (Замшина, 2023) локациях. Башкирская (близ г. Уфы) и удмуртская (долина р. Сива) популяции *A. brongniardella* выжили. При этом была плотность заселения дубов этим минёром упала до минимальных показателей.



А.



Б.

Рисунок 5.24. Распространение липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в г. Ижевске (А) и Екатеринбурге (Б) в июне 2024 г. Плотность заселения минёром липы представлены разным цветом: черные точки – моль не обнаружена, синие точки и области – плотность заселения находится в диапазоне от 1 до 2 мин на 100 листьев, красные точки и область – плотность заселения от 2 до 4 мин на 100 листьев, желтые точки и область – более 4 мин на 100 листьев (по: Ермолаев и др., 2025)



Рисунок 5.25. Листья липы мелколистной *Tilia cordata*, поврежденные заморозком (Уфа, 5.06.24, фото: Ермолаев И.В.)

Детальное исследование липовых насаждений на примере городов Ижевск и Екатеринбург показало, что в крупных городах отдельные особи бабочек *Ph. issikii* способны выживать даже в условиях проявления экстремальных температур вследствие значительной гетерогенности температурных условий. Подобные условия создаются за счет теплового загрязнения. Общеизвестно, что над городами формируется теплый слой воздуха высотой до 200 м. При этом температура воздуха в городе бывает на 0,5–5,0°C выше, чем в пригороде (Ландсберг, 1983; Musco, 2016). То же отмечено и для г. Ижевска (Климат Ижевска, 1979, стр. 87) и для Екатеринбурга (Климат Свердловска, 1981, стр. 55). Результаты наших исследований показаны на рисунке 3. По сути дела, рисунки распределения *Ph. issikii* отражают картину теплового загрязнения городов на 4–6 мая 2024 г. В Ижевске (Рисунок 5.24А) выявлено две области с плотность заселения от 1 до 2 мин на 100 листьев. Первая (слева) связана с территорией металлургического завода «Ижсталь» и частным сектором, вторая (справа) – с центром города и частным сектором. Более крупный г. Екатеринбург (Рисунок 5.24Б) позволил сформировать значительную область моли с плотностью заселения более 2 мин на 100 листьев в центре и промышленном северо-западе города. В центральной части города выявлена зона с значительно более высокой плотностью заселения лип минёром: с 4,7 до 8,5 мин на 100 листьев. Интересно, что местоположение этой области практически совпадает с зоной хронического очага тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter*

populifoliella (Treitschke, 1833) (Gracillariidae) (Рисунок 4.1), существовавшего в городе по крайней мере с 1918 г. (Колосов, 1918) по начало 1980-х гг. (Данилова, 1981). Кроме того, на юге Екатеринбурга была выявлена локальная точка с высокой плотностью заселения липы *Ph. issikii* (5,9 мин на 100 листьев): в парке на Аптечной. По всей вероятности, этот случай связан с соседством этой локации с заводом керамических изделий.

Негативное влияние поздневесеннего заморозка на яйцекладку моли исследовали 22–23 мая 2002 г. в г. Ижевске. Средние суточные температуры здесь составили –0,4 и –1,2°C соответственно. В результате часть листовой пластинки липы была отморожена и погибла. В свою очередь это привело к гибели некоторого количества яиц, отложенных минёром на лист. При этом негативное влияние данного фактора на трех пробных площадях было различно. Если снижение плотности первого поколения минёра на пробной площади № 2 было значительным (на 59,8% от показателя предыдущего года), на пробной площади № 1 – умеренным (на 22,4%), то на пробной площади № 3 какого-либо влияния на динамику численности вообще не было. По всей вероятности, влияние поздневесеннего заморозка может зависеть как от рельефа местности, так и от структуры насаждения. Схожий эффект мы наблюдали в 2024 г. в липняке к югу от г. Уфы. Среди исследованных популяций *Tilia cordata* к моменту заморозков 4–6 мая (Рисунок 5.23) только местные успели раскрыть листья (Рисунок 5.25).

5.4.2. Влияние биотических факторов

Хищники. Комплекс хищников липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* изучен слабо. В Болгарии хищные членистоногие были отмечены как самый важный фактор смертности гусениц *Ph. issikii* (Tomov, 2009). Среди них наибольшее значение имел кузнечик *Meconeta meridionale* (Costa, 1860). Этот же вид был отмечен как хищник другого инвазионного минёра – *Cameraria ohridella* (Grabenweger et al., 2005b).

Наше исследование позволило выявить комплекс хищных членистоногих *Ph. issikii* на территории Удмуртской Республики. Среди них наиболее обычен клоп *Anthocoris nemorum* (3,5–4,3 мм). Вид широко распространен особенно в лесной зоне Европы, европейской части России, Сибири и Китая (Péricart, 1972; 1996). Количество генераций *A. nemorum* зависит от широты. На севере ареала (Норвегия, Финляндия, Шотландия, Северо-Запад России) вид дает одно поколение, в странах Центральной Европы (Англия, Германия, Голландия, Австрия, Польша) – 2, южнее (Франция) – 3 поколения (Саулич, Мусолин, 2009). По

классификации А.В. Лагунова (2003), *A. nemorum* относится к морфоэкологической группе «ползателей».



Рисунок 5.26. Личинка клопа *Anthocoris nemorum* поедает гусеницу *Ph. issikii* (Удмуртская Республика, биостанция УдГУ «Сива», 20.06.2016) (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 5.27. Стафилин *Anthophagus saraboides* на мине *Ph. issikii* (Удмуртская Республика, биостанция УдГУ «Сива», 16.06.2016) (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 5.28. Личинка *Haplothrips subtilissimus* поедает гусеницу *Ph. issikii* (Удмуртская Республика, биостанция УдГУ «Фертики», 23.06.2023) (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 5.29. Нимфа клеща *Anystis* sp. напала на гусеницу *Ph. issikii* (Удмуртская Республика, биостанция УдГУ «Фертики», 24.06.2023) (фото И.В. Ермолаев)
Представители этой группы – ярусно подвижные компоненты ценозов с короткими ногами и невытянутым телом (Лагунов, 2003).

Личинки и имаго *A. nemorum* могут питаться широким спектром артропод на цветущих травянистых и кустарниковых растениях: трипсами, равнокрылыми, чешуекрылыми, жесткокрылыми, двукрылыми и клещами (Herard, 1986). При этом каких-либо предпочтений в растении-хозяине клоп не имеет (Hill, 1957; 1977). Клоп нападает на гусениц и куколок *Ph. issikii*, прокалывая эпидермис листа хоботком над миной (Рисунок 5.26). Кроме того, личинок этого клопа можно обнаружить внутри мин. Питание *A. nemorum* гусеницами и куколками *Ph. issikii* было отмечено в Московской (Осипова, 1992; 1995), Ульяновской (Мищенко, 2011), Томской (Конусова и др., 2019) областях, а также Удмуртской Республике (Ермолаев, Домрачев, 2020; Ермолаев, 2024).

Другой хищник *Ph. issikii* – небольшой (4,5–5,5 мм) стафилин *Anthophagus caraboides* (Рисунок 5.27). Вид широко распространен в Европе и Азии (Shavrin, 2008; Hlaváč et al., 2016). *A. caraboides* встречается на цветущих травянистых, кустарниковых и древесных растениях (Киршенблат, 1965; Assing, Schülke, 2012). По классификации В.А. Кащеева (1999), *A. caraboides* относится к морфоэкологическому классу эпибионтов. Представители этой группы ведут открытый образ жизни, имеют хорошо развитые глаза на отчетливо

прогнатной голове, сильную склеротизацию покровов и относительно короткое и широкое брюшко с относительно небольшой подвижностью. Тело хищника дорзовентрально уплощено, ноги широко расставлены. При этом карабoidalный облик жука, по-видимому, связан со спецификой используемых видом укрытий (Кашеев, 1999). Исследование гигропреферендума *A. caraboides* показало безусловное предпочтение 100% влажности воздуха (Тихомирова, 1973). Питание стафилина *A. caraboides* липовой молью-пестрянкой *Ph. issikii* было отмечено в Московской (Осипова, 1992; 1995), Томской (Конусова и др., 2019) областях, а также в Удмуртской республике (Ермолаев, Домрачев, 2020; Ермолаев, 2024).

Несмотря на то, что *A. nemorum* и *A. caraboides* – широкие полифаги, у них, по-видимому, есть свои предпочтения растениях, на которых лучше охотиться. Наше исследование, проведенное в пойменной дубраве близ биостанции Удмуртского государственного университета «Сива», показало, что плотность *A. nemorum* схожа как на липе, так и на вязе ($0,05 \pm 0,03$ и $0,05 \pm 0,02$ клопов на дерево соответственно). Плотность *A. caraboides* была достоверно выше ($P < 0,05$) на липе ($3,0 \pm 0,6$), чем на вязе ($1,4 \pm 0,3$ жуков на дерево).

Haplothrips subtilissimus – голарктический вид (Stannard, 1968). Встречается с начала вегетации до первых заморозков как на древесно-кустарниковой, так и на травянистой растительности (Яхонтов, 1955; Жильцова, Дербенева, 1972). Зимует под корой, часто в растительном опаде. В европейской части РФ личинки трипса проходят развитие с мая до конца июля (Жильцова, Дербенева, 1972). По всей вероятности, *H. subtilissimus* имеет смешанное питание. Хищничество вида варьирует от факультативного (Marullo, De Grazia, 2013) до облигатного (Stannard, 1968). При этом наиболее частыми объектами питания являются клещи. На примере удмуртской популяции *Ph. issikii* нами впервые был выявлен факт питания *H. subtilissimus* гусеницами минёра (Рисунок 5.28).



Рисунок 5.30. Личинка златоглазки в поисках пищи на листе липы (Удмуртская Республика, биостанция УдГУ «Фертики», 23.06.2023) (фото И.В. Ермолаев)

Клещ *Anystis* sp. обычен на листьях деревьев и травянистых растений. На примере *A. bassarum* известно, что эти хищники поедают растительноядных клещей, трипсов, тлей, цикадок, настоящих листоблошек, личинок листоедов, гусениц листоверток (Cuthbertson et al., 2014). Нами впервые было зафиксировано нападение нимфы *Anystis* sp. на гусеницу *Ph. issikii* (Рисунок 5.29).

На листьях с минами *Ph. issikii* часто встречали яйца златоглазок (*Chrysopidae*) (Рисунок 5.30). Несмотря на то, что сам факт питания хищника гусеницами *Ph. issikii* нами зафиксирован не был, однако вероятность этого события достаточно высока. При попадании в мину личинки златоглазок часто нападают на хозяина. Так, значительная смертность от личинок *Chrysopa* sp. была отмечена для дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (*Gracillariidae*) (Санина, 1949). В яблоневых садах Висконсина смертность куколок второго поколения *Ph. blancardella* (Fabricius, 1781) (*Lepidoptera*, *Gracillariidae*) от златоглазок составляла до 60% общей (Ridgway, Mahr, 1985).

Несмотря на таксономическое разнообразие мелких аборигенных дендробионтных хищников на липе, все они не являются специализированными хищниками представителей *Phyllonorycter* Hübner, 1822 и оказывают слабое влияние на динамику численности *Ph. issikii*.

Паразитоиды. Во первичном и вторичном ареале *Ph. issikii* атакуют представители 7 семейств Hymenoptera: Proctotrupidae, Pteromalidae, Encyrtidae, Eulophidae, Trichogrammatidae, Braconidae, Ichneumonidae (Осипова, 1992; 1995; Ефремова, Мищенко, 2008; Ермолаев, Аимбетова, 2016; Ермолаев и др., 2018а; Ермолаев и др., 2019).

Детальное исследование литературы позволило выявить 67 вида паразитоидов из 3 семейств: *Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. elegantissimus* Westwood, 1832, *C. lyncus* Walker, 1838, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. ussuriensis* Kosheleva, 2022, *C. viticola* (Rondani, 1877), *C. vittatus* Walker, 1838, *Dicladocerus westwoodii* Westwood, 1832, *Diglyphus isaea* (Walker, 1838), *D. pusztensis* (Erdős & Novicky, 1951), *Elachertus fenestratus* Nees, 1834, *E. inunctus* Nees, 1834, *Hyssopus geniculatus* (Hartig, 1838), *H. nigrutilus* (Zetterstedt, 1838), *Pnigalio agraulis* (Walker, 1839), *P. cristatus* (Ratzeburg, 1848), *P. gyamiensis* Myartseva & Kurashev, 1990, *P. incompletus* (Boucek, 1971), *P. longulus* (Zetterstedt, 1838), *P. mediterraneus* Ferrière & Delucchi, 1957, *P. nemati* (Westwood, 1838), *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. angustipennis* (Erdős, 1954), *S. dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. gordius* (Walker, 1839), *S. laevifrons* Kamijo, 1965, *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *Achrysocharoides altilis* (Delucchi, 1954), *A. carinatus* Kosheleva, 2022, *A. cilla* (Walker, 1839), *A. nagasawi* Kosheleva, 2022, *Chrysocharis amarus* (Walker, 1839), *Ch. laomedon* (Walker, 1839), *Ch. nephereus* (Walker, 1839), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. phryne* (Walker, 1839), *Ch. polyzo* (Walker, 1839), *Chrysocharis pubens* Delucchi, 1954, *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Ch. submutica* Graham, 1963, *Ch. ujiyei* Kamijo, 1977, *Ch. viridis* (Nees, 1834), *Neochrysocharis cuprifrons* Erdős, 1954, *N. formosus* (Westwood, 1833), *Omphale versicolor* (Nees, 1834), *Pediobius cassidae* Erdős, 1958, *P. metallicus* (Nees, 1834), *P. saulius* (Walker, 1839), *Pleurotroppopsis japonica* (Kamijo, 1977), *Aprostocetus zoilus* (Walker, 1839), *Baryscapus nigroviolaceus* (Nees, 1834), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *M. platanellus* (Mercet, 1922), *Mischotetrastichus nadezhdae* (Kostjukov, 1977), *M. petiolatus* (Erdős, 1961), *Oomyzus incertus* (Ratzeburg, 1844), *O. sokolowskii* (Kurdjumov, 1912), (Eulophidae), *Colastes braconius* Haliday, 1833, *Gnamptodon pumilio* (Nees, 1834), *Dolichogenidea dilecta* (Haliday, 1834), *Pholetesor circumscriptus* (Nees, 1834), *Ph. exiguus* (Haliday, 1834), *Ph. nataliae* Belokobylskij, 2022, *Orgilus obscurator* (Nees, 1812) (Braconidae), *Eudelus simillimus* (Taschenberg, 1865) (Ichneumonidae).

В комплекс паразитоидов *Ph. issikii* входят также не определенные до вида представители родов: *Pteromalus* sp. (Ермолаев и др., 2023; 2024) (Pteromalidae), *Holcothorax*

sp., (Hirao, Murakami, 2008) (Encyrtidae), *Cirrospilus* sp. (Hirao, Murakami, 2008), *Elachertus* sp. (Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013; Ермолаев и др., 2023; 2024), *Pnigalio* sp. (Осипова, 1992; 1995; Кириченко, 2013, Мешкова, Микулина, 2013; Kosheleva et al., 2022; Ермолаев и др., 2023; 2024), *Sympiesis* sp. (Осипова, 1992; 1995), *Achrysocharoides* sp. (Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013), *Chrysocharis* sp. (Осипова, 1992; 1995; Hirao, Murakami, 2008; Кириченко, 2013; Ермолаев и др., 2023; 2024), *Entedon* sp. (Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010; Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016; Мищенко, 2016), *Neochrysocharis* sp. (Ермолаев и др., 2024), *Omphale* sp. (Ермолаев и др., 2019), *Aprostocetus* sp. (Мищенко и др., 2007; Егоренкова, 2008; Ефремова, Мищенко, 2008; 2009; Ефремова и др., 2009; Yefremova, Mishchenko, 2010; Szöcs et al., 2014; 2015; Toshova et al., 2018), *Tetrastichus* sp. (Осипова, 1992; 1995) (Eulophidae), *Trichogramma* (Осипова, 1992; 1995) (Trichogrammatidae), *Apanteles* (Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010; Ермолаев и др., 2011a; Yefremova, Mishchenko, 2012; Szöcs et al., 2014; 2015; Мищенко, 2016; Ермолаев и др., 2023), *Dolichogenidea* (Ермолаев и др., 2024), *Pholetesor* sp. (Hirao, Murakami, 2008), *Cotesia* sp. (Ермолаев и др., 2023) (Braconidae). Неопределенные представители семейства Proctotrupidae были выведены из московской (Ермолаев и др., 2019) и удмуртской (Ермолаев и др., 2018б), Pteromalidae – из Ульяновской (Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010; Мищенко, 2016), Encyrtidae – из удмуртской (Ермолаев и др., 2018б), Trichogrammatidae и Braconidae – из московской (Осипова, 1992; 1995) популяции *Ph. issikii*.

Сведения о видовой структуре комплекса паразитоидов в первичном ареале *Ph. issikii* скудны и ограничены лишь Приморским краем РФ и Японией. В общей сложности здесь удалось установить видовую принадлежность 18 паразитоидов. В Приморском крае *Ph. issikii* атакуют *Cirrospilus ussuriensis*, *Elachertus inunctus*, *Sympiesis gordius*, *S. laevifrons*, *Achrysocharoides carinatus*, *A. cilla*, *A. nagasawi*, *Chrysocharis laomedon*, *Pediobius cassidae*, *Pleurotroppopsis japonica*, *Mischotetrastichus nadezhdae* (Eulophidae), *Pholetesor nataliae* (Braconidae) (Сторожева и др., 1995; Kosheleva et al., 2022). В Амурской области был выведен *M. nadezhdae* (Kosheleva, 2025). Исследования, проведенные в лесах острова Хоккайдо, позволили выявить в качестве паразитоидов минёра *Elachertus fenestratus*, *S. laevifrons*, *S. sericeicornis*, *Ch. laomedon*, *Ch. ujiyei*, *Pediobius saulius*, *P. japonica*, *M. petiolatus* (Eulophidae), *Dolichogenidea dilecta* (Braconidae) (Kamijo, 1965; 1977a; b; 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hirao, Murakami, 2008). Данные о паразитировании вида *M. petiolatus* на минёре могут оказаться сомнительными, поскольку *Ph. issikii* трофически не связан с *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. (Kamijo, Ikeda, 1997).

Видовая структура комплексов паразитоидов *Ph. issikii* во вторичном ареале минёра исследована слабо (Таблица 5.16). 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., 2011a; Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016; Ермолаев и др., 2018б; 2019; Ермолаев и др., 2023, 2024). Комплексы паразитоидов вторичного ареала *Ph. issikii* характеризуются отсутствием в них специалистов. Практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи, в том числе, с представителями четырех отрядов минирующих насекомых (Universal Chalcidoidea Database, 2025). Как видно из таблицы 5.16, видовая структура комплексов паразитоидов *Ph. issikii* наиболее детально исследована на территории РФ. В Европе такие исследования были редки. Подробно были исследованы лишь популяции *Ph. issikii* в Словакии (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016) и Венгрии (Szöcs et al., 2014; 2015). Всех паразитоидов *Ph. issikii* можно условно разделить на случайных, перспективных и потенциальных.

Случайные паразитоиды – виды, отмеченные с *Ph. issikii* не более чем в двух локациях вторичного ареала минёра. Это 32 вида (или 55,2% списка). Часто такие точки значительно удалены друг от друга. Например, виды *Cirrospilus vittatus* и *Chrysocharis phryne* атаковал *Ph. issikii* в Словакии (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016) и Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011a), *Achrysocharoides cilla* – в Венгрии (Szöcs et al., 2014; 2015) и Приморском крае (Kosheleva et al., 2022), а *Pediobius cassidae* – в Ульяновской области (Ефремова и др., 2009) и Приморье (Kosheleva et al., 2022). По всей вероятности, такие связи возникали временно при расширении ареала минёра.

Перспективные паразитоиды – виды, имеющие к *Ph. issikii* некие фенологические, поведенческие или физиологические адаптации. Такие паразитоиды формируют связи с минёром на территории 50% его вторичного ареала и более. В нашем случае – это 4 вида (или 6,9% списка). К ним относятся *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Minotetrastichus frontalis* (Рисунок 5.31). Рассмотрим характеристики этих видов.

Sympiesis gordius – первичный, иногда вторичный одиночный эктопаразитоид минирующих насекомых (Bouček, Askew, 1968). Вид доминировал в комплексах паразитоидов *Ph. issikii* на Украине (Meу, 1991), в Московской (Ермолаев и др., 2019) и Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2008; Yefremova, Mishchenko, 2010) областях (Таблица 5.16). Кроме того, в Венгрии (Szöcs et al., 2014; 2015), Болгарии (Toshova et al., 2018), Курганской (Ермолаев и др., 2023), Тюменской (Ермолаев и др., 2019), Омской (Ермолаев и

др., 2023) областях и Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011а; 2018б) вид входил в список субдоминантов.

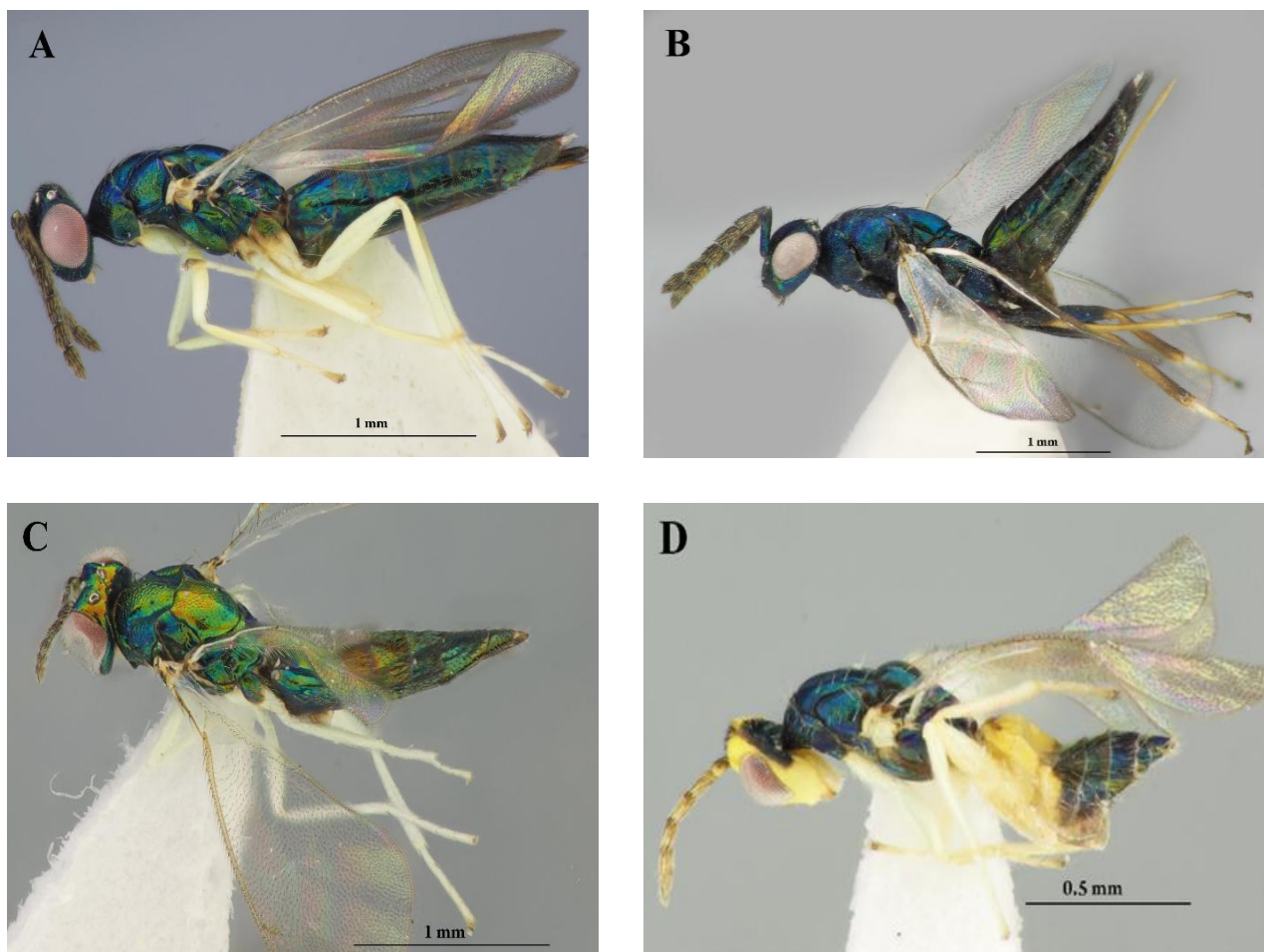


Рисунок 5.31. Перспективные паразитоиды моли-пестрянки *Ph. issikii*: А – *Sympiesis gordius*, В – *S. sericeicornis*, С – *Chrysocharis laomedon*, D – *Minotetrastichus frontalis* (фото О.В. Кошелевой)

S. sericeicornis – преимущественно одиночный первичный (иногда вторичный) эктопаразитоид личинок и куколок минирующих насекомых (Bouček, Askew, 1968). Один из наиболее обычных паразитоидов в комплексе *Ph. issikii*. Отмечен на 18 территориях из 22 исследованных (Таблица 5.16). При этом в Свердловской области (Ермолаев и др., 2019) доминировал, а в Словакии (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Венгрии (Szöcs et al., 2014; 2015), Болгарии (Toshova et al., 2018), Украине (Mey, 1991), Московской области (Ермолаев и др., 2019), а также Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2018б) являлся субдоминантом.

Chrysocharis laomedon – первичный (иногда вторичный) эндопаразитоид личинок насекомых-минёров (Bouček, Askew, 1968). Вторичный паразитоид *Apanteles circumscriptus*

(Braconidae) (Belokobylskij et al., 2019). Вид доминировал в комплексах паразитоидов *Ph. issikii* в Омской и Новосибирской областях (Ермолаев и др., 2023) (Таблица 5.16). Кроме того, в Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2008), Курганской (Ермолаев и др., 2023) и Тюменской (Ермолаев и др., 2019) областях и Удмуртской Республике (Ермолаев и др., 2011a) вид входил в список субдоминантов. Самка *Ch. laomedon* откладывает яйцо под кутикулу гусеницы четвертого возраста *Ph. issikii*, однако вылупившаяся личинка паразитоида покидает хозяина и развивается снаружи как эктопаразитоид (Yefremova, Mishchenko, 2012).

Minotetrastichus frontalis – гregarный эктопаразитоид гусениц и куколок минирующих насекомых. Известен как вторичный и третичный паразитоид представителей Eulophidae и Braconidae (Graham, 1987). *M. frontalis* – один из наиболее важных паразитоидов *Ph. issikii*, распространённый по вторичному ареалу хозяина. На пяти территориях вид отмечен как доминант (Словакия (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Венгрия (Szöcs et al., 2014; 2015), Румыния (Andriescu et al., 2016), Курганская область (Ермолаев и др., 2023) и Удмуртская Республика (Ермолаев и др., 2018б)), в четырех (Нижегородская (Ермолаев и др., 2019), Ульяновская (Ефремова, Мищенко, 2008), Тюменская и Омская области (Ермолаев и др., 2023)) – как субдоминант (Таблица 5.16). Самка *M. frontalis* откладывает яйцо в мину на гусеницу или куколку *Ph. issikii* или рядом с ней (Yefremova, Mishchenko, 2012). При этом специфической локализации на теле гусеницы паразитоид не имеет. На одной гусенице *Ph. issikii* может проходить развитие от двух до пяти личинок *M. frontalis* (Yefremova, Mishchenko, 2012). Наши исследования пространственного распределения *M. frontalis* показали, что паразитоид не встречается севернее границы широколиственных лесов (Ермолаев и др., 2018б).

Потенциальные паразитоиды также обладают определенными адаптациями к *Ph. issikii* и формируют связи с минёром на территории менее 50% его вторичного ареала. Как правило, эти территории может объединять схожесть абиотических условий среды. Это 22 вида (или 37,9% списка): *Cirrospilus diallus*, *C. elegantissimus*, *C. lyncus*, *C. pictus*, *Elachertus fenestratus*, *E. inunctus*, *Hyssopus geniculatus*, *Pnigalio agraulis*, *P. mediterraneus*, *P. pectinicornis*, *P. soemius*,

Таблица 5.16. Видовая структура комплекса паразитоидов липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* по первичному и вторичному ареалу минёра (на начало 2025 г.)

Вид	Вторичный ареал																				Первич- ный ареал	
								Россия														
	Хорватия	Словакия	Венгрия	Сербия	Румыния	Болгария	Украина	Московская обл.	Нижегородская обл.	Ульяновская обл.	Респ. Татарстан	Удмуртская Респ.	Респ. Башкортостан	Пермский край	Свердловская обл.	Курганская обл.	Тюменская обл.	Омская обл.	Новосибирская обл.	Приморский край	Япония	
	1	2	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Eulophidae																						
<i>Cirrospilus diallus</i> *	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	
<i>C. elegantissimus</i> *	–	–	+	–	–	–	+ ³	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>C. lyncus</i> *	–	+	+	–	+	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	
<i>C. pictus</i> *	–	+	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	
<i>C. ussuriensis</i> *	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	
<i>C. viticola</i> *	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>C. vittatus</i> *▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Dicladocerus westwoodii</i> *▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Diglyphus isaea</i> *▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>D. pusztensis</i> *▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Elachertus fenestratus</i> *▲	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	+	–	+	
<i>E. inunctus</i> *	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	
<i>Hyssopus geniculatus</i> *	–	–	–	–	–	–	–	+ ²	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–	+	–	–	
<i>H. nigrutilus</i> *▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+ ²	–	–	
<i>Pnigalio agraulis</i> *	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	
<i>P. cristatus</i> *	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>P. gyamiensis</i> *	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	

	1	2	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>P. incompletus</i> *	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. longulus</i> *▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. mediterraneus</i> *	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	+	–	–	–
<i>P. nemati</i> *▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. pectinicornis</i> *▲	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	+	–	+ ¹	–	+	–	–
<i>P. soemius</i> *	–	+	+	–	+	–	+	+	–	+	–	+ ^{1,0}	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Sympiesis acalle</i> *▲	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. angustipennis</i> *	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. dolichogaster</i> *▲	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	+	–	+	–	–
<i>S. gordius</i> *	–	+	+ ²	–	–	+ ²	+ ¹	+ ¹	–	+ ¹	+	+ ^{2,3}	+	+	–	+ ³	+ ²	+ ³	+	+	–
<i>S. laevifrons</i> *	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>S. sericeicornis</i> *	+	+ ³	+ ³	–	–	+ ³	+ ²	+ ³	+	+	–	+ ^{0,2}	+	+	+ ¹	+	+	+	+	–	+
<i>Achrysocharoides altilis</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. carinatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>A. cilla</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>A. nagasawi</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Chrysocharis amanus</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ch. laomedon</i>	–	–	+	–	–	+	+	+	+	+ ³	–	+ ^{3,0}	+	+	+	+ ²	+ ³	+ ¹	+ ¹	+	+
<i>Ch. nephereus</i> ▲	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+	–	+	–	–	–	–
<i>Ch. pentheus</i> ▲	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	+	+	–	+	–	+	–	–	–
<i>Ch. phryne</i> ▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ch. polyzo</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ch. pubens</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ch. pubicornis</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	+	–	–	–	–	–	+ ³	–	–
<i>Ch. submutica</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ch. ujiyei</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Ch. viridis</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		+	–	–
<i>Neochrysocharis cuprifrons</i> ▲	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. formosus</i> ▲	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Omphale versicolor</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pediobius cassidae</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–

	1	2	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>P. metallicus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. saulius</i>	–	+ ²	+	+	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Pleurotroppopsis japonica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Aprostocetus zoilus</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Baryscapus nigroviolaceus</i> ▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Minotetrastichus frontalis</i> *	–	+ ¹	+ ¹	+	+ ¹	+	+	–	+ ²	+ ²	+	+ ^{0,1}	+	+	+	+ ¹	+	+ ²	+	–	–
<i>M. platanellus</i> *	–	–	–	–	–	+ ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Mischotetrastichus nadezhdae</i> *	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>M. petiolatus</i> *	–	+	–	–	–	–	–	+	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	+?
<i>Oomyzus incertus</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>O. sokolowskii</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Braconidae																					
<i>Colastes braconius</i> * ▲	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–
<i>Gnamptodon pumilio</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dolichogenidea dilecta</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Pholetesor circumscriptus</i> ▲	–	+	–	–	–	–	–	+	+ ¹	–	+ ¹	–	+	–	+ ²	+	+	–	–	–	–
<i>Ph. exiguus</i> ▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ph. nataliae</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Orgilus obscurator</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ichneumonidae																					
<i>Eudelus simillimus</i> * ▲	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего:	1	23	18	2	5	12	9	10	6	19	6	29	15	8	7	7	13	7	16	12	9

Примечание. * – эктопаразитоид. ▲ – вид впервые выявлен как паразитоид *Ph. issikii* в ходе нашего исследования. +¹, +², +³ – место среди доминирующих видов. На территории Удмуртской Респ. дважды проводили оценку доминирования (в 2001–2005 и 2015 гг.) на одних и тех же пробных площадях, потому запись +^{0,1} означает, что вид доминировал только во втором учёте. Материалы по Хорватии – (Matošević, 2007), Словакии – (Аимбетова, Ермолаев, 2016; Ермолаев, Аимбетова, 2016), Венгрии – (Szöcs et al., 2014; 2015), Сербии – (Dobrosavljević et al., 2018), Румынии – (Andriescu et al., 2016), Болгарии – (Томов, 2009; Toshova et al., 2018), Украине – (Меу, 1991; Мешкова, Микулина, 2013), Московской обл. – (Gokhman et al., 2014; Ермолаев и др., 2019), Нижегородской обл. – (Ермолаев и др., 2019), Ульяновской обл. – (Мищенко и др., 2007; Егоренкова, 2008; Ефремова и др., 2009; Мищенко, 2009; 2011; Ефремова, Мищенко, 2008; 2009; Yefremova, Mishchenko, 2010; 2012; Мищенко, 2014; 2016; 2017; Мищенко, Артемьева, 2021), Республике Татарстан – (Ермолаев и др., 2019), Удмуртской Респ. – (Ермолаев и др., 2011; 2018), Пермскому краю – (Ермолаев и др., 2024), Респ. Башкортостан – (Ермолаев и др., 2024); Свердловской обл. – (Ермолаев и др., 2019), Курганской обл. – (Ермолаев и др., 2023); Тюменской обл. – (Ермолаев и др., 2019; 2023), Омской обл. – (Ермолаев и др., 2023); Новосибирской обл. – (Kosheleva et al., 2022; Ермолаев и др., 2023); Приморскому краю – (Сторожева и др., 1995; Kosheleva et al., 2022); Японии – (Kamijo, 1965; 1977 а; b; 1986; Kamijo, Ikeda, 1997; Hirao, Murakami, 2008).

Таблица 5.17. Выживаемость и смертность гусениц и куколок первого поколения *Ph. issikii* (%) в разных популяциях вторичного ареала минёра

Годы	Место	n	Выживаемость, %	Смертность, %		Соотношение экто- и эндопаразитов
				от паразитов	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.

Sympiesis dolichogaster, *Chrysocharis nephereus*, *Ch. pentheus*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis formosus*, *Pediobius metallicus*, *P. saulius*, *Mischotetrastichus petiolatus*, *Oomyzus incertus* (Eulophidae), *Colastes braconius*, *Pholetesor circumscriptus* (Braconidae). Например, ряд видов (*C. elegantissimus*, *P. agraulis*, *P. metallicus*, *P. saulius*, *O. incertus*) встречается только в европейской части вторичного ареала минёра, другие (*H. geniculatus*) известны исключительно на территории РФ.

Таблица 5.18. Значения коэффициентов корреляции между показателями плотности заселения липы *Ph. issikii* и характеристиками выживаемости и смертности гусениц и куколок в разных популяциях вторичного ареала минёра

Годы	Место	n	Выжива- емость, %	Смертность, %	
				от паразитоидов	по неизвестной причине
2001	г. Ижевск ¹	19	$r = -0,01$	$r = 0,39^*$	$r = -0,13$
	г. Ижевск ²	38	$r = 0,50^*$	$r = -0,29$	$r = -0,38^*$
	г. Ижевск ³	41	$r = 0,21$	$r = 0,02$	$r = -0,19$
2002	г. Ижевск ¹	18	$r = -0,15$	$r = 0,16$	$r = 0,04$
	г. Ижевск ²	36	$r = 0,42^*$	$r = -0,07$	$r = -0,37^*$
	г. Ижевск ³	36	$r = 0,28$	$r = -0,26$	$r = -0,15$
2003	г. Ижевск ¹	16	$r = -0,17$	$r = 0,15$	$r = 0,07$
	г. Ижевск ²	37	$r = 0,06$	$r = -0,17$	$r = 0,04$
	г. Ижевск ³	21	$r = -0,12$	$r = 0,16$	$r = 0,07$
2004	г. Ижевск ¹	16	$r = 0,23$	$r = 0,09$	$r = -0,24$
	г. Ижевск ²	27	$r = -0,03$	$r = 0,06$	$r = 0,05$
	г. Ижевск ³	15	$r = 0,09$	$r = 0,05$	$r = -0,10$
2005	г. Ижевск ¹	16	$r = 0,04$	$r = 0,45^*$	$r = -0,13$
	г. Ижевск ²	30	$r = 0,17$	$r = -0,04$	$r = -0,18$
	г. Ижевск ³	19	$r = -0,01$	$r = -0,04$	$r = 0,10$
2015	г. Ижевск ¹	40	$r = 0,30^*$	$r = -0,28$	$r = -0,27$
	г. Ижевск ²	40	$r = -0,11$	$r = 0,18$	$r = 0,10$
	г. Ижевск ³	40	$r = -0,04$	$r = -0,19$	$r = 0,07$
2016	г. Москва	30	$r = 0,36^*$	$r = -0,41^*$	$r = -0,33^*$
2017	г. Н. Новгород	11	$r = 0,03$	$r = -0,08$	$r = -0,01$
2017	г. Казань	11	$r = 0,19$	$r = -0,36$	$r = -0,16$
2017	г. Екатеринбург	20	$r = -0,06$	$r = 0,29$	$r = -0,30$
2017	г. Тюмень	19	$r = -0,03$	$r = -0,19$	$r = 0,23$
2018	г. Новосибирск	30	$r = 0,41^*$	$r = -0,02$	$r = -0,41^*$
2019	г. Пермь	20	$r = 0,09$	$r = 0,26$	$r = -0,16$
2019	с. Куккуяново	20	$r = 0,21$	$r = 0,12$	$r = -0,27$
2019	г. Уфа	20	$r = -0,04$	$r = -0,02$	$r = 0,05$
2019	с. Толбазы	20	$r = -0,16$	$r = 0,06$	$r = 0,13$
2019	Оз. Медвежье	29	$r = 0,19$	$r = -0,26$	$r = -0,02$
2019	г. Тобольск	20	$r = -0,11$	$r = 0,13$	$r = 0,08$
2019	г. Омск	14	$r = -0,19$	$r = 0,08$	$r = 0,17$

Примечание: * – корреляция достоверна при $P < 0,05$

Результаты нашего исследования (Таблица 5.17) показали несостоятельность комплекса паразитоидов как основного фактора регуляции динамики численности *Ph. issikii* во вторичном ареале моли. Средний показатель зараженности паразитоидами первой генерации в исследуемых нами популяциях 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).

Самое большое значение показателя во вторичном ареале минёра ($23,7 \pm 3,3\%$) было выявлено в 2019 г. в г. Омске в парке Агроакадемии (Ермолаев и др., 2023). По-видимому, это связано с тем, что здесь в течение 2015–2018 гг. функционировал очаг дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercops brongniardella* (Fabricius 1798), Gracillariidae) (Гайвас и др., 2019). В 2019 г. плотность *A. brongniardella* была снижена до нуля. Нет сомнения, что полифагичные виды паразитоидов, заражавшие *A. brongniardella*, могли оказывать влияние и на местную популяцию *Ph. issikii*. Общими для этих двух молей являются хальциды *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis pentheus* и *Minotetrastichus frontalis* (Дубова..., 2001). В результате плотность липовой моли-пестрянки в парке Агроакадемии была минимальной: $0,06 \pm 0,01$ мин на лист.

Кроме того, о слабой эффективности паразитоидов во вторичном ареале *Ph. issikii* свидетельствует отсутствие достоверных связей между плотностью заселения минёром и показателем зараженности паразитоидами (Таблица 5.18). Корреляция была недостоверна в 90,3% исследованных нами случаях, достоверно положительна и достоверно отрицательна в 6,5 и 3,2% соответственно ($n = 31$) (Ермолаев и др., 2011a; 2018б; 2019; 2023; 2024).

Выживаемость второй генерации *Ph. issikii* существенно ниже, чем у первой. То же было показано при исследовании представителей других *Phyllonorycter*, развивавшихся в 1974 г. на дубе и березе в графстве Чешир (Англия) (Askew, Shaw, 1979a). 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 (Ермолаев и др., 2018б). 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. Среди паразитоидов второе поколение *Ph. issikii* на указанной пробной площади успешно паразитировали *Sympiesis acalle*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon* и *Minotetrastichus frontalis* (Eulophidae) (Ермолаев и др., 2018б).

Наше исследование очага аборигенного вида осиновой моли-пестрянки *Ph. apparella*, проведенное в течение 2014–2017 гг. близ г. Ижевска, показало, комплекс паразитоидов в очаге минёра проходит определенное развитие (Глава 3). Ежегодно растет как количество видов, входящих в комплекс, так и общий показатель зараженности паразитоидами генераций минёра. Эти структурные и функциональные изменения сопровождаются ежегодной сменой доминирующих видов. Развитие структуры комплекса паразитоидов в

очаге минёра основано на мультитрофических взаимодействиях между видами. Усложнение структуры (за всю историю очага – до 26 видов) могло происходить как за счет усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма. При этом увеличение видового разнообразия первичных паразитоидов хозяина положительно связано с числом видов гиперпаразитоидов (Hawkins, 1994, стр. 135), а общий уровень гиперпаразитизма может достигать 90% (Holler et al., 1993).

Таблица 5.19. Видовая структура комплекса паразитоидов *Ph. issikii* на трех пробных площадях в г. Ижевске в разные годы (Ермолаев и др., 2011; 2018)

Вид	2001	2002	2003	2004	2005	2015
<i>Cirrospilus diallus</i> *	–	–	–	–	+	+
<i>C. lyncus</i> *	+	+	–	+	–	–
<i>C. pictus</i> *	+	+	–	–	–	+
<i>C. vittatus</i> *	+	+	–	–	+	–
<i>Dicladocerus westwoodii</i> *	–	–	–	+	–	–
<i>Elachertus fenestratus</i> *	–	+	–	–	+	+
<i>Hyssopus geniculatus</i> *	+	+	+	+	+	+
<i>H. nigritulus</i> *	+	+	+	–	+	–
<i>Pnigalio agraulis</i> *	–	–	–	–	–	+
<i>P. nemati</i> *	+	+	+	+	–	–
<i>P. pectinicornis</i> *	–	–	–	–	–	+
<i>P. soemius</i> *	+	+	+	+	+	+
<i>Sympiesis acalle</i> *	–	–	–	–	–	+
<i>S. dolichogaster</i> *	+	+	+	–	+	–
<i>S. gordius</i> *	+	+	+	+	+	+
<i>S. sericeicornis</i> *	+	+	+	+	+	+
<i>Chrysocharis amarus</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Ch. laomedon</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. nephreus</i>	+	+	–	–	+	+
<i>Ch. pentheus</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Ch. phryne</i>	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. polyzo</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Ch. pubicornis</i>	+	+	+	–	+	–
<i>Neochrysocharis cuprifrons</i>	+	+	–	–	+	–
<i>N. formosus</i>	+	–	+	+	–	+
<i>Pediobius saulius</i>	–	–	–	–	–	+
<i>Minotetrastichus frontalis</i> *	–	+	+	+	+	+
<i>Mischotetrastichus petiolatus</i> *	–	+	–	–	+	–
<i>Oomyzus incertus</i>	–	+	–	–	+	–
Итого:	16	19	11	10	16	18

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., 2011а). Как видно из таблицы 5.19, 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., 2018б).

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* (Таблица 5.20). При этом в роли субдоминантов выступали *Hyssopus geniculatus*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon* и *Ch. nephereus*. В 2015 г. на этих же пробных площадях и модельных деревьях среди паразитоидов первого поколения *Ph. issikii* доминировал *Minotetrastichus frontalis*, а субдоминантами были *S. sericeicornis* и *S. gordius* (Ермолаев и др., 2018б).

Таблица 5.20. Динамика смены доминирующих видов паразитоидов *Ph. issikii* на трех пробных площадях в г. Ижевске в разные годы (Ермолаев и др., 2011)

№.	Место	2001	2002	2003	2004	2005
1	1	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>
	2	<i>H. geniculatus</i>	<i>S. gordius</i>	<i>H. geniculatus</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. laomedon</i>
	3	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. sericeicornis</i>
2	1	<i>S. gordius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>
	2	<i>Ch. laomedon</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. gordius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. laomedon</i>
	3	<i>P. soemius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>H. geniculatus</i>	<i>S. sericeicornis</i>	<i>S. gordius</i>
3	1	<i>P. soemius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>	<i>P. soemius</i>
	2	<i>Ch. laomedon</i>	<i>P. soemius</i>	<i>H. geniculatus</i>	<i>S. gordius</i>	<i>S. gordius</i>
	3	<i>S. gordius</i>	<i>Ch. nephereus</i>	<i>S. gordius</i>	<i>Ch. laomedon</i>	<i>Ch. nephereus</i>

Основная причина неэффективности комплекса паразитоидов *Ph. issikii* связана с нехваткой видов первичных паразитоидов и прежде всего коинобионтов. Общеизвестно, что эндопаразитоиды предпочитают нападать на гусениц *Phyllonorycter Hübner*, 1822 младшего возраста, в то время как эктопаразитоиды – преимущественно с четвертого (Askew, Shaw, 1979a). Если в первом случае атакованная гусеница продолжает свое развитие, то втором она будет жива, но необратимо парализована (Тобиас, 2004). Отсюда представители двух разных стратегий паразитизма: коино- и идиобионты (Askew, Shaw, 1986). Заражение и полное развитие идиобионта происходит на одной стадии развития хозяина, а коинобионта – на разных (Askew, Shaw, 1986). Как видно из таблицы 5.16, во вторичном ареале *Ph. issikii*

идиобионты преобладают над коинобионтам. Только в Нижнем Новгороде (Ермолаев и др., 2019) и в с. Толбазы (Башкортостан) (Ермолаев и др., 2024) отношение между этими группами были равными. В первичном ареале *Ph. issikii* доминируют коинобионты. Например, в 2021 г. в дендрарии Горнотаежной станции (ГТС) ДВО РАН соотношение идио- к коинобионтам составил 5 : 7 (Kosheleva et al., 2022). Именно коинобионты, обладая физиологическими адаптациями к хозяину, оказывают наиболее значимый эффект в регуляции его численности. Проиллюстрируем этот тезис.

Интродукция узкоспециализированного коинобионта из первичного во вторичный ареал минёра зачастую полностью решала проблемы с инвазионным видом. В 1950 г. фоновый европейский вид *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) (Gracillariidae) был завезен в Новую Зеландию и стал основным вредителем дубов и ряда других деревьев (Thomas, Hill, 1989). В 1957 г. здесь были выпущены два наиболее важных европейских коинобионта минёра: *Achrysocharoides splendens* (Delucchi, 1954) (Eulophidae) и *Pholetesor circumscriptus* (Nees, 1834) (Braconidae). Через несколько лет показатель зараженности минёра паразитоидами достиг 80%, в результате чего плотность *Ph. messaniella* была снижена до фонового уровня (Thomas, Hill, 1989). Другой пример. Анализ плотности заселения европейским видом – листовенничной чехлоносой *Protocryptis laricella* (Hübner, 1817) (Coleophoridae) – листовенницы западной *Larix occidentalis* Nutt. и зараженности минёра завезенным из первичного ареала коинобионтом *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae), проведенный течение 1972–1995 гг. на 13 пробных площадях в Голубых горах (Blue Mountains) (Канада), показал снижение в результате деятельности паразитоида плотности инвайдера до фоновой (Рисунок 1.4) (Ryan, 1990; 1997). Повторная работа на этих же пробных площадях в 2010 г. выявила крайне низкую среднюю плотность заселения деревьев чехлоносой (0,073 гус. / бр.) (Oester, Shaw, 2012). При этом зараженность паразитоидом *A. pumila* варьировала по пробным площадям от 1,8 до 53,4% (Oester, Shaw, 2012).

Становление доминантов среди первичных паразитоидов в определенной части вторичного ареала минёра проходит в конкуренции с другими кандидатами (как перспективными, так и потенциальными видами паразитоидов) и может носить многоэтапный характер. Это показано на примере популяций инвазионного вида *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Ермолаев, 2022). Так, в результате реализации шести крупных проектов по всей территории Венгрии в период с 1994 по 2001 гг. было выявлено, что в начале инвазии *C. ohridella* (в 1994 г.) в стране среди паразитоидов минёра доминировал *Pnigalio agraulis* (I этап), однако в дальнейшем его доля в комплексе

стремительно упала (Туроч и др., 2003). С 1996 по 1999 гг. среди паразитоидов преобладал *Minotetrastichus frontalis* (II этап). С 1998 г. стала расти доля *Pediobius saulius*, в результате чего в 2000–2001 гг. вид стал новым доминантом (III этап). Интересно, что динамика роли *M. frontalis* и *P. saulius* зеркально противоположна друг другу (Туроч и др., 2003). Схожие трансформации в структуре доминантов отмечали, по-видимому, в Австрии (Lethmayer, 2003). Другой пример. Если в 1998 г. в Сербии в комплексе паразитоидов *C. ohridella* доминировал *Closterocerus trifasciatus*, вторым был *P. agraulis*, а третьим – *P. saulius* (I этап) (Freise et al., 2002), то в 2001 г. начал преобладать *M. frontalis*, вторым был *P. saulius* (II этап) (Stojamović, Marković, 2004). В 2002–2003 гг. лидером стал *P. saulius* (III этап) (Grabeweger et al., 2005a), который доминирует до сих пор (Sebeci et al., 2018). Не исключено, что северо-западный и юго-восточный кластеры паразитоидов *C. ohridella* в Европе в фундаментальной работе Дж. Грабенвегера и др. (Grabeweger et al., 2010) – это всего лишь срез состояния разных этапов становления доминантов в комплексе паразитоидов *C. ohridella*. На Балканах, где формирование комплекса началось значительно раньше, доминирует *P. saulius* (III этап), а в Центральной и Западной Европе, где времени прошло значительно меньше, преобладает *M. frontalis* (II этап). Очевидно, что продолжительность каждого этапа на определенной территории зависит от совокупности локальных экологических факторов.

Другая причина неэффективности комплекса паразитоидов связана с отсутствием эволюционно сложившихся ассоциаций вторичных паразитоидов к определенному сочетанию «растение-хозяин – минёр – первичный паразитоид». На примере *C. ohridella* показано, за 5 лет исследований в Турине из 29 033 экз. паразитированных гусениц и куколок *C. ohridella* гиперпаразитизм составил только 0,08% случаев (Ferracini, Alma, 2007). Гиперпаразитоид может найти хозяина как по запаху, связанному с активностью микробиологических симбионтов (например, полидnavирусов у представителей ихневмонид и браконид), впрыснутых в тело фитофага первичным паразитоидом (Zhu et al., 2018), так и по летучим соединениям, выделяемых растением при питании личинки фитофага (Poelman et al., 2012). Становление новых устойчивых инфохемических связей между видами комплекса паразитоидов нового фитофага (а в нашем случае еще и на интродуцированном растении) требует времени. По мнению экспертов (Cornell, Hawkins, 1993), на эволюционное развитие комплекса паразитоидов, способного регулировать численность популяции инвазионного вида, необходимо до 10 000 лет.

Общей проблемой функционирования комплексов паразитоидов фитофагов Евразии является преобладание искусственных насаждений в сочетании со значительной антропогенной нагрузкой на них. Известно, что видовая структура таких ассоциаций

напрямую зависит от разнообразия альтернативных растительноядных хозяев и, как следствие, растений, входящих в эту экосистему. Помимо этого, альтернативные растения могут быть важным источником нектара при дополнительном питании паразитоидов. Эффект влияния разнообразия фитоценоза на зараженность паразитоидами на примере *C. ohridella* был отмечен в Австрии (Lethmayer, 2002), Румынии (Oltean et al., 2015) и России (Костюков, 2016). Например, зараженность паразитоидами *C. ohridella* в парке г. Клуж-Напока (Румыния) была выше аналогичного показателя на его улицах (Oltean et al., 2015). Исследование комплекса паразитоидов *C. ohridella* г. Краснодара, проведенный в 2012–2013 гг. близ агроэкосистемы (1 вариант), позволило выявить 42 вида паразитоида минёра (Костюков и др., 2014а; 2014б). Продолжение этой работы в 2014–2016 гг. на новой пробной площади с бóльшим (в 3 раза) разнообразием древесных и кустарниковых растений (2 вариант) помогло установить ещё 26 видов (Костюков, 2016). При этом локальная видовая структура комплекса паразитоидов *C. ohridella* пополнялась прежде всего за счет потенциальных и перспективных паразитоидов – 22,1 и 17,6% от общего количества видов в комплексе соответственно. Увеличение разнообразия растений в экосистеме оказывает положительное влияние и на значения зараженности минёров паразитоидами. Если в первом варианте показатель составил 12,5–33,6% (Костюков и др., 2014а; 2014б), то во втором – до 66,7% (Костюков, 2016).

Материалы, свидетельствующие о неэффективности комплекса паразитоидов во вторичном ареале *Ph. issikii*, согласуются с аналогичными данными литературы для вторичных ареалов *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Ермолаев, 2022) и *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Ермолаев, 2023).

Видовое разнообразие комплексов паразитоидов *Ph. issikii* во вторичном ареале минёра растёт с севера на юг. Наше исследование позволило посмотреть одновременный срез состояния комплексов паразитоидов *Ph. issikii* при движении в этом направлении (Ермолаев и др., 2024). Три исследованные популяции минёра в Республике Башкортостан (с. Куккуяново – г. Уфа – с. Толбазы) были расположены в зоне типичной неморальной растительности. Расстояния между точками сбора с. Куккуяново и г. Уфа составило около 70 км, а г. Уфа и с. Толбазы – еще 80 км. При этом зараженность паразитоидами минёра в этих популяциях не имела достоверных различий. Однако при продвижении с севера на юг наблюдали смену доминирующих видов, увеличение видового разнообразия комплекса (8 – 11 – 12 видов) и доли эндопаразитоидов. Так, если близ с. Куккуяново отношение экто- и эндопаразитоидов составило как 7 : 1, то близ г. Уфа и с. Толбазы – уже как 6 : 5 и 6 : 6 соответственно (Ермолаев и др., 2024). Близкие результаты были получены при

исследовании популяций инвазионного вида *Ph. leucographella* (Zeller, 1850) на территории Великобритании (Gröbler, Lewis, 2008). Здесь видовое разнообразие комплексов паразитоидов также росло с уменьшением градуса широты. Схожим образом менялся и показатель зараженности минёра (Gröbler, Lewis, 2008). По всей вероятности, выявленные результаты отражают общие закономерности пространственного распределения качественного и количественного состава наездников при движении с севера на юг.

5.5. Заключение

Инвазия липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в Европу и Западную Сибирь привела к формированию вторичного ареала минёра, почти сопоставимого с ареалом всех представителей рода *Tilia* на этой территории. Наше исследование, проведенное на территории РФ, позволило понять ряд экологических механизмов этой инвазии.

Изучение биологии вида показало, что в восточной части ареала *Ph. issikii* в РФ преобладает однолетняя генерация минёра. За 25 лет стационарных наблюдений 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 бóльшей 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.

Слабая эффективность местных энтомофагов позволяет минёру 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.

За 27 лет (1999–2025 гг.) существования популяций липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata, 1963) под г. Ижевском эруптивная плотность минёра на постоянных пробных площадях была отмечена нами в течение 18 лет.

Наше исследование позволило изучить комплекс энтомофагов во вторичном ареале *Ph. issikii*. Двадцать семь видов (*Cirrospilus vittatus*, *Dicladocerus westwoodii*, *Diglyphus isaea*, *D. pusztensis*, *Elachertus fenestratus*, *Hyssopus nigrifulus*, *Pnigalio longulus*, *P. nemati*, *P. pectinicornis*, *Sympiesis acalle*, *S. dolichogaster*, *Achrysocharoides altilis*, *Chrysocharis amarus*, *Ch. nephreus*, *Ch. pentheus*, *Ch. phryne*, *Ch. polyzo*, *Chrysocharis pubens*, *Ch. submutica*, *Ch. viridis*, *Neochrysocharis cuprifrons*, *N. formosus*, *Baryscapus nigroviolaceus* (Eulophidae), *Colastes braconius*, *Pholetesor circumscriptus*, *Ph. exiguus*, (Braconidae) и *Eudelus simillimus* (Ichneumonidae)) впервые указаны в качестве паразитоидов *Ph. issikii*. Это 40,3% всех известных паразитоидов вида. Выявлено два новых хищника минёра: трипс *Haplothrips subtilissimus* (Haliday, 1852) (Thysanoptera, Phlaeothripidae) и клещ *Anystis* sp. (Trombidiformes, Anystidae).

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ 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 листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella*)

Листовенничные чехлоноски *Protocryptis* spp. могут образовывать скоротечные очаги (эруптивный тип динамики при реализации ППВ). Такие очаги функционируют на протяжении одной вегетации и могут занимать значительные (до 1 тысячи га и более) территории. Скоротечные очаги листовенничной чехлоноски *P. dahurica* были отмечены в Северной Якутии, в Северном Прибайкалье и Южном Приангарье (Эпова, Плешанов, 1995).

В 1999 г. в ряде районов Удмуртской Республики (Алнашском, Граховском, Селтинском и Можгинском) наблюдали резкое повышение плотности заселения листовенниц листовенничной чехлоноской *P. sibiricella*. По нашим данным, общая площадь повреждений достигла несколько десятков га. Так, к началу июля 2000 г. в одном только Алнашском лесничестве Можгинского лесхоза общая площадь повреждения культур листовенницы филлофагом составила 26 га, из них на 5 га наблюдалась 100%-ная дефолиация.

Реализацию скоротечного очага минёра наблюдали на примере защитной придорожной полосы листовенниц близ деревни Подшивалово Завьяловского района. В начале июня 2000 г. плотность заселения листовенниц гусеницами чехлоноски четвертого возраста в центре очага превысила 2,0 гус. / бр. (Рисунок 6.1). 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. Исследование показало, что $8,0 \pm 1,7\%$ гусениц минёра (данные с 10 деревьев) были заселены паразитоидами, главным образом *Agathis pumila* Ratz. (Braconidae). Выживаемость куколок составила только $2,8 \pm 0,7\%$. Причина гибели основного количества пронимф и куколок минёра не была установлена.

Биоценотические механизмы существования скоротечных очагов листовенничной чехлоноски не известны. Вероятно, резкий подъем численности минёра был обусловлен проявлением модифицирующих факторов. Полная дефолиация листовенниц привела к



Рисунок 6.1. Лиственницы (*Larix sibirica*), поврежденные в скоротечном очаге лиственничной чехлоноской *P. sibiricella* близ деревни Подшивалово (Удмуртская

Республика) в 2000 г. (сверху). Эти же деревья, заселенные ксилофагами (снизу) в 2001 г. (фото И.В. Ермолаев)

включению регуляционных механизмов по всему экологическому пространству очага и, как следствие, к его быстрому затуханию. Основой таких механизмов могли стать индуцированные реакции дерева-хозяина (см. главу 4.2.2). При реализации скоротечного очага плотность гусениц четвертого возраста была крайне высока – более 2,0 гус. / бр. Для сравнения – максимальная плотность гусениц четвертого возраста в исследуемом нами хроническом очаге редко превышала значения 1,0 гус. / бр. Сильный антибиоз растения, по всей вероятности, существенно ограничил выживаемость гусениц, как старших возрастов, так и нового поколения. В результате очаг прекратил свое существование.

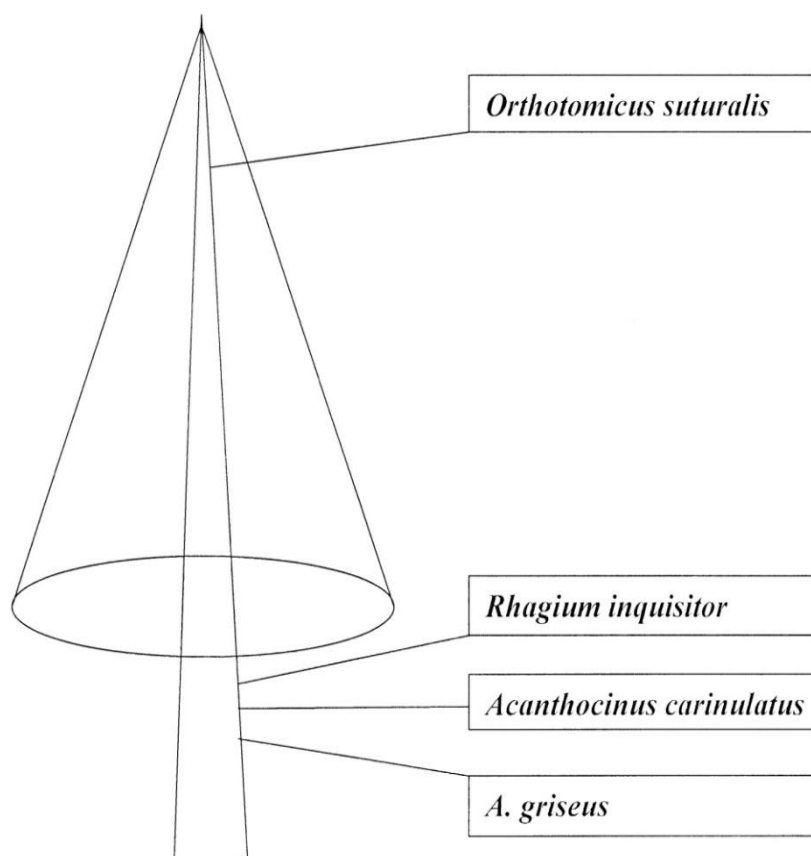


Рисунок 6.2. Схема заселения ксилофагами лиственниц, погибших в результате реализации скоротечного очага *P. sibiricella* близ деревни Подшивалово (Удмуртская Республика) (И.В. Ермолаев: ориг.)

В 2001 г. весенняя плотность заселения лиственниц минёром на месте очага не превышала 0,01–0,1 гус. / бр. Более 400 лиственниц, полностью дефолированных чехлоносой, погибли и были заселены ксилофагами (Рисунок 6.2). Среди деревьев,

имевших 70–80%-ное повреждение, погибли единичные растения. Деревья с меньшим повреждением восстановились.



Рисунок 6.3. Лиственницы (*Larix sibirica*), погибшие в скоротечном очаге лиственничной чехлоноски *P. sibiricella* близ деревни Подшивалово (Удмуртская Республика) в 2000 и

заселенные в 2001 гг. короедом пожарищ (*Orthotomicus suturalis*) (сверху) и ребристым рагием (*Rhagium inquisitor*), сибирским (*Acanthocinus carinulatus*) и малым серым (*A. griseus*) длинноусыми усачами (снизу) (фото И.В. Ермолаев)

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 пожарищ (*Orthotomicus suturalis* Gyll.) (Curculionidae) (Рисунок 6.3). При этом середина ствола оказалось без каких-либо поселений ксилофагов.

Таблица 6.1. Длина ауксибластов (мм) и количество аксиллярных почек (шт.) на них у лиственниц, поврежденных лиственничной чехликовой молью в скоротечном очаге минёра (Подшивалово, 2000 г.)

Год	Деревья	n_1	n_2	Длина ауксибласта	Количество почек на ауксибласте
2000	Поврежденные	30	300	$70,6 \pm 1,2$ A	$9,8 \pm 0,1$ D
	Неповрежденные	30	300	$109,3 \pm 2,2$ A	$13,5 \pm 0,3$ D
2001	Поврежденные	30	300	$51,6 \pm 1,2$ B	$8,0 \pm 0,1$ E
	Неповрежденные	30	300	$96,8 \pm 1,4$ B	$11,3 \pm 0,2$ E
2002	Поврежденные	30	300	$55,0 \pm 1,3$ C	$10,7 \pm 0,2$ F
	Неповрежденные	30	300	$85,0 \pm 1,3$ C	$12,5 \pm 0,2$ F

Примечание: достоверные различия ($P < 0,001$) отмечены одинаковыми буквами; n_1 – число модельных деревьев; n_2 – количество исследованных ауксибластов.

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 (Таблица 6.1).

Таким образом, впервые описан случай скоротечного очага лиственничной чехлоноски, реализация которого привела к гибели лиственниц и заселению деревьев насекомыми-ксилофагами. Полная дефолиация лиственниц в скоротечном очаге минёра оказала достоверное и негативное влияние на линейные приросты выживших деревьев.

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. В этот период личинка осваивает 82,5% от общей кормовой

нормы гусениц чехлоноски всех возрастов (Состояние..., 2004). Согласно экспертной оценке (Баранчиков, 1986, 1987), на этой стадии минёр выедает около 130 мм² площади хвои. При этом повреждается в среднем 32 хвоинки. При плотности 1100 гусениц четвертого возраста на 100 г хвои (что соответствует плотности 1,1 гус. / бр.) происходит 100%-ная дефолиация лиственницы (Белова, 1982б).

В большинстве случаев дефолиация дерева снижала содержание легко мобилизуемых углеводов в тканях растения и отрицательно влияла на интенсивность ксилогенеза, снижая митотическую камбиальную активность (Романова, Судачкова, 1990). В частности, весеннее повреждение ассимилирующего аппарата лиственницы (не менее 90%) приводило к снижению прироста древесины в текущем году до 47%, а длины ауксибластов до 18–19% (Пиндюра, Плешанов, 1975). Размер образующихся трахеид зависел от степени дефолиации дерева. Так, в побегах сосны, подвергшейся в предыдущем году 25 и 50% дефолиации, средний размер клеток уменьшался, а при потере 75% хвои – увеличивался (Ваганов и др., 1979). В то же время в стволе средний размер клеток при 25% дефолиации не отличался от контроля, тогда как при 50 и 75% дефолиации происходило уменьшение размеров трахеид. В ряде случаев дефолиация могла оказывать нейтральное или положительное влияние на ростовые процессы дерева. Например, 50% дефолиация лиственниц серой лиственничной листоверткой *Zeiraphera griseana* Hbn. не повлияла на приросты древесины на модельной площадке 5 и активировала ксилогенез на площадках 4 и 6 (Плешанов, 1972). Подобный эффект был объяснен различиями в условиях произрастания деревьев (Рожков и др., 1991).

Высокие плотности заселения минёром 1995 и 1996 гг. снижали величину ауксибластов лиственниц и количество образованных на них почек (Таблица 6.2). 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 чехлоносской 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. (Таблица 6.3). 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.

Благодаря особенностям функционирования системы «лиственница – чехлоноска» низкие и средние плотности заселения минёром не оказывали влияния на прирост дерева или

Таблица 6.2. Длина ауксибластов (мм) и количество аксиллярных почек (шт.) на них у лиственниц с различной плотностью заселения лиственничной чехлоноской в течение 1995–1996 гг.

Год	Плотность заселения, гус. / бр.	n_1	n_2	Длина ауксибласта	Количество почек на ауксибласте
1995	$0,18 \pm 0,03$	39	373	$82,82 \pm 1,61$ A	$15,39 \pm 0,30$ C
	$0,60 \pm 0,05$	42	420	$84,23 \pm 1,80$ B	$15,71 \pm 0,33$ D
	$0,83 \pm 0,05$	35	272	$60,02 \pm 1,85$ AB	$12,79 \pm 0,35$ CD
1996	$0,20 \pm 0,03$	39	425	$88,09 \pm 1,32$ EF	$15,96 \pm 0,24$ HI
	$0,44 \pm 0,03$	43	497	$95,97 \pm 1,42$ EG	$17,67 \pm 0,28$ HJ
	$0,62 \pm 0,08$	41	342	$74,15 \pm 1,58$ FG	$13,68 \pm 0,25$ IJ

Примечание: n_1 – число исследованных деревьев; n_2 – число промеренных ауксибластов. Достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 6.3. Длина ауксибластов (мм) и количество аксиллярных почек (шт.) на них у лиственниц с различной плотностью заселения лиственничной чехлоноской 1996 г. в 1997 г.

Плотность заселения 1996 г., гус. / бр.	Плотность заселения 1997 г., гус. / бр.	n_1	n_2	Длина ауксибласта	Количество почек на ауксибласте
$0,20 \pm 0,03$	$0,01 \pm 0,01$	39	458	$54,39 \pm 0,78$ AB	$10,57 \pm 0,17$ CD
$0,44 \pm 0,03$	$0,02 \pm 0,01$	43	507	$61,94 \pm 0,92$ A	$12,40 \pm 0,20$ C
$0,62 \pm 0,08$	$0,03 \pm 0,01$	41	402	$63,36 \pm 1,25$ B	$12,06 \pm 0,22$ D

Примечание: n_1 – число исследованных деревьев; n_2 – число промеренных ауксибластов. Достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

даже стимулировали его (данные по ауксибластам 1996 г.). Последнее наблюдение в совокупности с данными по изменению состава азотсодержащих и углеводных соединений в поврежденной хвое (см. главу 4.2.2) отражало активный характер взаимодействия системы «лиственница – чехлоноска», перераспределение донорной нагрузки с поврежденной хвои на неповрежденную, стимулирование восстановления ассимиляционного аппарата и нормального корнелистового баланса растения (Гирс, 1982). Однако при весенних плотностях заселения более 0,5 гус. / бр. содержание углеводов в тканях растения становилось недостаточным, о чем свидетельствует снижение содержания подвижных углеводов в первичной хвое лиственницы в середине вегетации (Таблица 4.15). Этому же способствовало временное изменение направления углеводного обмена поврежденного растения (см. главу 4.2.2).

Дефолиация лиственницы чехлоноской негативно влияла на генеративные характеристики дерева-хозяина. При высоких плотностях заселения лиственниц минёром происходило достоверное сокращение числа микро- и макростробил (Таблица 6.4). 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.

Таблица 6.4. Количество генеративных органов (шт.) на метровых апикальных отрезках скелетных ветвей лиственниц с различной плотностью заселения лиственничной чехлоноской

Плотность заселения, гус./бр.	Количество			Отношение микро- к макростробилам
	деревьев	микро- и макростробил	макростробил	
$0,20 \pm 0,03$	39	$74,3 \pm 15,9$ A	$4,3 \pm 1,0$ C	$11,0 \pm 3,3$
$0,44 \pm 0,03$	43	$54,4 \pm 15,1$ B	$4,5 \pm 0,9$ D	$12,8 \pm 3,1$ E
$0,62 \pm 0,08$	41	$18,8 \pm 6,7$ AB	$1,5 \pm 0,5$ CD	$4,2 \pm 1,4$ E

Примечание: достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Оценки влияния филлофагов на генеративные характеристики лиственницы крайне редки. Отрицательное влияние дефолиации на качественные и количественные характеристики макростробил дерева ранее было показано на примере серой лиственничной листовёртки (Плешанов, 1972). Наши данные дополнили известную картину. Весенние и раннелетние повреждения лиственниц чехлоноской фенологически совпадали с фазой заложения кроющих чешуй. В этот период строение апексов брахибластов и потенциальных генеративных почек не имеет существенных отличий (Тренин, 1986, стр. 9). Изменения в обмене вторичных метаболитов поврежденных деревьев подавляло детерминацию как будущих микро-, так и макростробил. При этом весенние плотности заселения лиственниц чехлоноской более 0,5 гус. / бр. приводило 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 чехлоноской.

2) Порогом вредоносности является весенняя плотность заселения лиственницы более 0,5 гус. / бр. 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*)

О динамике популяций *Ph. issikii* в первичном ареале минёра известно крайне мало. По-видимому, здесь колебания численности моли представляют собой периодические популяционные волны. Анализ векового гербария образцов липы (*Tilia* spp.) из Хабаровских и Приморских краев показал существование высоких плотностей минёра на растениях в прошлом (1914, 1926, 1936–1937, 1946, 1951–1952, 1961, 1992, 2005 гг.) (Kirichenko et al., 2019b; Кириченко и др., 2020). Например, в 1951–1952 гг. плотность заселения липы *Ph. issikii* в Супутинском заповеднике достигала более 10 мин на лист (Кириченко и др., 2020). Вероятно, периоды подъема численности минёра сменялись периодами длительной глубокой депрессии. Именно этим можно объяснить тот факт, что специально проведенный анализ вредных молей-пестрянок (Gracillariidae) садовых, декоративных и лесных культур Южного Приморья не выявил среди них *Ph. issikii* (Ермолаев, 1982). Отсутствие высоких плотностей минёра было отмечено также в ходе комплексных экспедиций (2011–2013 и 2016 гг.) на Дальний Восток исследовательской группой Н.И. Кириченко (Кириченко и др., 2020). Материалов об очагах *Ph. issikii* в Японии ещё меньше. Единственный случай был отмечен в 2002 г. на острове Хоккайдо исследователями К. Лопез-Ваамонде и И. Ошимой (С. Lopez-Vaamonde и I. Ohshima) (Kirichenko et al., 2017a).

Во вторичном ареале *Ph. issikii* обычны хронические очаги минёра. Так, в 2008 г. в европейской части РФ существовало не менее 1–2 миллионов га очагов минёра на деревьях как главного полога, так и подроста (Гниненко, 2008; Гниненко, Козлова, 2008). В период с 1987 по 2007 гг. в зелёных насаждениях г. Москвы постоянно функционировали очаги моли площадью несколько сотен га (Белов, 2011). В отдельные годы вид был отмечен в массе,

например, в Воронежской (Козлов, 1991), Самарской (Сачков, 2007), Ульяновской (Ефремова, Мищенко, 2008) области. За рубежом высокие плотности заселения липы *Ph. issikii* были также выявлены в ряде насаждений Литвы (Ivinskis et al., 2009), Польши (Jaworski, 2009a), Беларуси (Евдошенко, Сауткин, 2012; Гляковская, 2017; Гляковская, Рыжая, 2018a; Синчук, Лавриеня,



Рисунок 6.4. Листья липы мелколистной (*Tilia cordata*) с плотностью заселения липовой молью-пестрянкой *Ph. issikii* в 35 мин на лист (Ижевск, пробная площадь «№ 1», 18.07.2015) (фото И.В. Ермолаев)



Рисунок 6.5. Пожелтение части листьев, поврежденных липовой молью пестрянкой *Ph. issikii* (Ижевск, пробная площадь «№ 4», 03.07.2023) (фото И.В. Ермолаев) 2018; Гляковская, 2019; Popov et al., 2020), Украины (Мешкова, Мікуліна, 2012; Сильчук и др., 2016) и Болгарии (Toshova et al., 2018). Максимальные показатели плотности заселения листьев липы минёром, отмеченные в литературе, представлены в Приложении 17.

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 (Рисунок 6.4). В Сибири высокую численность минёра отмечали в насаждениях Новосибирска (2011–2017 гг.), Томска (2017 г.) и Барнаула (2017 г.) (Кириченко и др., 2019а). 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*.

Иная ситуация на территории с преобладанием двух генераций моли. Здесь основное повреждение липы связано со второй генерацией минёра. Так, многолетнее исследование в насаждениях Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Синчук, Буга, 2020) показало, что поврежденность листьев *T. cordata* первым поколением в 2015 г. составила 3%, в 2016, 2017, 2018, 2019 гг. – 1, 7, 15, 10% соответственно. Это же было отмечено, в частности в условиях г. Санкт-Петербурга (Селиховкин, Тимофеева, 2012; Тимофеева, 2014).

Таким образом, здесь преобладает не весеннее (май – июнь), а летнее (июль – август) повреждение.

Во многих странах Европы численность минёра остаётся постоянно низкой. Так, в некоторых землях Германии известны лишь незначительные локальные повреждения минёром дерева-хозяина (Rodeland, 2007; Segerer, 2008). То же справедливо и для насаждений Австрии (Krehan, Perny, 2006; Perny, 2007) и Словакии (Hrubík, Kollár, 2007). В Сербии (Dobrosavljevic et al., 2018) и Румынии (Ureche, 2006) *Ph. issikii* также не относят к вредителям.

Повреждение листьев липы *Ph. issikii* может приводить к деформации листовой пластинки липы (Козлов, 1991; Золотухин, 2002; Козлова, 2006; Гниненко, Козлова, 2007; Hrubík, Kollár, 2007; Jaworski, 2009a; Мищенко, 2011; Евдошенко, Сауткин, 2012; Wullaert, 2012; Жоров и др., 2016), к ее пожелтению (Рисунок 6.5) и к преждевременному опадению таких листьев. Например, это явление многократно наблюдали в первой и второй декадах августа в Москве (Беднова, Белов, 1999; Мозолевская и др., 2000; Состояние..., 2004; Белов, 2019; Тихонова и др., 2024). Дефолиация минёром липы *T. cordata* (плотность заселения более 2 мины на лист) в Даниловском опытном гослесхозе (близ г. Харькова) также индуцировала пожелтение и преждевременное опадение листьев в третьей декаде августа 2008 г. (Мешкова, Микулина, 2010). В августе 2015 г. схожее явление наблюдали в дендрарии Центрального ботанического сада НАН Беларуси в г. Минске (при плотности заселения более 5 мин на лист) (Синчук, Гончаров, 2016) и в г. Ижевске на пробной площади № 4.

Дефолиация дерева-хозяина чешуекрылым-минёром может оказывать негативное влияние на общее физиологическое состояние растения. Например, у яблони, поврежденной *Stigmella malella* (Stainton, 1854) (Nepticulidae), снижалась зимостойкость (Холченков, 1976). При этом подмерзали и усыхали одногодичные и двухгодичные побеги. Это приводило к значительному снижению плодоношения в последующие годы (Холченков, 1976).

Содержание хлорофилла в листьях, поврежденных чешуекрылым-минёром, снижается прямо пропорционально численности мин. Последнее было выявлено на примере взаимодействия яблони и моли-малютки *Stigmella malella* (Холченков, 1976). При этом особое влияние на физиологию растения-хозяина оказывало расположение мины на листе (сверху или снизу). Это убедительно было доказано на примере *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (Gracillariidae) (Wagner et al., 2008). Этот минёр может образовывать длинные змеевидные эпидермальные (под кутикулой без повреждения паренхимы) мины как с верхней, так и с нижней стороны листа тополя. Достоверно негативный эффект на

фотосинтез листа оказывали только мины с нижней стороны. По всей вероятности, это было связано с нарушением работы клеток устьиц (Welter, 1989), находящихся на этой стороне листа тополя. Последнее обстоятельство влияло на транспирацию, и, следовательно, на водный обмен и фотосинтез листа (Кузнецов, Дмитриева, 2005). Влияние повреждения листа минёром на характеристики фотосинтеза дерева-хозяина было показано также на примере плодовой моли-пестрянки *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Gracillariidae) (Proctor et al., 1982).

Влияние *Ph. issikii* на линейные приросты липы. 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 (Таблицы 6.5. и 6.6). 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 плотности более 3 мин на лист. Ранее негативное влияние степени поврежденности минёром на формирование удлиненных побегов дерева-хозяина было показано на примере боярышниковой моли *Leucoptera malifoliella* (O. Costa, 1836) (Lyonetiidae) и яблони (Петрова, 1978).

Влияние *Ph. issikii* на генеративные характеристики липы. Значительные повреждения листьев минёрами оказывают достоверное влияние на репродуктивные показатели дерева-хозяина. Существование высоких плотностей заселения дуба (до 15–25 мин

Таблица 6.5. Величина удлиненного побега (мм) и количество почек на нем (шт.) у липы мелколистной при разных плотностях заселения липовой молью-пестрянкой

Классы плотности моли, мин/100 листьев	n_1	n_2	Плотность моли фактическая, мин/100 листьев	Длина удлиненного побега	Количество сформированных почек
			2007 г		
0–100	20	200	$51,0 \pm 1,1$	$89,3 \pm 3,7$ AB	$3,9 \pm 0,1$ DE
100–200	20	200	$158,8 \pm 1,9$	$48,2 \pm 2,3$ AC	$3,1 \pm 0,1$ D
200–300	19	190	$248,9 \pm 2,2$	$36,6 \pm 1,8$ BC	$3,1 \pm 0,1$ E
			2008 г.		
0–100	20	200	$57,2 \pm 1,7$	$54,8 \pm 2,9$ FGH	$3,5 \pm 0,1$ KL
100–200	20	200	$140,0 \pm 1,3$	$44,4 \pm 2,5$ FIJ	$3,3 \pm 0,1$ MN
200–300	20	200	$251,4 \pm 1,9$	$31,1 \pm 1,9$ GI	$2,7 \pm 0,1$ KM
300–400	12	120	$323,3 \pm 2,2$	$33,0 \pm 2,1$ HJ	$2,8 \pm 0,1$ LN
			2009 г.		

100–200	20	200	158,2 ± 2,0	47,7 ± 2,4	OPQ	3,4 ± 0,1	UVW
200–300	20	200	242,5 ± 2,1	46,8 ± 2,4	RST	3,3 ± 0,1	XY
300–400	20	200	354,8 ± 3,2	40,1 ± 2,3	OR	3,1 ± 0,1	UZ
400–500	20	200	441,3 ± 2,0	38,4 ± 2,9	PS	2,9 ± 0,1	VX
500–600	12	120	538,9 ± 3,1	38,5 ± 3,0	QT	2,8 ± 0,1	WYZ
2010 г.							
0–100	25	250	33,1 ± 1,3	66,4 ± 2,7	A₁	3,6 ± 0,1	B₁
100–200	25	250	144,4 ± 1,7	42,5 ± 1,7	A₁	3,2 ± 0,1	B₂

Примечание: n_1 – число исследованных деревьев; n_2 – число промеренных удлинённых побегов. Во всех случаях достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 6.6. Коэффициенты корреляции между показателями плотности заселения минёром и характеристиками удлинённых побегов липы

Год	n	Длина удлинённого побега	Количество сформированных почек
2007	590	$r = -0,48$ ***	$r = -0,32$ ***
2008	720	$r = -0,25$ ***	$r = -0,25$ ***
2009	920	$r = -0,12$ ***	$r = -0,19$ ***
2010	500	$r = -0,30$ ***	$r = -0,25$ ***

Примечание: n – число промеренных удлинённых побегов. Корреляция достоверна при $P < 0,001$ – ***.

на лист) *Acrocercops brongniardella* Fabricius, 1798 (Gracillariidae) в Башкортостане индуцировало снижение как прироста (на 30–40%), так и урожая желудей (Положенцев, 1949). Поврежденность листьев дикой вишни (100%) минёром *Phyllonorycter turanica* (Gerasimov, 1931) (Gracillariidae) в Кубинском районе Азербайджана вызывала значительное измельчение ягод вишни (Ахундова-Туаева, 1958). Высокая плотность заселения грецкого ореха *Juglans regia* L. в Таджикистане ореховой охристой молью *Caloptilia roscipennella* (Hübner, 1796) (Gracillariidae) приводила к значительному снижению прироста и урожая орехов (Дегтярёва, 1964). Вспышка массового размножения яблонной моли-малютки *Stigmella malella* (Stainton, 1854) (Nepticulidae) в Крыму (плотность заселения – до 30 мин на лист) оказывала негативное влияние на размер яблок (в 2–3 раза) и снижала урожай до 63% (Холченков, 1976). При этом содержание сахарозы и аскорбиновой кислоты в яблоках падало до 6 раз. Высокая плотность заселения листьев яблонь минёром *Phyllonorycter malella* (Gerasimov, 1931) (Gracillariidae) близ г. Алма-Аты (до 20 мин на лист) значительно сокращала ассимиляционную поверхность, рост и развитие дерева-хозяина, вызывала преждевременное опадение листьев (Петрова, 1970). При плотности заселения 22-летней яблони сорта «Бельфлер-китайка» 4,8 мины на лист молью *Ph. pyrifoliella* Grsm. (Gracillariidae) и поврежденности дерева 87,7% площадь ассимиляционного аппарата дерева снижалась на 5,5% (Опаренко, 1975). При этом приросты побегов падали на 10,8%, а

урожайность на 13,1 ц/га. Плотность *Ph. crataegella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) более чем 2 мины на лист вызывала преждевременное опадение плодов яблони сорта «Макинтош» в восточной части штата Нью-Йорк (Reissig et al., 1982). Плотность моли более 4 мин на лист приводила к достоверному снижению размеров яблок сорта «Делишис красный». Повреждение листа цитрусовых *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Gracillariidae) более чем в 15–20% вызывало достоверную потерю урожая (Peña et al., 2000).

Формирование репродуктивных органов липы происходит медленно и вне почки в весенний и летний период в год цветения (Мушинская, 2001) (Приложение 18). Это определяет сроки цветения дерева в середине вегетации. Различия микроклиматических условий произрастания, индивидуальные особенности особи, постепенность раскрытия цветов в пределах кроны могут растягивать процесс цветения липы до месяца. В районе исследования цветение липы начинается в начале июля. Основные повреждения минёром дерева-хозяина совпадают во времени с периодом роста лепестков, тычинок, формирования пыльников, появления тычиночных нитей, закладки пестика и образования семязачатков (Приложение 18).

Результаты исследования показали отрицательное влияние липовой моли-пестрянки на репродуктивные характеристики дерева-хозяина. Повышение плотности заселения липы минёром приводило к достоверному снижению количества образующихся соцветий и цветков (Таблицы 6.7 и 6.8). Как и в случае с приростами обнаружена изменчивость по пороговой плотности, при которой наступают негативные эффекты. Если в 2008 и 2010 гг. достоверное снижение количества соцветий и цветков в них наблюдали при плотности более 1 мины на лист, то в 2009 г. такой эффект проявил себя только при плотности более 3 мин на лист. По всей вероятности, наблюдаемая картина была связана с ежегодной изменчивостью количественных показателей генеративной сферы липы. В 2008 г. количество соцветий и цветков на 1 м ветви дерева было в 3, в 2010 г – более чем 5 раз больше, чем в 2009 г. (Таблица 6.7). Следовательно, и затраты пластических компонентов на формирование генеративной сферы дерева были разные. В результате больших трат зависимость от потери одной и той же площади ассимилирующего аппарата растения в 2008 и 2010 гг. оказалась больше, чем в 2009 г.

Таблица 6.7. Количество соцветий и цветков (шт.) на одном метре ветви липы мелколистной при разных плотностях заселения липовой молью-пестрянкой

Классы плотности моли, мин/100 листьев	n	Плотность моли фактическая, мин/100 листьев	Повреж- денность, %	Количество	
				соцветий	цветков

		2008 г.				
0–100	42	75,7 ± 3,3	50,2 ± 1,7	50,2 ± 3,6	ABC	170,0 ± 13,9 EFG
100–200	59	142,5 ± 3,7	72,7 ± 1,0	34,6 ± 3,2	AD	111,5 ± 12,1 EH
200–300	27	240,7 ± 5,5	88,5 ± 0,7	27,3 ± 3,0	B	94,1 ± 12,6 F
300–400	13	343,9 ± 7,7	95,1 ± 0,5	20,6 ± 3,9	CD	72,9 ± 14,8 GH
		2009 г.				
0–100	28	49,8 ± 4,4	35,2 ± 2,3	15,2 ± 2,7	I	54,3 ± 10,2 M
100–200	25	152,3 ± 6,5	72,9 ± 1,9	18,2 ± 2,7	JK	67,7 ± 10,8 NO
200–300	27	246,7 ± 5,7	87,2 ± 1,0	14,9 ± 2,3	L	58,7 ± 10,4 PQ
300–400	10	357,1 ± 9,5	94,9 ± 0,9	10,8 ± 2,0	J	34,0 ± 6,3 NP
400–500	9	453,9 ± 9,3	96,9 ± 0,8	11,8 ± 3,4		40,4 ± 13,0
500–600	8	536,0 ± 12,3	98,7 ± 0,5	6,3 ± 1,6	IKL	23,2 ± 6,4 MOQ
		2010 г.				
0–100	39	58,4 ± 3,3	41,8 ± 2,1	82,1 ± 6,8	RST	329,0 ± 39,5 UVX
100–200	20	145,1 ± 5,8	72,6 ± 1,8	41,6 ± 4,8	R	154,1 ± 23,3 U
200–300	16	254,6 ± 6,7	87,4 ± 1,5	43,1 ± 3,6	S	150,8 ± 13,1 VY
300–400	14	338,6 ± 9,8	94,4 ± 0,7	33,6 ± 4,7	T	104,3 ± 14,3 XY

Примечание: n – число модельных деревьев. Во всех случаях достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 6.8. Коэффициенты корреляции между плотностью заселения минёром и репродуктивными показателями липы

Год	n	Количество соцветий	Количество цветов
2008	141	$r = -0,41$ ***	$r = -0,34$ ***
2009	107	$r = -0,22$ *	$r = -0,21$ *
2010	93	$r = -0,52$ ***	$r = -0,45$ ***

Примечание: n – число модельных деревьев. Корреляция достоверна при $P < 0,05$ – *; $P < 0,01$ – **; $P < 0,001$ – ***.

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 мины на лист (Таблица 6.9).

Таблица 6.9. Количество сахаров (мг/см³) в нектаре липы мелколистной при разных плотностях заселения липовой молью-пестрянкой в 2009–2010 гг.

Классы плотности моли, мин/100 листьев	n	Плотность моли фактическая, мин/100 листьев	Поврежденность, %	Количество сахара в нектаре
		2009 г.		
0–100	28	49,8 ± 4,4	35,2 ± 2,3	1,87 ± 0,16 ABC
100–200	25	152,3 ± 6,5	72,9 ± 1,9	1,70 ± 0,15 DEF
200–300	27	246,7 ± 5,7	87,2 ± 1,0	1,93 ± 0,19 GHI
300–400	10	357,1 ± 9,5	94,9 ± 0,9	0,90 ± 0,12 ADG

400–500	9	453,9 ± 9,3	96,9 ± 0,8	0,76 ± 0,13	BEH
500–600	8	536,0 ± 12,3	98,7 ± 0,5	0,65 ± 0,09	CFI
2010 г.					
0–100	39	58,4 ± 3,3	41,8 ± 2,1	1,05 ± 0,04	KLM
100–200	20	145,1 ± 5,8	72,6 ± 1,8	0,92 ± 0,05	KNO
200–300	16	254,6 ± 6,7	87,4 ± 1,5	0,56 ± 0,05	LN
300–400	14	338,6 ± 9,8	94,4 ± 0,7	0,49 ± 0,04	MO

Примечание: n – число модельных деревьев. Во всех случаях достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 6.10. Масса орешка липы мелколистной (г.) при разных плотностях заселения дерева-хозяина липовой молью-пестрянкой

Классы плотности моли, мин/100 листьев	n_1	n_2	Плотность моли фактическая, мин/100 листьев	Масса орешка
2008 г.				
0–100	16	808	65,0 ± 0,7	0,0263 ± 0,0004 ABC
100–200	25	878	139,5 ± 1,0	0,0214 ± 0,0003 ADE
200–300	13	374	245,8 ± 1,3	0,0254 ± 0,0006 DF
300–400	7	218	348,3 ± 1,9	0,0246 ± 0,0009 BE
400–500	6	68	444,7 ± 3,7	0,0213 ± 0,0013 CF
2009 г.				
0–100	10	212	30,9 ± 1,0	0,0231 ± 0,0009 G
100–200	11	179	131,1 ± 1,9	0,0223 ± 0,0006
200–300	12	321	260,4 ± 1,9	0,0213 ± 0,0007
300–400	6	59	361,4 ± 3,6	0,0211 ± 0,0018
400–500	6	57	452,9 ± 2,9	0,0198 ± 0,0013 G
500–600	6	42	560,7 ± 5,0	0,0207 ± 0,0015

Примечание: n_1 – число исследованных деревьев; n_2 – число орешков; достоверные различия ($P < 0,05$) отмечены одинаковыми буквами.

Повышение плотности заселения дерева липовой молью-пестрянкой приводило к достоверному ($P < 0,05$) снижению массы образующихся плодов дерева-хозяина (Таблица 6.10). Как и в случае соцветий и цветков была обнаружена изменчивость ответа липы на одни и те же плотности минёра в разные годы. Если в 2008 г. достоверное снижение масса орешка наблюдали при плотности более 1 мин на лист, то в 2009 г. – только при плотности более 4 мин на лист. Около 70 % орешков имело по одному семени, остальные – по два.

Достоверных связей между плотностью заселения молью липой и доброкачественностью семян не выявлено: для 2008 г. ($r = -0,01$; $n = 100$; $P > 0,05$), для 2009 г. ($r = 0,25$; $n = 46$; $P > 0,05$). Реализация даже максимальных плотностей заселения деревьев *Ph. issikii* не окажет влияние на формирование липовых лесов, поскольку естественное возобновление этой породы происходит, главным образом, вегетативным путем.

Экономические потери пчеловодства от *Ph. issikii* на примере липняков Удмуртии. Общеизвестно, что липа является важнейшим медоносом. Чистые липовые насаждения *T. cordata* способны давать до 802 кг меда с 1 га (Васильев, 1958). По данным государственного учета лесного фонда на 01.01.2008 г. (Лесной план..., 2008) липняки Удмуртии занимают 79,8 тысяч га, что составляет 4% лесопокрытой площади и 6% по общему запасу древесины. За период 1999 – 2003 гг. средняя нектаропродуктивность липняков региона составила 24,8 тысяч т (Поздеев, 2004), что потенциально соответствует чуть более 19,8 тысяч т меда. Исходя из цены продукта в 500 руб. за 1 кг, цена вопроса составляет 9,9 миллиардов руб. На примере года с обильным цветением липы (2008 г.) показано, что разница по количеству цветков на 1 м ветви между деревьями с плотностями менее 1 и более 3 мин на лист составляет 2,3 раза. Другими словами, потенциальные экономические потери при реализации плотности более 3 мин на лист только для Удмуртии могут составить до 5,6 миллиардов руб. Повышение плотности заселения липы *Ph. issikii* (до максимального показателя – 35 мин на лист) приведет к увеличению экономического ущерба.

Таким образом, очаги *Ph. issikii* оказывают негативное влияние на продуктивность и репродуктивные характеристики липовых лесов. Последнее обстоятельство создает прямую угрозу продуктивности регионального пчеловодства.

Оценка фитосанитарного риска для *Ph. issikii*. Инвазионный вид липовая моль пестрянка *Phyllonorycter issikii* внесена в базу DAISIE – Inventory of alien invasive species in Europe, в список «Самые опасные инвазионные виды России» (Кривошеина, Озерова 2018), в Чёрную книгу Республики Беларусь (Синчук, Сауткин, 2016) и Калужской области (Алексанов и др., 2022). Вопрос о включении инвазионного вида – липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в перечень карантинных объектов был поднят ещё во времена СССР (Козлов, 1991; Орлинский и др., 1991). Однако решения по этому вопросу принято так и не было.

Анализ фитосанитарного риска (АФР) позволяет отнести исследуемый организм к карантинным объектам (Орлинский, 2002). Условием включения конкретного организма в карантинный перечень должно быть выполнение неравенства

$$ПУ > РФМ, (1)$$

где ПУ – потенциальный ущерб, грозящий стране в случае проникновения, акклиматизации и распространения на ее территории данного организма, а РФМ – расходы на фитосанитарные меры, необходимые для предотвращения проникновения,

акклиматизации и распространения этого организма в ареале АФР. Если РФМ превышает или равно ПУ, то применение фитосанитарных мероприятий неоправданно.

Согласно работе Орлинского (2002), показатель ПУ можно рассчитать по формуле (2).

$$\text{ПУ} = \text{ВП} \times \text{ВА} \times \text{ПЭВ} / 100, (2)$$

где ВП – вероятность проникновения данного организма на территорию страны (ареал АФР); ВА – вероятность его акклиматизации в ареале АФР; ПЭВ – потенциальная экономическая вредоносность в ареале АФР.

В соответствии с полученными результатами таблицы 6.11 рассчитываем показатели ВП, ВА и ПЭВ.

$$\text{ВП} = [\sum_{i=1}^n a_i W_i] / \sum_{i=1}^n W_i = 445 / 68 = 6,54$$

$$\text{ВА} = [\sum_{i=1}^n a_i W_i] / \sum_{i=1}^n W_i = 525 / 73 = 7,19$$

$$\text{ПЭВ} = [\sum_{i=1}^n a_i W_i] / \sum_{i=1}^n W_i = 845 / 114 = 7,41$$

В соответствии с формулой (2), оцениваем ПУ:

$$\text{ПУ} = 6,54 \times 7,19 \times 7,41 / 100 = 3,48$$

Оценка ПУ 63 видов вредных организмов (Орлинский, 2006) наглядно демонстрирует, что современный показатель ПУ липовой моли-пестрянки (3,48) превышают только бактерия *Erwinia amylovora* (3,76) и колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* (3,82). Согласно предыдущим расчётам (Орлинский, 2006), для липовой моли-пестрянки были получены следующие показатели: ВП = 5,82, ВА = 6,8, ПЭВ = 3,74, ПУ = 1,48. Изменение оценок стало возможным в результате появления новых данных об экологии вида.

Детальное исследование факторов смертности минёра позволили повысить оценку показателей ВП и ВА. Отсутствие исторически сложившихся факторов регуляции численности липовой моли-пестрянки ведет к высокой выживаемости генераций вида. Так, результат исследования, проведенного в период 2001–2005 гг. в г. Ижевске на трех пробных площадях, показал, что выживаемость куколок первого поколения моли может составлять до 89,7% (Таблица 5.17).

Таблица 6.11. Оценка фитосанитарного риска *Ph. issikii* для территории России

Вероятность проникновения (ВП) для основного пути	Вероятность акклиматизации (ВА)	Потенциальная экономическая вредоносность (ПЭВ)

распространения											
Номер вопроса по схеме ЕОЗР	Коэффициент вопроса (W_i)	Оценка в баллах (a_i)	$a_i W_i$	Номер вопроса по схеме ЕОЗР	Коэффициент вопроса (W_i)	Оценка в баллах (a_i)	$a_i W_i$	Номер вопроса по схеме ЕОЗР	Коэффициент вопроса (W_i)	Оценка в баллах (a_i)	$a_i W_i$
1.1	3	3	9	1.14	2	4	8	2.1	9	9	81
1.3b	9	7	63	1.15	7	9	63	2.2	7	6	42
1.4	6	6	36	1.16	0	0	0	2.3	7	7	49
1.5b	8	9	72	1.17	0	0	0	2.4	8	8	64
1.6	6	8	48	1.18	0	0	0	2.5	8	9	72
1.7b	9	8	72	1.19	0	0	0	2.6	7	8	56
1.8	1	1	1	1.20	9	7	63	2.7	5	9	45
1.9	3	2	6	1.21	7	7	49	2.8	9	9	81
1.10	4	3	12	1.22	2	9	18	2.9	5	8	40
1.11	5	2	10	1.23	1	9	9	2.10	4	8	32
1.12b	9	9	81	1.24	9	8	72	2.11	3	1	3
1.13	5	7	35	1.25	3	9	27	2.12	2	6	12
				1.26	8	9	72	2.13	7	6	42
				1.27	7	8	56	2.14	7	7	49
				1.28	5	9	45	2.15	7	9	63
				1.29	6	6	36	2.16	6	9	54
				1.30	7	1	7	2.17	5	2	10
								2.18	5	7	35
								2.19	3	5	15
Σ	68	65	445	Σ	73	95	525	Σ	114	133	845

Примечание: коэффициенты вопроса соответствуют примеру для вредителей леса.

Высокая выживаемость генераций приводит к быстрому росту плотности минёра. Например, с момента обнаружения первых мин *Ph. issikii* в насаждениях г. Москвы в 1985 г. (Беднова, Белов, 1999) до момента образования первых очагов в несколько тысяч га в 1987 г. минёру потребовалось всего три года или шесть поколений (Белов, 2000а; б).

Существенные изменения показателя ПЭВ связано с изучением взаимодействий в системе «липа – филлофаг». Повышение плотности заселения дерева-хозяина оказывало негативное и достоверное влияние как на приросты побегов (Таблица 6.5), так и на количество соцветий и цветков липы (Таблица 6.7). Нами было выявлено отрицательное влияние моли на количество сахаров в нектаре цветков (Таблица 6.9). Последнее обстоятельство создает прямую угрозу продуктивности регионального пчеловодства.

Таблица 6.12. Пороги вредоносности (мин на лист) *Ph. issikii* для *Tilia cordata*

Характеристика	Показатели	Порог вредоносности
Продуктивность липы	Длина удлинённых побегов	1
	Количество сформированных почек на удлинённом побеге	1
Репродуктивные характеристики липы	Количество соцветий на 1 м ветви	1
	Количество цветков на 1 м ветви	1
	Количество сахара в нектаре	1
	Масса орешков	1

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, Дубатов, 2007).

3) Пороги вредоносности минёра представлены в таблице 6.12.

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

6.4. Заключение

Впервые показано, что вспышка массового размножения листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* при реализации ППВ может приводить к необратимому ослаблению листовенниц и гибели деревьев в результате заселения их комплексом насекомых-ксилофагов. Полная однократная дефолиация листовенниц в скоротечном очаге минёра оказывает достоверное и негативное влияние на линейные приросты выживших деревьев.

Вспышка массового размножения *P. sibiricella* при реализации НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, характеризуется своей продолжительностью. Такие хронические очаги минёра могут существовать на протяжении

десяти и более лет. Дефолиация лиственниц носит частичный характер, а совпадение во времени периода питания гусениц старших возрастов с периодом усиленных регенеративных процессов в кроне дерева (Глава 4.2.2) обеспечивает физиологическую устойчивость растения. При этом минёр оказывает негативное влияние как на линейные приросты, так и на генеративные характеристики лиственницы. Тот же эффект был выявлен в хронических очагах *Ph. issikii* в случае инвазионной НПВ.

Впервые доказано, что липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* является вредителем регионального пчеловодства.

Полученные результаты позволяют отнести *P. sibiricella* и *Ph. issikii* к группе экономически значимых филлофагов и свидетельствуют о необходимости ведения мониторинга состоянием их популяций.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ 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 вспышек массового размножения растительноядных видов.

В представленной работе проведен анализ экологических механизмов и последствий вспышек массового размножения минирующих чешуекрылых при реализации периодических и непериодических популяционных волн: инвазионной и волны, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов. Если первые два случая связаны с аборигенным, то третий – с инвазионным видом минёра. В случае ППВ вспышка массового размножения имеет три фазы: нарастание, кульминация, кризис. Вспышка массового размножения минёра при реализации двух типов НПВ прямо или косвенно связана с деятельностью человека и характеризуется продолжительным колебанием плотности минёра близ его эруптивных значений. В обоих случаях формируется хронический очаг минёра.

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.

Хронический характер вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра при реализации инвазионной НПВ и НПВ, возникающей в результате сложного сочетания разных факторов, обусловлен тремя условиями. Первое условие – существование эффективных адаптаций минёра к состоянию кормового растения. Индивидуальное развитие видов связано с одним деревом-хозяином. Это обеспечивает регуляцию плотности консумента за счет физиологического состояния растения и / или внутривидовой конкуренции. Питание гусениц моли не приводит к гибели дерева, что оказывает влияние на продолжительность взаимоотношений в системе «растение – филлофаг». Слабая миграционная способность минёров обеспечивает повторное заселение кормовых растений и относительное постоянство границ очага. Второе условие – существование постоянной гетерогенности состояния кормовых растений в очаге. Это связано как с разнородностью проявления регуляционных факторов в рамках всего экологического пространства очага, так и со сменой заселенности деревьев во времени. Третье условие – низкая эффективность факторов смертности.

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 бóльшей 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 отличие 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.

Понимание взаимодействий в системе «дерево – минирующее чешуекрылое» позволяет оценить возможное влияние этих филлофагов на лесные экосистемы в условиях антропогенной трансформации биосферы.

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.

I) 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 непериодической популяционной волны, возникающей в результате сложного сочетания факторов, происходит на фоне локального антропогенного разрушения эволюционно сложившихся факторов регуляции фитофага, вспышка при реализации инвазионной непериодической 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 периодической, так и двух типов непериодических 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 периодической популяционной волны может приводить к необратимому ослаблению листовенниц и гибели деревьев в результате заселения их комплексом насекомых-ксилофагов.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АФР – Анализ фитосанитарного риска

ВГПБЗ – Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В.М. Пескова

гус. / бр. – гусениц на брахибласт

ИЗА – индекс загрязнения атмосферы

ПВ – популяционная волна

ППВ – периодическая популяционная волна

НПВ – непериодическая популяционная волна

УдГУ – Удмуртский государственный университет

экз. – экземпляр

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян, Г.Д. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr.), как новый вредитель в условиях Армении / Г.Д. Авакян // Известия АН Армянской ССР. Биологические и сельскохозяйственные науки. – Ереван. – 1953. – Вып. VI. – № 1. – С. 89–94.

Авакян, Г.Д. Энтомофауна ползающих лесных полос в Армении / Г.Д. Авакян // Зоологический сборник. Ереван: Зоологический институт АН Армянской ССР. – 1956. – Вып. 9. – С. 59–123.

Аверин, В.Г. Мелкие известия / В.Г. Аверин, В.П. Галков // Бюллетень о вредителях сельского хозяйства и о мерах борьбы с ними. – 1914. – № 4. – С. 30–31.

Аверин, В.Г. Обзор вредителей, наблюдавшихся в Харьковской губернии за 1913 год / В.Г. Аверин // Отчет энтомологического бюро за 1913 г. – Харьков. – 1915а. – С. 10–65.

Аверин, В.Г. Краткий обзор вредителей, наблюдавшихся в 1914 году и возможность их появления в 1915 г. / В.Г. Аверин // Бюллетень о вредителях сельского хозяйства и мерах борьбы с ними. – Харьков. – 1915б. – С. 7–13.

Адаховский, Д.А. Аннотированный список насекомых / А.Д. Адаховский // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 345–366.

Адашкевич, Б. Минирующие моли в садах / Б. Адашкевич, О. Эшматов, О. Мухамедов // Сельское хозяйство Узбекистана. – 1990. – № 5. – С. 32–34.

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.

Айбасов, Х.А. Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) Западного Казахстана / Х.А. Айбасов // Насекомые (Полужесткокрылые, Жесткокрылые, Чешуекрылые) Западного Казахстана. – Алма-Ата: Институт зоологии АН Казахской ССР. – 1974. – С. 102–150.

Аксёненко, Е.В. Зоогеографический анализ комплекса инвазионных насекомых фауны Воронежской области / Е.В. Аксёненко, И.И. Корнев, А.В. Будаева, А.М. Кондратьева // Синтез науки и образования в решении экологических проблем современности. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной Всемирному дню охраны окружающей среды. – Воронеж: Воронежский государственный лесотехнический университет. – 2022. – С. 58–65.

Акулов, Е.Н. К фауне молевидных чешуекрылых (Microlepidoptera) юга Красноярского края и Республики Хакасия / Е.Н. Акулов, Н.И. Кириченко, М.Г. Пономаренко // Энтомологическое обозрение. – 2018. – Т. ХСVII. – № 1. – С. 110–146.

Алексанов, В.В. Чёрная книга Калужской области. Животный мир / В.В. Алексанов, С.К. Алексеев, Ю.Д. Галченков, Н.И. Дудковский, С.Е. Карпухин, В.В. Королёв, В.В. Петров, И.В. Шмыткова. – Калуга: Эйдос, 2022. – 104 с.

Алексанов, В.В. Вклад iNaturalist в познании насекомых Калужской области / В.В. Алексанов // Современные проблемы естествознания и естественно-научного образования. Материалы I Всероссийской научно-практической конференции. Калуга, 26 марта 2024 г. – Калуга: Калужский государственный университет. – 2024. – С. 95–96.

Алексеев, А.В. Хронические очаги зелёной узкотелой златки в долинах рек Северного Кавказа / А.В. Алексеев, Н.Г. Слепко // Лесоведение. – 1998. – № 4. – С. 52–57.

Алексеева, Е.Г. Опыт применения базы данных Microsoft Access при изучении экологии филлофагов в условиях мегаполиса / Е.Г. Алексеева, О.Б. Чехонина // Экология и безопасность в техносфере: современные проблемы и пути решения. Сборник трудов Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов и студентов. В 2-х томах. Том 1. – Томск: Издательство Томского политехнического университета. – 2015. – С. 351–355.

Алимов, А.Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущая, М.И. Орлова, В.Ф. Зайцев, С.Я. Резник, В.Е. Панов, А.Э. Айрапетьянц, Н.В. Аладин, В.Я. Бергер, Н.А. Березина, В.С. Болдырев, П.В. Большагин, Д.Е. Быченков, Д.В. Гельтман, С.М. Голубков, В.И. Гонтарь, М.Б. Дианов, Л.В. Жакова, О.В. Ковалев, О.Е. Кравченко, П.И. Крылов, Л.А. Кудерский, А.Л. Лобанов, А.М. Насека, Е.Н. Наumenко, А.Д. Наумов, В.А. Паевский, И.С. Плотников, Ю.Ю. Полунина, А.А. Протасов, В.Г. Сиделева, А.О. Смуров, В.В. Сподарева, П.П. Стрелков, И.В. Телеш, А.Н. Тельпуховский, Т.У. Тирриот, И.М. Фокин, Т.А. Харченко, Н.В. Шадрин, Ф.М. Шакирова, В.С. Шестаков. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.

Аммосов, Ю.Н. Лиственничная чехлоноска даурская *Coleophora dahurica* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) в Центральной Якутии / Ю.Н. Аммосов // Насекомые Средней тайги Якутии. – Якутск: Издательство ЯФ СО АН СССР. – 1975. – С. 12–23.

Аммосов, Ю.Н. О вспышке массового размножения лиственничной чехлоноски даурской (*Coleophora dahurica* Flkv.) в Якутии в 1972 году / Ю.Н. Аммосов // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. – Якутск: Якутское книжное издательство. – 1976. – С. 90–92.

Аммосов, Ю.Н. Особенности повреждения насекомыми хвои лиственницы даурской с среднетаежной зоне Якутии / Ю.Н. Аммосов, Е.Л. Каймук // Биологические проблемы Севера. VI Симпозиум. Ихтиология, гидробиология, энтомология, паразитология. Тезисы докладов. – Якутск: Издательство Якутского филиала СО АН СССР. – 1974. – Вып. 2. – С. 143–147.

Амшеев, Р.М. Атлас важнейших видов лесных насекомых Забайкалья, Северной Монголии и лесоэнтомологический мониторинг и прогноз / Р.М. Амшеев, С.Д. Будаев. – Улан-Удэ: Издательство Бурятского научного центра СО РАН, 2006. – 168 с.

Аникин, В.В. К фауне чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) Ульяновской области. Часть 1 / В.В. Аникин // Насекомые Ульяновской области (Часть 2). Серия «Природа Ульяновской области». – Ульяновск: ИЭВБ. – 1995. – С. 50–57.

Аникин, В.В. О стратегии питания филлофагов среди молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) / В.В. Аникин // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – Саратов: Саратовский государственный университет. – 2004. – Вып. 3. – С. 108–111.

Аникин, В.В. Дополнения к фауне молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) России по результатам сборов 2012–2013 гг. / В.В. Аникин // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – Саратов: Саратовский национальный исследовательский университет. – 2014. – Вып. 11. – С. 58–62.

Аникин, В.В. К фауне молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) Мордовии / В.В. Аникин, С.В. Сусарев // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – Саратов: Саратовский национальный исследовательский университет. – 2014. – Вып. 11. – С. 31–34.

Аникин, В.В. К фауне молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) Приамурья / В.В. Аникин // Амурский зоологический журнал. – 2015. – Вып. VII. – № 1. – С. 51–54.

Аникин, В.В. Семейство Coleophoridae – Моли-Чехлоноски / В.В. Аникин // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Том II. Lepidoptera – Чешуекрылые. – Владивосток: Дальнаука, 2016. – С. 97–105.

Аникин, В.В. Минирующие моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) Среднего и Нижнего Поволжья / В.В. Аникин, В.В. Золотухин, Н.И. Кириченко. – Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения», 2016. – 152 с.

Аникин, В.В. Исчезновение липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) в Саратовской области в 2022 г. / В.В. Аникин //

Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – Саратов. – 2022. – Вып. 19. – С. 104–105.

Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Том I. Перепончатокрылые / В. Н. Алексеев, С. А. Белокобыльский, А.В. Гумовский, Е.М. Давидьян, М.Д. Зерова, Д.Р. Каспарян, В.А. Коляда, С.В. Кононова, А.Г. Котенко, А.Н. Купянская, Н.В. Курзенко, А.С. Лелей, В.М. Локтионов, Ж. Мелика, П.Г. Немков, М.Ю. Прощалыкин, А.П. Сорокина, Ю.Н. Сундуков, А.М. Терешкин, В.И. Тобиас, В.А. Тряпицын, С.В. Тряпицын, В.Н. Фурсов, А.И. Халаим, А.Э. Хумала, Е.В. Целих. – Владивосток: Дальнаука, 2012. – 635 с.

Антюхова, О.В. Пищевая специализация молей-минёров на древесных интродуцентах / О.В. Антюхова // Чтения памяти кандидата биологических наук, доцента Л.И. Бородиной. 2 декабря 2010 г. – Тирасполь: Приднестровский государственный университет. – 2010а. – С. 60–65.

Антюхова, О.В. Биоэкологические особенности минирующих молей и защита от них декоративных растений-интродуцентов в Приднестровье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.01.07 / Антюхова Ольга Владимировна. – Санкт-Петербург: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАСХН, 2010б. – 20 с.

Антюхова, О.В. Фитофаги декоративно-кустарниковых пород в Приднестровье / О.В. Антюхова, В.Л. Мешкова. – Тирасполь: Приднестровский государственный университет, 2011. – 204 с.

Антюхова, О.В. Вредная фауна декоративных растений Приднестровья / О.В. Антюхова // Вестник Приднестровского университета. Серия: Медико-биологические и химические науки. – 2017. – № 2. – С. 73–78.

Ануфриев, Г.А. Фауна беспозвоночных Керженского заповедника по результатам исследований 1993-2001 годов / Г.А. Ануфриев, Н.Г. Баянов // Материалы по фауне Нижегородского Заволжья. Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Том 2. – Нижний Новгород. – 2002. – С. 152–354.

Архив фактической погоды Гидрометцентра России. URL: <https://meteoinfo.ru/archive-pogoda>

Атанасов А.З. Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые Третья часть / А.З. Атанасов, В.П. Йонайтис, Д.Р. Каспарян, В.С. Куслицкий, А.П. Расницын, У.В. Сийтан, В.И. Толканиц. – Л.: Наука, 1981. – 688 с.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Под общ. ред. П.С. Чикова. – М.: Главное управление геодезии и картографии, 1976. – 340 с.

Атлас Удмуртской Республики / Под общ. ред. И.И. Рысина. – М.: Издательство «Феория», 2016. – 282 с.

Ахундова, Л.М. Чешуекрылые, вредящие деревьям и кустарникам полезащитных лесных полос в Азербайджане / Л.М. Ахундова // III совещание Всероссийского энтомологического общества. Тезисы докладов. – Тбилиси. – 1957. – Т. II. – С. 10–11.

Ахундова-Туаева, Л.М. Чешуекрылые, вредящие насаждениям полезащитных полос в Азербайджане / Л.М. Ахундова-Туаева // Ученые записки Азербайджанского университета. Серия биологические науки. – 1958. – С. 51–59.

Баганич, М.И. Экологические особенности распространения дубовой одноцветной моли (*Tischeria complanella* Hb.) в дубравах Закарпатья / М.И. Баганич // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат. Материалы межвузовской конференции (октябрь 1964). – Ужгород: Закарпатский филиал Всесоюзного энтомологического общества. – 1964. – С. 6–7.

Багдавадзе, А.И. Изучение моли-пестрянки (*Lithocolletis blancardella* F.) – вредителя плодовых культур восточной Грузии / А.И. Багдавадзе // Зоологический журнал. – 1963. – Т. XLII. – № 9. – С. 1412–1413.

Бакалова, М.В. Фауна беспозвоночных в бортях медоносных пчел заповедника «Шульган-Таш» / М.В. Бакалова, В.С. Бакалов // Научные основы сохранения полноты биоразнообразия в заповедниках и национальных парках, перспективные для создания ООПТ территорий. Материалы научно-практической конференции с международным участием, посвященное 40-летию Сочинского национального парка. Сочи, 25–27 октября 2023 г. – Ростов-на-Дону: Копицентр 1996. – 2023. – С. 51–53.

Бакулин, В.Т. Интродукция и селекция тополя в Сибири / В.Т. Бакулин. – Новосибирск: Наука, 1990. – 174 с.

Бакулин, В.Т. Повреждение тополей молью-пестрянкой в зеленых насаждениях г. Новосибирска / В.Т. Бакулин // Декоративное садоводство Сибири. Сборник научных трудов РАСХН. – Барнаул: Научно-исследовательский институт садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко. – 2005. – С. 40–49.

Балаж, К. Вредоносность *Lithocolletis blancardella* F. в яблоневых насаждениях / К. Балаж // Разработка интегрированных систем защиты растений в странах ВПС/МОББ. Доклады симпозиума. 22–28 сентября 1980 г. – Кишинев. – 1981. – С. 31–41.

Балевски, Н. Минирающие молцы от семейства Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae, Nepticulidae и Tischeriidae (Lepidoptera), като гостоприемници на паразитоидите

от семейства Braconidae (Hymenoptera) / Н. Балеvски, Р. Томов // *Acta Entomologica Bulgarica*. – 1997. – № 1–2. – С. 114–119.

Баранник, А.П. Эколого-фаунистическая характеристика дендрофильной энтомофауны зеленых насаждений промышленных городов Кемеровской области / А.П. Баранник // *Экология*. – 1979. – № 1. – С. 76–79.

Баранник, А.П. Насекомые зеленых насаждений промышленных городов Кемеровской области / А.П. Баранник. – Кемерово: Кемеровский государственный университет, 1981. – 191 с.

Баранчиков, Ю.Н. Размещение следов жизнедеятельности листовенничной чехлоноски в кроне листовенницы сибирской / Ю.Н. Баранчиков // *Экология и география членистоногих Сибири*. – Новосибирск: Наука. – 1987а. – С. 132–133.

Баранчиков, Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых / Ю.Н. Баранчиков. – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1987б. – 171 с.

Баранчиков, Ю.Н. Точечное освоение ресурса гусеницами листовенничной чехлоноски: следствие антибиоза дерева или поведенческая преадаптация? / Ю.Н. Баранчиков // *Растительноядные животные в биогеоценозах суши: материалы Всесоюзного совещания Валдай, 3–6 июня 1984 г.* – М.: Наука. – 1986. – С. 45–48.

Баранчиков, Ю.Н. Связь интенсивности и периодичности дефолиации с проявлением антибиоза листовенницы к насекомым-филлофагам / Ю.Н. Баранчиков, А.У. Баязитова // *Продуктивность таежных биогеоценозов. Тезисы докладов краевой научной конференции 15–17 апреля 1986 г., г. Красноярск*. – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР. – 1986. – С. 12.

Баранчиков, Ю.Н. Азотный обмен фитофага при питании хвоей листовенниц с разной степенью зоогенного ослабления / Ю.Н. Баранчиков, Л.В. Сафронова, Ф.Н. Кудашова // *Продуктивность таежных биогеоценозов. Тезисы докладов краевой научной конференции 15–17 апреля 1986 г.* – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР. – 1986. – С. 13.

Баранчиков, Ю.Н. Размещение следов жизнедеятельности листовенничной чехлоноски в кроне листовенницы сибирской / Ю.Н. Баранчиков // *Экология и география членистоногих Сибири*. – Новосибирск: Наука. – 1987. – С. 132–133.

Баранчиков, Ю.Н. Баланс энергии и азота у гусениц непарного шелкопряда при питании хвоей листовенниц, поврежденных насекомыми-минёрами / Ю.Н. Баранчиков, Л.В. Сафонова, Т.С. Рыжкова, Ф.Н. Кудашова // *Экология*. – 1991. – № 6. – С. 56–62.

Баранчиков, Ю.Н. Аккумуляция пыли листьями тополя при повреждении насекомыми-минёрами / Ю.Н. Баранчиков, Н.В. Белова // Энтомологические исследования в Сибири. – Красноярск: Институт леса СО РАН, 2004. – Вып. 3. – С. 68–72.

Барышникова, С.В. Microlepidoptera Тульской области. 15. Молеобразные чешуекрылые семейств Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae (Hexapoda: Lepidoptera) / С.В. Барышникова, Л.В. Большаков // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сборник научных статей. – Тула. – 2004. – Вып. 4. – С. 31–37.

Барышникова, С.В. К изучению молевидных чешуекрылых (Microlepidoptera) Большехехцирского заповедника (Хабаровский район). Сообщение 2. Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae / С.В. Барышникова, В.В. Дубатолов // Животный мир Дальнего Востока – Благовещенск. – 2007. – Вып. 6. – С. 47–50.

Барышникова, С.В. Gracillariidae – моли-пестрянки / С.В. Барышникова // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Том. II. Lepidoptera – Чешуекрылые. – Владивосток: Дальнаука. – 2016. – С. 50–59.

Барышникова, С.В. Дополнения к фауне Microlepidoptera юга Хабаровского края: семейства Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae / С.В. Барышникова, В.В. Дубатолов // Амурский зоологический журнал. – 2016. – Т. VIII. – № 4. – С. 292–298.

Барышникова, С.В. 2018. К фауне минирующих молей (Lepidoptera: Bucculatricidae, Gracillariidae) Саратовской области / С.В. Барышникова // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – Саратов: Саратовский государственный университет. – 2018. – Вып. 15. – С. 102–104.

Батиашвили, И.Д. Вредители континентальных и субтропических плодовых культур. / И.Д. Батиашвили. – Тбилиси: Издательство «Ганатлеба», 1965. – 334 с.

Бахвалов, С.А. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов / С.А. Бахвалов, Е.В. Колтунов, В.В. Мартемьянов. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2010. – 299 с.

Баянов, М.Г. Каталог животных Башкортостана: справочное издание / М.Г. Баянов, В.А. Книсс, В.Ф. Хабибуллин. – Уфа: РИЦ Башкирского государственного университета, 2015. – 350с.

Беднова, О.В. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) в зеленых насаждениях Москвы и Подмоскovie / О.В. Беднова, Д.А. Белов // Лесной вестник. – 1999. – № 2. – С. 172–177.

Белов, Д.А. Вспышки массового размножения листогрызущих насекомых и минёров и характеристика их очагов в Москве / Д.А. Белов // Лесной вестник. – 2000а. – № 6. – С. 124–131.

Белов, Д.А. Грызущие и минирующие листву насекомые зеленых насаждений Москвы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Белов Дмитрий Анатольевич. – М.: Московский государственный университет леса, 2000б. – 28 с.

Белов, Д.А. Некоторые биологические особенности малоизвестных насекомых-минёров в условиях города / Д.А. Белов, Н.К. Белова // Лесной вестник. – 2003. – № 2. – С. 101–105.

Белов, Д.А. Экологические особенности заселения листьев липы липовой молью пестрянкой / Д.А. Белов, Н.К. Белова // Математика, информатика, естествознание в экономике и в обществе. Труды всероссийской научно-практической конференции. – М.: Московский финансово-юридическая академия. – 2010. – С. 169–172.

Белов, Д.А. Особенности комплекса минирующих насекомых в г. Москве / Д.А. Белов // Лесной вестник. – 2011. – № 7. – С. 105–110.

Белов, Д.А. Насекомые-минёры на липе (*Tilia* sp.) в насаждениях Московской агломерации / Д.А. Белов // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы второй Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 22–26 апреля 2019 г. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2019. – С. 19–20.

Белова, Н.К. Лиственничная чехликовая моль в декоративных посадках города Москвы / Н.К. Белова // Проблемы охраны природы и защиты леса. Тезисы и аннотации докладов семинара, состоявшегося 19–21 сентября 1979 г. в г. Брянске. – Брянск: Брянский технический институт. – 1979. – С. 26–27.

Белова, Н.К. Биологические наблюдения за лиственничной чехликовой молью в условиях г. Москвы / Н.К. Белова // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства. Научные труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1980. – Вып. 123. – С. 123–127.

Белова, Н.К. Особенности поведения сибирской лиственничной чехлоносской *Coleophora sibiricella* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) / Н.К. Белова // Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Тезисы Всероссийской конференции (Минск, 2–4 июня 1981 г.). – Минск. – 1981а. – С. 20–23.

Белова, Н.К. Материалы по биологии и экологии лиственничной чехликовой моли в условиях г. Москвы / Н.К. Белова // Экология и защита леса. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия. – 1981б. – С. 80–83.

Белова, Н.К. Биологические особенности тополевой моли в условиях Подмосковья / Н.К. Белова // Научные труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1981в. – Вып. 137. – С. 129–134.

Белова, Н.К. Распространение главнейших вредителей древесных пород в декоративных посадках г. Москвы и ее окрестностях / Н.К. Белова // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства. Научные труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1981г. – Вып. 120. – С. 132–139.

Белова, Н.К. Видовой состав и структура вредителей листвы и побегов декоративных насаждений Подмосковья / Н.К. Белова // Вопросы защиты леса, охраны природы и озеленение городов. Научные труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1982а. – Вып. 147. – С. 11–16.

Белова, Н.К. Чешуекрылые насекомые – вредители декоративных посадок окрестностей г. Москвы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Белова Наталья Кузьминична. – М.: Московский лесотехнический институт, 1982б. – 20 с.

Белова, Н.К. Оптимальный метод учета плотности лиственничной чехлоносной сибирской / Н.К. Белова // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования. Труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1983. – Вып. 148. – С. 191–194.

Белова, Н.К. Прогнозирование ожидаемого повреждения насаждений лиственничной чехлоносной сибирской / Н.К. Белова // Вопросы защиты леса. Научные труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1984. – С. 69–76.

Белова, Н.К. Факторы смертности тополевой моли-пестрянки / Н.К. Белова // Экология и защита леса. Взаимодействие компонентов лесных экосистем. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия. – 1985а. – С. 89–93.

Белова, Н.К. Меры борьбы с тополевой молью / Н.К. Белова // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования. Научные труды Московского лесотехнического института. – М.: Московский лесотехнический институт. – Вып. 167. – 1985б. – С. 143–146.

Белова, Н.К. Использование инсектицидов для защиты декоративных насаждений от листовенничной чехлоноски сибирской / Н.К. Белова, Т.А. Голубева // Экология и защита леса. Экология лесных животных. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия. – 1986. – С. 34–36.

Белова, Н.К. Факторы смертности листовенничной чехлоноски / Н.К. Белова // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней. Тезисы докладов Всесоюзной научно-практической конференции 24–26 ноября 1987 г. – М.: Научно-исследовательский институт лесоведения и механизации лесного хозяйства. – 1987а. – С. 14–15.

Белова, Н.К. Краткосрочный прогноз угрозы ожидаемой степени повреждения листвы в очагах тополевой моли / Н.К. Белова // Тезисы докладов всесоюзной научно-технической конференции. Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. Секция 1. Защита леса и охрана живой природы. (20–22 октября 1987 г.). – М.: Московский лесотехнический институт. – 1987б. – С. 50.

Белова, Н.К. Тополевая моль / Н.К. Белова, А.И. Воронцов // Защита растений. – 1987. – № 7. – С. 32–35.

Белова, Н.К. Вредители городских зеленых насаждений / Н.К. Белова // Защита растений. – 1994. – № 8. – С. 37–38.

Белова, Н.К. Влияние птиц на популяцию листовенничной чехлоноски и ее паразитов в городских и пригородных насаждениях / Н.К. Белова // Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы. Международная научная конференция. Том I. Тезисы докладов. – М.: Московский государственный университет леса. – 1996. – С. 155–156.

Белова, Н.К. Вредители зеленых насаждений / Н.К. Белова, Е.Г. Куликова, Т.В. Шарапа, В.М. Сураппаева, О.В. Беднова, Д.А. Белов // Лесной вестник. – 1998. – № 2. – С. 40–53.

Белова, Н.К. Видовой состав членистоногих фитофагов в насаждениях Москвы / Н.К. Белова, Д.А. Белов // Лесной вестник. – 1999. – № 2. – С. 151–165.

Белова, Н.К. Минирующие насекомые г. Москвы и Подмосковья / Н.К. Белова, Д.А. Белов. – М.: Московский государственный университет леса, 2004. – 80 с.

Белосельская, З.Г. Вредители парковых насаждений Нечерноземной полосы и меры борьбы с ними / З.Г. Белосельская. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 206 с.

Белосельская, З.Г. Защита зеленых насаждений от вредителей и болезней / З.Г. Белосельская, А.Д. Сильвестров. – М.: Издательство министерства коммунального хозяйства

РСФСР, 1959. – 231 с.

Бельская, Е.А. Реакция филофагов осины на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода / Е.А. Бельская, Е.Л. Воробейчик // Экология. – 2013. – № 2. – С. 99–109.

Берденникова, С.П. Борьба с минирующими вредителями декоративных растений / С.П. Берденникова // Бюллетень главного ботанического сада. – 1952. – № 11. – С. 74–80.

Березовский, А.Я. Природа Ширинского района. Научно-популярное издание / А.Я. Березовский, В.В. Владимиров, В.Е. Дмитриев, М.Е. Лиманский. – Абакан: Издательство Хакаского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, 1999. – 112 с.

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

Богачёва, И.А. Обзор насекомых-филофагов зеленных насаждений г. Екатеринбурга: сезонная динамика сообществ и факторы, ее модифицирующие / И.А. Богачева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – Вып. 200. – С. 129–137.

Богачева, И.А. Краткое описание комплекса насекомых-филофагов на лиственных деревьях и кустарниках Екатеринбурга / И.А. Богачёва, Г.А. Замшина // Фауна Урала и Сибири. – 2017. – № 1. – С. 33–52.

Богачева, И.А. Массовые и многочисленные насекомые-филофаги деревьев и кустарников Екатеринбурга / И.А. Богачёва, Г.А. Замшина, Н.В. Николаева // Фауна Урала и Сибири. – 2018. – № 1. – С. 46–73.

Болдаруев, В.О. Основные результаты энтомологических исследований в Бурятии / В.О. Болдаруев // Зоологические проблемы Сибири. Материалы IV совещания зоологов Сибири. – Новосибирск: Наука. – 1972. – С. 51–52.

Болотникова, В.В. К биологии и экологии минирующих молей, повреждающих плодовые насаждения в Белоруссии / В.В. Болотникова, Л.М. Курбыко, Р.К. Юшкевич // Фауна и экология насекомых Белоруссии. – Минск: Наука и техника. – 1979. – С. 13–22.

Большаков, Л.В. Эколого-фаунистический обзор чешуекрылых (Insecta: Lepidoptera) г. Тулы и его ближайших окрестностей / Л.В. Большаков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2003. – Т. 108. – № 1. – С. 3–14.

Большаков, Л.В. Дополнения к фауне микрочешуекрылых (Insecta: Lepidoptera) Пензенской области / Л.В. Большаков, О.А. Полумордвинов, С.В. Шибаев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2006. – Т. 111. – № 2. – С. 81–86.

Большаков, Л.В. Дополнения и уточнения к фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Тульской области. 3 / Л.В. Большаков, С.А. Рябов, В.В. Аникин, В.И. Пискунов, С.В. Барышникова, А.Л. Львовский // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2010. – Вып. 21–22. – С. 42–55.

Большаков, Л.В. Дополнения и уточнения к фауне и экологии чешуекрылых (Lepidoptera) Калужской области. 3 / Л.В. Большаков, С.К. Алексеев, В.В. Аникин, В.И. Пискунов // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2011. – № 27–28. – С. 104–114.

Большаков, Л.В. Разноусые чешуекрылые Удмуртии. 3. Введение к спискам низших разноусых. Недитризные, молеобразные и коссидные (Lepidoptera: Micropterigidae – Sesiidae) / Л.В. Большаков, А.В. Бидзиля, В.С. Окулов, В.И. Пискунов // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2014. – № 40. – С. 41–61.

Большаков, Л.В. К фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Липецкой области. Дополнение 3 / Л.В. Большаков, М.Н. Цуриков, В.И. Пискунов, С.Г. Мазуров, И.Ю. Кострикин // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2015. – Вып. 42. – С. 21–31.

Большаков, Л.В. К фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Липецкой области. Дополнение 7 / Л.В. Большаков, И.Ю. Кострикин, С.Г. Мазуров, В.И. Пискунов // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2020. – Вып. 62. – С. 88–94.

Бондаренко, Е.А. Массовое размножение тополей нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonoricta populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) на территории г. Санкт-Петербурга / Е.А. Бондаренко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2008. – Вып. 182. – С. 45–55.

Борисова, Е.В. Анализ разнообразия территориальных комплексов насекомых-дендрофагов лиственных насаждений Красноярска / Е.В. Борисова // Энтомологические исследования в Сибири. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2004. – Вып. 3. – С. 56–66.

Борисова, Е.В. Насекомые-дендрофаги лиственницы сибирской в посадках г. Красноярска: автореф. дис. ... кандидата биол. наук: 03.00.16 / Борисова Елена Владимировна. – Красноярск: КГУ. – 2005. – 22 с.

Борисовский, А.Г. Аннотированный список хордовых / А.Г. Борисовский, А.А. Дерюгин, В.И. Капитонов, Б.Г. Котеков // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 357–364.

Будашкин, Ю.И. Новые находки молей-чехлоносок (Lepidoptera: Coleophoridae) в России и в Армении / Ю.И. Будашкин, И. Рихтер, Ю. Табель // Эверсмания. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – 2015. – Вып. 41. – С. 11–22.

Буковский, В. Новые и малоизвестные хальциды (Hymenoptera, Chalcidodea). 1. / В. Буковский // Энтомологическое обозрение. – 1938. – Т. 27 – № 3–4. – С. 152–171.

Булгакова, М.А. Биологическая активность антропогенно нарушенных черноземов степей и лесостепной зоны / М.А. Булгакова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2012. – № 10. – С. 83–86.

Буй Динь Дык. Актуальные изменения видового состава и плотности популяций насекомых-филлофагов в Санкт-Петербурге / Буй Динь Дык, Н.В. Денисова, С.В. Барышникова, С.В. Шевченко, А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2020а. – Вып. 230. – С. 73–99.

Буй Динь Дык. Листоядные чешуекрылые насекомые (Lepidoptera) в Санкт-Петербурге: новые угрозы для насаждений / Буй Динь Дык, Л.Н. Щербакова, М.Ю. Мандельштам, Д.Л. Мусолин, А.В. Селиховкин // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы Всероссийской V научно-практической конференции-вебинара. г. С.-Петербург, 16–18 июня 2020 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2020б. – С. 47–49.

Буй Динь Дык. Доминирующие листоядные насекомые и их влияние на состояние насаждений Санкт-Петербурга и окрестностей: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.02 / Буй Динь Дык. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 2021. – 22 с.

Буковский, В.И. Население беспозвоночных преимущественно вредителей ливы дуба в Крымском заповеднике / В.И. Буковский // Труды Крымского госзаповедника. – Симферополь. – 1940. – Вып. 2. – С. 39–162.

Бухарина, И.Л. Городские насаждения: экологический аспект / И.Л. Бухарина, А.Н. Журавлева, О.Г. Большова. – Ижевск: Удмуртский государственный университет, 2012. – 206с.

Ваганов, Е.А. Реакция молодых деревьев сосны на потерю листового аппарата / Е.А. Ваганов, Н.М. Дрянных, Е.С. Петренко // Оперативные информационные материалы. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным природным и антропогенным факторам. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1979. – С. 45–47.

Вальтер, О.А. Практикум по физиологии растений с основами биохимии / О.А. Вальтер, А.М. Пиневиц, Н.Н. Варасова. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 342 с.

Вальх, Б. К сведению о массовом появлении тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) в 1913 / Б. Вальх // Бюллетень о вредителях сельского хозяйства. – Харьков. – 1913. – № 1. – С. 16–17.

Варенцова, Е.Ю. Фитопатологический и энтомологический мониторинг насаждений ГМЗ «Гатчина» / Е.Ю. Варенцова, Б.Г. Поповичев, Н.В. Денисова // Актуальные проблемы урболесоведения. Сборник научных трудов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 95-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Л.П. Рысина. Москва, 17–18 апреля 2024 г. – Москва: Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН. – 2024. – С. 45–50.

Варли, Дж.К. Экология популяций насекомых / Дж.К. Варли, Дж.Р. Градуэлб М.П. Хасселл. – М.: Колос, 1978. – 222 с.

Васильев, И.В. Липовые – Tiliaceae Juss. / И.В. Васильев // Деревья и кустарники СССР. Под ред. С.Я. Соколова. Том IV. – М., Л.: Издательство АН СССР. – 1958. – С. 659–727.

Васильева, Е.А. Южная можжевельная моль в Крыму / Е.А. Васильева // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. – 1979. – Вып. 1. – № 38. – С. 59–61.

Васильева, Т.Г. Зависимость плодovitости хвоегрызущих чешуекрылых от биохимического состава хвои поврежденных деревьев / Т.Г. Васильева // Анатомические, гистохимические и биологические преобразования у лиственниц при повреждении насекомыми. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1972. – С. 57–66.

Васильева, Т.Г. Плодовитость массовых хвоегрызущих вредителей в зависимости от биохимического состава корма: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Васильева Тамара Георгиевна. – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1973. – 29 с.

Васильева, Т.Г. Влияние биохимического состава листьев при дефолиации на развитие непарного шелкопряда / Т.Г. Васильева, А.С. Рожков // Оперативные информационные материалы. Физиология устойчивости растения к неблагоприятным природным и антропогенным факторам. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1979. – С. 48–50.

Васькович, М.Н. Предварительные данные о структуре зеленых насаждений и животном населении парка имени 900-летия г. Минска / М.Н. Васькович, О.В. Синчук, А.В. Тимашкова // Экологическая культура охраны окружающей среды. IV Дорофеевские чтения.

Материалы международной научно-практической конференции. Витебск, 29 ноября 2024 г. – Витебск: Витебский государственный университет. – 2024. – С. 170–172.

Верещагина, В.В. Минирующие моли *Lithocolletis corylifoliella* Haw и *L. pyrifoliella* Grsm. (Lepidoptera, Gracilariidae), вредящие плодовым культурам в Молдавии / В.В. Верещагина, Б.В. Верещагин, Д.И. Савов // Зоологический журнал. – 1968. – Т. XLVII. – № 3. – С. 387–394.

Викторов, Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки / Г.А. Викторов. – М.: Наука, 1967. – 271 с.

Викторов, Г.А. Экология паразитов-энтомофагов / Г.А. Викторов. – М.: Наука, 1976. – 152с.

Виноградов, К.А. Задачи дальнейшего развития зеленого строительства и работы академии коммунального хозяйства по озеленению городов применительно к условиям Западной Сибири / К.А. Виноградов // Озеленение городов Западной Сибири (материалы первого зонального совещания по озеленению). Труды Центрального Сибирского ботанического сада. – Новосибирск: Издательство СО АН СССР. – 1960. – Вып. 3. – С. 5–10.

Внуковский, В.В. К фауне чешуекрылых Томского округа / В.В. Внуковский // Русское энтомологическое обозрение. – 1926. – Т. 20. – № 1–2. – С. 144–145.

Войтюк, Е.А. Аккумуляция тяжелых металлов в почве и растениях в условиях городской среды (на примере г. Чита): автореф. дис. ... канд. биол. наук.: 03.02.08 / Войтюк Екатерина Александровна. – Улан-Удэ: Бурятский государственный университет, 2011. – 22с.

Вознесенский, В.Л. Определение сахаров по обесцвечиванию жидкости Фелинга / В.Л. Вознесенский, Г.И. Горбачева, Г.П. Штанько, Л.А. Филипова // Физиология растений. – 1962. – Т. 9. – № 2. – С. 255–256.

Волков, А.Н. Борьба с вредителями зеленных насаждений / А.Н. Волков // Лесное хозяйство. – 1955. – № 10. – С. 62–66.

Волкова, Ю.С. Лепидоптерофауна Лавинского лесничества Сурского государственного природного биологического заказника / Ю.С. Волкова, В.В. Золотухин, С.Н. Крючков // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов XXI межрегиональной научно-практической конференции. Ульяновск, 2 декабря 2019 г. – Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения». – 2019. – Вып. 20. – С. 118–126.

Волкова, Ю.С. Мониторинговые исследования лепидоптерофауны национального парка «Сенгилеевские горы» на примере Шиловской лесостепи / Ю.С. Волкова, В.В.

Золотухин, С.Н. Крючков // Научные труды национального парка «Хвалынский». Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее и будущее. Хвалынский, 21–22 октября 2021 г. – Саратов: Амирит. – 2021. – С. 268–274.

Воробьева, М.В. Альтернатива тополи бальзамическому в озеленении г. Екатеринбурга (*Populus balsamifera* L.) в озеленении г. Екатеринбурга / М.В. Воробьева, С.В. Залесов, Я.А. Крекова, Ю.Е. Михайлов, М.В. Соловьева // Международный научно-исследовательский журнал. – 2020. – № 11. – Ч. 1. – С. 92–98.

Воронцов, А.И. Биологические основы защиты леса / А.И. Воронцов. – М.: Высшая школа, 1963. – 324 с.

Воронцов, А.И. Защита городских насаждений от вредителей и болезней / А.И. Воронцов, И.Н. Предтеченский, Г.В. Сазонова. – М.: Издательство Министерства коммунального хозяйства РСФСР, 1963. – 163 с.

Воронцов, А.И. Патология леса / А.И. Воронцов. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 272 с.

Воронцов, А.И. Итоги научных исследований кафедры защиты леса за период 1964–1983 гг. / А.И. Воронцов // Вопросы защиты леса. – М.: Московский лесотехнический институт. – 1984. – Вып. 156. – С. 5–16.

Воронцов, А.И. Технология защиты леса / А.И. Воронцов, Е.Г. Мозолевская, Э.С. Соколова. – М.: Экология, 1991. – 304 с.

Воронцов, А.Т. Фауна вредных насекомых Нижегородской губернии по исследованиям СТАЗРА в 1924 и 1925 гг. / А.Т. Воронцов // Защита растений от вредителей. Бюллетень постоянного бюро всероссийских энтомо-фитопатологических съездов. – 1926. – Т. 3. – С. 386–389.

Вредные животные Средней Азии / Л.В. Арнольди, Н.С. Борхсениус, Б.С. Виноградов, В.В. Гуссаковский, А.М. Дьяконов, В.И. Жадин, А.А. Захваткин, А.Н. Кириченко, Е.С. Кирьянова, И.В. Кожанчиков, Е.В. Козлова, Л.Л. Мищенко, В.П. Невский, В.В. Попов, В.Н. Старк, Л.И. Хозацкий, А.А. Штакельберг, В.В. Яхонтов. – М., Л.: Издательство АН СССР, 1949. – 404 с.

Вредители леса / Л.В. Арнольди, Г.Я. Бей-Биенко, Н.С. Борхсениус, В.И. Волгин, А.С. Данилевский, А.М. Дьяконов, А.Н. Желуховцев, А.Н. Кириченко, Е.С. Кирьянова, И.В. Кожанчиков, А.И. Куренцов, И.М. Лихарев, М.М. Логинова, Ф.К. Лукьянович, С.И. Медведев, М.Н. Никольская, Г.А. Новиков, Н.Н. Плавильщиков, В.В. Попов, Г.М. Развязкина, Г.Ф. Рекк, В.Н. Старк, М.Е. Тер-Миносян, Г.Х. Шапошников, А.А. Штакельберг, В.В. Яхонтов. – М.; Л.: Издательство АН СССР, 1955. – Т. I, Т. II. – 1097 с.

Габрид, Н.В. Лиственничная чехлоноски в Кыргызстане / Н.В. Габрид // Токой лес. – 2001. – № 18–19. – С. 9–11.

Габрид, Н.В. Рекомендации по ограничению численности вредителей лесных культур в Прииссыккулье / Н.В. Габрид. – Бишкек: Институт леса и ореховодства НАН КР, 2004. – 56с.

Габрид, Н.В. К фауне паразитоидов насекомых вредителей леса в Прииссыккулье / Н.В. Габрид, Д.А. Милько // Сохранение и воспроизводство лесов как важного средообразующего, климаторегулирующего фактора. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию со дня рождения доктора биологических наук Петра Алексеевича Гана и Международному году лесов. – Бишкек: Институт леса им. П.А. Гана НАН КР. – 2011. – С. 65–73.

Габрид, Н.В. Инвазии насекомых-вредителей древесных растений в Кыргызстане / Н.В. Габрид // Известия Национальной академии наук Кыргызской Республики. – 2016. – № 3. – С. 85–90.

Габрид, Н.В. Оценка состояния дендрофлоры Карагачёвой рощи города Бишкек / Н.В. Габрид, А.С. Кулиев, С.Н. Мосолова, М. Эсенбеков, С.К. Асанов, Л.И. Иванченко, Э. Абдилабек уулу // Исследования живой природы Кыргызстана. – 2018. – № 2. – С. 39–50.

Габрид, Н.В. Минирующие насекомые на древесных растениях зеленых насаждений города Бишкек / Н.В. Габрид // Известия Национальной академии наук Кыргызской Республики. – 2021. – № 2. – С. 61–69.

Гайвас, А.А. Вредители лиственницы в условиях города Омска / А.А. Гайвас, Т.А. Пантюхова // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения. Сборник статей по материалам Всероссийской научно-практической конференции. Том 1. – Красноярск: Сибирский государственный технологический университет. – 2011. – С. 48–51.

Гайвас, А.А. Моль дубовая широкоминирующая, вредитель дубовых насаждений ФГБОУ ВО Омский ГАУ / А.А. Гайвас, Н.Ю. Шевченко, В.В. Христинич, М.М. Лещина // Сборник материалов всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения С.И. Леонтьева. – Омск: Омский государственный аграрный университет. – 2019. – С. 443–447.

Галанов, А.Э. Проблемы распространения липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963) на липе сердцевидной (*Tilia cordata* Mill., 1768) в границах лесопаркового зеленого пояса г. Тюмени / А.Э. Галанов // Интеграция и устойчивость зеленой инфраструктуры. Материалы международной молодежной научной школы-

конференции. – Воронеж: Воронежский государственный лесотехнический университет. – 2023. – С. 114–123.

Галкин, Г.И. Хвоегрызущие вредители лиственных культур в Красноярском крае / Г.И. Галкин // Лиственница. Труды Сибирского технологического института. – Красноярск: СТИ. – 1964. – Вып. 39 – С. 311–321.

Галынская, Н.А. Фитопатологическая оценка древесных растений и видовой состав патогенов в старинных парках Витебской области / Н.А. Галынская, И.М. Гаранович // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2009. – Т. 7. – № 1. – С. 17–30.

География Удмуртии: природные условия и ресурсы / под ред. И.И. Рысина. – Ижевск: Издательский дом Удмуртский Университет, 2009. – Ч. 1. – 256 с.

Герасимов, А.М. Моли-минёры. I. Средне-Азиатские *Lithocolletis*. (С введением по биологии молей-минёров вообще) / А.М. Герасимов // Известия Ленинградского института борьбы с вредителями в сельском и лесном хозяйстве. – 1932. – Вып. 3. – С. 197–248.

Герасимов, А.М. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. Том I. Выпуск 2. Часть I. / А.М. Герасимов. – Л.: Зоологический институт АН СССР, 1952. – 339 с.

Гирс, Г.И. Физиология ослабленного дерева / Г.И. Гирс. – Новосибирск: Наука, 1982. – 256 с.

Гирс, Г.И. К методике определения общего и белкового азота в растительных тканях / Г.И. Гирс // Исследование обмена веществ древесных растений. – Новосибирск: Наука. – 1985. – С. 40–45.

Главендекич, М. Раннее обнаружение чужеродных и инвазивных видов в лесах и городских деревьях Сербии / М. Главендекич // Фитосанитария. Карантин растений. – 2024. – № S1. – С. 96–97.

Гляковская, Е.И. Комплекс фитофагов, повреждающих липы (*Tilia* L.) в условиях зеленных насаждений Гродненского Понеманья / Е.И. Гляковская // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе. Сборник статей II Международной научно-практической конференции, Минск, 6–8 сентября 2017 г. – Минск: А.Н. Варахсин, 2017. – С. 168–177.

Гляковская, Е.И. Количественная оценка вредоносности инвазивных фитофагов разных трофоэкологических групп, повреждающих декоративные древесные растения в условиях Гродненского Понеманья / Е.И. Гляковская // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2018. – № 3. – С. 38–47.

Гляковская, Е.И. Инвазивные виды фитофагов в комплексах вредителей интродуцированных растений в условиях зеленых насаждений Гродненского Понеманья,

Беларусь / Е.И. Гляковская, А.В. Рыжая // Евразийский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17. – № 2. – С. 87–91.

Гляковская, Е.И. Комплекс инвазивных фитофагов древесных растений декоративных зеленых насаждений Гродненского Понеманья (таксономический состав, экологическая и хорологическая структура, количественная оценка вредоносности): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05 / Гляковская Екатерина Ивановна. – Минск: Белорусский государственный университет, 2019. – 24 с.

Гляковская, Е.И. Структура комплекса и вредоносность инвазивных фитофагов-дендробионтов в декоративных зеленых насаждениях городских поселков Гродненского Понеманья / Е.И. Гляковская, С.В. Буга, А.В. Рыжая // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. – 2019. – Т. 9. – № 1. – С. 108–118.

Гляковская, Е.И. Об использовании индекса натурализации семейства как показателя успеха инвазивных видов членистоногих-фитофагов в городских зеленых насаждениях Гродненского Понеманья / Е.И. Гляковская, А.В. Рыжая // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. – 2021а. – Т. 11. – № 2. – С. 115–122.

Гляковская, Е.И. Встречаемость инвазивных видов членистоногих-фитофагов в урбоценозах Гродненского Понеманья (Беларусь) / Е.И. Гляковская, А.В. Рыжая // Зоологические чтения – 2021. Материалы VI международной научно-практической конференции, посвященной 130-летию доктора биологических наук, профессора А.В. Федюшина. Гродно, 24–25 марта 2021 г. – Гродно: Гродненский государственный университет. – 2021б. – С. 50–52.

Гляковская, Е.И. Сравнительный анализ состояния популяций инвазивных видов членистоногих-фитофагов в урбанизированных зеленых насаждениях и охраняемых природных территориях (Беларусь) / Е.И. Гляковская // Организмы, популяции и сообщества в трансформирующейся среде. Сборник материалов XVII международной научной экологической конференции. Белгород, 22–24 ноября 2022 г. – Белгород: Белгородский государственный национальный исследовательский университет. – 2022. – С. 40–43.

Гляковская, Е.И. Сообщества членистоногих-фитофагов древесно-кустарниковых растений ООПТ Гродненско-Предполесского региона (Беларусь) / Е.И. Гляковская, А.В. Рыжая // Экологическая культура и охрана окружающей среды: IV Дорофеевские чтения. Материалы международной научно-практической конференции. Витебск, 29 ноября 2024 г. – Витебск: Витебский государственный университет. – 2024. – С. 27–29.

Гниненко, Ю.И. Фитофаги интродуцированных хвойных в Северном Казахстане / Ю.И. Гниненко // Лесоведение. – 1994. – № 3. – С. 72–74.

Гниненко, Ю.И. Проникновение чуждых видов в лесные сообщества ряда европейских стран / Ю.И. Гниненко, Е.И. Козлова // Леса Евразии – Восточные Карпаты. Материалы IV международной конференции молодых ученых, посвящённой академику П.С. Погребняку. – М.: Московский государственный университет леса. – 2004. – С. 144–146.

Гниненко, Ю.И. Новые фитофаги и болезни древесных пород / Ю.И. Гниненко, С.В. Шепелев // Лесное хозяйство. – 2004. – № 3. – С. 48.

Гниненко, Ю.И. Лиственничные чехлоноски (Lepidoptera, Coleophoridae): вспышки массового размножения во второй половине XX века / Ю.И. Гниненко, О.С. Телегина, П.Е. Морозов // Хвойные бореальной зоны. – Красноярск: Сибирский государственный технологический университет. – 2004. – Вып. 2. – С. 124–128.

Гниненко, Ю.И. Липовая моль-пестрянка в России и проблемы биологической защиты лип / Ю.И. Гниненко, Е.И. Козлова // Биологический метод защиты растений в интегрированных технологиях растениеводства. Конференция, 15–19 мая 2006 г. Познань, Польша. – 2006. – С. 16.

Гниненко, Ю.И. Липовая минирующая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Прибалтике / Ю.И. Гниненко, Е.И. Козлова // Информационный бюллетень ВПРС МОББ. Биологические методы в интегрированной защите плодовых и лесных насаждений. – Познань – Пушкино. – 2007. – № 37. – С. 18–21.

Гниненко, Ю.И. Чуждые виды вредителей и возбудителей болезней в лесах России / Ю.И. Гниненко // Лес и бизнес. – 2008. – № 2. – С. 30–34.

Гниненко, Ю.И. Прогрессирующие вредители липы в городских посадках / Ю.И. Гниненко, Е.И. Козлова // Защита и карантин растений. – 2008. – № 1. – С. 47.

Гниненко, Ю.И. Массовые размножения инвазивных насекомых в лесу / Ю.И. Гниненко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2011. – Вып. 196. – С. 209–216.

Гниненко, Ю.И. Мониторинг состояния зеленых насаждений крупных населенных пунктов / Ю.И. Гниненко, Ю.А. Сергеева, Л.Л. Коженков, А.Н. Житков, И.А. Комарова, Е.С. Бубакина, М.С. Ключин, А.Г. Раков // Защита леса – инновация во имя развития. Бюллетень постоянной комиссии ВПРС МОББ по биологической защите леса. – Пушкино: Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства. – 2013. – Вып. 9. – С. 36–39.

Гниненко, Ю.И. Санитарное состояние географических культур лиственницы в условиях Московской области / Ю.И. Гниненко, Н.В. Корешков // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – М.: Издательство РГАУ–МСХА. – 2019. – Вып. 291. – Ч. IV. – С. 567–571.

Гниненко, Ю.И. Липовая моль-пестрянка в древостоях лесной опытной дачи Тимирязевской академии / Ю.И. Гниненко, С.Н. Волков, Л.С. Файрушина, П.П. Ятченко // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – М.: Издательство РГАУ–МСХА. – 2019. – Вып. 291. – Ч. IV. – С. 554–558.

Годин, А.Е. Дополнения к данным об инвазивных видах насекомых Белгородской области / А.Е. Годин, А.Н. Мирошников, Ю.А. Присный // Полевой журнал биолога. – 2022. – Т. 4. – № 4. – С. 344–349.

Гончаров, Д.А. Возможности применения кроссплатформенного программного обеспечения на Java для создания морфометрических определителей: опыт использования в исследованиях биологии липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*) / Д.А. Гончаров, О.В. Синчук // Международный конгресс по информатике: информационные системы и технологии. Минск, 24–27 октября 2016 г. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2016. – С. 131–134.

Гончаров, Д.А. Заселенность липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii*) липы мелколистной на первой генерации в условиях г. Минска / Д.А. Гончаров // Биологическая осень 2017 (К году науки в Беларуси). Тезисы докладов международной научной конференции молодых ученых. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2017. – С. 251–152.

Голосова, М.А Вредители и болезни декоративных насаждений городских объектов озеленения и меры борьбы с ними / М.А. Голосова, Е.П. Кузьмичев. – М.: Издательство Московского государственного университета леса, 2000. – 91 с.

Голуб, В.Б. Массовое размножение дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Воронежской области / В.Б. Голуб, О.Н. Бережнова, И.И. Корнев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009. – Вып. 187. – С. 96–102.

Голуб, В.Б. Динамика поврежденности кроны дуба широкоминирующей молью (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Усманском бору (Воронежская область) / В.Б. Голуб, Н.И. Простаков, Л.Н. Хицова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2011. – Вып. 196. – С. 29–36.

Голуб Н.В. Фауна сеноедов (Psocoptera) Южного Урала / Н.В. Голуб // Энтомологическое обозрение. – 2015. – Т. 94. – № 3. – С. 608–615.

Голуб Н.В. Новые указания сеноедов (Psocoptera) из Карачаево-Черкесской Республики / Н.В. Голуб // Евразийский энтомологический журнал. – 2016. – Т. 15. – № 2. – С. 183–187.

Голутвина, Л.С. Изучение взаимосвязей лиственницы и насекомых-конобионтов / Л.С. Голутвина, Г.И. Голутвин // Экология и защита леса. Межвузовский сборник научных трудов. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия. – 1980. – Вып. 5. – С. 45–48.

Горленко, С.В. Вредители и болезни интродуцированных растений / С.В. Горленко, Н.А. Панько. – Минск: Наука и техника, 1967. – 136 с.

Горленко, С.В. Формирование микофлоры и энтомофауны городских насаждений / С.В. Горленко, Н.А. Панько. – Минск: Наука и техника, 1972. – 168 с.

Горчаковская, З.В. Состояние озеленения г. Свердловска и предложения по его развитию и улучшению / З.В. Горчаковская, В.М. Ионин, Е.Ф. Минина, А.Н. Сухова, В.И. Селевцева, А.М. Степанова, Л.С. Тимофеева, Л.А. Тимшин, А.И. Ширшова // Материалы по озеленению городов Урала. – Свердловск: Уральский научно-исследовательский институт Академии коммунального хозяйства им. К.Д. Памфилова. – 1958. – Вып. 1. – С. 5–40.

Гребенщикова, В.П. Вредители лесосеменных плантаций ели, сосны и лиственницы / В.П. Гребенщикова, Ф.В. Наумов, А.А. Бубнов. – Л.: Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, 1986. – 48 с.

Григорьев, Ю.С. Сезонные изменения фотосинтетической активности древесных растений в условиях загрязнения воздушной среды / Ю.С. Григорьев, Н.В. Пахарькова, Г.А. Сорокина // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем. Материалы Всероссийской конференции, посвященной памяти выдающегося исследователя лесов Сибири А.С. Рожкова (1925–2005 гг.) (Иркутск, 11–15 октября 2005 г.). – Иркутск: Иркутский государственный технический университет. – 2005. – С. 517–520.

Гродницкий, Д.Л. К разработке мер ограничения численности тополёвой моли *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) в городских условиях / Д.Л. Гродницкий // Энтомологическое обозрение. – 1997. – Т. LXXVI. – № 2. – С. 297–301.

Гурьянова, Т.М. Пространственная стабильность очагов размножения рыжего пилильщика в сосновых культурах / Т.М. Гурьянова // Лесоведение. – 1994. – № 3. – С. 32–37.

Гусев, В.И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников / В.И. Гусев. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 472 с.

Данилевский, А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых / А.С. Данилевский. – Л.: Издательство Ленинградского университета, 1961. – 243 с.

Данилова, А.П. Изменения численности тополевой моли в городских насаждениях и парках Свердловска / А.П. Данилова // Экология. – 1970. – № 2. – С. 103–104.

Данилова, А.П. Распространение тополевой моли в Свердловске и зараженность ее паразитическими перепончатокрылыми / А.П. Данилова // Труды Уральского лесотехнического института. – Свердловск: Уральский лесотехнический институт. – 1973. – Вып. 27. – С. 175–179.

Данилова, А.П. Динамика численности и смертность тополевой моли в двух очагах размножения / А.П. Данилова // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1974. – № 1. – С. 11–15.

Данилова, А.П. Динамика зараженности в очагах тополевой моли в г. Свердловске / А.П. Данилова // Сборник трудов Уральского лесотехнического института. – Свердловск: Уральский лесотехнический институт. – 1976. – Вып. 32. – С. 121–125.

Данилова, А.П. Влияние температурных условий на развитие тополевой моли / А.П. Данилова // Экология и защита леса. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия. – 1981а. – Вып. 6. – С. 83–86.

Данилова, А.П. Распространение тополевой моли в зеленых насаждениях Свердловска / А.П. Данилова // Фауна Урала и Европейского Севера. – Свердловск: Уральский государственный университет. – 1981б. – Вып. 9. – С. 122–128.

Данилова, А.П. Факторы изменений численности тополёвой моли на Среднем Урале / А.П. Данилова // Динамика численности и роль насекомых в биогеоценозах Урала. Информационные материалы Института экологии растений и животных. – Свердловск: Уральский научный центр АН СССР. – 1983. – С. 18.

Данилова, А.П. Вредители зеленых насаждений парка пионеров и школьников г. Свердловска / А.П. Данилова, Л.С. Зыкова, Н.А. Коржавина // Фауна Урала и прилегающих территорий. – Свердловск: Уральский государственный университет. – 1984. – Вып. 11. – С. 109–112.

Дегтярева, В.И. Главнейшие вредные чешуекрылые древесно-кустарниковой растительности Центральной части Гиссарского хребта и Гиссарской долины (Lepidoptera) / В.И. Дегтярева. – Душанбе: Издательство Академии Наук Таджикской ССР. – 1964. – 242 с.

Денисова, Н.В. Состояние популяций и морфологические характеристики имаго *Lithocolletis populifoliella* Tr., *L. apparella* H.-S. при загрязнении воздуха / Н.В. Денисова, А.В. Селиховкин // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. Материалы X съезда

Всесоюзного энтомологического общества, 11–15 сентября 1989 г. – Л.: Зоологический институт АН СССР. – 1990. – С. 151–152.

Дергунова, А.А. Обзор чужеродных видов насекомых фауны города Воронежа / А.А. Дергунова, И.С. Бобин, Ю.В. Андрианова, А.М. Кондратьева // Актуальные вопросы изучения наземных и водных экосистем Среднерусской лесостепи. – Воронеж: Цифровая полиграфия. – 2023. – Вып. 5. – С. 34–39.

Дмитриев, Г.В. Основы защиты зелёных насаждений от вредных членистоногих / Г.В. Дмитриев. – Киев: Урожай, 1969. – 411 с.

Дмитриенко, В.К. Муравьи таежных биоценозов Сибири / В.К. Дмитриенко, Е.С. Петренко. – Новосибирск: Наука, 1976. – 220 с.

Доброносков, В.В. Новые данные об адвентивных видах чешуекрылых на территории Республики Северная Осетия-Алания / В.В. Доброносков // Горные экосистемы и их компоненты. Материалы VII Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 30-летию научной школы члена-корреспондента РАН А.К. Темботова и 25-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН. Г. Нальчик, 15–20 сентября 2019 г. – Махачкала: АЛЕФ. – 2019. – С. 124–125.

Довнар-Запольский, Д.П. Тополевая минирующая моль / Д.П. Довнар-Запольский // Энтомологические исследования в Киргизии. Всесоюзное энтомологическое общество, Киргизское отделение. – Фрунзе: Илим. – 1965. – С. 117–120.

Довнар-Запольский, Д.П. Минирующие насекомые на растениях Киргизии и сопредельных территорий / Д.П. Довнар-Запольский. – Фрунзе: Илим, 1969. – 149 с.

Довнар-Запольский, Д.П. Минирующие насекомые Сибири и соседних территорий / Д.П. Довнар-Запольский, В.Н. Томилова // Насекомые Восточной Сибири. – Иркутск: Иркутский государственный университет. – 1978. – С. 20–51.

Домнина, Е.А. Мониторинг состояния заказника «Бушковский лес» (Кировская область) / Е.А. Домнина, О.Н. Пересторонина, С.В. Пестов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17. – № 6. – С. 289–293.

Дрозда, В.Ф. Визначальні чинники тривалого домінування популяцій тополевої моли-строкатки *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) у лісопаркових насадженнях урбанізованих міст / В.Ф. Дрозда, М.О. Кочерга, А.Ф. Гойчук, В.В. Розенфельд // Наукові праці Лісівничої наук України: збірник наукових праць. – Львів: Національний лісотехнічний університет України. – 2014. – Вип. 12. – С. 166–170.

Дубатолов, В.В. Ночные чешуекрылые (Lepidoptera) / В.В. Дубатолов // Динамика экосистем Новосибирского Академгородка. – Новосибирск: Издательство СО РАН. – 2013. – С. 229–257.

Дубатолов, В.В. Чешуекрылые Зейского заповедника / В.В. Дубатолов, А.Н. Стрельцов, С.Ю. Синёв, В.В. Аникин, А.А. Барбарич, А.Ю. Барма, С.В. Барышникова, Е.А. Беляев, С.В. Василенко, В.Н. Ковтунович, И.А. Лантухова, А.Л. Львовский, М.Г. Пономаренко, А.В. Свиридов, П.Я. Устюжанин. – Благовещенск: Издательство БГПУ, 2014. – 304 с.

Дубова широкомінуюча міль та інші мінуючі лускокрилі на дубі (біологія, ентомофаги та заходи боротьби). – Київ: Наука-Сервіс, 2001. – 70 с.

Евдошенко, С.И. Фенологические группы дендрофильных минёров-филлобионтов в зеленых насаждения города Бреста / С.И. Евдошенко // Биологические ритмы. Материалы международной научно-практической конференции. Брест, 11–12 октября 2012 г. – Брест: Издательство Брестского государственного университета. – 2012. – С. 79–82.

Евдошенко, С.И. Моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредители декоративных деревьев и кустарников зеленых насаждений Беларуси. Часть 1: подсемейство Lithocolletinae / С.И. Евдошенко, Ф.В. Сауткин // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Серыя 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. – 2012. – № 3 (139). – С. 128–135.

Евстафьев, И.Л. К эколого-фаунистической характеристике листогрызущих насекомых лесов горного Крыма / И.Л. Евстафьев // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними. Тезисы докладов Всероссийского научно-технического совещания. г. Пушкино, 17–19 ноября 1981 г. – М.: Всероссийский научно-исследовательский институт лесоведения и механизации лесного хозяйства. – 1981. – С. 65–66.

Егоренкова, Е.Н. Фауна наездников-тетрастихин (Hymenoptera, Eulophidae, Tetrastichinae) лесостепной части Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Егоренкова Екатерина Николаевна. – М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2008. – 18 с.

Егоров, И.Е. Климат / И.Е. Егоров // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 32–36.

Ежегодник состояния загрязнения атмосферы в городах на территории России за 2017 г. – Санкт-Петербург, 2018. – 233 с.

Ежов, О.Н. Биоразнообразие вредителей и болезней интродуцированных древесных пород, используемых в озеленении Архангельска / О.Н. Ежов // Тезисы III Международной конференции молодых ученых «Леса Евразии – белые ночи», посвященной 200-летию Высшего лесного образования в России, 200-летию СПбЛТА и 10-летию Европейского института леса (23–29 июня 2003 г.). – М.: Московский государственный университет леса. – 2003. – С. 205–207.

Ежов, О.Н. Видовое разнообразие грибных болезней и вредителей ассимиляционного аппарата деревьев и кустарников в городских зелёных насаждениях Архангельской области / О.Н. Ежов // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 18–22 апреля 2016 г. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2016. – С. 75–76.

Епанчинцева, О.В. К причинам вспышек массового размножения тополевых молей-пестрянок (*Lithocolletis populifoliella* Tr. и *L. tremulae* Z.) в ботаническом саду Уральского округа РАН и в г. Екатеринбурге / О.В. Епанчинцева, С.А. Максимов // Современные концепции биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: Всероссийская (с международным участием) научная школа-конференция, посвященная 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.). – Пенза: Издательство Пензенский государственный университет. – 2016. – С. 66–68.

Ердаков, Л.Н. Многолетние циклы в популяциях животных / Л.Н. Ердаков. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 658 с.

Еремеева, Н.И. Тополевая моль *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) как возможный индикатор состояния среды / Н.И. Еремеева // Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI съезда энтомологического общества (23–26 сентября 1997 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. – 1998. – Т. 1. – С. 135–136.

Еремеева, Н.И. Факторы регуляции состояния городских популяций тополевой моли *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) / Н.И. Еремеева // Известия Санкт-Петербургской лесохозяйственной академии. – 2008. – Вып. 182. – С. 104–112.

Ермолаев, В.П. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья / В.П. Ермолаев // Труды Зоологического института АН СССР. Фауна насекомых Дальнего Востока (сборник статей). – Л.: Зоологический институт АН СССР. – 1977. – Т. LXX. – С. 98–116.

Ермолаев, В.П. К изучению молей-минёров семейства Gracillariidae (Lepidoptera) юга Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Наземные членистоногие Дальнего Востока. – Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР. – 1979а. – С. 23–27.

Ермолаев, В.П. *Caloptilia monticola* Kum. (Lepidoptera, Gracillariidae) – новый вредитель клёна (Асер) на юге Приморского края / В.П. Ермолаев // Наземные членистоногие Дальнего Востока. – Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР. – 1979б. – С. 28–31.

Ермолаев, В.П. К фауне минирующих молей-пестрянок Lepidoptera, Gracillariidae юга Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. – Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР. – 1981. – С. 37–41.

Ермолаев, В.П. Листовертки и минирующие моли-пестрянки (Lepidoptera: Tortricidae, Gracillariidae) Южного Приморья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Ермолаев Валерий Павлович. – Л.: Ленинградский государственный университет, 1982. – 16 с.

Ермолаев, И.В. Биоценотические механизмы функционирования хронических очагов листовенничной чехликовой моли *Coleophora sibiricella* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 и 03.00.09 / Ермолаев Иван Владимирович. – Красноярск: Институт леса СО РАН, 1999. – 18 с.

Ермолаев, И.В. Оценка влияния листовенничной чехликовой моли на прирост и генеративную сферу листовенницы сибирской / Ермолаев, И.В., Ермолаева М.В. // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – № 2. – С. 224–230.

Ермолаев, И.В. Экологические последствия скоротечных очагов листовенничной чехлоноски в Удмуртии / И.В. Ермолаев // Экология. – 2004. – № 4. – С. 292–296.

Ермолаев, И.В. Липовая моль-пестрянка / И.В. Ермолаев, Н.В. Мотошкова // Защита и карантин растений. – 2007. – № 5. – С. 40–41.

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.

Ермолаев, И.В. Опыт картографирования очагов тополевой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, А.В. Трубицын // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2008. – Вып. 185. – С. 61–65.

Ермолаев, И.В. Членистоногие-филлофаги липы мелколистной Ижевска / И.В. Ермолаев, О.В. Сидорова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009. – Вып. 187. – С. 124–131.

Ермолаев, И.В. Экспериментальная оценка дальности разлета тополевой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, А.В. Трубицын // Защита и карантин растений. – 2009. – № 2. – С. 52.

Ермолаев, И.В. Липовая моль-пестрянка – экономически значимый вид / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Защита и карантин растений. – 2010. – № 12. – С. 37.

Ермолаев, И.В. Факторы смертности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии / И.В. Ермолаев, З.А. Ефремова, Н.В. Ижболдина // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – Вып. 192. – С. 93–101.

Ермолаев, И.В. Поведение листовенничной чехлоноска (*Protocryptis sibiricella*) в природных очагах. Сообщение 1 / И.В. Ермолаев // Зоологический журнал. – 2011а. – Т. 90. – № 2. – С. 156–161.

Ермолаев, И.В. Поведение листовенничной чехлоноска (*Protocryptis sibiricella*) в природных очагах. Сообщение 2 / И.В. Ермолаев // Зоологический журнал. – 2011б. – Т. 90. – № 3. – С. 325–330.

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.

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.

Ермолаев, И.В. Пороги вредоносности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2011в. – Вып. 196. – С. 37–45.

Ермолаев, И.В. Анализ фитосанитарного риска липовой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Защита и карантин растений. – 2011г. – № 10. – С. 28–29.

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.

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. – 2011а. – Т. 90. – № 1. – С. 24–32.

Ермолаев, И.В. Трофические предпочтения тополевой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, Н.Ю. Сунцова, А.В. Трубицын // Защита и карантин растений. – 2011б. – № 8. – С. 50.

Ермолаев, И.В. Влияние плотности популяции липовой молью-пестрянкой *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) на соотношение внутривидовых форм / И.В. Ермолаев, Н.В. Ижболдина // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91. – № 1. – С. 131–142.

Ермолаев, И.В. Особенности повреждения липы мелколистной липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в городе Ижевске / И.В. Ермолаев, О.В. Сидорова // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – № 3. – С. 310–315.

Ермолаев, И.В. Непериодическая популяционная волна на примере листовенничной чехлоноски *Protocryptis sibiricella* (Lepidoptera, Coleophoridae) / И.В. Ермолаев // Зоологический журнал. – 2014а. – Т. 93. – № 8. – С. 967–981.

Ермолаев, И.В. Биологическая инвазия липовой молью-пестрянкой *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе / И.В. Ермолаев // Сибирский экологический журнал. – 2014б. – № 3. – С. 423–433.

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. – 2014. – Вып. 207. – С. 20–28.

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.

Ермолаев, И.В. Особенности разлета бабочек липовой моли-пестрянки / И.В. Ермолаев, П.С. Токарева // Защита и карантин растений. – 2015. – № 2. – С. 50.

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.

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.

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.

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. – 2018б. – Т. 97. – № 4. – С. 401–407.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

Ермолаев, И.В. Поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении / И.В. Ермолаев // Журнал общей биологии. – 2024. – Т. 85. – № 5. – С. 372–385.

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.

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.

Ефремова, З.А. К изучению паразитофауны рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в условиях Ульяновской области / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко, Е.Н. Фомина // Природа Симбирского Поволжья. – Ульяновск: Симбирский научный центр. – 2003. – Вып. 4. – С. 31–34.

Ефремова, З.А. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – № 2. – С. 189–196.

Ефремова, З.А. Новые данные о трофических связях наездников-эвлофид (Hymenoptera, Eulophidae) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Ульяновской области / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко // Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88. – № 1. – С. 29–37.

Ефремова, З.А. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье / З.А. Ефремова, А.В.

Краюшкина, А.В. Мищенко // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 10. – С. 1213–1221.

Ефремова, З.А. Динамика численности популяций доминирующих паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) бабочки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) на Средней Волге / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург. – 2010. – Т. 80. – № 2. – С. 64–75.

Ефремова, З.А. Комплексы наездников семейства Eulophidae (Hymenoptera), паразитирующих на *Phyllonorycter apparella* и *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) – вредителях осины и тополя в Ульяновской области / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко, Н.Е. Егоренкова, И.С. Страхова, Н.А. Ленгесова // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 4. – С. 438–444.

Жижилашвили, Т.И. Материалы к биологии платановой моли *Lithocolletis platani* Stgr. / Т.И. Жижилашвили // Сообщения АН Грузинской ССР. – 1952. – Т. 13. – № 8. – С. 469–476.

Жильцова, Л.А. Отряд Thysanoptera – Пузыреногие, или трипсы / Л.А. Жильцова, Н.Н. Дербенева // Насекомые и клещи. Вредители сельскохозяйственных культур. Насекомые с неполным превращением. Том I. – Л.: Наука. – 1972. – С. 262–283.

Жиренко, Н.Г. Использование параметров листового опада в исследованиях, связанных с вредоносностью некоторых листогрызущих чешуекрылых (Lepidoptera) / Н.Г. Жиренко // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых. Материалы международной научной конференции, посвящённой памяти А.И. Фомичёва. Борисоглебск, 3–4 декабря 2009 г. – Борисоглебск: Борисоглебский государственный педагогический институт. – 2010. – С. 126–127.

Жоров, Д.Г. Фоновые инвазивные виды членистоногих-вредителей древесных растений зеленых насаждений Беларуси / Д.Г. Жоров, Ф.В. Сауткин, О.В. Синчук, А.С. Рогинский // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5. Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2016. – № 1. – С. 25–34.

Жукова, Е.А. Членистоногие-филлофаги липы летнего сада после его реставрации / Е.А. Жукова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – Вып. 228. – С. 88–103.

Завада, Н.М. Широкоминирующая моль-пестрянка – опасный вредитель дубовых насаждений / Н.М. Завада // Защита агролесомелиоративных насаждений и степных лесов от вредителей и болезней. Сборник научных трудов Всесоюзный научно-исследовательский институт агролесомелиорации. – Волгоград. – 1987. – Вып. 3. – № 92. – С. 115–121.

Загайкевич, И.К. Изучение вредной энтомофауны тополей в западных областях Украинской ССР / И.К. Загайкевич, О.В. Лаврух, Л.А. Скоробогатая // Вопросы лесозащиты. Материалы к II межвузовской конференции по защите леса. – 1963. – Т. 2. – С. 33–34.

Загуляев, А.К. Сем. Acrolepiidae – Акролепииды / А.К. Загуляев // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур Том III. Чешуекрылые. Ч. 1. – СПб.: Наука. – 1994. – С. 265–269.

Зайцев, А.И. Членистоногие – филобионты липы в зеленых насаждениях Москвы / А.И. Зайцев, Н.В. Дмитриева // Дендробионтные насекомые зеленых насаждений г. Москвы. – М.: Наука. – 1992. – С. 51–61.

Замшина, Г.А. К изучению инвазивной дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* в городе Екатеринбурге / Г.А. Замшина // Фауна Урала и Сибири. – 2023. – № 2. – С. 70–73.

Зиновьев, В.В. Повреждение листьев липы сердцевидной (*Tilia cordata* L.) членистоногими в г. Кирове / В.В. Зиновьев, С.В. Пестов // Экология родного края: проблемы и пути решения. Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием. г. Киров, 28–29 апреля 2016 г. – Киров: ООО Радуга-Пресс. – 2016. – С. 419–421.

Зиновьев, В.В. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в городе Кирове / В.В. Зиновьев // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XXVI Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы), посвященной 75-летию А.И. Таскаева. – Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2019. – С. 49–52.

Злобин, Д.П. Вредители основных древесных культур садово-парковых насаждений г. Петрозаводска / Д.П. Злобин, С.Н. Лябзина, О.В. Синкевич // Биоразнообразие, состояние и динамика природных и антропогенных экосистем России. Материалы II Всероссийской научно-практической конференции. – Комсомольск-на-Амуре: Амурский гуманитарно-педагогический университет. – 2022. – С. 112–119.

Золотаренко, Г.С. Видовой состав вредных насекомых главных древесных пород в полезащитных насаждениях Кулунды / Г.С. Золотаренко // Материалы второй научно-технической конференции молодых ученых. – Новосибирск: Издательство АН СССР. – 1957. – С. 33–38.

Золотухин, В.В. О некоторых членистоногих-вселенцах на территории Ульяновской области / В.В. Золотухин // Природа Симбирского Поволжья. – Ульяновск. – 2002. – Вып. 2. – С. 200–203.

Зорин, Д.А. Экологические последствия инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Зорин Денис Александрович. – Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2012. – 19 с

Иванов, С. Влияние паразитов на динамику численности минирующих молей на яблоне при интегрированной защите растений / С. Иванов, Н. Славов // Разработка интегрированных систем защиты растений в странах-членах ВПС / МОББ. Доклады симпозиума 22–28 сентября 1980 г. – Кишинёв: Типография Госкомцен МССР. – 1981. – С. 102–104.

Иванов, С. Аннотированный список энтомофагов листовых минирующих молей сем. Gracillariidae, Lyonetiidae и Nepticulidae / С. Иванов, Н. Славов // Информационный бюллетень ВПС/МОББ. – 1986. – № 16. – С. 7–25.

Ивантер, Э.В. Введение в количественную биологию / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск: Издательство Петрозаводский государственный университет, 2011. – 302 с.

Идрисова, К.И. Чехликовая моль – вредитель лиственниц / К. И. Идрисова, Б.К. Дягилев // Вредители и болезни интродуцированных декоративных растений. Тезисы докладов VI рабочего совещания руководителей служб защиты растений региональных ботанических садов СССР, 11–15 сентября 1978 г. – Алма-Ата: Главный ботанический сад АН Казахской ССР. – 1978. – С. 43–45.

Ижболдина, Н.В. Особенности биологии липовой моли-пестрянки *Lithocolletis issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Ижболдина Наталья Владимировна. – Пермь: Пермский государственный университет, 2008. – 19 с.

Илларионов, А.Г. Рельеф. Общая характеристика / А.Г. Илларионов // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 14–27.

Ильинский, А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А.И. Ильинский, А.А. Евлахова, М.И. Сиротина, О.И. Швецова, Г.И. Андреева, Ю.П. Кондаков, Г.А. Звоскова, П.М. Распопов, Г.С. Черная. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 526 с.

Ильминских, Н.Г. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей / Н.Г. Ильминских, О.Г. Баранова, А.Н. Пузырев // Природа Ижевска и его окрестностей. – Ижевск: Удмуртия. – 1998. – С. 81–170.

Ильминских, Н.Г. Сосудистые растения / Н.Г. Ильминских, Д.Г. Мельников // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 65–69.

Исаев, А.С. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов (на примере лиственницы сибирской) / А.С. Исаев, Г.И. Гирс. – Новосибирск: Наука, 1975. – 347 с.

Исаев, А.С. Динамика численности лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов, Ю.П. Кондаков, В.В. Киселев. – Новосибирск: Наука, 1984. – 224 с.

Исаев, А.С. Популяционная динамика лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов, Ю.П. Кондаков, В.В. Киселев, В.Г. Суховольский. – М.: Наука, 2001. – 374 с.

Исаев, А.С. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы / А.С. Исаев, Е.Н. Пальникова, В.Г. Суховольский, О.В. Тарасова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 262 с.

Исмагилов, Н.Н. Дополнения к фауне чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) Республики Башкортостан по материалам фотофиксаций / Н.Н. Исмагилов, С.В. Герасимов, Ш.А. Муртазин, М.М. Кривошеев // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. – 2020. – № 27. – С. 31–70.

Исмагилов, Н.Н. Дополнения к фауне чешуекрылых Республики Башкортостан по материалам фотофиксаций. Сообщение 3. / Н.Н. Исмагилов, С.В. Герасимов, М.М. Кривошеев, Е.С. Самарин, П.Ю. Горбунов, В.А. Наумова // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. – 2021. – № 33. – С. 60–81.

Каверзина, Л.Н. Реакция деревьев лиственницы сибирской и пихты сибирской на повреждение насекомыми-вредителями (на примере изучения содержания углеводов и азотистых веществ в хвое): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Каверзина Любовь Николаевна. – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1978. – 23 с.

Казакова, Н.А. Трофические связи чешуекрылых семейств Gracillariidae и Nepticulidae Среднего Приволжья / Н.А. Казакова, А.В. Мищенко // Донецкие чтения 2019: образование, наука, инновации, культура и вызовы современности. Материалы IV международной научной конференции. г. Донецк, 29–31 октября 2019 г. – Донецк: Донецкий национальный университет. – 2019. – С. 300–303.

Казачинская, Т.П. Главнейшие вредные насекомые лиственничных лесов Красноярского края / Т.П. Казачинская, Ю.П. Кондаков // Лиственница. Труды Сибирского технологического института. – Красноярск: Сибирский технологический институт. – 1964. – Вып. 39. – С. 297–310.

Капітоненко, С.В. Нові знахідки шкідників деревних рослин в дендропарку «Асканія-Нова» / С.В. Капітоненко // Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова» ім. Ф.Е. Фальц-Фейна: Проблеми економоніторингу та збереження біорізноманіття. – Асканія-Нова. – 1998. – С. 52–58.

Караваева, Р.П. Вредители лиственных насаждений Северной Киргизии / Р.П. Караваева, К.Е. Романенко // Труды Киргизской лесной опытной станции. – Фрунзе. – 1958. – Вып. 1. – С. 117–132.

Карлащук, С.В. Лускокрилі (Lepidoptera): Каталог фондової колекції зоомузею Чернівецького університету / С.В. Карлащук, Т.Г. Андрущенко, Л.М. Хлус, Л.Д. Третьяков. – Чернівці: Рута, 2000. – 123 с.

Карпин, Н.І. Фітопатогени та шкідники видів роду *Tilia* L. в умовах міста Львова / Н.І. Карпин // Науковий вісник Національний лісотехнічний університет України. – 2016. – Вип. 26.4. – С. 76–82.

Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под. ред. С.Ю. Синёва. – СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 424 с.

Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под. ред. С.Ю. Синёва. – СПб.: Зоологический институт РАН, 2019. – 448 с.

Кащеев, В.А. Классификация морфоэкологических типов имаго стафилинид / В.А. Кащеев // TETHYS Entomological Research. – 1999. – № 1. – С. 157–170.

Кириченко, Н.И. Анализ доминирующих стратегий имаго тополёвой моли при откладке яиц / Н.И. Кириченко, М.С. Новосёлова, Е.А. Абросимова // Экология и проблемы окружающей среды. Тезисы докладов IV Всероссийской студенческой конференции. Красноярск, 24–25 апреля, 1997 г. – Красноярск: Красноярский государственный университет. – 1997. – С. 29.

Кириченко, Н.И. Влияние паразитоидов на выживаемость личиночных стадий тополёвой моли-пестрянки / Н.И. Кириченко // Экология Южной Сибири – 2000 год. Материалы II Южно-сибирской региональной научной конференции студентов и молодых учёных. – Красноярск: Красноярский государственный университет. – 1998. – С. 50.

Кириченко, Н.И. Влияние паразитоидов на динамику численности популяций тополевой моли в городе Красноярске / Н.И. Кириченко // Исследования компонентов лесных экосистем Сибири. Материалы конференции молодых ученых, посвященный 275-летию Российской академии наук. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 1999. – С. 43–44.

Кириченко, Н.И. Выживаемость тополёвой моли-пестрянки в зависимости от сохранения листового опада тополей / Н.И. Кириченко // Проблемы региональной экологии. Новосибирск. – 2000. – Вып. 6. – С. 140.

Кириченко, Н.И. Освоение листьев древесных растений-интродуцентов насекомыми-минёрами в сибирских дендрариях / Н.И. Кириченко, Р.И. Лоскутов, М.Л. Седаева, М.В. Томошевич, М. Кенис // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009а. – Вып. 187. – С. 140–148.

Кириченко, Н.И. Повреждение листьев древесных растений-интродуцентов членистоногими и грибными патогенами в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН / Н.И. Кириченко, Ю.Н. Баранчиков, М.В. Томошевич, М. Кенис // Проблемы современной дендрологии. Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения член-корреспондента АН СССР П.И. Лапина (30 июня – 2 июля 2009 г., Москва). – М: Товарищество научных изданий КМК, 2009б. – С. 758–762.

Кириченко, Н.И. О находке липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Новосибирске и Барнауле / Н.И. Кириченко, Ю.Н. Баранчиков // XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. – С. Петербург: Галаника. – 2012. – С. 180.

Кириченко, Н.И. Разнообразие насекомых-филлофагов и патогенов грибов на древесных растениях-интродуцентах в Сибири / Н.И. Кириченко, М.А. Томошевич // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – Вып. 200. – С. 185–196.

Кириченко, Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера / Н.И. Кириченко // Сибирский экологический журнал. – 2013. – № 6. – С. 813–822.

Кириченко, Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* продолжает осваивать Сибирь: находки вредителя в реликтовой липовой роще Кемеровской области / Н.И. Кириченко, А.Н. Куприянов, М.А. Томошевич // VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции, Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2013 г. – СПб: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 2013. – С. 47–48.

Кириченко, Н.И. Изучение таксономического разнообразия чешуекрылых, минирующих листья древесных растений в Улан-Удэ, с применением морфологического и молекулярно-генетических методов / Н.И. Кириченко, А.С. Пустошинская // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы. Материалы IV Всероссийской

конференции молодых ученых (с международным участием). – Улан-Удэ: Бурятский научный центр СО РАН. – 2016а. – С. 29–30.

Кириченко, Н.И. Интегративный подход к ревизии молей семейства Gracillariidae, минирующих листья караганы и липы в Азиатской части России / Н.И. Кириченко, П. Триберти, М.Г. Пономаренко, С.В. Горохова, К. Лопез-Ваамонде // IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 г. – СПб: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 2016б. – С. 48–49.

Кириченко, Н.И. Минирующие моли на древесных растениях Кызыла и его окрестностей / Н.И. Кириченко, Н.С. Бабичев, М.В. Скворцова, М.Г. Пономаренко, О.С. Буланова // Природные системы и экономика центрально-азиатского региона: фундаментальные проблемы и перспективы рационального использования. Материалы III Всероссийской молодежной школы-конференции с международным участием. г. Кызыл, 26–28 сентября 2017 г. – Кызыл: Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН. – 2017. – С. 141–144.

Кириченко, Н.И. Насекомые, минирующие листья растений семейства ивовых (Salicaceae) в Сибири: распространение, трофические связи и вредоносность / Н.И. Кириченко, М.В. Скворцова, В.М. Петько, М.Г. Пономаренко, К. Лопез-Ваамонде // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 6. – С. 677–699.

Кириченко, Н.И. Современные сведения о таксономическом составе, распространении и трофических связях минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) в Сибири на основе ДНК-баркодирования / Н.И. Кириченко, П. Триберти, Е.Н. Акулов, М.Г. Пономаренко, К. Лопез-Ваамонде // Энтомологическое обозрение. – 2019а. – Т. 98. – № 3. – С. 600–631.

Кириченко, Н.И. Гербарная коллекция главного ботанического сада в исследовании прошлых ареалов насекомых-филлофагов – вредителей древесных растений / Н.И. Кириченко, Е.Н. Акулов, М.Г. Пономаренко // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы второй Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 22–26 апреля 2019 г. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2019б. – С. 89–90.

Кириченко, Н.И. Исторические факты подъемов численности липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в ее первичном ареале / Н.И. Кириченко, Е.Н. Акулов, Н.С. Бабичев, А.А. Ефременко, О.В. Тарасова, М.Г. Пономаренко // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения. Материалы II Международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию со дня рождения профессора

Н.И. Федорова и 90-летию кафедры лесозащиты и древесиноведения. г. Минск, 30 ноября – 4 декабря 2020 г. – Минск: Белорусский государственный технологический университет. – 2020. – С. 118–122.

Кириченко, Н.И. Трофические связи и закономерности инвазий дендрофильных молей-пестрянок (Lepidoptera: Gracillariidae) в азиатской части России: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.08 / Кириченко Наталья Ивановна. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2020. – 46 с.

Кириченко, Н.И. Исторические находки липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) на островах и полуостровах в заливе Петра Великого Японского моря / Н.И. Кириченко // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность. Международная научная конференция, посвященная 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии морей имени А.О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13–18 сентября 2021 г. Севастополь. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. – 2021. – С. 110–112.

Кириченко, Н.И. Комплекс паразитоидов и их эффективность в контроле численности популяций липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) в азиатской части России / Н.И. Кириченко, С.А. Белокобыльский, О.В. Кошелева // Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического общества. – М.: МГУ. – 2022. – С. 131.

Кириченко, Н.И. Трофические связи и вредоносность местных и чужеродных видов минирующих молей-пестрянок в Сибири / Н.И. Кириченко, М.А. Рязанова, А.А. Ефременко // Сибирский лесной журнал. – 2023. – № 1. – С. 85–97.

Киршенблат, Я.Д. Семейство Staphylinidae / Я.Д. Киршенблат // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Жесткокрылые. Т. II. – М., Л: Наука. – 1965. – С. 111–156.

Клепиков, М.А. Обзор фауны кривоусых крохоток-молей и молей-пестрянок (Lepidoptera: Bucculatricidae, Gracillariidae) Ярославской области / М.А. Клепиков // Эверсманния. Энтомологические исследования в Европейской России и соседних регионах. – Тула: Гриф и К. – 2005. – Вып. 3–4. – С. 56–62.

Клепиков, М.А. Чешуекрылые (Lepidoptera, Insecta), развивающиеся на хвойных, в фауне Верхне-Волжской физико-географической провинции / М.А. Клепиков // Лесохозяйственная информация. – 2008. – № 10–11. – С. 43–47.

Климат Ижевска / под. ред. Ц.А. Швера. – Л.: Гидрометеоиздат, 1979. – 135 с.

Климат Свердловска / под. ред. В.В. Морокова и Ц.А. Швера. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. – 191 с.

Клюшкин, П.А. Опасный вредитель тополя / П.А. Клюшкин // Лесное хозяйство. – 1959. – № 9. – С. 31–33.

Кнор, И.Б. Влияние плотности на динамику численности лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralidae) / И.Б. Кнор, А.Н. Башев, А.А. Алексеев, Е.И. Киров // Энтомологическое обозрение. – 1993. – Т. LXXII. – № 2. – С. 268–274.

Кнор, И.Б. Действие плотности популяции на экологические характеристики лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae) в градационном цикле / И.Б. Кнор, А.Н. Башаев, А.А. Алексеев, Е.Н. Наумова // Известия АН. Серия биологическая. – 2000. – № 1. – С. 75–83.

Княжецкий, Б.В. Вредители и болезни зелёных насаждений городов и населённых пунктов Московской области / Б.В. Княжецкий. – М., Л.: Гослесбумиздат, 1951. – 76 с.

Князев, С.А. Первые сведения о таксономическом разнообразии минирующих молей семейства Gracillariidae (Insecta, Lepidoptera) в Омской области / С.А. Князев, Н.И. Кириченко, С.В. Барышникова, П. Трибурти // Евразийский энтомологический журнал. – 2018. – № 17 (4). – С. 261–272.

Ковалева, Н.В. Мхи / Н.В. Ковалева // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 64–65.

Козаржевская, Э.Ф. Димелин для борьбы с тополёвой молью / Э.Ф. Козаржевская, В.И. Князцова // Защита растений. – 1987. – № 9. – С. 36–37.

Козлов, М.В. Биология *Eriocrania sparrmannella* Bosc. (Lepidoptera, Eriocraniidae) / М.В. Козлов // Вестник зоологии. – 1988. – № 4. – С. 86.

Козлов, М.В. Распределение мин дендрофильных чешуекрылых семейств Nepticulidae, Tischeriidae и Gracillariidae (Lepidoptera) по кормовым растениям / М.В. Козлов, Ю.Г. Коричева // Вестник Ленинградского государственного университета. – Сер. 3. – 1989. – Вып. 1. – № 3. – С. 8–18.

Козлов, М.В. Сравнительный анализ распределения мин совместно обитающих чешуекрылых (Lepidoptera: Nepticulidae, Gracillariidae, Coleophoridae, Tischeriidae) по листьям кормовых растений / М.В. Козлов, Ю.Г. Коричева // Вестник Ленинградского государственного университета. – Сер. 3. – 1990. – Вып. 2. – № 10. – С. 11–18.

Козлов, М.В. Минирующая моль-пестрянка – вредитель липы / М.В. Козлов // Защита растений. – 1991. – № 4. – С. 46.

Козлова, Е.И. Липовая минирующая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* Kumata – вредитель липы в европейской части России / Е.И. Козлова // Защита леса от вредителей и болезней. Сборник статей. – М.: Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства. – 2006. – С. 75–77.

Коломиец, Н.Г. Паразиты вредных лесных насекомых Сибири / Н.Г. Коломиец // Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Доклады симпозиума 17–20 ноября 1964 г. – Новосибирск: Наука. – 1965. – Вып. 2. – С. 63–77.

Коломиец, Н.Г. Энтомофаги Сибири и Дальнего Востока. Указатель литературы (1820–1975 гг.) / Н.Г. Коломиец. – Новосибирск: Государственная публичная научно-техническая библиотека СО АН СССР, 1980. – 187 с.

Коломиец, Н.Г. Болезни и вредные насекомые лесных насаждений новосибирского научного центр СО РАН / Н.Г. Коломиец, Д.А. Богданова // Сибирский биологический журнал. – 1992. – № 2. – С. 53–55.

Коломиец, Н.Г. Массовое размножение насекомых в государственных защитных и полезащитных лесных полосах Кулундинской степи / Н.Г. Коломиец, Л.Н. Литвинчук // Материалы седьмого съезда Всесоюзного энтомологического общества. Часть 2. Сельскохозяйственная энтомология. Лесная энтомология. – Л.: Зоологический институт АН СССР. – 1974. – С. 221.

Коломиец, Т.П. Видовой состав вредителей тополя в зеленых насаждениях г. Донецка / Т.П. Коломиец // Бюллетень главного ботанического сада АН СССР. – М.: Главный ботанический сад АН СССР. – 1984. – Вып. 132. – С. 85–86.

Коломиец, Т.П. Вредители зеленых насаждений промышленного Донбасса / Т.П. Коломиец. – Киев: Наукова Думка, 1995. – 216 с.

Колосов, Ю.М. Тополёвая моль / Ю.М. Колосов // Зауральский край. – Екатеринбург – 1918. – № 50. – С. 4.

Конаков, Н. Вредители зелёных насаждений города Воронежа 1934 / Н. Конаков, В. Разумова Т. Кошелева // Труды Воронежского государственного университета. Зоологический отдел. – 1935. – Т. 8. – Вып. 3. – С. 82–97.

Кондаков, Ю.П. Ландшафтно-экологическое районирование очагов массового размножения хвое-листогрызущих насекомых в лесах Красноярского края / Ю.П. Кондаков // Проблемы зоологических исследований в Сибири. Материалы второго совещания зоологов Сибири. – Горно-Алтайск: Горно-Алтайское книжное издательство. – 1962. – С. 130–131.

Кондаков, Ю.П. Эколого-географическая характеристика вредной энтомофауны лиственницы сибирской в Красноярском крае / Ю.П. Кондаков, Т.П. Казачинская // Лиственница. Труды Сибирского технологического института. – Красноярск: Сибирский технологический институт. – 1964. – Вып. 39. – С. 283–296.

Кондаков, Ю.П. Хвое- и листогрызущие насекомые-вредители лесов бассейна озера Байкал / Ю.П. Кондаков // Фауна лесов бассейна озера Байкал. – Новосибирск: Наука. – 1979. – С. 5–43.

Кондаков, Ю.П. Эколого-хозяйственные группировки лесных насекомых байкальского бассейна / Ю.П. Кондаков, И.Б. Кнор, Е.С. Петренко // Фауна лесов бассейна озера Байкал. – Новосибирск: Наука. – 1979. – С. 44–77.

Конусова, О.Л. Липовая моль-пестрянка – инвазивный вредитель в насаждениях Томска / О.Л. Конусова, С.И. Михайлова, А.С. Прокопьев, С.А. Щепеткина // Защита и карантин растений. – 2019. – № 10. – С. 49–51.

Корб, С.К. Аннотированный список чешуекрылых (Lepidoptera) Нижегородской области / С.К. Корб // Лепидоптерологический журнал. – 2014. – Т. 3. – № 1. – С. 3–70.

Корб, С.К. Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) Нижегородской области / С.К. Корб, Д.А. Пожогин, А.А. Затаковой // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – 2020. – Т. 25. – С. 123–287.

Корицкая, В.В. Насекомые – первичные вредители *Tilia cordata* Mill. В условиях города Абакана / В.В. Корицкая // Экология южной Сибири и сопредельных территорий. Материалы XXIII Международной научной школы-конференции студентов и молодых ученых. Абакан, 20–22 ноября 2019. – Абакан: Хакасский государственный университет. – 2019. – С. 49.

Коричева, Ю.Г. Распределение мин дендрофильных чешуекрылых по кормовым растениям и факторы, его определяющие / Ю.Г. Коричева // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. – Л.: Зоологический институт АН СССР. – 1990а. – С. 63–65.

Коричева, Ю.Г. Роль освещенности в выборе самкой сиреневой моли *Caloptilia syringella* (Lepidoptera, Gracillariidae) места для откладки яиц / Ю.Г. Коричева // Зоологический журнал. – 1990б. – Т. 69. – № 9. – С. 151–154.

Корнилов, В.П. К биологии южной можжевельной моли / В.П. Корнилов // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. Материалы X съезда ВЭО. 11–15 сентября 1989 г. – Л.: Зоологический институт АН СССР. – 1990. – С. 61–63.

Коробков, А.Г. Молевидные чешуекрылые семейств Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae Удомельского района Тверской области / А.Г. Коробков, С.В. Барышникова //

Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». – 2017. – № 4. – С. 71–78.

Коропачинский, И.Ю. Древесные растения Азиатской России / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2002. – 707 с.

Костюков, В.В. Первое сообщение о паразитах каштановой моли в России / В.В. Костюков, О.В. Кошелева, И.В. Наконечная, З.М. Гунашева // Защита и карантин растений. – 2014а. – № 9. – С. 41–42.

Костюков, В.В. Паразиты каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic, Lepidoptera, Gracillariidae) в окрестностях Краснодара / В.В. Костюков, О.В. Кошелева, З.М. Гунашева, И.В. Наконечная // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы международной научно-практической конференции «Инновационные технологии применения биологических средств защиты растений в производстве органической сельскохозяйственной продукции». 16–18 сентября 2014 г. – Краснодар. – 2014б. – Вып. 8. – С. 177–181.

Костюков, В.В. Сообщение второе о паразитах каштановой моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic) в России / В.В. Костюков // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы международной научно-практической конференции «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем». г. Краснодар, 20–22 сентября 2016 г. – 2016. – Вып. 9. – С. 145–148.

Кохановский, Н.А. Млекопитающие Хакасии / Н.А. Кохановский. – Абакан: Хакаское книжное издательство, 1962. – 174 с.

Краснобаев, Ю.П. Критические заметки о редких, эндемичных, реликтовых и новых для науки видах беспозвоночных Самарской Луки / Ю.П. Краснобаев // Бюллетень «Самарская лука». – 2001. – № 11. – С. 117–143.

Криволицкая, Г.О. Вредители зеленых насаждений г. Новосибирска / Г.О. Криволицкая // Растительные богатства Новосибирской области. – Новосибирск: Издательство СО АН СССР. – 1961. – С. 199–207.

Криволицкая, Г.О. Осинковая минирующая моль (*Lithocolletis apparella* H.-S.) в лесах Западной Сибири / Г.О. Криволицкая // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Труды биологического института СО АН СССР. – Новосибирск: Биологический институт СО АН СССР. – 1962. – Вып. 8. – С. 180–188.

Кривошеина, М.Г. *Phyllonorycter issikii* – Липовая моль-пестрянка / М.Г. Кривошеина, Н.А. Озерова // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП–100). – М.: КМК, 2018. – С. 508–512.

Круликовский, Л.К. Материалы для познания фауны чешуекрылых России. VII-X. / Л.К. Круликовский. // Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. – М.: Типография товарищества И.Н. Кушнерев и К., 1904. – Вып. VI. – 205 с.

Круликовский, Л.К. Заметка о сборе чешуекрылых летом 1905 года в Уржумском уезде Вятской губернии / Л.К. Круликовский // Русское энтомологическое обозрение. – 1906. – № 1–2. – С. 60–63.

Круликовский, Л.К. Чешуекрылые Вятской губернии / Л.К. Круликовский. – М.: Типография товарищества И.Н. Кушнерев и К., 1907. – 205 с.

Крюкова, А.В. Интродуктивные виды минирующих молей-пестрянок в Псковской области / А.В. Крюкова, З.В. Николаева // Современные тенденции в развитии АПК: технологии, качество, безопасность. Сборник материалов и докладов международной научно-практической конференции. Великие Луки, 22 апреля 2021 г. – Великие Луки: Великолукская государственная сельскохозяйственная академия. – 2021. – С. 43–47.

Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высшая школа, 2005. – 736 с.

Кузнецов, В.И. Биология и стациальное распределение амурской минирующей моли – *Acrocercops amurensis* Vl. Kuznetzov sp.n. (Lepidoptera, Lithocolletidae) – серьёзного вредителя монгольского дуба / В.И. Кузнецов // Зоологический журнал. – 1960. – Т. XXXIX. – № 6. – С. 858–865.

Кузнецов, В.И. Семейство Gracillariidae – моли-пестрянки / В.И. Кузнецов // Определитель насекомых европейской части СССР. Том IV. Чешуекрылые. Вторая часть. – Л.: Наука. – 1981. – С. 149–311.

Кузнецов, В.И. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Bucculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов / В.И. Кузнецов, М.В. Козлов, С.В. Сексяева // Труды зоологического института АН СССР. – Л.: Зоологический институт АН СССР. – 1988. – Т. 176. – С. 52–71.

Кузнецов, В.И. Краткий каталог минирующих молей сем. Gracillariidae (Lepidoptera) фауны России и сопредельных стран. / В.И. Кузнецов, С.В. Барышникова // Труды Зоологического института РАН. – СПб.: Зоологический институт РАН, 1998. – Т. 274. – 60 с.

Кузнецов, В.И. Семейство Gracillariidae (Lithocolletidae) – моли-пестрянки / В.И. Кузнецов // Насекомые и клещи. Вредители сельскохозяйственных культур. Том III. Чешуекрылые. Ч. 2. – СПб.: Наука. – 1999. – С. 9–45.

Кузнецов, М.Ф. Микроэлементы в почвах Удмуртии / М.Ф. Кузнецов. – Ижевск: УдГУ, 1994. – 287 с.

Кузнецов, М.Ф. Почвы / М.Ф. Кузнецов, И.И. Рысин // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 45–55.

Кузьменко, А.А. Характеристика современного состояния городских насаждений Королёва / А.А. Кузьменко // Лесной вестник. – 2011. – № 4. – С. 155–163.

Кулагин, Н.М. Вредные насекомые Москвы и ее ближайших окрестностей с 1871 по 1932 г. / Н.М. Кулагин // Зоологический журнал. – 1934. – Т. 13. – Вып. 3. – С. 453–472.

Куликов, Л.А. К биологии листовенничной чехлоноски в условиях Московской области Л.А. Куликов // Материалы научной конференции молодых ученых. – Пушкино: Всесоюзный научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства. – 1974. – С. 142–147.

Куминова, А.В. Растительный покров Хакасии / А.В. Куминова, Г.А. Зверева, Ю.М. Маскаев, Г.Г. Павлова, В.П. Седельников, А.С. Королева, Э.Я. Нейфельд, М.Г. Танзыбаев, Н.М. Чижикова, Т.Г. Ламанова. – Новосибирск: Наука, 1976. – 424 с.

Куропатова, М.С. О массовом размножении дубовой одноцветной моли (*Tischeria complanella* Hb.) в лесах Закарпатья / М.С. Куропатова // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат. Материалы межвузовской конференции (октябрь 1964). – Ужгород: Закарпатский филиал Российского энтомологического общества. – 1964. – С. 47–48.

Кутенкова, Н.Н. Чешуекрылые (Lepidoptera) заповедника «Кивач» / Н.Н. Кутенкова // Фауна и экология членистоногих Карелии. – Петрозаводск: Институт леса Карельского филиала АН СССР. – 1986. – С. 123–158.

Кутенкова, Н.Н. Чешуекрылые заповедника «Кивач». Оперативно-информационные материалы Флора и фауна заповедников СССР. / Н.Н. Кутенкова. – М., 1989. – 60 с.

Кутенкова, Н.Н. Биология и экология берёзовых минирующих молей сем. Eriocraniidae (Lepidoptera) / Н.Н. Кутенкова // Энтомологическое обозрение. – 1999. – Т. LXXVIII. – № 1. – С. 132–137.

Кутенкова, Н.Н. Насекомые (Insecta), сопутствующие липе (*Tilia cordata*) на северной границе ее ареала (Южная Карелия) / Н.Н. Кутенкова // Заповедники и национальные парки – научно-исследовательские лаборатории под открытым небом. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. – 2021. – С. 133–136.

Лаврух, О.В. Важнейшие насекомые-вредители тополей в условиях западных областей Украинской ССР: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Лаврух О.В. – Киев: Институт зоологии, 1966. – 17 с.

Лагунов, А.В. Жизненные формы хортобионтных полужесткокрылых (Hemiptera, Insecta) в Ильменском заповеднике / А.В. Лагунов // Известия Челябинского научного центра. – 2003. – Вып. 1. – № 18. – С. 113–117.

Лазарева, А.И. Биология сиреновой моли в городских зелёных насаждениях Урала / А.И. Лазарева, В.И. Огородникова, А.Г. Трусевич // Передовые приёмы агротехники городов. Сборник научных трудов. – М.: Академия коммунального хозяйства им. К.Д. Памфилова. – 1985. – С. 37–42.

Ландсберг, Г.Е. Климат города / Г.Е. Ландсберг. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 248 с.

Ластухин, А.А. Фауна минирующих молей (Lepidoptera: Gracillariidae, Bucculatricidae, Lyonetiidae) федеральных особо охраняемых природных территорий Чувашской Республики / А.А. Ластухин // Экологический вестник Чувашской Республики. – 2007. – Вып. 65. – С. 5–9.

Ластухин, А.А. Летний спектр лёта бабочек в окрестностях Яльчикского участка ГПЗ «Присурский» / А.А. Ластухин // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». – Чебоксары. – 2010. – Т. 24. – С. 80–86.

Латанов, А.А. Эколого-физиологическая оценка состояния древесных растений и насаждений в зависимости от антропогенной нагрузки в городе Одинцово: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Латанов Александр Александрович. – М.: Московский государственный университет леса, 2012. – 23 с.

Лебедев, В.В. О новой для фауны СССР моли-пестрянке с серебристого тополя и ее паразитах / В.В. Лебедев, А.Ю. Чигаров // Наземные и водные экосистемы. Межвузовский сборник. – Горький: Горьковский государственный университет. – 1985. – С. 88–89.

Лебедев, А.В. Современное состояние насаждений парковой части дворянской усадьбы Н.Н. Григорьева (Костромская область) / А.В. Лебедев, Я.В. Кочнев // Природообустройство. – 2023. – № 2. – С. 124–130.

Лебедева, Н.В. Наземная фауна как показатель пастбищной нагрузки / Н.В. Лебедева, А.В. Пономарёв, Р.М. Савицкий, Ю.Г. Арзанов, Л.П. Ильина // Вестник Южного научного центра РАН. – 2010. – Т. 6. – № 4. – С. 84–95.

Лебедева, Н.В. Влияние пастбищной нагрузки на трансформацию сухостепных экосистем в долине Маныча / Н.В. Лебедева, Л.П. Ильина, А.В. Пономарёв, Р.М. Савицкий // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17. – № 4. – С. 83–94.

Леви, Э.К. Вредители лиственных деревьев в Кировской области / Э.К. Леви // Материалы III зоологической конференции педагогических институтов РСФСР. – Волгоград: Волгоградский педагогический институт им. А.С. Серафимовича. – 1967. – С. 309–311.

Лесной план Удмуртской республики. – Ижевск, 2008. – 256 с.

Лісовий, М.М. Молі-строкатки (Lepidoptera: Gracillariidae) – небезпечні шкідники древних рослин / М.М. Лісовий, О.І. Сильчук, С.М. Вигера, П.Я. Чумак, В.П. Ковальчук // Матеріали III Міжнародної науково-практичної конференції «Актуальні проблеми озеленення населених місць: освіта, наука, виробництво, мистецтво формування ландшафту» (До 10-річчя відкриття напрямку підготовки «Лісове та садово-паркове господарство») 25–26 травня 2017 року. – Біла Церква: БНАУ. – 2017а. – С. 86–88.

Лісовий, М.М. Молі-строкатки (Lepidoptera: Gracillariidae) – небезпечні фітофаги деревних і чагарникових рослин ботанічних садів та насаджень м. Києва / М.М. Лісовий, О.І. Сильчук, П.Я. Чумак, В.П. Ковальчук // Вісник аграрної науки. – 2017б. – № 9. – С. 25–30.

Литвинчук, Л.Н. Некоторые вопросы фенологии массовых видов вредителей ползающих лесных полос в Кулундинской степи / Л.Н. Литвинчук // Фауна и экология членистоногих Сибири. Материалы V совещания энтомологов Сибири. – Новосибирск: Наука. – 1981. – С. 165–168.

Ломакина, Л.Г. Насекомые вредители городских декоративных насаждений Юго-Востока Казахстана / Л.Г. Ломакина. – Алма-Ата: Издательство «Наука» Казахской ССР, 1967. – 143 с.

Лопощко, В.В. Членистоногие-фитофаги древесно-кустарниковых растений г. Свислочь (Гродненская область, Беларусь) / В.В. Лопощко, А.В. Рыжая // Экологическая культура и охрана окружающей среды. III Дорофеевские чтения. Материалы международной научно-практической конференции. – Витебск: Витебский государственный университет. – 2020. – С. 141–142.

Лукмазова, Е.А. Формирование энтомокомплекса и листогрызущих в насаждениях Колонистского парка г. Петродворца / Е.А. Лукмазова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – Вып. 192. – С. 150–158.

Львовский, А.Л. Чешуекрылые насекомые (Insecta, Lepidoptera) в пределах Санкт-Петербурга / А.Л. Львовский // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1994. – Т. 2. – Вып. 1. – С. 5–48.

Львовский, А.Л. К фауне чешуекрылых насекомых (Insecta, Lepidoptera) Санкт-Петербурга / А.Л. Львовский // Проблемы энтомологии Европейской части России и сопредельных территорий. Тезисы докладов первого международного совещания (7–11 июня

1993 г., Жигулевский заповедник). – Самара: Издательство «Самарский университет». – 1998. – С. 44–46.

Макальская, В.Н. Климат / В.Н. Макальская // Природа Ижевска и его окрестностей. – Ижевск: Удмуртия. – 1998. – С. 17–37.

Максимов, А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А.А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 250 с.

Максимов, С.А. О механизме массовых размножений тополёвой моли-пестрянки (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) в городах Урала / С.А. Максимов, В.Н. Марущак, О.В. Епанчинцева // Scientia. – 2016. – № 4. – С. 11–14.

Малахова, В.П. Амурская минирующая моль (*Acrocercops amurensis* Vl. Kuznetsov sp.n.) – вредитель дуба монгольского в условиях юга Приморского края / В.П. Малахова, З.В. Умнова // Защита растений в сельском и лесном хозяйствах Дальнего Востока. Сборник научных трудов. – Уссурийск: Приморский сельскохозяйственный институт. – 1980. – С. 67–69.

Мамаев, Н.А. Вспышка массового размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* в Невском районе г. Санкт-Петербурга / Н.А. Мамаев // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы III Международной научно-практической конференции молодых ученых. 6–8 ноября 2019 г. – СПб.: Полиграф экспресс. – 2019. – С. 205–207.

Мамаев, Н.А. Фенология тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* в г. Санкт-Петербурге / Н.А. Мамаев // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы IV международной научно-практической конференции молодых ученых. г. С-Петербург, 11–12 ноября 2020 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2020. – С. 198–202.

Мамаев, Н.А. Вторая вспышка размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* в Санкт-Петербурге / Н.А. Мамаев, Буй Динь Дык, А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2020. – Т. 233. – С. 81–94.

Мартынов, В.В. Инвазивные дендрофильные насекомые в насаждениях Донецка / В.В. Мартынов, Т.В. Никулина // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 18–22 апреля 2016. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2016. – С. 133–134.

Мартынов, В.В. Новые инвазивные виды молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) на территории Донбасса / В.В. Мартынов, Т.В. Никулина // Биологический вид в структурно-функциональной иерархии биосферы. Сборник материалов XV Международной научно-практической экологической конференции. 8–12 октября 2018 г. – Белгород: Белгородский государственный национальный исследовательский университет. – 2018. – С. 133–136.

Мартынов, В.В. Особенности распределения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) в естественных и урбанизированных экосистемах Донбасса / В.В. Мартынов, Т.В. Никулина // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения. Материалы II Международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию со дня рождения профессора Н.И. Федорова и 90-летию кафедры лесозащиты и древесиноведения. г. Минск, 30 ноября – 4 декабря 2020 г. – Минск: Белорусский государственный технологический университет. – 2020. – С. 150–153.

Мартынов, В.В. Основные объекты государственного лесопатологического мониторинга в Донецкой Народной Республике / В.В. Мартынов, Т.В. Никулина, А.В. Шебалков, А.И. Губин, И.В. Бондаренко-Борисова // Промышленная ботаника. – 2021. – Вып. 21. – № 4. – С. 96–111.

Мартынов, В.В. Основные направления инвазионного процесса в естественных и антропогенно трансформированных биоценозах Донбасса (на примере членистоногих) / В.В. Мартынов, Т.В. Никулина // Экологическая безопасность и сохранение генетических ресурсов растений и животных России и сопредельных территорий. Материалы XIV Всероссийской научной конференции с международным участием. Владикавказ, 13–18 мая 2023 г. – Владикавказ: Северо-Осетинский государственный университет. – 2023. – Т. 1. – С. 172–179.

Мартынов, В.В. Состояние популяций чужеродных дендрофильных насекомых в Донбассе / В.В. Мартынов, Т.В. Никулина, А.И. Губин // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XIII чтения памяти О.А. Катаева. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Санкт-Петербург, 28 октября – 1 ноября 2024 г. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2024. – С. 74–75.

Мартынова, Е.Ф. Особенности фауны чешуекрылых Южного Приуралья и ее значение для степного лесоразведения / Е.Ф. Мартынова // Труды Зоологического института АН СССР. – 1952. – Т. 11. – С. 66–91.

Мартынова, Е.Ф. Эколого-фаунистический обзор чешуекрылых древесных пород Южного Приуралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Мартынова Е.Ф. – Л.: Зоологический институт АН СССР, 1953. – 18 с.

Марьина-Чермных, О.Г. Влияние интенсивного антропогенного воздействия на формирование микромицетных сообществ и фитотоксичность почвы / О.Г. Марьина-Чермных, Г.С. Марьин, Н.Н. Апаева, С.Г. Манишкин, А.С. Петухов, С.Г. Марьин // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2012. – № 10. – С. 72–77.

Масляков, В.Ю. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России / В.Ю. Масляков, С.С. Ижевский. – М.: ИГРАН, 2011. – 289 с.

Машнина, Т.И. Вредители тополей в городских посадках города Гомеля / Т.И. Машнина // Вопросы лесозащиты. Материалы к II межвузовской конференции по защите леса. – 1963. – Т. 2. – С. 82–83.

Меленец, М.А. Растительноядные членистоногие г. Гродно (Беларусь) / М.А. Меленец, А.В. Рыжая // Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем. Сборник материалов XVI международной научной конференции, посвященной памяти А.В. Присного. Белгород, 24–26 ноября 2020 г. – Белгород: Белгородский государственный национальный исследовательский университет. – 2020. – С. 70–72.

Мержеевская, О.И. Чешуекрылые (Lepidoptera) Белоруссии (каталог) / О.И. Мержеевская, А.Н. Литвинова, Р.В. Молчанова. – Минск: Наука и техника, 1976. – 132 с.

Мешкова, В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса / В.Л. Мешкова. – Харьков: Планета-принт, 2009. – 396 с.

Мешкова, В.Л. Особенности распространения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera: Gracillariidae) в зеленых насаждениях города Харькова / В.Л. Мешкова, И.Н. Микулина // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Материалы XI Международной научно-практической экологической конференции. г. Белгород, 20–25 сентября 2010 г. – Белгород: ИПЦ ПОЛИТЕРРА. – 2010. – С. 172.

Мешкова, В.Л. Просторово-часова динаміка популяцій липового мінери у зелених насадженнях Харківщини / В.Л. Мешкова, В.В. Мікуліна // Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. – 2012. – Вип. 171. – Част. 3. – С. 159–166.

Мешкова, В.Л. Энтомофаги адвентивных молей-минёров в зеленых насаждениях Харьковщины / В.Л. Мешкова, И.Н. Микулина // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития. Материалы международной научно-

практической конференции. Гомель, 9–11 октября 2013 г. – Гомель: Институт леса НАН Беларуси. – 2013. – С. 92–96.

Мешкова, В.Л. Достижения и задачи защиты леса в Украине / В.Л. Мешкова // Вестник Поволжского государственного университета. – Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2014. – № 2 (22). – С. 5–20.

Мигунова, Т. Материалы к энтомофауне древесных и кустарниковых пород парков гор. Уфы / Т. Мигунова // Труды Башкирского сельскохозяйственного института. – 1942. – Т. 3. – С. 148–151.

Мигранов, М.Г. Отряд бабочки или Чешуекрылые / М.Г. Мигранов // Животный мир Башкортостана. – Уфа: Китап. – 1995. – С. 159–165.

Микулина, И.Н. Насекомые минёры зеленых насаждений г. Харькова / И.Н. Микулина // Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Материалы Международной научно-практической экологической конференции 15–18 сентября 2008 г. – Белгород: ИПЦ Политерра, 2008. – С. 131–132.

Минирующие моли в яблоневых садах Азербайджана и меры борьбы с ними. – Баку, 1975. – 31 с.

Мингалева, Н.А. Жизненное состояние зеленых насаждений в урбанизированной среде (на примере г. Сыктывкар): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Мингалева Нина Анатольевна. – Сыктывкар: Институт биологии УрО РАН, 2012. – 19 с.

Миняйло, А.К. К биологии тополёвой моли в городе Новосибирске / А.К. Миняйло, С.И. Христова // Проблемы зелёного строительства и садово-паркового хозяйства. – Новосибирск: Наука. – 1973. – С. 270–271.

Миняйло, А.К. К биологии лиственничной чехликовой моли *Coleophora sibirica* Falk. (Lepidoptera, Coleophoridae) / А.К. Миняйло, В.А. Плинская // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. Труды Новосибирского сельскохозяйственного института. – Новосибирск: НСХИ. – 1974. – Т. 81. – С. 13–17.

Миняйло, А.К. Об аттрактивности чехликовой моли *Coleophora sibirica* Falk. для самцов / А.К. Миняйло, В.А. Миняйло // Лесной журнал. – 1975. – № 3. – С. 16–19.

Миняйло, А.К. Биология имаго тополёвой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) в условиях г. Новосибирска / А.К. Миняйло, Л.С. Азаренко // Труды Новосибирского сельскохозяйственного института. – 1978. – Т. 116. – С. 11–17.

Миняйло, В.Г. К определению экологических условий массового размножения моли-пестрянки / В.Г. Миняйло // Лесоводство и агролесомелиорация. – Киев: Урожай. – 1983. – Вып. 66. – С. 66–68.

Мирзоян, С.А. Тополёвая моль и борьба с ней / С.А. Мирзоян // Лесное хозяйство. – 1963. – № 6. – С. 42–43.

Мирзоян, С.А. Вредители тополей и меры борьбы с ними / С.А. Мирзоян // Лесное хозяйство. – 1965. – № 11. – С. 51–55.

Мирзоян, С.А. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr., Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с нею в Армянской ССР / С.А. Мирзоян, Р.А. Саркисян // Материалы сессии Закавказского совета научно-исследовательских работ по защите растений. – Ереван: Научно-исследовательский институт защиты растений. – 1967. – С. 308–310.

Мирзоян, С.А. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении / С.А. Мирзоян. – Ереван: Айастан, 1977. – 453 с.

Миронович, Е.В. Основные виды членистоногих фитофагов-вредителей древесных растений в условиях парков и скверов г. Минска (по результатам полевых сезонов 2021–2022 гг.) / Е.В. Миронович, А.К. Музычко, Ф.В. Сауткин // Лесное хозяйство. Материалы 87-й научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с международным участием). Минск, 31 января – 17 февраля. – Минск: Белорусский государственный технологический университет. – 2023. – С. 225–229.

Михайлова, З.А. Тополёвая моль-пестрянка / З.А. Михайлова // Защита растений. – 1985. – № 4. – С. 38.

Мищенко, А.В. Минирующие моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) фауны Ульяновской области / А.В. Мищенко, В.В. Золотухин // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов. – Ульяновск: Симбирский научный центр. – 2003. – Вып. 4. – С. 47–52.

Мищенко, А.В. Динамика популяции липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) и комплекс ее паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) в Среднем Поволжье / А.В. Мищенко, З.А. Ефремова, А.В. Краюшкина // Природа Симбирского Поволжья. – Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения». – 2007. – Вып. 8. – С. 169–175.

Мищенко, А.В. Паразитизм наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на минирующих чешуекрылых (Lepidoptera, Nepticulidae, Tischeriidae, Gracillariidae) лесостепи европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Мищенко Андрей Владимирович. – Санкт-Петербург: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 2009. – 21 с.

Мищенко, А.В. Энтомофауна листовых мин / А.В. Мищенко // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2011. – Вып. 5. – С. 101–106.

Мищенко, А.В. Новые данные о паразитизме наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) на моле-пестрянке *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) – вредителе липы в Среднем Поволжье (Россия) / А.В. Мищенко // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2014. – Т. 10. – № 1. – С. 131–136.

Мищенко, А.В. К познанию трофических связей избранных групп минирующих насекомых Среднего и Нижнего Поволжья / А.В. Мищенко, Е.А. Артемьева // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия, Биология, Фармация. – 2015. – № 2. – С. 55–63.

Мищенко, А.В. Наездники-эвлофиды (Hymenoptera: Eulophidae) – паразиты липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в Среднем Поволжье / А.В. Мищенко // Инновационная наука. – 2016. – № 9. – С. 35–39.

Мищенко, А.В. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) в Ульяновской области / А.В. Мищенко, Е.А. Артемьева // Современные проблемы наук и медицины. – 2021. – Вып. 10. – С. 111–116.

Мищенко, А.В. Фауна и экология микрочешуекрылых (Lepidoptera: Nepticulidae, Gracillariidae) Ульяновской области / А.В. Мищенко, Е.А. Артемьева // Трешниковские чтения – 2022. Современная географическая картина мира и технологии географического образования. Ульяновск: Ульяновский государственный педагогический университет. – 2022. – С. 64–65.

Мозолевская, Е.Г. Организация лесопатологического мониторинга в заповедниках / Е.Г. Мозолевская, Т.В. Галасьева, Э.С. Соколова, И.Н. Осипов, А.С. Осипова. – Пущино: НЦ биологических исследований АН СССР, 1990. – 29 с.

Мозолевская, Е.Г. Итоги мониторинга состояния зеленого фонда Москвы в 1999 г. / Е.Г. Мозолевская, Н.К. Белова, Т.В. Шарапа, Э.С. Соколова, О.В. Беднова, Д.А. Белов, Т.В. Галасьева, Г.С. Лебедева, В.А. Липаткин, В.М. Сураппаева, О.М. Смирнова, А.В. Стрепенюк, А.В. Савельева, Е.И. Семенова, А.В. Харлашина, Т.Е. Фоломкина // Лесной вестник. – 2000. – № 6. – С. 71–88.

Мозолевская, Е.Г. Лесная энтомология / Е.Г. Мозолевская, А.В. Селиховкин, С.С. Ижевский, А.А. Захаров, М.А. Голосова, Н.Б. Никитский. – М.: Академия, 2010. – 416 с.

Моисеев, А.Е. Важнейшие насекомые-вредители тополей в зеленых насаждениях Ростова-на-Дону / А.Е. Моисеев, В.Н. Моисеева // Материалы IV научной конференции зоологов педагогических институтов. – Горький: Горьковский государственный педагогический институт. – 1970. – С. 212–213.

Мокржецкий, С.А. О массовом появлении гусениц (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) и некоторых других бабочек в окрестностях г. Харькова / С.А. Мокржецкий // Труды Харьковского общества естествоиспытателей. – Харьков. – 1902. – Т. 36. – С. 83–87.

Молчанова, Е.П. Применение ДДТ против тополёвой моли / Е.П. Молчанова // Сборник научных трудов Ивановского сельскохозяйственного института. – Иваново: Ивановский сельскохозяйственный институт. – 1956. – Вып. 14. – С. 222–229.

Моравская, А.С. Вредители листвы основных древесных пород Теллермановского леса / А.С. Моравская // Сообщения Института леса АН СССР. – 1954. – Вып. 3. – С. 30–38.

Моравская, А.С. Насекомые-фитофаги дубравных лесов / А.С. Моравская // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. – М.: Наука. – 1975. – С. 199–210.

Морозов, С.С. Материалы по фауне членистоногих перспективной ООПТ «Атарская лука» / С.С. Морозов, С.В. Пестов // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Киров: Вятский государственный университет. – 2018. – С. 194–198.

Муллагулов, Р.Т. Влияние выпаса на растительность и почвенные компоненты степи Башкирского Зауралья / Р.Т. Муллагулов, Я.Т. Суюндуков, С.М. Ямалов // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – № 6. – С. 589–591.

Мусолин, Д.Л. Членистоногие-филлофаги Ленинграда и Ленинградской области / Д.Л. Мусолин // Экология и защита леса. – Л.: Лесотехническая академия. – 1989. – С. 74–76.

Мушинская, Н.И. О формировании генеративных органов липы мелколистной / Н.И. Мушинская // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Материалы международной научной конференции. – Оренбург: Издательско-полиграфический комплекс «Газпромпечатать». – 2001. – С. 135.

Нальняева, Т.И. Материалы о вредителях лиственницы сибирской в Туве / Т.И. Нальняева // Вопросы лесоведения и лесоводства. Труды по лесному хозяйству Сибири. – Новосибирск: Издательство СО АН СССР. – 1960. – Вып. 5. – С. 149–158.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. I. Насекомые с неполным превращением. – Л.: Наука, 1972. – 324 с.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. II. Жесткокрылые. – Л.: Наука, 1974. – 336 с.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. III. Чешуекрылые. Ч. 1. – СПб.: Наука, 1994. – 316 с.

Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. III. Чешуекрылые. Ч. 2. – СПб.: Наука, 1999. – 410 с.

Наумов, П. Тополёвая моль / П. Наумов // Цветоводство. – 1964. – № 6. – С. 21–22.

Никифорова, А.А. Влияние зоогенных факторов на параметры онтогенетических состояний ценопопуляций *Pyrolaihcarmata* idc. J Freyn в Лено-Амгинском междуречье (Центральная Якутия) / А.А. Никифорова, М.М. Черосов // Научные Ведомости Белгородского государственного университета. Серия: естественные науки. – 2011. – № 9. – Вып. 15/1. – С. 112–116.

Николаев, А.С. К фауне чешуекрылых (Lepidoptera) юго-запада Вологодской области / А.С. Николаев, С.К. Корб // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Издательство объединенной дирекции Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка «Смоленский». – 2015. – № 14. – С. 296–315.

Никольская, М.Н. Фауна хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) района среднего течения р. Урала и их хозяйственное значение / М.Н. Никольская, Н.Н. Кяо // Труды зоологического института АН СССР. – Л.: Издательство АН СССР. – 1954. – Т. 16. – С. 404–416.

Новоженков, Ю.И. Насекомые – вредители хвои и молодняка лиственницы в Ильменском заповеднике / Ю.И. Новоженков // Труды Ильменского минералогического заповедника. – Свердловск: Издательство АН СССР. – 1961. – Вып. 8. – С. 183–193.

Норейка, Р.В. Обзор фауны молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Туркмении / Р.В. Норейка // Энтомологическое обозрение. – 1991. – Т. 70. – № 2. – С. 429–443.

Окороков, М.В. Микочешуекрылые (Microlepidoptera) Платоновского парка г. Тулы / М.В. Окороков // Университет XXI века. Материалы научной конференции научно-педагогических работников, аспирантов, магистров. Тула, 13–24 ноября 2023 г. – Тула: Тульский государственный педагогический университет. – 2023. – С. 129–140.

Оль, И.А. Лиственничная моль, *Coleophora laricella* Hbn. / И.А. Оль // Журнал болезней растений. Вестник центральной фитопатологической станции императорского С.-Петербургского ботанического сада. – СПб. 1911. – № 5–6. – С. 136–139.

Ольшванг, В.Н. Чешуекрылые Ильменского заповедника / В.Н. Ольшванг, К.Т. Нуппонен, А.В. Лагунов, П.Ю. Горбунов. – Екатеринбург: Ильменский государственный заповедник УрО РАН, 2004. – 287 с.

Опаренко, В.И. Биологические особенности яблонной нижнесторонней минирующей моли-пестрянки в Донской и Харьковской областях / В.И. Опаренко // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. – Харьков: Харьковский сельскохозяйственный институт. – 1972. – Т. 172. – С. 43–47.

Опаренко, В.И. Яблонная нижнесторонняя минирующая моль и меры борьбы с ней в Донецкой области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Опаренко Виталий Иванович. – Харьков.: Харьковский сельскохозяйственный институт, 1975. – 16 с.

Орлинский, А.Д. Потенциальные карантинные вредители леса в СССР / А.Д. Орлинский, И.К. Шахраманов, С.Ю. Муханов, В.Ю. Масляков // Защита и карантин растений. – 1991. – № 11. – С. 37–42.

Орлинский, А.Д. Перспективы применения анализа фитосанитарного риска в России / А.Д. Орлинский // Защита и карантин растений. – 2002. – № 10. – С. 26–35.

Орлинский, А.Д. Количественная оценка фитосанитарного риска / А.Д. Орлинский // Защита и карантин растений. – 2006. – № 6. – С. 32–38.

Осипова, А.С. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) и ее роль в комплексе филлофагов липовых насаждений Приокско-Террасного биосферного заповедника / А.С. Осипова // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Часть 2. Зоологические исследования. Тезисы докладов Всесоюзной конференции. – Новгород. – 1990. – С. 107–109.

Осипова, А.С. Липовая моль-пестрянка – распространяющийся вредитель липы / А.С. Осипова // Экология и защита леса. – СПб.: Санкт-Петербургская лесотехническая академия. – 1992. – С. 75–77.

Осипова, А.С. Освоение листовой поверхности деревьев и кустарников беспозвоночными-филлофагами в Приокско-Террасном заповеднике / А.С. Осипова // Научные труды Московского государственного университета леса. Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов. – М: Московский государственный университет леса. – 1994. – Вып. 275. – С. 135–138.

Осипова, А.С. Комплекс беспозвоночных-филлофагов Приокско-Террасного биосферного заповедника и его использование в лесном мониторинге: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Осипова Анна Семеновна. – М.: Московский государственный университет леса, 1995. – 22 с.

Отчёт Илийского ботанического сада филиала РГП «Институт ботаники и фитоиндустрии» Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан // Совет ботанических садов стран СНГ при международной ассоциации академий наук. Отделение международного совета ботанических садов по охране растений. Информационный бюллетень. – М. – 2016. – Вып. 5. – С. 41–43.

Охрименко, Ю.В. Изучение и мониторинг вредителей лесопарковой зоны города Воронежа / Ю.В. Охрименко, О.П. Негробов // Современные проблемы зоологии,

паразитологии и гидробиологии. Материалы X научной конференции с международным участием, посвященной 125-летию со дня рождения профессора И.И. Барабаш-Никифорова. Воронеж, 6 декабря 2019 г. – Воронеж: Цифровая полиграфия. – 2019. – С. 74–77.

Охрименко, Ю.В. Новые данные об инвазивных видах насекомых-филлофагов в зеленых насаждениях Воронежа / Ю.В. Охрименко, О.П. Негрбов // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. – С.-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2020. – С. 243–244.

Падий, Н.Н. Дубовая широкоминирующая моль в насаждениях зеленой зоны г. Киева и безвредные для окружающей среды способы регулирования ее численности / Н.Н. Падий, Н.М. Завада // Защита сельскохозяйственных культур от вредителей и болезней. Сборник научных трудов. – Киев: Украинская сельскохозяйственная академия. – 1988. – С. 96–102.

Парначев, В.П. Жемчужина Хакасии (Природный комплекс Ширинского района) / В.П. Парначев, В.П. Балахчин, А.Я. Березовский, И.И. Букатин, Д. Бэнкс, С.М. Выдрина, В.Е. Дмитриев, В.И. Курбатский, В.Е. Ларичев, Н.А. Макарино, Н.А. Некратов, А.И. Пертов, С.М. Прокофьев, М.Г. Тынзыбаев. – Абакан: Издательство Хакаского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, 1997. – 180 с.

Пахомов, В.В. Лишайники / В.В. Пахомов // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 57–58.

Пентин, А.П. Вредители и болезни городских зелёных насаждений Свердловской области и меры борьбы с ними. / А.П. Пентин. – Свердловск: Издание Уральской опытной станции зелёного строительства АКХ при СНК РСФСР, 1939. – 61 с.

Переведенцев, А.В. Результаты обследования Львовского лесопарка г. Солнечногорска Московской области / А.В. Переведенцев, Н.Б. Денисова // Всероссийская студенческая конференция «Студенческая научная весна», посвященная 110-летию со дня рождения академика В.Н. Челомея. Москва, 1–30 апреля 2024 г. – М.: Издательский дом «Научная библиотека». – 2024. – С. 317–318.

Петренко, Е.С. Вредители лесов Центральной Якутии / Е.С. Петренко // Лесное хозяйство. – 1962. – № 10. – С. 46–47.

Петренко, Е.С. Биоценотические закономерности использования кормовой базы насекомыми-филлофагами в лесах нижнего Приангарья / Е.С. Петренко, Н.М. Дрянных // Экология питания лесных животных. – Новосибирск: Наука. – 1978. – С. 76–88.

Петров, А.И. Вредители лесных пород в заповеднике Аксу-Джабаглы Южно-Казахстанской области / А.И. Петров // Труды Казахстанского государственного сельскохозяйственного института. – Алма-Ата: Издательство АН Казахской ССР. – 1953. – Т. 4. – Вып. 1. – С. 36–47.

Петрова, В.К. Два вида молей (Lepidoptera, Lithocolletidae, Bucculatricidae), минирующие листья яблонь в Алмаатинской плодовой зоне / В.К. Петрова // Энтомологическое обозрение. – 1970. – Т. XLIX. – № 3. – С. 672–677.

Петрова, В.К. Минирующие моли и их паразиты в плодовых насаждениях Заилийского Алатау / В.К. Петрова // Труды казахского научно-исследовательского института защиты растений. – 1978. – Т. XIV. – С. 70–74.

Петрова, В.С. Липа как перспективная порода для озеленения Санкт-Петербурга / В.С. Петрова, Е.А. Жукова // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы IV международной научно-практической конференции молодых ученых. Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2020 г. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2020. – С. 88–92.

Петухова, И.П. О внедрении дальневосточных пород в озеленительные посадки г. Свердловска / И.П. Петухова // Материалы по озеленению городов Урала. – Свердловск: Уральский научно-исследовательский институт Академии коммунального хозяйства им. К.Д. Памфилова. – 1958. – Вып. 1. – С. 132–143.

Пилецкис, С.А. К изучению биоэкологии лиственничной чехликовой моли (*Coleophora laricella* Hb.) в Литовской ССР / С.А. Пилецкис., Р.Ю. Талмантене // Защита хвойных насаждений от вредителей и болезней. Материалы к Всесоюзному совещанию 5–6 сентября 1978 г. – Каунас: Литовский научно-исследовательский институт лесного хозяйства. – 1978. – С. 101–103.

Пиндюра, Е.С. Морфометрические реакции хвойных на дефолиацию / Е.С. Пиндюра, А.С. Плешанов // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1975. – С. 159–178.

Пинчук, Т.С. Оценка поврежденности листовых пластинок лип липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в г. Минске / Т.С. Пинчук // Биологическая осень 2017 (К году науки в Беларуси), Минск, 9 ноября 2017 г. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2017. – С. 210–212.

Пинчук, Т.С. Оценка поврежденности листовых пластинок лип липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в условиях различных регионов Беларуси /

Т.С. Пинчук, О.В. Синчук // Сборник работ 74-й научной конференции студентов и аспирантов Белорусского государственного университета: в 3-х частях, Минск, 15–24 мая 2017 г. – Минск: Минский государственный университет. – 2017. – С. 357–363.

Плешанов, А.С. Влияние серой лиственничной листовертки на прирост и плодоношение деревьев в очагах ее массового размножения / А.С. Плешанов // Анатомические, гистохимические, биохимические преобразования у лиственницы при повреждении насекомыми. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1972. – С. 35–56.

Плешанов, А.С. Влияние биохимического состава хвои лиственницы на динамику численности пяденицы Якобсона / А.С. Плешанов, Т.Г. Васильева // Оперативные информационные материалы. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1977. – С. 10–11.

Плешанов, А.С. Особенности повреждения лиственницы в очагах лиственничной чехлоноски даурской / А.С. Плешанов, А.С. Щербатюк, Т.П. Орехова, В.И. Эпова // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1978. – С. 96–104.

Плешанов, А.С. Некоторые аспекты устойчивости хвойных пород к насекомым-дефолиантам / А.С. Плешанов // Оперативные информационные материалы. Физиология устойчивости растения к неблагоприятным и антропогенным факторам. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1979. – С. 40–42.

Плешанов, А.С. Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири / А.С. Плешанов. – Новосибирск: Наука, 1982. – 209 с.

Плотников, В.И. Отчеты о деятельности Туркестанской энтомологической станции за 1912, 1913, 1914 и частью 1915 гг. / В.И. Плотников. – Ташкент, 1915. – 60 с.

Плотников, В.И. Насекомые, вредящие хозяйственным растениям в Средней Азии / В.И. Плотников. – Ташкент: Ташоблит, 1926. – 292 с.

Погода России. URL: <http://meteo.infospace.ru>

Подольцкая, Ю.С. Вредители липы в насаждениях г. Санкт-Петербурга / Ю.С. Подольцкая, А.В. Мясникова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – Вып. 192. – С. 201–208.

Подольцкая, Ю.С. Видовой состав листоядных микрочешуекрылых в различных экологических категориях городских насаждений Санкт-Петербурга / Ю.С. Подольцкая // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2011. – Вып. 196. – С. 169–178.

Поздеев, Д.А. Оценка и региональное использование медоносных ресурсов лесных угодий Удмуртской республики: автореф. дис. ... канд. сельскохозяйств. наук: 06.03.02 / Поздеев Денис Александрович. – Йошкар-Ола, 2004. – 20 с.

Позмогова, З.Н. Забайкальский минёр Фризе – *Ocnerostoma fresei transbaicalensis* Pozmogova, ssp. n. (Lepidoptera, Нупомеутиды) / З.Н. Позмогова // Главные вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья. Труды Бурятского Института естественных наук БФ СО АН СССР. – Улан-Удэ. – 1969. – С. 53–147.

Позмогова, З.Н. Минёр Фризе – массовый вредитель сосны в Забайкалье / З.Н. Позмогова // Проблемы защиты таёжных лесов. Материалы совещания. – Красноярск: Красноярский рабочий. – 1971. – С. 111–113.

Позмогова, З.Н. О вредоносности минёра Фризе и о мерах борьбы с ним в Забайкалье / З.Н. Позмогова // Зоологические проблемы Сибири. Материалы IV совещания зоологов Сибири. – Новосибирск: Наука. – 1972. – С. 167–168.

Полежаев, В.Г. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) / В.Г. Полежаев // Зоологический журнал. – 1934. – Т. XIII. – Вып. 3. – С. 485–505.

Полежаев, В.Г. Новые данные по экологии тополевой моли *Lithocolletis populifoliella* Fabr. / В.Г. Полежаев // Вопросы экологии и биоценологии. – Л. – 1939а. – Вып 4. – С. 281–289.

Полежаев, В.Г. Соотношение кладки яиц и размера листа у сиреневой моли (*Gracilaria syringella* Fabr.) / В.Г. Полежаев // Вопросы экологии и биоценологии. – Л. – 1939б. – Вып 4. – С. 289–295.

Положенцев, П.А. Насекомые, вредные в лесном и парковом хозяйстве / П.А. Положенцев // Животный мир Башкирии (полезные и вредные животные). – Уфа: Башкирское государственное издательство. – 1949. – С. 207–254.

Полозов, М.Б. Лесная растительность / М.Б. Полозов // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 69–73.

Полякова, Г.Г. Влияние хронической частичной дефолиации лиственницы чехликовой молью на физиологические параметры ствола / Г.Г. Полякова, Н.В. Пашенова, В.А. Сенашова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2020. – № 1. – С. 44–50.

Пономарёва, Е.А. Структура повреждений листьев вредителями древесных растений в примагистральных лесополосах / Е.А. Пономарёва, В.П. Бессонова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2016. – № 1. – С. 77–82.

Поповичев, Б.Г. Особенности распределения мин липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* Kumata) на кормовом растении / Б.Г. Поповичев, Е.А. Бондаренко // Вестник МАНЭБ, СПб. – 2010. – Т. 14. – № 4. – С. 5–9.

Поспелова, В.М. Вредители зелёных насаждений г. Томска / В.М. Поспелова // Природа Томской области и её охрана. – Томск: Издательство Томского университета. – 1965. – Вып. 2. – С. 73–81.

Предтеченский, И.Н. Болезни и вредители парковых насаждений Соколичьей Роши по данным энтомо-фитопатологического обследования 1929 года / И.Н. Предтеченский // Защита растений от вредителей. – 1930. – Т. 7. – № 4–6. – С. 383–397.

Проворова, И.Н. Зависимость сохранения популяций тополёвой моли от наличия парковых построек / И.Н. Проворова // Экологические исследования в парках Москвы и Подмосковья. Материалы научно-практической конференции. АН СССР. Отделение общей биологии. – М.: Наука. – 1990. – С. 40–44.

Прокопович, Т.В. Распределение вредителей-филлофагов в элементах городского ландшафта / Т.В. Прокопович // Сборник трудов Белорусского государственного технологического университета. Серия I. Лесное хозяйство. – Минск: БГТУ. – 2008. – Вып. 16. – С. 338–391.

Прокофьев, С.М. Природа Хакасии: Пособие. / С.М. Прокофьев. – Абакан: Хакаское книжное издательство, 1993. – 205 с.

Прутенский, Д.И. Вредные насекомые и меры борьбы с ними в долинных лесонасаждениях Киргизии / Д.И. Прутенский, Р.П. Караваева, К.Е. Романенко. – Фрунзе: Издательство Киргизского филиала АН СССР, 1954. – 35 с.

Пуйто, А.А. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* – инвазионный вредитель липы в Санкт-Петербурге / А.А. Пуйто // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы IV международной научно-практической конференции молодых ученых. г. Санкт-Петербург, 11–12 ноября 2020 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2020. – С. 189–193.

Пуйто, А.А. Динамика популяционных характеристик липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в Санкт-Петербурге / А.А. Пуйто, Ю.А. Тимофеева // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы VI Всероссийской научно-технической конференции. СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2021. – С. 100–102.

Пустовалова, Л.А. Современное состояние памятников природы в окрестностях города Красноуфимска / Л.А. Пустовалова, О.В. Ерохина, Н.Н. Никонова // Географический вестник. – 2011. – № 2. – С. 73–76.

Райгородская, И.А. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые / И.А. Райгородская // Вредители лиственницы сибирской. – М.: Наука. – 1966а. – С. 225–271.

Райгородская, И.А. Чешуекрылые – вредители хвойных древесных пород в Прибайкалье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Райгородская Ирина Анатольевна. – Л.: ЗИН РАН СССР. – 1966б. 24 с.

Райгородская, И.А. Обзор чешуекрылых (Lepidoptera) – вредителей хвойных лесов в Прибайкалье / И.А. Райгородская // Энтомологическое обозрение – 1967. – Т. 46. – № 2. – С. 311–318.

Расписание погоды. URL: http://rp5.ru/Архив_погоды_в_Шира и http://rp5.ru/Архив_погоды_в_Ижевске

Распопов, П.М. Вредные насекомые лесных питомников и культур Челябинской области / П.М. Распопов, Ю.А. Малоземов. – Свердловск: Институт биологии УФ АН СССР, 1962. – 83с.

Рафес, П.М. О взаимодействии фоновых вредителей листвы с кормовым деревом / П.М. Рафес, В.К. Соколов // Доклады Академии наук СССР. – 1976. – Т. 228. – № 1. – С. 246–247.

Римский-Корсаков, М.Н. Вредители древесных пород из мира насекомых в парке лесного института / М.Н. Римский-Корсаков // Известия Ленинградского лесного института. – 1929. – Вып. 37. – С. 269–300.

Рогинский, А.С. Повреждаемость листовых пластинок липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) личинками липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в условиях разнотипных биотопов национального парка «Нарочанский» / А.С. Рогинский, Ю.В. Анацко, С.В. Буга // Проблемы зоокультуры и экологии. – 2021. – Вып. 5. – С. 176–182.

Рожков, А.С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним / А.С. Рожков. – М.: Наука, 1965. – 180 с.

Рожков, А.С. Преобразования смолистых веществ у лиственниц, поврежденных серой лиственничной листоверткой / А.С. Рожков, Г.И. Массель, Ж.В. Дубовенко // Оперативные информационные материалы. Физиология устойчивости растения к неблагоприятным природным и антропогенным факторам. – Иркутск: Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР. – 1979. – С. 32–34.

Рожков, А.С. Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации / А.С. Рожков, Е.С. Хлиманкова, Е.С. Степанчук. – Новосибирск: Наука, 1991. – 88 с.

Романенко, К.Е. Вредители быстрорастущих древесных пород – тополя, ивы и карагача в полезащитном лесонасаждении Киргизии / К.Е. Романенко // Труды Киргизской лесной опытной станции. – 1958. – Вып. 1. – С. 133–163.

Романенко, К.Е. Нижняя тополёвая моль (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) и её естественные враги в Киргизии / К.Е. Романенко // Труды Киргизской лесной опытной станции. – 1959. – Вып. 2. – С. 249–256.

Романенко, К.Е. Некоторые энтомофаги вредителей плодового сада и леса в Киргизии / К.Е. Романенко // Труды Киргизской лесной опытной станции. – 1965. – Вып. 4. – С. 261–274.

Романенко, К.Е. Вредители лесозащитных насаждений Киргизии / К.Е. Романенко. – Фрунзе: Илим, 1981. – 224 с.

Романова, Л.И. Влияние дефолиации на уровень углеводов и структуру годичного кольца сосны обыкновенной / Л.И. Романова, Н.Е. Судачкова // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 54–61.

Рощиненко, В.И. Вредители леса / В.И. Рощиненко // Природа Удмуртии. – Ижевск: Издательство «Удмуртия». – 1972. – С. 210–218.

Рунова, Е.М. Видовой состав зеленых насаждений общего пользования г. Братска / Е.М. Рунова, П.С. Гнатович // Системы. Методы. Технологии. – 2013. – № 2. – С. 156–159.

Рудых, С.Г. Проблемы адвентизации фауны Бурятии (на примере дендрофильных насекомых) / С.Г. Рудых, А.А. Будаева // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск, 25–27 сентября 2012 г. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2012. – С. 172–174.

Румянцев, П.Д. Биология тополёвой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) в условиях Москвы / П.Д. Румянцев // Зоологический журнал. – 1934. – Т. 13. – Вып. 2. – С. 257–279.

Рупайс, А.А. Вредители деревьев и кустарников в зеленых насаждения Латвийской ССР / А.А. Рупайс. – Рига: Зинатне, 1981. – 264 с.

Ручин, А.Б. Вторые дополнительные материалы к энтомофауне Мордовского государственного природного заповедника / А.Б. Ручин // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. – 2015. – № 13. – С. 351–398.

Рыжая, А.В. Членистоногие-фитофаги, повреждающие зеленые насаждения г. Гродно (Беларусь) / А.В. Рыжая, Е.И. Гляковская // Социально-экономические технологии. – 2016. – № 3. – С. 38–46.

Рыжая, А.В. Оценка биологического загрязнения урбозкосистем на примере членистоногих-фитофагов городских зеленых насаждений Гродненского Понеманья (Беларусь) / А.В. Рыжая, Е.И. Гляковская // Социально-экологические технологии. – 2022. – Т. 12. – № 1. – С. 22–42.

Рысин, И.И. Поверхностные воды / И.И. Рысин // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 36–43.

Рябчинская, Т.А. Паразиты яблонной нижнесторонней минирующей моли в ЦЧР / Т.А. Рябчинская, Г.Л. Харченко // Проблемы энтомологии Северо-Кавказского региона. Материалы первой всероссийской научно-практической интернет-конференции. – Ставрополь: АГРУС. – 2006. – Вып. 2. – С. 99–101.

Савчук, В.В. Новые сведения по фауне и биологии чешуекрылых (Lepidoptera) Крыма / В.В. Савчук, Н.С. Кайгородова // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2017. – Т. 13. – № 1. – С. 111–124.

Санина, З.М. Минирующие насекомые древесных пород в заповеднике «Лес на Ворскле» / З.М. Санина // Ученые записки Ленинградского государственного университета. Серия биологических наук. – 1949. – № 92. – Вып. 17. – С. 116–133.

Саттаров, В.Н. Вредители и болезни липы мелколистной и рябины обыкновенной в Аургазинском районе Башкортостана / В.Н. Саттаров, Р.А. Ильясов, Л.Р. Тагирова, А.В. Саттарова, С.А. Пашаян // Пчеловодство. – 2023. – № 10. – С. 27–29.

Саулич, А.Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения / А.Х. Саулич. – СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 1999. – 248 с.

Саулич, А.Х. Экология фотопериодизма насекомых / А.Х. Саулич, Т.А. Волкович. – СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2004. – 276 с.

Саулич, А.Х. Сезонное развитие и экология антокорид (Heteroptera, Anthocoridae) / А.Х. Саулич, Д.Л. Мусолин // Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88. – № 2. – С. 257–291.

Сауткин, Ф.В. Инвазивные виды членистоногих фитофагов-вредителей древесных растений Беларуси / Ф.В. Сауткин // Молодые исследователи – регионам: материалы международной научной конференции. В 3-х т. – Вологда: ВоГУ. – 2014. – Т. 2. – С. 103–105.

Сахаров, Н. Отчет о деятельности энтомологической станции за 1913 год / Н. Сахаров, С. Шембель. – Астрахань, 1914. – 51 с.

Сахаров, Н.Л. Вредные насекомые Нижнего Поволжья / Н.Л. Сахаров. – Саратов: Саратовское областное издательство, 1947. – 424 с.

Сачков, С.А. К морфологии и биологии моли-пестрянки *Lithocolletis populifoliella* Treitschke (Lepidoptera, Gracillariidae) / С.А. Сачков // Исследования по экологии и морфологии животных. – Куйбышев: Куйбышевский государственный университет. – 1989. – С. 30–35.

Сачков, А.С. Чешуекрылые (Lepidoptera) / А.С. Сачков, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов // Флора и фауна заповедников. Беспозвоночные Жигулёвского заповедника. – М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – 1996. – Вып. 61. – С. 48–128.

Сачков, С.А. Отряд Lepidoptera (Чешуекрылые, или Бабочки) / С.А. Сачков // Кадастр беспозвоночных животных Самарской Луки: учебное пособие. – Самара: ООО «Офорт». – 2007. – С. 203–272.

Северцов, С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. / С.А. Северцов. М.–Л.: Издательство АН СССР, 1941. – 329 с.

Северцов, С.А. О количественной характеристике адаптированности животных и типах численности высших позвоночных / С.А. Северцов // Журнал общей биологии. – 1942. – Т. 3. – № 1–2. – С. 35–62.

Северцов, А.С. Эволюционная экология позвоночных животных. / А.С. Северцов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 347 с.

Секретенко, О.П. Оптимизационная модель пространственной структуры популяции (на примере размещения яиц тополёвой моли на листе) / О.П. Секретенко, В.Г. Суховольский, О.В. Тарасова // Журнал общей биологии. – 2002. – Т. 63. – № 4. – С. 351–360.

Секретенко, О.П. Стратегия освоения насекомыми кормовых объектов в очаге массового размножения: анализ с использованием моделей пространственных точечных процессов / О.П. Секретенко, А.В. Ковалёв, В.Г. Суховольский // Математическое моделирование в экологии. Материалы третьей национальной научной конференции с международным участием, 21–25 октября 2013 г. – Пущино: Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. – 2013. – С. 231–233.

Селенина, Е.А. Адаптации устьичного аппарата у тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), сирени венгерской (*Syringa josikaea* J. Jacq. ex Rchb.) и яблони сибирской

(*Malus baccata* (L.) Borkh.) к неблагоприятным условиям городской среды г. Красноярска / Е.А. Селенина, Н.А. Селенин, М.А. Захарова // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. – 2011. – Вып. 44. – С. 98–105.

Селиховкин, А.В. Загрязнение воздуха и состояние популяций некоторых минирующих чешуекрылых насекомых / А.В. Селиховкин // Экология и защита леса. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия. – 1989. – С. 70–73.

Селиховкин, А.В. Состояние популяции минирующей моли в связи с загрязнением воздуха / А.В. Селиховкин // Экология и защита леса. – СПб.: Санкт-Петербургская лесотехническая академия. – 1992. – С. 66–70.

Селиховкин, А.В. Динамика плотности популяций микрочешуекрылых в условиях промышленного загрязнения воздуха (продолжение) / А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 1996. – Вып. 162. – С. 26–38.

Селиховкин, А.В. Особенности популяционной динамики тополёвой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) / А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – Вып. 192. – С. 220–235.

Селиховкин, А.В. Динамика видового разнообразия комплексов микрочешуекрылых в зонах промышленного загрязнения / А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб.: СПбГЛТА. – 2011. – Вып. 196. – С. 263–273.

Селиховкин, А.В. Дендропатогенные организмы в современной городской среде: специфика и угрозы / А.В. Селиховкин // Настоящее и будущее урбанизации: экологические вызовы. Материалы конференции (21 марта 2012 г., Санкт-Петербург). – СПб. – 2012. – С. 105–110.

Селиховкин, А.В. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге / А.В. Селиховкин, Ю.А. Тимофеева // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Красноярск, 25–27 сентября 2012 г. – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. – 2012. – С. 175–178.

Селиховкин, А.В. Динамика плотности популяций минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге / А.В. Селиховкин, Н.В. Денисова, Ю.А. Тимофеева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – Вып. 200. – С. 148–159.

Селиховкин, А.В. Биологические инвайдеры в городской среде / А.В. Селиховкин, Д.Л. Мусолин // Нерешенные проблемы климатологии и экологии мегаполисов. Материалы конференции (20 марта 2013 г., г. Санкт-Петербург). – СПб. – 2013. – С. 75–79.

Селиховкин, А.В. Доминирующие вредители леса в системе контроля плотности популяций в Республике Татарстан / А.В. Селиховкин, Н.Г. Магдеев, Б.Г. Поповичев, Н.А. Ахматович // Лесной вестник. – 2014. – № 6. – С. 93–101.

Селиховкин, А.В. Моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) – важнейшие вредители городских насаждений Санкт-Петербурга / А.В. Селиховкин, Б.Г. Поповичев, Д.Л. Мусолин // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. г. Москва, 18–22 апреля 2016 г. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2016а. – С. 202–203.

Селиховкин, А.В. Динамика комплексов микрочешуекрылых-дендрофагов Санкт-Петербурга / А.В. Селиховкин, Н.В. Денисова, Ю.А. Тимофеева // IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Материалы международной конференции (г. С.-Петербург, 23–25 ноября 2016 г.). – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2016б. – С. 109.

Селиховкин, А.В. Видовой состав и динамика плотности популяций доминирующих чешуекрылых-дендрофагов (Lepidoptera) в Санкт-Петербурге и его окрестностях / А.В. Селиховкин, С.В. Барышникова, Н.В. Денисова, Ю.А. Тимофеева // Энтомологическое обозрение. – 2018. – Т. 97. – № 4. – С. 617–639.

Селиховкин, А.В. Вредители и патогены древесных растений в рекреационных насаждениях Санкт-Петербурга и окрестностей / А.В. Селиховкин, Е.Ю. Варенцова, Г.И. Зарудная, Б.Г. Поповичев, Д.Л. Мусолин // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы IV научно-технической конференции. г. С.-Петербург, 22–25 мая 2019 г. – СПб.: ПОЛИТЕХ-ПРЕСС. – 2019. – С. 157–160.

Селиховкин, А.В. Встречаемость молей-пестрянок *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) и *Ph. pastorella* (Zeller) (Lepidoptera, Gracillariidae) на разных видах тополей / А.В. Селиховкин, А.А. Егоров, Д.Д. Ситникова, Н.А. Мамаев // Энтомологическое обозрение. – 2020а. – Т. 2. – № 2. – С. 289–297.

Селиховкин, А.В. Инвазии насекомых-вредителей и грибных патогенов древесных растений на северо-западе европейской части России / А.В. Селиховкин, Р. Дренкхан, М.Ю. Мандельштам, Д.Л. Мусолин // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Науки о Земле. – 2020б. – Т. 65. – № 2. – С. 263–283.

Селиховкин, А.В. Вредители и патогены древесных растений в насаждениях Санкт-Петербурга: динамика и прогноз / А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2023. – Вып. 243. – С. 162–176.

Селиховкин, А.В. Контроль численности вредителей городских насаждений: проблемы и возможности / А.В. Селиховкин // Актуальные проблемы урболесоведения: город, лес, человек. Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, посвященная 95-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Л.П. Рысина. Москва, 17–18 апреля 2024 г. – М.: Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина. – 2024а. – С. 214–219.

Селиховкин, А.В. Потепление климата и размножение вредителей в насаждениях европейской части России / А.В. Селиховкин // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы IX Всероссийской научно-технической конференции. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2024б. – С. 497–499.

Селиховкин, А.В. Инвазионные вредители и патогены древесных растений в Санкт-Петербурге / А.В. Селиховкин // Фитосанитория. Карантин растений. – 2024в. – № S1. – С. 70–71.

Сидорова, О.В. Особенности повреждения липы мелколистной комплексом членистоногих-филлофагов в г. Ижевске: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Сидорова Ольга Владимировна. – Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2014. – 20 с.

Сильчук, О.І. Липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.) і її інвазійний фітофаг міль-строкатка (*Phyllonorycter issikii* Kumata) / О.І. Сильчук, П.Я. Чумак, С.М. Вигера, В.П. Ковальчук, М.М. Лісовий, О.Є. Дмитрієва // Агроекологічний журнал. – 2016. – № 2. – С. 134–138.

Синадский, Ю.В. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений / Ю.В. Синадский, И.Т. Корнеева, И.Б. Добровичинская, В.А. Ефремова, Л.С. Дроздовская, Э.Ф. Козаржевская, М.А. Матвеева, В.Ф. Ковтуненко, Г.Н. Прокофьева. – М.: Наука, 1982. – 592 с.

Синадский, Ю.В. Зелёные насаждения г. Москвы и их защита от вредителей и болезней / Ю.В. Синадский // Тезисы докладов областной конференции. – 1988. – С. 49.

Синадский, Ю.В. Болезни и вредители растений-интродуцентов / Ю.В. Синадский, Э.Ф. Козаржевская, Л.Н. Мухина, М.А. Келдыш, В.В. Грознова, И.Б. Добровичинская, М.А. Матвеева, Л.А. Миско, В.А. Семевская, О.Б. Ткаченко. – М.: Наука, 1990. – 272 с.

Синёв, С.Ю. Сем. Phycitidae – Узкокрылые огневки / С.Ю. Синёв // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур Т. III. Чешуекрылые. Ч. 2. – СПб.: Наука. – 1999. – С. 127–157.

Синёв, С.Ю. К фауне молевидных чешуекрылых (Lepidoptera) национального парка «Куршская коса». I / С.Ю. Синёв, А.П. Шаповал // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. ХСII. – № 4. – С. 802–822.

Синчук, О.В. Оценка поврежденности листовых пластинок лип (*Tilia* L.) гусеницами первой генерации инвазийного минёра *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) / О.В. Синчук, Д.А. Гончаров // Современные проблемы энтомологии Восточной Европы. Материалы I международной научно-практической конференции. г. Минск, 8–10 сентября 2015 г. – Минск: Экоперспектива, 2015. – С. 253–254.

Синчук, О.В. Оценка поврежденности листовых пластинок липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill., 1768) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в условиях зеленых насаждений различных регионов Беларуси / О.В. Синчук // Труды Белорусского государственного университета. – 2016. – Т. 11. – Ч. 2. – С. 336–342.

Синчук, О.В. Анализ поврежденности листовых пластинок аборигенных и интродуцированных видов и форм лип (*Tilia* L.) личинками второй генерации липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) в условиях Беларуси / О.В. Синчук, С.В. Буга // Защита растений. Сборник научных трудов. – Минск: Колорград, 2016. – Вып. 40. – С. 269–277.

Синчук, О.В. Морфология и морфометрия преимагинальных стадий липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)) / О.В. Синчук, Д.А. Гончаров // Труды Белорусского государственного университета. – 2016. – Т. 11. – № 2. – С. 321–335.

Синчук, О.В. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) / О.В. Синчук, Ф.В. Сауткин // Чёрная книга инвазивных видов животных Беларуси. – Минск: Беларуская навука, 2016. – С. 82–84

Синчук, О.В. Повреждённость листовых пластинок гибридных тополей *Populus × euramericana* тополёвой молью (*Phyllonorycter populifoliella*) в условиях г. Докшицы / О.В. Синчук, А.Б. Трещева // Экологическая культура и охрана окружающей среды: II Дорофеевские чтения. Материалы международной научно-практической конференции (29–30 ноября 2016 г.). – Витебск: Витебский государственный университет им. П.М. Машерова. – 2016. – С. 64–66.

Синчук, О.В. Распределение мин липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*) на поверхности листовых пластинок липы мелколистной / О.В. Синчук // Итоги и перспективы

развития энтомологии в Восточной Европе. Сборник статей II Международной научно-практической конференции, г. Минск, 6–8 сентября 2017 г. – Минск: А.Н. Вараксин, 2017а. – С. 379–388.

Синчук, О.В. Спектр кормовых растений инвазивных видов минирующих филлофагов рода *Phyllonorycter* Hübner, 1822 в условиях Беларуси и других регионов мира / О.В. Синчук // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира. Материалы международной научной конференции, посвящённой 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси в 2-х частях. Минск, 6–8 июня, 2017 г. – Минск. – 2017б. – С. 426–429.

Синчук, О.В. Спектр кормовых растений тополёвой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) в условиях Беларуси и других регионов / О.В. Синчук, А.Б. Трещева // Биологическая осень 2017 (К году науки Беларуси). Тезисы доклада Международной научной конференции молодых учёных. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2017. – С. 281–282.

Синчук, О.В. Моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* в условиях зеленых насаждений к.п. Нарочь / О.В. Синчук, Д.А. Гончаров, А.С. Рогинский, А.Б. Трещева // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе. Сборник статей II Международной научно-практической конференции, 6–8 сентября 2017 г. Минск. – Минск: А.Н. Вараксин. – 2017. – С. 389–398.

Синчук, О.В. Динамика поврежденности листовых пластинок липы американской личинками *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) в зеленых насаждениях г. Минска / О.В. Синчук, Д.А. Гончаров // Молодой ученый. – 2018. – № 47. – С. 199–201.

Синчук, О.В. Осуществление мониторинга состояния зелёных насаждений под влиянием инвазивных минирующих филлофагов / О.В. Синчук, Д.И. Лавриеня // X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 1. Насекомые и прочие беспозвоночные животные. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2018. – С. 99–100.

Синчук, О.В. Региональные особенности поврежденности листовых пластинок липы мелколистной личинками *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) / О.В. Синчук, Т.С. Пинчук // Молодой ученый. – 2018. – № 47. – С. 202–204.

Синчук, О.В. Фоновые минирующие филлофаги рода *Phyllonorycter* в условиях зеленых насаждений г. Минска / О.В. Синчук, Д.А. Гончаров, В.В. Данилёнок, А.Б.

Кучвальская // Сборник материалов XX международного научно-практического форума «Проблемы озеленения крупных городов». Москва, ВДНХ, 12–13 сентября 2018 г. – М.: Издательство «Перо». – 2018. – С. 144–146.

Синчук, Н.В. Использование международных открытых баз данных биоразнообразия с целью мониторинга распространения тополевой моли-пестрянки на территории Беларуси / Н.В. Синчук // Экологическая культура и охрана окружающей среды: III Дорофеевские чтения. Материалы международной научно-практической конференции. – Витебск: Витебский государственный университет. – 2020. – С. 53–55.

Синчук, О.В. Поврежденность листовых пластинок липы мелколистной личинками липовой моли-пестрянки в насаждениях Центрального ботанического сада НАН Беларуси в 2015–2019 гг. / О.В. Синчук, С.В. Буга // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. – 2020. – № 3. – С. 16–23.

Синчук, Н.В. Поврежденность листовых пластинок *Populus × canadensis* личинками тополевой моли-пестрянки (*Phyllonorycter populifoliella*) в условиях зеленых насаждений Центрального ботанического сада НАН Беларуси в 2016–2018 гг. / Н.В. Синчук, А.Б. Кучвальская, С.В. Буга // Вестник Мазырскага дзяржаўнага педагагічнага ўніверсітэта імя І. Шамякіна. – 2020. – № 2. – С. 58–65.

Синчук, О.В. Морфометрия разновозрастных личинок тополевой моли-пестрянки (*Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833)) / О.В. Синчук, В.Н. // Экспериментальная биология и биотехнология. – 2023. – Т. 3. – С. 57–67.

Синчук, О.В. Трофические связи моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) в условиях Беларуси: результаты анализа коллекции тополей (*Populus* L.) гербария Белорусского государственного университета / О.В. Синчук, В.Н. Тихомиров, С.В. Буга // Труды Белорусского государственного технологического университета, серия 1. – 2024. – № 1. – С. 92–98.

Ситникова, Д.Д. Плотность популяции тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Lepidoptera: Gracillariidae) в разных географических зонах в 2019 г. / Д.Д. Ситникова // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы III Международной научно-практической конференции молодых ученых. г. С.-Петербург, 6–8 ноября 2019 г. – СПб.: Полиграф экспресс. – 2019. – С. 217–220.

Скоков, А.В. Применение различных методик определения площади листьев, поврежденных минирующими насекомыми / А.В. Скоков, Л.И. Клишина // Нижегородский аграрный вестник. – 2012. – № 1. – С. 278–280.

Скопин, Н.Г. О некоторых пилильщиках и чешуекрылых – первичных вредителях тополей в Юго-Восточном Казахстане / Н.Г. Скопин // Ученые записки Казахстанского государственного университета им. С.М. Кирова. Биология и почвоведение. – 1957. – Т. 29. – С. 103–117.

Слободина, Н.П. Водоросли / Н.П. Слободина // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 55–57.

Смирнов Б.А. Паразиты дубовой листовёртки и их значение в подавлении очага / Б.А. Смирнов // Труды Воронежского государственного заповедника. – Воронеж: Издательство Воронежского университета. – 1960. – Вып. 9. – С. 81–87.

Соколов, Г.И. Массовое размножение вредителей леса в Челябинской области / Г.И. Соколов // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009. – Вып. 187. – С. 318–328.

Соколова, А.В. Устойчивость некоторых пород деревьев в условиях загрязнения на примере г. Иркутска / А.В. Соколова, Т.А. Пензина, Л.И. Белых // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. – 2011. – Вып. 44. – Ч. 1. – С. 106–112.

Солтанов, Р.И. Тополевая моль-пестрянка в тополевых насаждениях г. Красноярск / Р.И. Солтанов // Научно-практические исследования. – 2020. – № 5–3 (28). – С. 78–83.

Состояние зелёных насаждений в Москве (по данным мониторинга 1997 г.). Аналитический доклад. – М.: Прима-Пресс, 1998. – 237 с.

Состояние зелёных насаждений в Москве (по данным мониторинга 2000 г.). Аналитический доклад. – М.: Прима-Пресс, 2001. – 290 с.

Состояние зелёных насаждений в Москве (по данным мониторинга 2003 г.). Аналитический доклад. – М.: Стагирит-Н, 2004. – 224 с.

Состояние зелёных насаждений в Москве (по данным мониторинга 2004 г.). Аналитический доклад. – М.: Стагирит-Н, 2005. – 200 с.

Справочник по лесосеменному делу. / Под ред. А.И. Новосельцевой. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 336 с.

Стадницкий, Г.В. Растительноядные насекомые в городской среде / Г.В. Стадницкий, В.П. Гребенщикова // Озеленение, проблемы фитогигиены и охраны городской природной среды. – Л.: ЗИН АН СССР. – 1984. – С. 60–68.

Сторожева, Н.А. Семейство Eulophidae – Эвлофиды / Н.А. Сторожева, В.В. Костюков, З.А. Ефремова // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылые, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 2. Перепончатокрылые. – Владивосток: Дальнаука. – 1995. – С. 291–505.

Строков, В.В. Тополёвая моль-пестрянка и сиреневая моль и меры борьбы с ними / В.В. Строков. – М., Л.: Гослесбумиздат, 1950. – 16 с.

Строков, В.В. Сиреневая моль *Gracilaria syringella* F. (Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с ней / В.В. Строков // Энтомологическое обозрение. – 1956. – Т. 35. – № 4. – С. 789–798.

Стручаев, В.В. Скрытоживущие членистоногие филлофаги древесной растительности города Белгорода / В.В. Стручаев // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2011. – № 9. – Вып. 15. – С. 62–66.

Стручаев, В.В. Инвазионные членистоногие филлофаги деревьев Белгородской области / В.В. Стручаев // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2013а. – № 3 (146). – Вып. 22. – С. 50–54.

Стручаев, В.В. Скрытоживущие членистоногие-филлофаги деревьев и кустарников, интродуцированных на юге Среднерусской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Стручаев Виталий Васильевич. – Белгород: Белгородский государственный национальный исследовательский университет, 2013б. – 23 с.

Стрюкова, Н.М. Чужеродные насекомые-фитофаги сельскохозяйственных, декоративных и лесных насаждений Крыма / Н.М. Стрюкова, А.А. Стрюков // Фитосанитария. Карантин растений. – 2022. – № 4. – С. 16–32.

Сулханов, А.В. Тополёвая моль – вредитель зелёных насаждений Москвы / А.В. Сулханов // Молодёжь и экология Москвы. – 1986. – С. 106–109.

Сулханов, А.В. Тополёвая моль / А.В. Сулханов // Химия и жизнь. – 1989. – № 6. – С. 56–57.

Сулханов, А.В. Видовой состав и пространственное распределение паразитов тополёвой моли *Lithocolletis populifoliella* Tr. / А.В. Сулханов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1990. – № 7. – С. 33–40.

Сулханов, А.В. Распределение и выживаемость преимагинальных стадий тополёвой моли / А.В. Сулханов // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 1992а. – Т. 97. – № 5. – С. 40–51.

Сулханов, А.В. Экология городских популяций тополёвой моли *Lithocolletis populifoliella* Tr. / А.В. Сулханов // Дендробионтные насекомые зелёных насаждений г. Москвы. – М.: Наука. – 1992б. – С. 70–97.

Сулханов, А.В. Связь уровня паразитизма с плотностью мин тополевой моли *Lithocolletis populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) / А.В. Сулханов // Зоологический журнал. – 1995а. – Т. 74. – № 6. – С. 93–101.

Сулханов, А.В. Проблемы динамики численности городских популяций тополевой моли / А.В. Сулханов // Экологические исследования в Москве и Московской области: животный мир. – М.: Наука. – 1995б. – С. 18–23.

Сулханов, А.В. Моль-пестрянка – вредитель тополей / А.В. Сулханов // Наука в России. – 1996. – № 4. – С. 77–79.

Сусарев, С.В. Новые виды микрочешуекрылых (Microlepidoptera) Мордовии / С.В. Сусарев // Труды Мордовского государственного заповедника имени П.Г. Смидовича. – Саранск: Пушта. – 2014. – Вып. 12. – С. 440–445.

Суховольский, В.Г. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L. на Южном Урале: Особенности популяционной динамики и моделирование / В.Г. Суховольский, В.И. Пономарев, Г.И. Соколов, О.В. Тарасова, П.А. Красноперова // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – № 3. – С. 179–194.

Тарасова, О.В. Видовой состав насекомых-минёров лиственных насаждений Красноярска и его окрестностей / О.В. Тарасова, И.В. Санина // Вестник Красноярского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2004. – № 7. – С. 45–48.

Тарасова, О.В. Насекомые-филлофаги зелёных насаждений городов: видовой состав и особенности динамики численности / О.В. Тарасова, А.В. Ковалёв, В.Г. Суховольский, Р.Г. Хлебопрос. – Новосибирск: Наука, 2004. – 180 с.

Тарасова, Е.М. Инвазионные виды государственного природного заповедника «Нургуш» / Е.М. Тарасова, Л.Г. Целищева, С.В. Кондрухова, С.В. Бакка, Г.А. Борняков // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XV Всероссийской с международным участием научно-практической конференции. Том 1. – Киров. – 2020. – С. 169–174.

Темиркул, к.К. Биоэкологические особенности основных вредителей зелёных насаждений г. Бишкек и Чуйской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Темиркул кызы Каухар. – Ош: Ошский технологический университет, 2018. – 19 с.

Темиркул, к.К. Насекомые-вредители древесно-кустарниковых пород города Бишкек и пригородных зон / к.К. Темиркул, Б.А. Токторалиев // Наука. Образование. Техника. – 2023. – № 1 (76). – С. 41-48.

Тимофеева, Ю.А. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) и сопутствующие ей вредители в Санкт-Петербурге / Ю.А. Тимофеева // VII Чтения памяти О.А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции, Санкт-Петербург, 25–27 ноября. – СПб.: Санкт-Петербургский лесотехнический университет. – 2013. – С. 96.

Тимофеева, Ю.А. Особенности экологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге / Ю.А. Тимофеева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – Вып. 207. – С. 149–158.

Тимофеева, Ю.А. Оценка влияния листоядных вредителей на состояние липы в парковых насаждениях Санкт-Петербурга: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.02 / Тимофеева Юлия Александровна. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 2015. – 22 с.

Тимофеева, Ю.А. Влияние видоспецифических особенностей липы на развитие липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) / Ю.А. Тимофеева, А.В. Селиховкин, Д.Л. Мусолин // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Москва, 18–22 апреля 2016 г. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2016. – С. 224–225.

Тимченко, Г.А. Вредители тополей в восточной части Украины и в Крыму / Г.А. Тимченко, А.Г. Тремль // Энтомологическое обозрение. – 1963. – Т. XLII. – Вып. 4. – С. 793–810.

Тихомирова, А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР) / А.Л. Тихомирова. – М.: Наука, 1973. – 191 с.

Тихонова, М.В. Экологическая оценка состояния древостоя на территории природно-исторического парка «Царицино» / М.В. Тихонова, А.В. Бузылёв, Я.С. Жигалева, Е.М. Илюшкова, М.Т. Спыну, Н.А. Александров, Н.В. Гавриловская // Тимирязевский биологический журнал. – 2024. – Т. 2. – № 3. – С. 52–60.

Тобиас, В.И. Обзор наездников-браконид (Hymenoptera, Braconidae) фауны СССР / В.И. Тобиас // Паразитические насекомые-фитофаги. Труды Всесоюзного энтомологического общества. – Л.: Наука, 1971. – Т. 54. – С. 156–267.

Тобиас, В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма / В.И. Тобиас // Труды Русского энтомологического общества. – Т. 75. – № 2. – СПб., 2004. – 149 с.

Толмачев, А.И. Введение в географию растений / А.И. Толмачев. – Л.: Ленинградский государственный университет. – 1974. – 244 с.

Томилова, В.Н. Минирующие насекомые Восточной Сибири / В.Н. Томилова // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск: Иркутский государственный университет. – 1973. – С. 3–31.

Томов, Р. Листоминиращите молци като част от биоразнообразието на България / Р. Томов // Лесовъдска мисъл. – 2009. – № 1. – С. 233–241.

Тренин, В.В. Цитоэмбриология лиственницы / В.В. Тренин. – Л.: Наука, 1986. – 88 с.

Трещева, А.Б. Оценка поврежденности листовых пластинок *Populus × canadensis* (Guinier) личинками тополёвой моли-пестрянки (*Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833)) / А.Б. Трещева // Биологическая осень 2017 (К году науки Беларуси). Тезисы доклада Международной научной конференции молодых учёных. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2017а. – С. 222–224.

Трещева, А.Б. Оценка поврежденности листовых пластинок *Populus × euramericana* Dode (Guinier) личинками тополёвой моли-пестрянки (*Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833)) / А.Б. Трещева // Биологическая осень 2017 (К году науки Беларуси). Тезисы доклада Международной научной конференции молодых учёных. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2017б. – С. 289–291.

Трусевич, А.Г. К фауне минирующих насекомых – вредителей зеленых насаждений на Среднем Урале / А.Г. Трусевич // Фауна Урала и европейского Севера. – Свердловск. – 1981. – Вып. 9. – С. 114–120.

Трусевич, А.Г. О фауне минирующих насекомых – вредителей зеленых насаждений на Среднем Урале / А.Г. Трусевич // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. – Свердловск: Уральский научный центр АН СССР. – 1982. – С. 146–152.

Турова, Ю.Н. Особенности суточной трофической активности личинки тополёвой моли-пестрянки / Ю.Н. Турова // Экология и проблемы защиты окружающей среды. Третья Всероссийская студенческая конференция. г. Красноярск, 5–7 мая 1996 г. – Красноярск: Красноярский государственный университет. – 1996. – С. 14.

Турова, Ю.Н. Опадение листьев тополя – существенный фактор смертности минёра *Lithocolletis populifoliella* Tr. / Ю.Н. Турова // Энтомологические исследования в Сибири. – Красноярск: Красноярский филиал Русского энтомологического общества. – 1998а. – С. 70–73.

Турова, Ю.Н. Пространственное распределение яиц тополёвой минирующей моли-пестрянки *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) на листьях её кормовых пород / Ю.Н. Турова // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Материалы Всероссийской конференции 14–16 апреля 1998 г., Курган. – Курган: Издательство Курганского государственного университета. – 1998б. – С. 322–323.

Туроч, Ч. Изменения в паразитокомплексе охридского минёра *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic в связи с появлением вредителя в Венгрии / Ч. Туроч, К. Балаш, Р. Шалы //

Информационный бюллетень № 2 постоянной комиссии по биологической защите леса. Биологическая защита леса и лесопатологический мониторинг. – Пушкино. – 2003. – С. 164–171.

Тычинин, В.А. Грибы-макромицеты / В.А. Тычинин // Завьяловский район: природа, история, экономика. – Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат. – 2000. – С. 63–64.

Удмуртская Республика: Энциклопедия. – Ижевск: Удмуртия, 2000. – 799 с.

Удмуртская Республика. Атлас. Масштаб 1 : 100 000. – Екатеринбург: ФГУП «Уралаэрогеодезия», 2009. – 124 с.

Усков, М.В. Некоторые сведения по фауне и экологии низших чешуекрылых (Lepidoptera: Microlepidoptera) Владимирской области / М.В. Усков // Лепидоптерофауна Владимирской области. – Владимир, 2004. – Вып. 5. – 40 с.

Уразгильдин, Р.В. Рост листьев представителей рода *Populus* в городе Уфе / Р.В. Уразгильдин, И.Р. Кагарманов, Н.Г. Кужлева // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Материалы научно-практической конференции. – Уфа. – 1997. – С. 70–72.

Ухова, Н.Л. Беспозвоночные животные Висимского заповедника. Аннотированный список видов / Н.Л. Ухова, В.Н. Олышванг. – Екатеринбург: «СК Ресурс», Издательство «Раритет», 2014. – 284 с.

Учет медоносных ресурсов и оценка нектарной и пыльцевой продуктивности растений. Методические указания. – М.: Научно-исследовательский институт пчеловодства, 2001. – 24с.

Файзулин, А.И. Чужеродные животные в масштабах Волжского бассейна и Самарской области: состояние, проблемы и перспективы исследования / А.И. Файзулин, А.Е. Кузовенко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2024. – Т. 33. – № 3. – С. 53–63.

Файрушина, Л.С. Дефолиация липы гусеницами липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) / Л.С. Файрушина // Инновации в сохранении и устойчивом развитии лесных экосистем. Материалы международной научно-практической конференции, приуроченной к 20-летию создания государственного национального парка «Бурабай». Пос. Бурабай, Акмолинская область, Казахстан, 2–5 сентября 2020 г. – Бурабай: Национальный парк «Бурабай». – 2020. – С. 87–92.

Файрушина, Л.С. Повреждение липы гусеницами липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) в Москве и Московской области / Л.С. Файрушина, С.Н. Волков // Дендробионтные беспозвоночные животные и

грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. – С.-Петербург: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2020. – С. 331–332.

Фалькович, М.И. Чехлоноски (Lepidoptera, Coleophoridae), повреждающие листовенницу в СССР, их распространение и исторические связи с кормовыми растениями / М.И. Фалькович // Зоологический журнал. – 1964. – Т. XLIII. – № 6. – С. 851–858.

Фалькович, М.И. Пищевые связи чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae). I. / М.И. Фалькович // Энтомологическое обозрение. – 1996. – Т. 75. – № 4. – С. 732–755.

Фалькович, М.И. Пищевые связи чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae). III / М.И. Фалькович // Энтомологическое обозрение. – 2006. – Т. 85. – № 2. – С. 289–312.

Фёдорова, О.А. Повреждение кроны деревьев насекомыми-филлофагами на объектах озеленения г. Томска / О.А. Фёдорова, О.Л. Конусова // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2013. – Вып. 4. – С. 118–121.

Фёдорова, О.А. Влияние экологических факторов на радиальный прирост тополя бальзамического в г. Томске / О.А. Фёдорова, Д.А. Савчук // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2013. – Вып. 3. – С. 84–90.

Фогель, В.А. Цитрусовая минирующая моль (сокоедка) / В.А. Фогель, Е.А. Игнатова // Вестник защиты растений. – 2003. – № 1. – С. 70–71.

Фролов, Д.Н. Тополёвая моль – вредитель зелёных насаждений Иркутска / Д.Н. Фролов // Труды Иркутского государственного университета. Серия биологическая. – 1948. – Т. 3. – № 2. – С. 1–20.

Хлыстова, Д.А. Моль *Phyllonorycter populifoliella* Tr. – вредитель насаждений тополя бальзамического в г. Красноярске / Д.А. Хлыстова // Молодые учёные в решении актуальных проблем науки: Всероссийская научно-практическая конференция (с международным участием). Сборник статей студентов, аспирантов и молодых учёных. Красноярск: Сибирский государственный технологический университет. – 2012. – Т. 1. – С. 31–33.

Холченков, В.А. Минирующие моли и меры борьбы с ними в садах Крыма (методические рекомендации) / В.А. Холченков. – Ялта: Никитский ботанический сад, 1973. – 21 с.

Холченков, В.А. Минирующие моли – вредители плодовых культур Крыма (фауна, биология, меры борьбы): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Холченков Василий Андреевич. – Харьков: Харьковский сельскохозяйственный институт, 1976. – 20 с.

Христова, С.И. Лиственничная чехликовая моль / С.И. Христова // Защита растений. – 1973. – № 3. – С. 45.

Хрынова, Т.Р. Вредная энтомофауна деревьев и кустарников ботанического сада Горьковского университета. Вредители растений семейств Кленовых, Березовых, Жимолостных, Бобовых, Крыжовниковых, Гортензиевых, Розовых, Ивовых / Т.Р. Хрынова // Наземные и водные экосистемы. Межвузовский сборник. – Горький: Горьковский государственный университет. – 1988. – Вып. 5. – С. 48–62.

Целищева, Л.Г. Филлофаги некоторых древесно-кустарниковых пород в заповеднике «Нургуш» и его охранной зоне / Л.Г. Целищева // Труды государственного природного заповедника «Нургуш». – Киров: ООО Типография «Старая Вятка». – 2011. – Т. 1. – С. 174–182.

Целищева, Л.Г. Распространение липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* Kumata) в заповеднике «Нургуш» / Л.Г. Целищева // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем. Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 1. – Киров: Вятский государственный гуманитарный университет. – 2015. – С. 140–144.

Целищева, Л.Г. Динамика повреждений листьев липы мелколистной членистоногими минёрами и галлообразователями в заповеднике «Нургуш» в 2015–2017 гг. / Л.Г. Целищева // Труды государственного природного заповедника «Нургуш». – Киров: ООО Типография «Старая Вятка». – 2017. – Т. 4. – С. 132–139.

Целищева, Л.Г. Результаты мониторинга липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii* Kumata) в заповеднике «Нургуш» в 2015–2020 гг. / Л.Г. Целищева // Экология родного края: проблемы и пути их решения. Материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Киров. – 2021. – С. 385–389.

Чагелишвили, Н.Д. Биология яблонной минирующей моли-малютки *Stigmella malella* Stt. (Lepidoptera, Nepticulidae) и её вредная деятельность в Грузии / Н.Д. Чагелишвили // Энтомологическое обозрение. – 1972. – Т. LI. – № 4. – С. 721–726.

Чапчикова, В.В. Лиственничная чехлоноска (*Coleophora sibiricella* Flkv.) и особенности её развития в Санкт-Петербурге / В.В. Чапчикова // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы молодёжной научно-практической конференции 29–30 ноября 2017 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2017. – С. 129–131.

Чапчикова, В.В. Лиственничная чехлоноска (*Coleophora sibiricella* Flkv.) – опасный вредитель лиственницы в Санкт-Петербурге / В.В. Чапчикова // Актуальные вопросы в

лесном хозяйстве. Материалы II молодежной международной научно-практической конференции. г. С.-Петербург, 14–15 ноября 2018 г. – СПб.: Издательство «Полиграф экспресс». – 2018. – С. 92–96.

Чапчикова, В.В. Лиственничная чехлоножка *Protocryptis sibiricella* (Falkovitsh, 1965) (Lepidoptera: Coleophoridae) / В.В. Чапчикова, А.В. Селиховкин // X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 1. Насекомые и прочие беспозвоночные животные. Материалы международной конференции. г. Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г. – СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет. – 2018. – С. 111–112.

Чапчикова, В.В. Лиственничная чехликовая моль – важнейший вредитель лиственницы в Санкт-Петербурге / В.В. Чапчикова // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве. Материалы III Международной научно-практической конференции молодых ученых. г. С.-Петербург, 6–8 ноября 2019 г. – СПб.: Полиграф экспресс. – 2019. – С. 208–211.

Чарушина, А.Н. Отряд Чешуекрылые / А.Н. Чарушина, А.И. Шернин // Животный мир Кировской области. – Киров: Кировский государственный педагогический институт. – 1974. – Вып. II. – С. 351–477.

Черепанов, А.И. Вредные насекомые ползающих полос / А.И. Черепанов. – Новосибирск: Новосибирское областное государственное издательство, 1952. – 128 с.

Черепанов, А.И. Вреднейшие насекомые зеленых насаждений Западной Сибири / А.И. Черепанов, Г.О. Криволицкая // Озеленение городов Западной Сибири (материалы первого зонального совещания по озеленению). Труды Центрального Сибирского ботанического сада. Вып. 3. – Новосибирск: Издательство СО АН СССР. – 1960. – С. 65–75.

Чернышев, В.Б. Суточные ритмы активности насекомых / В.Б. Чернышев. – М.: Московский государственный университет, 1984. – 216 с.

Чехонина, О.Б. Видовой состав комплексов эндобионтных филлофагов липы и его сезонные изменения в зеленых насаждениях г. Москвы / О.Б. Чехонина // Оборонный комплекс – научно-техническому прогрессу России. – 2002. – № 2. – С. 72–80.

Чехонина, О.Б. Фитофаги как объект биоиндикации среды в антропогенно-трансформированных экосистемах. Часть 1. Изменения, происходящие на популяционно-видовом уровне в сообществах фитофагов под влиянием антропогенных факторов / О.Б. Чехонина // Экология промышленного производства. – 2003а. – № 3. – С. 8–12.

Чехонина, О.Б. Фитофаги как объект биоиндикации среды в антропогенно-трансформированных экосистемах. Часть 2. Изменения численности и плотности популяции / О.Б. Чехонина // Экология промышленного производства. – 2003б. – № 4. – С. 2–9.

Чехонина, О.Б. Дендробионтные филофаги городских зеленных насаждений (на примере г. Москвы): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 и 03.00.08 / Чехонина Ольга Борисовна. – М.: Московский государственный областной университет, 2004. – 21 с.

Чернявский, Е.А. Тополёвые насаждения, скрытоживущие насекомые-филофаги, повреждение листьев насекомыми / Е.А. Чернявский, М.В. Скворцова, О.В. Тарасова // Принципы экологии. – 2018. – Т. 7. – № 1. – С. 3–8.

Чумаков, Л.С. Экологическая оценка поражения насаждений тополя тополёвой минирующей молью (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) в городе Минске / Л.С. Чумаков, О.В. Лозинская // Экологический вестник. – 2015. – № 1. – С. 94–101.

Шаврин, А.В. Список стафилинид (Staphylinidae) фауны России. 2006. URL: https://www.zin.ru/ANIMALIA/coleoptera/rus/staph_ru.htm

Шварц, С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Труды Института экологии растений и животных / С.С. Шварц. – Свердловск: ИЭРИЖ АН СССР, 1969. – Вып. 65. – 200 с.

Шевченко, В.Г. Закономерности расположения повреждений, вызываемых четырехногими клещами на листьях растений / В.Г. Шевченко // Паразитический сборник ЗИН АН СССР. – 1958. – Т. XVIII. – С. 129–161.

Шерниязова, Р.М. Моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae), обитающие на древесно-кустарниковых растениях на южном склоне Гиссарского хребта и Гиссарской долины / Р.М. Шерниязова // Известия Академии наук Таджикской ССР. Отделение биологических наук. – 1984. – № 4. – С. 33–37.

Шибанова, Ю.О. Заселённость липовой молью-пестрянкой липы мелколистной на второй генерации в условиях г. Минска / Ю.О. Шибанова, А.А. Хацкевич, М.А. Боброва // Биологическая осень 2017 (К году науки в Беларуси). Тезисы докладов международной конференции молодых учёных. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2017. – С. 293–295.

Шилов, И.А. Экология: учебник для биологических и медицинских специальностей вузов / И.А. Шилов. – М.: Высшая школа, 2000. – 512 с.

Ширинский район. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Ширинский_район

Ширшова, А.И. К изучению энтомофауны зелёных насаждений г. Свердловска / А.И. Ширшова // Материалы по озеленению городов Урала. – Свердловск: Уральский научно-

исследовательский институт Академии коммунального хозяйства им. К.Д. Памфилова. – 1958. – Вып. 1. – С. 106–111.

Шишкин, А.С. Леса хребта Хан-Хухий в Монголии / А.С. Шишкин, Д.Ю. Ефимов, С.М. Лощев, Р.Т. Мурзакматов, Б.-О Буянцог // Сибирский лесной журнал. – 2018. – № 6. – С. 3–15.

Шлыков, Н.Б. Насекомые, вредящие тополевым насаждениям в культурной зоне некоторых районов Юго-Восточного и Южного Казахстана: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Шлыков Н.Б. – Алма-Ата: Институт зоологии АН Казахской ССР, 1952. – 15 с.

Шмытова, И.В. Новые данные по видовому составу молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Калужской и Смоленской областей / И.В. Шмытова // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Материалы XI Всероссийской научной конференции 5–7 апреля 2005 г. – Калуга: ООО Полиграф-Информ. – 2005а. – С. 350–353.

Шмытова, И.В. К фауне и биологии молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Калужской области / И.В. Шмытова // Труды регионального конкурса научных проектов в области естественных наук. – Калуга: Издательство «Полиграф-Информ». – 2005б. – Вып. 8 – С. 270–277.

Шмытова, И.В. Моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae) Калужской области: видовой состав, трофические связи, морфология мин / И.В. Шмытова // Труды регионального конкурса научных проектов в области естественных наук. – Калуга: Автономная некоммерческая организация Калужский научный центр. – 2007. – Вып. 11. – С. 341–351.

Штейнберг, Д.М. Массовые виды насекомых и грызунов как возможные вредители лесных ползающих полос в Приуралье / Д.М. Штейнберг // Зоологический журнал. – 1950. – Т. 29. – № 1. – С. 7–15.

Щербакова, Л.Н. Вредители городских и защитных насаждений / Л.Н. Щербакова. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия, 1980. – 96 с.

Щербакова, Л.Н. Экологические группы дендрофагов в зеленых насаждениях Санкт-Петербурга / Л.Н. Щербакова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009. – Вып. 187. – С. 334–341.

Щербакова, Л.Н. Оценка экологической плотности *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera) в парках Санкт-Петербурга / Л.Н. Щербакова, Н.В. Денисова, Ю.А. Тимофеева // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011. – СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета. – 2011. – С. 179.

Эпова, В.И. Конспект фауны хвоегрызущих насекомых Байкальской Сибири / В.И. Эпова. – Новосибирск: Наука, 1999. – 96 с.

Эпова, В.И. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России / В.И. Эпова, А.С. Плешанов. – Новосибирск: Наука, 1995. – 147 с.

Юрченко, Г.И. Массовые виды насекомых-филлофагов в дендрарии ФГУ «ДальНИЛХ» / Г.И. Юрченко // Дендрарию Дальневосточного НИИ лесного хозяйства – 110 лет. Материалы международной конференции «Современное состояние лесной растительности и ее рациональное использование». Хабаровск, 18 октября 2006 г. – Хабаровск: Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства. – 2006. – С. 185–189.

Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М.: Высшая школа, 2004. – 310 с.

Якушина, Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы / Э.И. Якушина. – М.: Наука, 1982. – 158 с.

Яновский, В.М. Сравнительный анализ фауны насекомых-дендрофагов лесов северной Хакасии / В.М. Яновский // Закономерности распространения и динамика численности лесных насекомых. – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР. – 1978. – С. 20–40.

Яновский, В.М. Эколого-фаунистическая оценка дендрофильных насекомых МНР / В.М. Яновский // Фауна лесов бассейна озера Байкал. – Новосибирск: Издательство «Наука». – 1979. – С. 78–92.

Яновский, В.М. Главнейшие вредители леса в Монгольской народной Республике / В.М. Яновский // Леса Монгольской Народной Республики (хозяйственное использование). – М.: Наука. – 1980. – С. 116–137.

Яновский, В.М. Лесная энтомофауна в зоне загрязнения ГРЭС КАТЭКа / В.М. Яновский, В.Я. Бутанаев // Современное состояние биocenозов зоны КАТЭКа. – Л.: Гидрометеиздат. – 1990. – С. 117–134.

Яновский, В.М. Лесная энтомофауна Саяно-Шушенского Биосферного заповедника / В.М. Яновский. – Красноярск: Институт леса и древесины СО РАН, 1996. – 46 с.

Яновский, В.М. К фауне лесных насекомых Ачинской лесостепи (Красноярский край) / В.М. Яновский // Энтомологические исследования в Сибири. – Красноярск: Институт леса СО РАН. – 2002. – Вып. 2. – С. 118–130.

Яновский, В.М. Биоценотическая роль насекомых в лесостепных лиственничниках южной Сибири / В.М. Яновский // Лесоведение. – 2004. – № 3. – С. 68–70.

Ярушкина, Н.В. Экологическая оценка поражения насаждений тополя нижнесторонней молью-пестрянкой (*Phyllonirya populifoliella* Tr.) в городе Вологде / Н.В. Ярушкина // Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана. Материалы научно-практической конференции (Вологда, 26–27 февраля 2016 г.). – Вологда: Вологодский государственный университет. – 2016. – С. 148–154.

Яхонтов, В.В. Отряд Thysanoptera – Пузыреногие, или трипсы / В.В. Яхонтов // Вредители леса. Том II. – М., Л.: Издательство АН СССР. – 1955. – С. 886–897.

Aarvik, L. Nordic-Baltic checklist of Lepidoptera / L. Aarvik, B.A. Bengtsson, H. Elven, P. Ivinskis, U. Jürivete, O. Karsholt, M. Mutanen, N. Savenkov // Norwegian Journal of Entomology. – 2017. – Supplement No 3. – 240 p.

Abolhassanzadeh, F. Updated checklist of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of Iran with some new records / F. Abolhassanzadeh, H. Lotfalizadeh, S.M. Madjdzadeh // Journal of Insect Biodiversity and Systematics. – 2017. – Vol. 3. – no. 2. – P. 119–140.

Agassiz, D.J.L. Addenda and amendments to a checklist of the Lepidoptera of the British Isles on account of subsequently published data / D.J.L. Agassiz, S.D. Beavan, R.J. Heckford // The Entomologist's Record and Journal of Variation. – 2016. – Vol. 128. – P. 94–98.

Alfaro, R.I. Diameter growth losses in western larch caused by larch casebearer defoliation / R.I. Alfaro, L. Qiwei, J. Vallentgoed // Western Journal of Applied Forestry. – 1991. – Vol. 6. – no. 4. – P. 105–108.

Allstadt, A.J. Long-term shift in the cyclicity of outbreaks of a forest-defoliating insect / A.J. Allstadt, K.J. Haynes, A.M. Liebhold, D.M. Johnson // Oecologia. – 2013. – Vol. 172. – P. 141–151.

Almeida-Cortez, J.S. Morphology and anatomy of a leaf mine in *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae) in a fragment of Brazilian Atlantic Forest / J.S. Almeida-Cortez, G.F.A. Melo-de-Pinna // Brazilian Journal of Biology. – 2006. – Vol. 66. – P. 759–763.

Andersen, N.M. Phylogenetic tests of evolutionary scenarios: the evolution of flightlessness and wing polymorphism in insects / N.M. Andersen // The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Tests of Evolutionary Scenarios (ed. Grandcolas. P). Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle. – 1997. – Vol. 173. – P. 91–108.

Andrews, R.J. First record of the larch casebearer on western larch in British Columbia / R.J. Andrews // Bi-monthly research notes. – 1966. – Vol. 22. – no. 6. – P. 3.

Andrews, R.J. Parasites of the larch casebearer, *Coleophora laricella* Hbn., in British Columbia (Lepid.: Coleophoridae) / R.J. Andrews, N.J. Geistlinger // Journal of the Entomological Society of British Columbia. – 1969. – Vol. 66. – P. 50–51.

Andriescu, I. Formation of the parasitoid complexes in four invasive mining species of macrolepidopterans in Romania / I. Andriescu, C. Ureche, T. Perju, A.M. Stolnicu // IX-th International Conference of Zoologists. “Sustainable use, protection of animal world and forest management in the context of climate change” dedicated to 70th anniversary from the creation of the first research institutions and 55th of the inauguration and foundation of the Academy of Sciences of Moldova. 12–13 October 2016, Chisinau. – Chisinau. – 2016. – P. 90–92.

Anikin, V.V. The casebearers of the Volga-Ural inter-river region (Lepidoptera, Coleophoridae) / V.V. Anikin // Entomofauna. Zeitschrift für Entomologie. – 1998. – Bd. 19. – no. 2. – S. 33–44.

Anikin, V.V. Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis 150 years later: changes and additions. Part 8. Gracillarioidea (Insecta, Lepidoptera) / V.V. Anikin, S.A. Sachkov, V.V. Zolotuhin // Atlanta. – 2004. – Bd. 35. – no. 1/2. – P. 141–151.

Aoyama, H. Changing leaf geometry provides a refuge from a parasitoid for a leaf miner / H. Aoyama, I. Ohshima // Zoological Science. – 2019. – Vol. 36. – P. 31–37.

Applebaum, S.W. Density-dependent physiological phase in insects / S.W. Applebaum, Y. Heifetz // Annual Review of Entomology. – 1999. – Vol. 44. – P. 317–341.

Arru, G.M. I più importanti Insetti minatori della foglie di Pioppo nell' Italia settentrionale / G.M. Arru // Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura. (Ser. II) – 1966. – Vol. 8. – P. 41–74.

Askew, R.R. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain / R.R. Askew, M.R. Shaw // Biological Journal of the Linnean Society. – 1974. – Vol. 6. – P. 289–335.

Askew, R.R. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors / R.R. Askew, M.R. Shaw // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1979a. – Vol. 67. – P. 31–49.

Askew, R.R. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 2. Biology of the parasite species / R.R. Askew, M.R. Shaw // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1979b. – Vol. 67. – P. 51–64.

Askew, R.R. The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls / R.R. Askew // Journal of animal ecology. – 1980. – Vol. 49. – P. 817–829.

Askew, R.R. Parasitoid communities: their size, structure, and development / R.R. Askew, M.R. Shaw // Insect Parasitoids. J. Waage, D. Greathead (eds.). – London: Acad. Press, 1986. – P. 225–264.

Assing, V. Freude-Harde-Lohse-Klausnitzer. Die Käfer Mitteleuropas. Band 4. Staphylinidae I (exklusive Aleocharinae, Pselaphinae und Scydmaeninae). Zweite neubearbeitete Auflage. / V. Assing, M. Schülke. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 2012. – 560 s.

Auerbach, M.J. Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak / M.J. Auerbach // Ecology. – 1991. – Vol. 72. – P. 1599–1608.

Auerbach, M. Occurrence and performance of the aspen blotch miner, *Phyllonorycter salicifoliella*, on three host-tree species / M. Auerbach, J.D. Alberts // Oecologia. – 1992. – Vol. 89. – P. 1–9.

Auerbach, M. Responses of leaf miners to atypical leaf production / M. Auerbach, D. Simberloff // Ecological Entomology. – 1984. – Vol. 9. – P. 361–367.

Auerbach, M. Rapid leaf-miner colonization of introduced trees and shifts in sources of herbivore mortality / M. Auerbach, D. Simberloff // Oikos. – 1988. – Vol. 52. – P. 41–50.

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

Auerbach, M.J. Minor miners and major miners: population dynamics of leaf-mining Insects / M.J. Auerbach, E.F. Connor, S. Mopper // Population dynamics. New Approaches and Synthesis. N. Cappuccino, P. Price (ed.). – New York: Academic Press, 1995. – P. 83–110.

Ayabe, Y. Benefits of repeated mine trackings by a parasitoid when the host leafminer has a fortuitous feeding pattern / Y. Ayabe, M. Tuda, A. Mochizuki // Animal Behaviour. – 2008. – Vol. 76. – P. 1795–1803.

Ba-Angood, S.A.S. On the biology and food preference of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Gracillariidae, Lepidoptera) in PDR of Yemen / S.A.S. Ba-Angood // Zeitschrift für angewandte Entomologie. – 1978. – Bd. 86. – S. 53–57.

Babmorad, M. Pests associated with poplar clones and species in Karaj / M. Babmorad, S.E. Sadeghi // Iranian Journal of Forest and Range Protection Research. – 2004. – Vol. 2. – no. 1. – P. 1–23.

Baird, A.B. Some notes on the natural control of the sawfly and casebearer in Brunswick in 1922 / A.B. Baird // Proceedings of the Acadian Entomological Society, Nova Scotia. – 1923. – Vol. 8. – P. 158–171.

Baltensweiler, W. Tracing the influence of larch-bud-moth insect outbreaks and weather conditions on larch tree-ring growth in Engadine (Switzerland) / W. Baltensweiler, U.M. Weber, P. Cherubini // Oikos. – 2008. – Vol. 117. – P. 161–172.

Barbosa, P. Insect outbreaks / P. Barbosa, J.C. Schultz (eds.). – London: Academic Press Inc. LTD, 1987. – 578 p.

Barnes, A.I. Density-dependent in the mealworm beetle *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae): cuticular melanization is an indicator of investment in immunity / A.I. Barnes, M.T. Siva-Jothy // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 2000. – Vol. 267. – P. 177–182.

Barrett, B.A. Temporal distribution of *Phyllonorycter elmaella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its major parasitoid *Pnigalio flavipes* (Hymenoptera: Eulophidae), in Washington apple orchards / B.A. Barrett, J.F. Brunner // Environmental Entomology. – 1990. – Vol. 19. – no. 2. – P. 362–369.

Baufeld, P. Variance of the injury effects by leafminers in apple orchards and determination of flexible economic thresholds / P. Baufeld, B. Freier // Acta phytopathologica et entomologica Hungarica. – 1992. – Vol. 27. – no. 1–4. – P. 89–96.

Beguinet, J. *Phyllonorycter issikii*: une nouvelle espèce de micro-Lépidoptère en cours d'installation en France / J. Beguinet // Revue scientifique Bourgogne-Nature. – 2016. – Vol. 24. – P. 97–99.

Beacher, J.H. Studies of pistol case-bearer parasites / J.H. Beacher // Annals of the entomological society of America. – 1947. – Vol. VXL. – no. 3. – P. 530–544.

Bell, M.R. Cotton leafperforator (Lepidoptera: Lyonetiidae): effect of two microbial insecticides on field populations / M.R. Bell, C.L. Romine // Journal of Economic Entomology. – 1982. – Vol. 75. – P. 1140–1142.

Belokobyl'skij S.A., Samartsev K.G., Il'inskaya A.S. (eds). Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume 2. Aprocrita: Parasitica // Proceedings of the Zoological Institute RAS, 2019. – Supplement 8. – 594 p.

Benoit, P. The effects of defoliation by larch casebearer on the radial growth of Tamarack / P. Benoit, R. Blais // The Forestry Chronicle. – 1988. – Vol. 64. – P. 190–192.

Benz, G. Negative Rückkopplung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* Guenee (Lep., Tortricidae) / G. Benz // Zeitschrift für angewandte Entomologie. – 1974. – Bd. 76. – S. 196–228.

Bergelson, J. The effects of foliage damage on casebearing moth larvae, *Coleophora serratella*, feeding on birch / J. Bergelson, S. Fowler, S. Hartley // Ecological Entomology. – 1986. – Vol. 11. – P. 241–250.

Berryman, A.A. Dynamics of forest insect populations / A.A. Berryman. – New York: Plenum Press, 1988. – 603 p.

Beyarslan, A. A faunal study of the subfamily Doryctinae in Turkey (Hymenoptera: Braconidae) / A. Beyarslan // Turkish Journal of Zoology. – 2015. – Vol. 39. – P. 126–143.

Beyarslan, A. Checklist of Turkish Doryctinae (Hymenoptera, Braconidae) / A. Beyarslan // Linzer Biologische Beiträge. – 2017. – Vol. 49. – no. 1. – P. 415–440.

Body, M. Hypermetamorphosis in a leaf-miner allows insects to cope with a confined nutritional space / M. Body, V. Burlat, D. Giron // Arthropod – Plant Interactions. – 2015. – Vol. 9. – P. 75–84.

Bouček, Z. A study of Central European Eulophidae, I: Eulophinae (Hymenoptera) / Z. Bouček // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1959a. – Vol. 33. – P. 117–170.

Bouček, Z. A study of central European Eulophidae II: *Diaulinopsis* and *Cirrospilus* (Hymenoptera) / Z. Bouček // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1959b. – Vol. 33. – P. 171–194.

Bouček, Z. Studies of European Eulophidae IV: *Pediobius* Walk and two allied genera (Hymenoptera) / Z. Bouček // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1965. – Vol. 36. – P. 5–90.

Bouček, Z. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae) / Z. Bouček, R.R. Askew // Index of Entomophagous Insects. N 3. – Paris, 1968. – 260 p.

Bousfield, W.E. Potential for larch casebearer defoliation in the Northern Region – 1972. Insect and Disease report. USDA Forest Service. Northern Region. / W.E. Bousfield. – Missoula. Montana. – 1972. – N 72 – 6. – 4 p.

Bousfield, W.E. Parasites of the larch casebearer in Montana, Idaho, and Washington / W.E. Bousfield, R.C. Lood // Environmental Entomology. – 1973. – Vol. 2. – P. 212–213.

Boyd, M.A. Historic declines in growth portend trembling aspen death during a contemporary leaf miner outbreak in Alaska / M.A. Boyd, L.T. Berner, A.C. Foster, S.J. Goetz, B.M. Rogers, X.J. Walker, M.C. Mack // Ecosphere. – 2021. – Vol. 12. – no. 6. – E03569.

Brown, A.W.A. Annual report of the Forest Insect Survey 1941 / A.W.A. Brown // Canadian Department of Agriculture. Division of Entomology. Science Service. – 1942. – P. 10–11.

Bradshaw, C.J.A. Detailed assessment of the reported economic costs of invasive species in Australia / C.J.A. Bradshaw, A.J. Hoskins, P.J. Haubrock, R.N. Cuthbert, C. Diagne, B. Leroy, L. Andrews, B. Page, P. Cassey, A.W. Sheppard, F. Courchamp // NeoBiota. – 2021. – Vol. 67. – P. 511–550.

Bryant, D.G. Defoliation of white birch by the birch casebearer, *Coleophora fuscedinella* (Lepidoptera: Coleophoridae) / D.G. Bryant, A.G. Raske // The Canadian Entomologist. – 1975. – Vol. 107. – P. 217–223.

Buckler, W. A few remarks on some Swiss Lepidoptera / W. Buckler // The Entomologist's Monthly Magazine. – 1876–1877. – Vol. 8. – P. – 57–62.

Bultman, T.L. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation on abscission / T.L. Bultman, S.H. Faeth // Oecologia. – 1986a. – Vol. 69. – P. 117–120.

Bultman, T.L. Effect of within-leaf density and leaf size on pupal weight of a leaf-miner, *Cameraria* (Lepidoptera: Gracillariidae) / T.L. Bultman, S.H. Faeth // The Southwestern Naturalist. – 1986b. – Vol. 31. – P. 201–206.

Buszko, J. Rapid expansion of *Phyllonorycter issikii* (Mats.) (Lep. Gracillariidae) in Poland / J. Buszko, A. Mazurkiewicz // The SEL XIth European Congress of Lepidopterology. Malle (Belgium) 22–26 March 1998. Programme and abstracts. List of participants. – 1998. – P. 37.

Buszko, J. Studies on the mining Lepidoptera of Poland. X. Mining Lepidoptera of Toruń and surrounding areas / J. Buszko // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1990. – Vol. 33 – P. 367–452.

Buszko, J. Invasive species of Lithocolletinae in Europe and their spreading (Gracillariidae) / J. Buszko, H. Šefrova, Z. Laštůvka // XIIth European Congress of Lepidopterology. Białowieża (Poland). 29 May – 2 June 2000. Programme and abstracts. List of participants. – 2000. – P. 22–23.

Bylund, H. Long-term dynamics of leaf miners, *Eriocrania* spp., on mountain birch: alternate year fluctuations and interaction with *Epirrita autumnata* / H. Bylund, O. Tenow // Ecological entomology. – 1994. – Vol. 19. – P. 310–318.

Capek, M. Verzeichnis der Parasiten, die aus schädlichen Insekten an VULH in Banská Stianica erzogen wurden. Teil III. Wirte von Ichneumoniden (Ichneumonidae) Chalcididen (Chalcidoidea), Proctotrupiden (Proctotrupeoidea) und Bethyliden (Bethylidae) (Hym.) / M. Capek // Vedecké Práce VUHL, Banská Stianica. – 1963. – T. 4. – S. 239–272.

Caradja, A. Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Mikrolepidopteren des palaearktischen Faunengebietes nebst Beschreibung neuer Formen. III Teil / A. Caradja // Deutsche Entomologische Zeitschrift “Iris”. – 1920. – Bd. 34. – S. 75–179.

Catford, J.A. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework / J.A. Catford, R. Jansson, C. Nilsson // Diversity and Distributions. – 2009. – Vol. 15. – P. 22–40.

Cebeci, H.H. Preliminary notes on pupal parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Belgrade and Istanbul / H.H. Cebeci, C. Markovic, G. Grabenweger, H. Ayberk, J. Dobrosavljevic, M. Goltas, A. Stojanovic // Fresenius Environmental Bulletin. – 2018. – Vol. 27. – no. 10. – P. 7122–7124.

Chambers, V.T. Micro-Lepidoptera / V.T. Chambers // The Canadian Entomologist. – 1874. – Vol. 6. – P. 74–75.

Chen, J. Leaf miner-induced morphological, physiological and molecular changes in mangrove plant *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh / J. Chen, Z.-J. Shen, W.-Z. Lu, X. Liu, F.-H. Wu, G.-F. Gao, Y.-L. Liu, C.-S. Wu, C.-L. Yan, H.-Q. Fan, Y.-H. Zhang, H.-L. Zheng // Tree Physiology OO. – 2016. – doi:10/1093/treephys/tpw097

Chen, T. A checklist of gymnosperm-feeding leafminers (Arthropoda, Insecta) in North America and Europe / T. Chen, X. Dai, C. Eisen // Biodiversity Data Journal. – 2022. – Vol. 10. – E91313.

Chien, C.C. Appearance and life history of *Neochrysocharis formosa* (Hymenoptera: Eulophidae) / C.C. Chien, S.C. Ku // Formosan Entomologist. – 2001. – Vol. 21. – no. 4. – P. 383–393.

Clausen, C.P. Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review. USDA. Agriculture Handbook. No. 480. / Clausen C.P. – 1978. – 545 p.

Clemens, B. Micro-Lepidopterous larvae. Notes on a few species, the imagoes of which are probably undescribed / B. Clemens // Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia. – 1861. – Vol. 1. – no. 4. – P. 75–369.

Cody, J.B. The rate spread of *Agathis pumila* (Ratz.) and its interaction with *Epilampsis laricinellae* (Ratz.). M.Sc. (F.) Thesis. / J.B. Cody. – The University of Michigan, 1963. – 31 p.

Cody, J.B. The hymenopterous parasites *Agathis pumila* (Braconidae) and *Epilampsis laricinellae* (Eulophidae) on the larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in the northern lake states / J.B. Cody, F.B. Knight, S.A. Graham // The Michigan Entomologist. – 1967. – Vol. 1. – no. 4. – P. 159–167.

Common, I.F.B. The oak leaf-miner, *Phyllonorycter messaniella* (Lepidoptera: Gracillariidae) established in Australia / I.F.B. Common // Journal of the Australian entomological Society. – 1977. – Vol. 15. – P. 471–476.

Condrashoff, S.F. Bionomics of the aspen leaf miner, *Phyllocnistis populiella* Cham. (Lepidoptera: Gracillariidae) / S.F. Condrashoff // The Canadian Entomologist. – 1964. – Vol. 96. – no. 6. – P. 857–874.

Connor, E.F. Colonization, survival, and causes of mortality of *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on four species of host plants / E.F. Connor // Ecological Entomology. – 1991. – Vol. 16. – P. 315–322.

Connor, E.F. Density-related mortality in *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) at epidemic and endemic densities / E.F. Connor, M.W. Beck // Oikos. – 1993. – Vol. 66. – P. 515–525.

Connor, E.F. The evolution and adaptive significance of leaf-mining habit / E.F. Connor, M.P. Taverner // *Oikos*. – 1997. – Vol. 79. – P. 6–25.

Connor, E.F. Effects of the light environment on oviposition preference and survival of leaf-mining moth, *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae), on *Quercus alba* L. / E.F. Connor // *Ecological Entomology*. – 2006. – Vol. 31. – P. 179–184.

Connor, E.F. The effects of host plant phenology on the demography and population dynamics of the leaf-mining moth, *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) / E.F. Connor, R.H. Adams-Manson, T.G. Carr, M.W. Beck // *Ecological Entomology*. – 1994. – Vol. 19. – P. 111–120.

Corley, M.F.V. Miscellaneous additions to the Lepidoptera of Portugal (Insecta: Lepidoptera) / M.F.V. Corley, E. Maravalhas, J. Passos de Carvalho // *SHILAP Revista de Lepidopterología*. – 2006. – Vol. 34. – P. 407–427.

Cornelissen, T. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants / T. Cornelissen, P. Stiling // *Basic and applied ecology*. – 2008. – Vol. 9. – P. 67–77.

Cornell, H.V. Endophagy-ectophagy ratios and plant defense / H.V. Cornell // *Evolutionary Ecology*. – 1989. – Vol. 3. – P. 64–76.

Cornell, H.V. Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders / H.V. Cornell, B.A. Hawkins // *American Naturalist*. – 1993. – Vol. 141. – no. 6. – P. 847–865.

Crystal-Ornelas, R. Economic costs of biological invasions within North America / R. Crystal-Ornelas, E.J. Hudgins, R.N. Cuthbert, P.J. Haubrock, J. Fantle-Lepczyk, E. Angulo, A.M. Kramer, L. Ballesteros-Mejia, B. Leroy, B. Leung, E. López- López, C. Diagne, F. Courchamp // *NeoBiota*. – 2021. – Vol 67. – P. 485–510.

Cuni y Martorell, M. Datos para una flora de los insectos de Cataluña / M. Cuni // *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*. – 1881. – T. 10. – P. 433–461.

Cuthbertson, G.S. *Anystis baccarum*: an important generalist predatory mite to be considered in apple orchard pest management strategies / G.S. Cuthbertson, B.-L. Qiu, A.K. Murchie // *Insect*. – 2014. – Vol. 5. – P. 615–628.

DAISIE – Inventory of alien invasive species in Europe // URL: <http://www.europe-alien.org>

Dantas, J. A comprehensive review of the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) – A major pest for the coffee crop in Brazil and others neotropical countries / J. Dantas, I.O. Motta, L.A. Vidal, E.F.M.B. Nascimento, J. Bilio, J.M. Pupe, A. Veiga,

C. Carvalho, R.B. Lopes, T.L. Rocha, L.P. Silva, J.R. Pujol-Luz, E.V.S. Albuquerque // Insects. – 2021. – Vol. 12. – 1130.

Davis, D.R. Biology and systematic of the North American *Phyllonorycter* Leafminers on Salicaceae, with a synoptic catalog of the palearctic species (Lepidoptera: Gracillariidae). Smithsonian contributions to zoology / D.R. Davis, G. Deschka. – Washington: Smithsonian Institution Press, 2001. – No 614. – 100 p.

De Dalla Torre, C.G. Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Volumen V: Chalcididae et Proctotrupidae / C.G. De Dalla Torre. – Leipzig: Engelmann. – 1898. – 598 p.

De Gaulle, J. Catalogue systématique et biologique des hyménoptères de France / J. De Gaulle // La Feuille des Jeunes Naturalistes: Revue Mensuelle d'Histoire Naturelle. – Paris. – 1907. – № 444. – P. 235–240.

De Prins, W. Catalogus van de Belgische Lepidoptera. Vlaamse Vereniging voor Entomologie. / W. De Prins. Entomobrochure 9. – 2016. – 281 p.

DeLeon, D. An outbreak of needle miner, *Epinotia meritana*, in white fir (Lepidoptera: Olethreutidae) / D. DeLeon // Pan-Pacific Entomologist. – 1939. – Vol. 15. – no. 2. – P. 89–90.

Delucchi, V.L. *Lithocolletis messaniella* Zeller (Lep. Gracilariidae): analysis of some mortality factors with particular reference to its parasite complex / V.L. Delucchi // Entomophaga. – 1958. – T. 3. – no. 3. – P. 203–270.

Denton, R.E. The larch casebearer in Idaho – a new defoliator record for western forests / R.E. Denton // Report of USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. (INT-51). – 1958. – 6 p.

Denton, R.E. Establishment of *Agathis pumila* (Ratz.) for control of larch casebearer, and notes on native parasitism and predation in Idaho / R.E. Denton. // Report of USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station Ogden, Utah. (INT-164). – 1972. – 6 p.

Denton, R.E. Larch casebearer in western larch forests / R.E. Denton // USDA, Forest Service. General Technical Report. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, Utah. (INT-55), July, 1979. – 1979. – 62 p.

Denton, R.E. Low-volume application of malathion by helicopter for controlling larch casebearer / R.E. Denton, S. Tunnock // Journal of Economic Entomology. – 1968. – Vol. 61. – no. 2. – P. 582–583.

Denton, R.E., Tunnock S. Larch casebearer in western larch forests. / R.E. Denton, S. Tunnock // USDA Forest Service. Forest Pest Leaf l. 96. – 1972. – 8 p.

Deschka, G. Schmetterlinge als Einwanderer / G. Deschka // Einwanderer – Neue Tierarten erobern Österreich. Stapfia 37 zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseum N.F. – 1995. – Bd. 84. – S. 77–128.

Diagne, C. The economic costs of biological invasions in Africa: a growing but neglected threat? / C. Diagne, A.J. Turbelin, D. Moodley, A. Novoa, B. Leroy, E. Angulo, T. Adamiy, C.A.K.M. Dia, A. Taheri, J. Tambo, G. Dobigny, F. Courchamp // NeoBiota. – 2021. – Vol. 67. – P. 11–51.

Distribution maps // European Forest Genetic Resources Programme // URL: <http://www.euforgen.org/distribution-maps>

Dobronosov, V. New Data on Invasive Species of Lepidoptera in the Territory of the Republic Northern Ossrtia-Alania / V. Dobronosov // EC Veterinary Science. – 2019. – Vol. 4. – no. 4. – P. 222–225.

Dobrosavljevic, J. Contribution to the knowledge of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia / J. Dobrosavljevic, Č. Markovic, A. Stojanovic // Acta entomologica. – 2018. – Vol. 23. – no. 1. – P. 25–32.

Doner, M.H. Hymenopterous parasites of *Coleophora pruniella* Cl., and parasites recorded from other species of *Coleophora* / M.H. Doner // Annals of the entomological society of America. – 1936. – Vol. XXIX. – no. 2. – P. 224–244.

Doorenweerd, C., Explosieve verspreiding van de lindevouwmot: nu ook in Nederland? / C. Doorenweerd, B. van As, J. Scheffers // Entomologische Berichten. – 2014. – Bd. 74. – no. 3. – P. 111–114.

Dowden, P.B. Recently introduced parasites of three important forest insects / P.B. Dowden // The Entomological Society of America. – 1934. – Vol. 27. – no. 1–4. – P. 599–603.

Dowden, P.B. Parasites and predators of forest insects liberated in the United States through 1960 / P.B. Dowden. – Agriculture Handbook. – July 1962. – no. 226. – 70 p.

Dowden, P.B. European parasites of *Rhyacionia buoliana* (Schiff.), *Coleophora laricella* Hbn. and *Phyllotoma nemorata* (Fall.) / P.B. Dowden, P.A. Berry // Journal of Economic Entomology. – 1938. – Vol. 31. – no. 3. – P. 459–460.

Dutcher, J.D. Bionomics and control of *Lithocolletis blancardella* in Michigan / J.D. Dutcher, A.J. Howitt // Journal of Economic Entomology. – 1978. – Vol. 71. – P. 736–738.

Eckstein, K. Die Schmetterlinge Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie und wirtschaftlichen Bedeutung. 5 Band. Die Kleinschmetterlinge Deutschlands / K. Eckstein. – Stuttgart: K.G. Lutz Verlag, 1933. – 223 s.

Edmunds, R. *Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963. Miner matters – September 2005 / R. Edmunds, J. Langmaid // British Leafminers. By Rob Edmunds etc. England. URL: <http://www.leafmines.co.uk/html/newsletter23.htm>

Eidmann, H.H. Ökologische und physiologische Studien über die Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hbn. / H.H. Eidmann // Studia forestalia Suecica. – Stockholm: Skogshögskolan, 1965. – no. 32. – 226 s.

Eidt, D.C. The life history, parasites, and economic status of the larch shoot moth, *Argyresthia laricella* Kft. (Lepidoptera, Yponomeutidae), and comparisons with *A. laevigatella* H.-S. / D.C. Eidt, W.L. Sippell // The Canadian Entomologist. – 1961. – Vol. XCIII. – P. 7–24.

Elliott, K.R. First record of the larch casebearer in Manitoba / K.R. Elliott, V. Hildahl // Bi-monthly research notes. – 1966. – Vol. 22. – no. 4. – P. 3–4.

Engelbrecht, L. Leafminer caterpillars and cytokinins in the “green islands” of autumn leaves / L. Engelbrecht, U. Orban, W. Heese // Nature. – 1969. – Vol. 233. – P. 319–321.

Erdős, J. Eulophidae hungaricae indscriptae / J. Erdős // Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici (s.n.). – 1954. – Vol. 5. – P. 323–366.

Erdős, J. Additamenta ad cognitionem faunae Chalcidoidarum in Hungaria et regionibus finitimis. VI. 19. Eulophidae / J. Erdős // Folia Entomologica Hungarica (s.n.). – 1956. – Vol. 9. – no. 1. – P. 1–64.

Erickson, R.D. Larch casebearer in British Columbia 1966–1984 / R.D. Erickson. – Report. Canadian Forestry Service. Pacific Forest Research Centre. Victoria, B.C. Forest Insect & Disease Survey. (85–1). – 1985. – 29 p.

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.

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.

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. – 2025. – Vol. 34. – no. 1. – P. 109–115.

Esper, J. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects / J. Esper, U. Büntgen, D.C. Frank, D. Nievergelt, A. Liebhold // Proceedings of the Royal Society B: Biological Science. – 2007. – Vol. 274. – P. 671–679.

Ezcurra, E. Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) / E. Ezcurra, J.C. Gomez, J. Becerra // Oecologia. – 1987. – Vol. 72. – P. 479–480.

Faeth, S.H. Invertebrate predation of leaf-miners at low densities / S.H. Faeth // Ecological Entomology. – 1980. – Vol. 5. – P. 111–114.

Faeth, S.H. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities / S.H. Faeth, D. Simberloff // Ecology. – 1981a. – Vol. 62. – no. 3. – P. 620–624.

Faeth, S.H. Experimental isolation of oak host plants: effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects / S.H. Faeth, D. Simberloff // Ecology. – 1981b. – Vol. 62. – no. 3. – P. 625–635.

Faeth, S.H. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: Effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves / S.H. Faeth, S. Mopper, D. Simberloff // Oikos. – 1981a. – Vol. 37. – P. 238–251.

Faeth, S.H. Early leaf abscission: a neglected source of mortality for folivores / S.H. Faeth, E.F. Conner, D. Simberloff // American Naturalist. – 1981b. – Vol. 117. – P. 409–415.

Faeth, S.H. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels / S.H. Faeth // Ecology. – 1985. – Vol. 66. – no. 3. – P. 870–875.

Faeth, S.H. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant / S.H. Faeth // Ecology. – 1986. – Vol. 67. – no. 2. – P. 479–494.

Faeth, S.H. Interacting effects of increased tannin levels on leaf-mining insects / S.H. Faeth, T.L. Bultman // Entomologia experimentalis et applicata. – 1986. – Vol. 40. – no. 1–3. – P. 297–301.

Faeth, S.H. Community structure and folivorous insect outbreaks: the roles of vertical and horizontal interactions / S.H. Faeth // Insect outbreaks. Barbosa P., Schultz J.C. (eds.). – New York: Academic press. – 1987. – P. 135–171.

Faeth, S.H. Fungal endophytes in oak trees: long-term patterns of abundance and associations with leafminers / S.H. Faeth, K.E. Hammon // Ecology. – 1997a. – Vol. 78. – no. 3. – P. 810–819.

Faeth, S.H. Fungal endophytes in oak trees: experimental analyses of interactions with leafminers / S.H. Faeth, K.E. Hammon // Ecology. – 1997b. – Vol. 78. – no. 3. – P. 820–827.

Faeth, S.H. Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): consequences and causes / S.H. Faeth // Journal of Animal Ecology. – 1990a. – Vol. 59. – P. 569–586.

Faeth, S.H. Structural damage to oak leaves alters natural attack on a leafminer / S.H. Faeth // Entomologia experimentalis et applicata. – 1990b. – Vol. 57. – P. 57–63.

Faeth, S.H. Effect of oak leaf size on abundance, dispersion, and survival of the leafminer *Cameraria* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae) / S.H. Faeth // Environmental Entomology. – 1991a. – Vol. 20. – no. 1. – P. 196–204.

Faeth, S.H. Novel aspects of host tree resistance to leafminers / S.H. Faeth // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. General Technical Report NE-153. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. – 1991b. – P. 219–239.

Fairushina, L.S. *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) in Moscow / L.S. Fairushina, S.N. Volkov // Invasive dendrophilous organisms: challenges and protection operations. – Pushkino: VNIILM. – 2020. – P. 75–82.

Fazekas, I. Systematisches und synonymisches Verzeichnis der Microlepidopteren Ungarns (Lepidoptera: Microlepidoptera) / I. Fazekas // Folia historic-naturalia Musei Matraensis. – 2002. – Bd. 26. – S. 289–327.

Fazekas, I. Microlepidotera Pannoniae meridionalis, VIII. Data to the knowledge of micro-moths from Dombóvár, No 3 (SW Hungary) (Lepidoptera) / I. Fazekas, A. Schreurs // Natura Somogyiensis. – 2010. – Vol. 17. – P. 273–292.

Fazekas, I. Microlepidotera Pannoniae meridionalis, X. Data to the knowledge of micro-moths from Dombóvár, No 3 (SW Hungary) (Lepidoptera) / I. Fazekas, A. Schreurs // Natura Somogyiensis. – 2014. – Vol. 24. – P. 179–196.

Feeny, P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars / P. Feeny // Ecology. – 1970. – Vol. 51. – no. 4. – P. 565–581.

Ferracini, C. Evaluation of the community of native eulophid parasitoids on *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic in urban areas / C. Ferracini, A. Alma // Environmental Entomology. – 2007. – Vol. 36. – no. 5. – P. 1147–1153.

Fescemyer, H.W. The relationship between population density, juvenile hormone esterase and phase variation in larvae of the migrant insect, *Anticarsia gemmatilis* Hübner / H.W. Fescemyer, A.M. Hammond // Journal of Insect Physiology. – 1988. – Vol. 34. – P. 29–35.

Flavell, T.H. Reevaluation of larch casebearer parasites in casebearer-infested stands of region I. / T.H. Flavell // Report of USDA Forest Service. Forest Insect & Disease Management. (79–3). January 1979. – 1979. – 4 p.

Fletcher, J. Insects injurious to Ontario crops in 1905 / J. Fletcher // Annual Report of the Entomological Society of Ontario. – 1906. – N. 19. – P. 81–90.

Flowers, R. What's damaging Western Larch in Oregon? / R. Flowers, A. Kanaskie A. – Oregon Department of Forestry's Forest Health Program. Forest Health Note. July 2007. – 4 p.

Flügel, H.-J. Die Japanische Linden-Miniermotte *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) und weitere neozoische Miniermottennachweise aus Nordhessen (Lepidoptera: Gracillariidae) / H.-J. Flügel // Philippia. – 2011. – Bd. 15. – no. 1. – S. 37–44.

Freeman, T.N. Annotated keys to some Nearctic leaf-mining Lepidoptera on conifers / T.N. Freeman // The Canadian Entomologist. – 1967. – Vol. 99. – P. 419–435.

Freise, J.F. Parasitism of the horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae), in Serbia and Macedonia / J.F. Freise, W. Heitland, I. Toshevski // Anzeiger für Schädlingskunde. – 2002. – Vol. 75. – P. 152–157.

Fulmek, L. Parasitinsekten der Blattminierer Europas / L. Fulmek. – Den Haag: Dr. W. Junk, 1962. – 203 s.

Gagne, R.S. Seasonal occurrence and density of *Phyllonorycter* spp. (Lepidoptera: Gracillariidae) and major parasitoids in Missouri apple orchards / R.S. Gagne, B. Barrett // Environmental Entomology. – 1994. – Vol. 23. – P. 198–207.

Gaedike, R. Aktuelle Daten zur Kleinschmetterlingsfauna von Sachsen mit Hinweisen zu anderen Bundesländern (Lep.) IV / R. Gaedike, F. Graf, C. Kaiser, I. Landeck, H. Leutsch, M. Nuss, A. Stübner, S. Wauer // Entomologische Nachrichten und Berichte. – 2003. – Bd. 47. – no. 2. – S. 77–80.

Gaston, K.J. Changes in feeding habit as caterpillars grow / K.J. Gaston, D. Reavey, G.R. Valladares // Ecological Entomology. – 1991. – Vol. 16. – P. 339–344.

Geng, S. Effect of temperature on longevity and fecundity of *Phyllonorycter ringoniella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its oviposition model / S. Geng, C. Jung // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2017. – Vol. 20. – P. 1294–1300.

Gibb, J.A. Predation by tits and squirrels on the eucosmid *Ernarmonia conicolana* (Heyl.) / J.A. Gibb // Journal of Animal Ecology. – 1958. – Vol. 27. – P. 375–396.

Gibb, J.A. Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland Pine / J.A. Gibb, M.M. Betts // Journal of Animal Ecology. – 1963. – Vol. 32. – P. 489–533.

Gielis, C. De nederlandse namen van de kleine vlinders (microlepidoptera) in Nederland en België / C. Gielis, F. Groenen, M.C.M. Jansen, K.J. Huisman, J.C. Koster, T.S.T. Muus, E.J. van Nieukerker, M.J. van der Straten, J.H.H. Zwier. – 2009. – 47 p.

Giron, D. Cytokinin-mediated leaf manipulation by a leafminer caterpillar / D. Giron, W. Kaiser, N. Imbault, J. Casas // *Biology Letters*. – 2007. – Vol. 3. – P. 340–343.

Glerean, P. I Gracillariidae della collezione Usvelli (Lepidoptera) / P. Glerean, P. Triberti // *Gortania. Botanica, Zoologia*. – 2014. – Vol. 36. – P. 61–68.

Glushakova, A. Yeasts associated with mines on tree leaves in the urban areas / A. Glushakova, A. Kachalkin // *International Microbiology*. – 2023. – V. 26. – P. 1113–1121.

Goane, L. Preference and performance of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) on three citrus hosts: laboratory and field assessment / L. Goane, G. Valladeres, E. Willink // *Environmental Entomology*. – 2008. – Vol. 37. – no. 4. – P. 1025–1034.

Gokhman, V.E. Karyotypes of parasitic wasps of the family Eulophidae (Hymenoptera) attacking leaf-mining Lepidoptera (Gracillariidae, Gelechiidae) / V.E. Gokhman, Z.A. Yefremova, E.N. Yegorenkova // *Comparative Cytogenetics*. – 2014. – Vol. 8. – no. 1. – P. 31–41.

Goulson, D. Responses of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera, Noctuidae) to crowding-interactions with disease resistance, color phase and growth / D. Goulson, J.S. Cory // *Oecologia*. – 1995. – Vol. 104. – P. 416–423.

Grabenweger, G. Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans / G. Grabenweger, N. Avtzis, S. Girardoz, B. Hrasovec, R. Tomov, M. Kenis // *Agricultural and Forest Entomology*. – 2005a. – Vol. 7. – P. 291–296.

Grabenweger, G. Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: identification and impact assessment / G. Grabenweger, P. Kehrli, B. Schlick-Steiner, F. Stolz, S. Bacher // *JEN*. – 2005b. – Vol. 129. – no. 7. – P. 353–362.

Grabenweger, G. Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe / G. Grabenweger, P. Kehrli, I. Zweimüller, S. Augustin, N. Avtzic, D Grabenweger G., Kehrli P., Zweimüller I., Augustin S., Avtzic N., Bacher S., Freise J., Girardoz S., Guichard S., Heitland W., Lethmayer C., Stolz M., Tomov R., Volter L., Kenis M. S. Bacher, J. Freise, S. Girardoz, S. Guichard, W. Heitland, C. Lethmayer, M. Stolz, R. Tomov, L. Volter, M. Kenis // *Biological Invasions*. – 2010. – Vol. 12. – no. 8. – P. 2797–2813.

Graf, F. Aktuelle Daten zur Kleinschmetterlingsfauna von Sachsen mit Hinweisen zu anderen Bundesländern (Lep.) III. / F. Graf, H. Leutsch, M. Nuss, A. Stübner, S. Wauer // *Entomologische Nachrichten und Berichte*. – 2002. – Bd. 46. – S. 99–104.

Graham, A.R. The establishment of some imported parasites of the larch casebearer, *Haploptilia laricella* Hbn., in Ontario / A.R. Graham // *Annual Report of the Entomological Society of Ontario*. – 1943. – Vol. 74. – P. 48–52.

Graham, A.R. Developments in the control of the larch casebearer, *Coleophora laricella* Hbn. / A.R. Graham // Annual Report of Entomological Society of Ontario. – 1948. – Vol. 79. – P. 45–50.

Graham, M.W.R. de V. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera / M.W.R. de V. Graham // Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology. – 1987. – Vol. 55. – no. 1. – 392 p.

Green, T.A. Oviposition behavior of the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae) / T.A. Green, R.J. Prokopy // Journal of the New York Entomological Society. – 1991. – Vol. 99. – no. 4. – P. 654–663.

Gröbner, B.C. Response of native parasitoids to a range-expanding host / B.C. Gröbner, O.T. Lewis // Ecological Entomology. – 2008. – Vol. 33. – P. 453–463.

Gümüş, A. Poplar pest insects and their predators in Isparta province / A. Gümüş, M. Avci // Turkish Journal of Forestry. – 2015. – Vol. 16. – no. 2. – P. 111–129.

Györfi, J. Faunistische Angaben zur Kenntnis der Verbreitung der Chalcididen im Karpaten-Becken / J. Györfi // Fragmenta Faunistica Hungarica. – 1942. – T. V. – no. 1. – P. 9–16.

Györfi, J. Beiträge zur Kenntnis der Wirte von Schupfwespen / J. Györfi // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. – 1944. – Bd. 30. – S. 79–103.

Habermann, M. The larch casebearer and its host tree. II. Changes in needle physiology of the infested trees / M. Habermann // Forest ecology and management. – 2000. – Vol. 136. – P. 23–34.

Hagen, H.A. *Coleophora laricella* Hb. very injurious to *Larix europea*, in Massachusetts / H.A. Hagen // The Canadian Entomologist. – 1886. – Vol. 18. – no. 7. – P. 125–126.

Hammon, K.E. Ecology of plant – herbivore communities: a fungal component? / K.E. Hammon, S.H. Faeth // Natural toxins. – 1992. – Vol. 1. – P. 197–208.

Hansson, C. The entedontine genera *Achrysocharoides* Girault, *Chrysocharis* Förster and *Kratoysma* Boucek (Hymenoptera: Eulophidae) in the Oriental region / C. Hansson // Entomologica Scandinavica. – 1985a. – Vol. 16. – P. 217–226.

Hansson, C. Taxonomy and biology of the Palaearctic species of *Chrysocharis* Förster, 1856 (Hymenoptera: Eulophidae) / C. Hansson. – Entomologica Scandinavica (supplement) 26. – 1985b. – 130 p.

Hartley, S.E. Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects / S.E. Hartley, J.H. Lawton // Oecologia. – 1987. – Vol. 74. – P. 432–437.

Harvey, J.A. Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps / J.A. Harvey, E.H. Poelman, T. Tanaka // *Annual Review Entomology*. – 2013. – Vol. 58. – P. 333–351.

Haubrock, P. Economic costs of invasive alien species across Europe / P. Haubrock, A.J. Turbelin, R.N. Cuthbert, A. Novoa, N.G. Taylor, E. Angulo, L. Ballesteros-Mejia, T.W. Bodey, C. Capinha, C. Diagne, F. Essl, M. Golivets, N. Kirichenko, M. Kourantidou, B. Leroy, D. Renault, L. Verbrugge, F. Courchamp // *NeoBiota*. – 2021. – Vol. 67. – P. 153–190.

Hawkins, B.A. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects / B.A. Hawkins, J.H. Lawton // *Nature*. – 1987. – Vol. 326. – P. 788–790.

Hawkins, B.A. Foliar damage, parasitoids and indirect competition: a test using herbivores of birch / B.A. Hawkins // *Ecological Entomology*. – 1988. – Vol. 13. – P. 301–308.

Hawkins, B.A. Global patterns of parasitoid assemblage size / B.A. Hawkins // *Journal of animal ecology*. – 1990. – V. 59. – P. 57–72.

Hawkins, B.A. Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids / B.A. Hawkins, R.R. Askew, M.R. Shaw // *Ecological Entomology*. – 1990. – Vol. 15. – P. 275–280.

Hawkins, B.A. Species richness and population limitation in insect parasitoid-host systems / B.A. Hawkins, P. Gross // *The American Naturalist*. – 1992. – Vol. 139. – P. 417–423.

Hawkins, B.A. Relations among assemblage size, host specialization, and climatic variability in North American parasitoid communities / B.A. Hawkins, M.R. Shaw, R.R. Askew // *American Naturalist*. – 1992. – Vol. 139. – P. 58–79.

Hawkins, B.A. Pattern and process in host-parasitoid interactions / B.A. Hawkins. – Cambridge: University Press, 1994. – 190 p.

Hawkins, B.A. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations / B.A. Hawkins, H.V. Cornell, M.E. Hochberg // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78. – P. 2145–2152.

Heads, P.A. Tit predation on the holly leaf-miner: the effect of prickly leaves / P.A. Heads, J.H. Lawton // *Oikos*. – 1983. – Vol. 41. – P. 161–164.

Herard, F. Annotated list of the entomophagous complex associated with pear psylla, *Psylla pyri* (L.) (Hom.: Psyllidae) in France / F. Herard // *Agronomie*. – 1986. – Vol. 6. – no. 1. – P. 1–34.

Hering, E.M. Biology of the Leaf Miners. / E.M. Hering. – The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1951. – 520 p.

Hering, E.M. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln / E.M. Hering. – The Hague: Junk, 1957. – 1185 p.

Heringer, G. The economic costs of biological invasions in Central and South America: a first regional assessment / G. Heringer, E. Angulo, L. Ballesteros-Mejia, C. Capinha, F. Courchamp, C. Diagne, V.G. Duboscq-Carra, M.A. Nunez, R.D. Zenni // *NeoBiota*. – 2021. – Vol. 67. – P. 401–426.

Herrich-Schäffer, G.A.W. Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa zugleich als Text, Revision und Supplement zu Jakob Hübner's Sammlung europäischer Schmettetlinge. 5. Die Schaben und Federmotten. Regensburg. / G.A.W. Herrich-Schäffer. – 1855. – 394 s.

Herrick, G.W. Notes on the life-history of larch casebearer (*Coleophora laricella*) / G.W. Herrick // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1911. – Vol. 4. – no. 1. – P. 68–70.

Herrick, G.W. The larch casebearer. Agricultural Experiment Station of the College of Agriculture / G.W. Herrick. – New York. Bull. 322. – 1912. – P. 39–54.

Herting, B. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A. Host or prey / enemy. Volume VI. Lepidoptera, Part 1 (Microlepidoptera) / B. Herting. – Commonwealth Agricultural Bureaux. Commonwealth Institute of Biological Control, 1975. – 218 p.

Hesami, Sh. Checklist of Iranian Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) with one new genus and eight new species records / Sh. Hesami, S.M. Madjdzaden, A. Moeinadini, S. Shafiee, E. Yegorenkova // *Transactions American Entomological Society*. – 2018. – Vol. 144. – P. 359–388.

Hespenheide, H.A. Bionomics of leaf-mining insects / H.A. Hespenheide // *Annual review of entomology*. – 1991. – Vol. 36. – P. 535–560.

Heyden, L. Beiträge zur Kenntniss der Hymenopteren-Fauna der weiteren Umgegend von Frankfurt a. M. / L. von Heyden // *Bericht über die Senckenbergische naturforschende Gesellschaft in Frankfurt am Main*. – 1882–1883. – S. 238–254.

Hiermann, U. Neue sowie faunistisch interessante Nachweise von Schmetterlingen (Insecta: Lepidoptera) aus Vorarlberg (Austria occ.) und dem Fürstentum Liechtenstein / U. Hiermann, G. Frebe, T. Mayr // *Inatura – Forschung*. – 2017. – Vol. 44. – 13 S.

Hill, A.R. The biology of *Anthocoris nemorum* (L.) in Scotland (Hemiptera, Anthocoridae) / A.R. Hill // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. – 1957. – Vol. 109. – P. 379–394.

Hill, A.R. The seasonal distribution of *Anthocoris* spp. in Scotland (Hem., Cimicidae) in a deciduous wood in west Central Scotland / A.R. Hill // *The Entomologist's monthly magazine*. – 1977. – Vol. 113. – P. 139–146.

Hill, M.G. Susceptibility of *Scaevola taccada* (Gaertn.) Roxb. bushes to attack by the coccid *Icerya seychellarum* Westwood: the effects of leaf loss / M.G. Hill // Ecological Entomology. – 1980. – Vol. 5. – P. 345–352.

Hirao, T. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest / T. Hirao, M. Murakami // Ecological Research. – 2008. – Vol. 23. – no. 1. – P. 159–168.

Hlaváč, P. Updated list of the subfamily Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae) from Kazakhstan with some new records / P. Hlaváč, M. Kocian, O. Nakládal // Turkish Journal of Zoology. – 2016. – Vol. 40. – P. 1505–1529.

Holler, C. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data / C. Holler, C.W. Borgemeister, H. Haardt, W. Powell // Journal of Animal Ecology. – 1993. – Vol. 62. – no. 1. – P. 12–21.

Holling, C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism / C.S. Holling // The Canadian Entomologist. – 1959. – Vol. 91. – no. 7. – P. 385–398.

Hoy, M.A. Classical biological control of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae): theory, practice, art and science / Hoy M.A. Nguyen R. // Tropical Lepidoptera. – 1997. – Vol. 8. – Suppl. 1. – P. 1–19.

Hrubík, P. The non-indigenous insect pests of woody plants in city environment conditions in Slovakia / P. Hrubík, J. Kollár // Alien arthropods in south East Europe – crossroad of three continents. Proceeding of the international conference. University of Forestry, 19–21 September 2007, Sofia, Bulgaria. – 2007. – P. 88–94.

Hubault, E. Premieres etats de *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Lepidopt. Tineidae) / E. Hubault // Revue Francaise d'Entolologie. – 1948. – Vol. 14. – P. 203–208.

Huemer, P. Die Schmetterlinge Österreiches (Lepidoptera). Systematisches Verzeichnis mit Verbreitungsangaben für die einzelnen Bundesländer / P. Huemer, G. Tarmann. – Innsbruck, 1993. – 226 s.

Huemer, P. Schmetterlinge (Lepidoptera) / P. Huemer, W. Rabitsch // Neobiota in Österreich. Wien; Umweltbundesamt, 2002. – S. 354–362.

Huemer, P. Beitrag zur Kenntnis blattminierender Schmetterlinge (Lepidoptera) der Südoststeiermark, Österreich / P. Huemer, S. Erlebach // Beiträge zur Entomofaunistik. – 2003. – Bd. 4. – S. 107–113.

Huemer, P. Biodiversität von Schmetterlingen (Lepidoptera) im Gebiet des Naturparks Schlern / P. Huemer // Gredleriana. – 2007. – Vol. 7. – P. 233–306.

Huisman, K.J. Microlepidoptera in Nederland, vooral in 2007–2010 met een terugblik op 30 jaar faunistisch onderzoek / K.J. Huisman, J.C. Koster, T.S.T. Muus, E.J. van Nieukerken // Entomologische Berichten. – 2013. – Vol. 73. – no. 3. – P. 91–117.

Humphreys, F.R. A method for determination of starch in wood / F.R. Humphreys, J. Kelly // Analytica Chimica Acta. – 1961. – Vol. 24. – P. 60–70.

Ikemoto, H. The role of juvenile hormone in the density related color variation in larvae of *Cephonodes hylas* L. (Lepidoptera, Sphingidae) / H. Ikemoto // Applied Entomology and Zoology. – 1983. – Vol. 18. – P. 57–61.

Ishida, T.A. Differentiation and hybridization between *Quercus crispula* and *Q. dentata* (Fagaceae): insights from morphological traits, amplified fragment length polymorphism markers, and leafminer composition / T.A. Ishida, K. Hattori, H. Sato, M.T. Kimura // American Journal of Botany. – 2003. – Vol. 90. – no. 5. – P. 769–776.

Ismail, A.B. Interactions among Parasites of larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in Northern Idaho / A.B. Ismail, G.E. Long // Environmental Entomology. – 1982. – Vol. 11. – P. 1242–1247.

Itämies, J. Autumn predation of *Parus major* and *P. montanus* upon two leaf-mining species of *Lithocolletis* (Lepidoptera, Lithocolletidae) / J. Itämies, M. Ojanen // Annales Zoologici Fennici. – 1977. – Vol. 14. – P. 235–241.

Ivinskis, P. Alien insects and spiders species and species spreading naturally in Lithuania / P. Ivinskis, J. Rimšaitė, H. Ostrauskas, L. Taluntytė // 5th International Vilnius Conference. EURO Mini Conference “Knowledge-Based Technologies and OR Methodologies for Decisions of Sustainable Development”. September 30 – October 3, 2009, Vilnius, Lithuania. – 2009. – P. 451–455.

Jagsch, A. Populationsdynamik und Parasitenkomplex der Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hbn., im natürlichen Verbreitungsgebiet der Europäischen Lärche, *Larix decidua* Mill. / A. Jagsch // Zeitschrift für angewandte entomologie. – 1973. – Bd. 73. – no. 1. – S. 1–42.

Jaworski, T. Szrotówek lipowiaczek *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidopter, Gracillariidae) w Polsce / T. Jaworski // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). – 2009a. – 70 (1). – S. 89–91.

Jaworski, T. Kibitnikowate (Lepidoptera: Gracillariidae) rezerwatu “Skarpa Ursynowska” w Warszawie / T. Jaworski // Wiadomości Entomologiczne. – 2009b. – 28 (1). – S. 53–60.

Joannis, J. Observation sur l’hibernation en masse de *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Lep) / J. Joannis // Bulletin de la Société entomologique de France. – 1918. – № 9. – P. 150–152.

Jourdeuille, M.C. / M.C. Jourdeuille // Annales de la Societe Entomologique De France. – 1893. – V. 62. – P. CCXCIV.

Jung, W. Beiträge zur Kenntnis der Lärchenminiermotte (*Coleophora laricella* Hb.) / W. Jung // Zeitschrift für angewandte Entomologie. – 1942. – Bd. 29. – S. 475–517.

Juniper, B.E. Plant surfaces / B.E. Juniper, C.E. Jeffree. – London: Edward Arnold, 1983. – 93p.

Jurc, M. Lipin moljac miner (*Phyllonorycter issikii*) u Sloveniji / M. Jurc // Šumarski list. – 2012. – No 3–4. – S. 119–127.

Kaiser, C. Aktualisierungen und Neufunde von Blattrütenmotten aus Niedersachsen (Lep., Gracillariidae). Teil 2. / C. Kaiser, H.-J. van Loh // Melanargia. – 2007. – Bd. 19. – no. 2. – S. 93–96.

Kahn, D. Early leaf abscission and folivores: comments and considerations / D. Kahn, H.V. Cornell // American Naturalist. – 1983. – Vol. 122. – P. 428–432.

Kaltenbach, J.H. Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Ein nach Pflanzenfamilien geordnetes Handbuch sämtlicher auf den einheimischen Pflanzen bisher beobachteten Insekten / J.H. Kaltenbach. – Stuttgart: Julius Hoffmann, 1874. – 848 s.

Kamijo, K. Descriptions of five new species of Eulophinae from Japan and other notes / K. Kamijo // Insecta Matsumurana. – 1965. – Vol. 28. – no. 1. – P. 69–78.

Kamijo, K. Description of a new species of *Chrysocharis* Förster from Japan, with notes on two species (Hymenoptera: Eulophidae) / K. Kamijo // Akitu (new series). – 1977a. – Vol. 13. – P. 1–6.

Kamijo, K. Five new species of *Cotterellia* (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan / K. Kamijo // Kontyu. – 1977b. – Vol. 45. – no. 2. – P. 253–261.

Kamijo, K. Notes on *Pediobius* Walker (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan, with description of a new species / K. Kamijo // Kontyû. – 1986. – V. 54 (1). – P. 70–78.

Kamijo, K. A revision of *Citrostichus* and *Mischotetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae), with descriptions of a new genus and new species / K. Kamijo, E. Ikeda // Japanese Journal of Entomology. – 1997. – Vol. 65. – no. 3. – P. 562–582.

Karsholt, O. Kastaniemøllet: et kønt nyt skadedyr i Danmark / O. Karsholt, N.P. Kristensen // Dyr i natur og museum. – 2003. – Vol. 1. – S. 9–11.

Katô, M. The adaptive significance of leaf-mining pattern as an anti-parasitoid strategy: a theoretical study / M. Katô // Researches on Population Ecology. – 1985. – Vol. 27. – P. 265–275.

Keen, F.P. Insect enemies of western forests / F.P. Keen. – USDA Miscellaneous Publication. No. 273, 1952. – 280 p.

Kereši, T. Bolesti i štetocine u hortikulturi (Deo – štetocine u hortikulturi) / T. Kereši, R. Sekulić, A. Popović. – Novi Sad: Univerzitet u Novom Sadu. – 2016. – 226 s.

Kim, D.-S. Taxonomic review of the genus *Phyllonorycter* Hübner (Lepidoptera: Gracillariidae) in Korea / D.-S. Kim, B.-K. Byun // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 2017. – Vol. 20. – P. 1377–1386.

Kirichenko, N.I. Parasites as an important factor of population dynamics of *Lithocolletis populifoliella*, a serious pest of poplar species in the urban ecosystems of Siberia / N.I. Kirichenko // Second International Symposium on Biological Control of Arthropods. Poster Presentations. Davos, Switzerland. September 12–16, 2005. – 2005. – Vol. 3. – P. 3.

Kirichenko, N.I. From the east to the west: rapid range expansion of the lime leaf miner in Eurasia / N.I. Kirichenko, P. Triberti, S. Augustin, A. Roques, C. Lopez-Vaamonde // International LE STUDIUM conference “Invasive insects in a changing world”, 17–19 December 2014, Orleans, France. – 2014. – P. 19.

Kirichenko, N.I. From east to west across the Palearctic: phylogeography of the invasive lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) and discovery of a putative new cryptic species in East Asia / N.I. Kirichenko, P. Triberti, I. Ohshima, J. Haran, B.-K. Byun, H. Li, S. Augustin, A. Roques, C. Lopez-Vaamonde // PLoS ONE. – 2017a. – 12. – no. 2. – e0171104. – 22 p.

Kirichenko, N. Using herbarium data to understand the invasion history of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Gracillariidae) in the Palearctic / N. Kirichenko, P. Triberti, C. Lopez-Vaamonde // 20th European congress of Lepidopterology. April 24th – April 30th, 2017. Podgora, Croatia. Book of Abstracts. – 2017b. – P. 15.

Kirichenko, N. Invasive leafminers on woody plants: a global review of pathways, impact, and management / N. Kirichenko, S. Augustin, M. Kenis // Journal of Pest Science. – 2018. URL: <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1009-6>

Kirichenko, N. Exploring species diversity and host plant associations of leaf-mining micromoths (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Russian Far East using DNA barcoding / N. Kirichenko, P. Triberti, E. Akulov, M. Ponomarenko, S. Gorokhova, V. Sheiko, I. Ohshima, C. Lopez-Vaamonde // Zootaxa. – 2019a. – 4652. – no. 1. – P. 1–55.

Kirichenko, N.I. Past distribution of *Tilia*-feeding *Phyllonorycter* micromoth (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Russian Far East based on survey of historical herbarium / N.I. Kirichenko, E.N. Akulov, N.S. Babichev, I.A. Mikhailova, M.G. Ponomarenko, C. Lopez-Vaamonde // Far Eastern Entomologist. – 2019b. – N 390. – P. 19–32.

Kirichenko, N. Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia / N. Kirichenko, P.J. Haubrock, R.N. Cuthbert, E. Akulov, E. Karimova, Y. Shneyder, C. Liu, E. Angulo, C. Diagne, F. Courchamp // *NeoBiota*. – 2021. – Vol. 67. – P. 103–130.

Kirichenko, N. A native insect on a non-native plant: the phylogeography of the leafminer *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera: Gracillariidae) attacking the North American balsam poplar in North Asia / N.A. Kirichenko, M.A. Ryazanova, E.N. Akulov, S.V. Baryshnikova, A.A. Efremenko, K.V. Krutovsky, V.Ya. Kuzevanov, A.V. Selikhovkin, P.R. Shashnak, S.Yu. Sinev, P. Triberti, E.V. Zakharov, D.L. Musolin // *Forests*. – 2025. – 16. – 190. URL: <https://doi.org/10.3390/f16020190>

Kitamura, M. Among-tree variation in leaf traits and herbivore attacks in a deciduous oak, *Quercus dentata* / M. Kitamura, T. Nakamura, K. Hattori, T.A. Ishida, S. Shibata, H. Sato, M.T. Kimura // *Scandinavian journal of forest research*. – 2007. – Vol. 22. – P. 211–218.

Kiziroglu, I. Zur Kenntnis der Flieðermotte, *Gracilaria syringella* (F.) (Lepid., Gracillariidae) 3. Ökologia, Gradologie und Bekämpfung / I. Kiziroglu // *Zeitschrift für angewandte Entomologie*. – 1976. – Bd. 81. – S. 163–187.

Klemola, T. Performance of the cyclic autumnal moth, *Epirrita autumnata*, in relation to birch mast seeding / T. Klemola, S. Hanhimäki, K. Ruohomäki, J. Senn, M. Tanhuanpää, P. Kaitaniemi, H. Ranta, E. Haukioja // *Oecologia*. – 2003. – Vol. 135. – P. 354–361.

Knitschke, A. Über das Genus *Lithocolletis* / A. Knitschke // *Zeitschrift des Österreichischen Entomologischen Vereins*. – 1927. – Bd. 12. – S. 95–98.

Knyazev, S.A. Catalogue of Lepidoptera of Omsk Region (Russia). Microlepidoptera. Families: Eriocraniidae, Nepticulidae, Opostegidae, Adelidae, Prodoxidae, Incurvariidae, Psychidae, Tineidae, Roeslerstammiidae, Bucculatricidae, Gracillariidae, Yponomeutidae, Argyresthiidae, Plutelliidae, Acrolepiidae, Glyphipterigidae, Ypsolophidae, Lyonetiidae, Bedelliidae, Ethmiidae, Depressariidae, Elachistidae, Parametriotidae, Scythrididae, Chimabachidae, Cryptolechiidae, Oecophoridae, Batrachedridae, Coleophoridae, Momphidae, Blastobasidae, Autostichidae, Cosmopterigidae, Gelechiidae, Pterophoridae, Epermeniidae, Choreutidae, Galacticidae, Tortricidae, Pyralidae, Crambidae / S.A. Knyazev // *Acta Biologica Sibirica*. – 2022. – Vol. 8. – P. 17–87.

Koçak, A.Ö. Revised Checklist of the Lepidoptera of Turkey / A.Ö. Koçak, M. Kemal // *Priamus Serial Publication of the Centre for Entomological Studies Ankara*. – 2009. – Supplement. N 17. – 253 p.

Kolbas, A.P. Using different methods for the control of invasive phytophages in the Brest region / A.P. Kolbas, A.V. Sinchuk, N.V. Sinchuk // *Alien species of animals, fungi and plants in*

Belarus and neighboring countries. Book of abstracts of the 1st International Scientific Conference. Minsk, March 23, 2021. – Minsk: Belarusian State University. – 2021. – P. 20.

Kolbeck, H. Neue und bemerkenswerte Funde von Kleinschmetterlingen aus Bayern (Insecta: Lepidoptera) / H. Kolbeck, P. Lichtmannecker, H. Präse // Beiträge zur bayerischen Entomofaunistik. – 2005. – Bd. 7. – S. 151–158.

Kollár, J. The harmful entomofauna of woody plants in Slovakia / J. Kollár // Acta entomologica Serbica. – 2007. – Vol. 12. – no. 1. – P. 67–79.

Kollár, J. The mining species on woody plants of urban environments in the West Slovak area / J. Kollár, P. Hrubík // Acta entomologica Serbica. – 2009. – Vol. 14. – no. 1. – P. 83–91.

Kollár, J. Diversity of phyllophagous organisms on woody plants in the botanical garden in Nitra, Slovakia / J. Kollár, L. Donoval // Acta entomologica Serbica. – 2013. – Vol. 18. – no. 1/2. – P. 195–205.

Koricheva, J. Can parasitoids explain density patterns of *Eriocrania* (Lepidoptera: Eriocraniidae) miners in a polluted area? / J. Koricheva // Acta Œcologica. – 1994. – Vol. 15. – no. 3. – P. 365–378.

Kosheleva, O.V. The Hymenopterous parasitoids of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) from its native and invaded regions in Asian Russia / O.V. Kosheleva, S.A. Belokobylskij, N.I. Kirichenko // Diversity. – 2022. – 14. 707. URL: <https://doi.org/10.3390/d14090707>

Kosheleva, O.V. Eulophid wasps of the subfamily Tetrastichinae (Hymenoptera, Chalcidoidea) from the Khingan Reserve (Amur Province, Russia), with descriptions of new species of the genus *Aprostocetus* (subgenus *Ootetrastichus*) // Far Eastern Entomologist. – 2025. – № 515. – P. 1–15. URL: <https://doi.org/10.25221/fee.515.1>

Kostjukov, V.V. First record of the genus *Mischotetrastichus* Graham, 1987 (Hymenoptera, Eulophidae) from Georgia, Transcaucasia / V.V. Kostjukov, O.V. Kosheleva, G. Japoshvili // Euroasian entomological journal. – 2016. – Vol. 15. – no. 5. – P. 464–465.

Kovács, Z. The occurrence of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) and *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859), two invasive leafminer species in the fauna of Romania (Lepidoptera, Gracillariidae) / Z. Kovács, S. Kovács, C. Szabóky // Entomologica Romanica. – 2006. – Vol. 11. – no. 5–7. – P. 5–7.

Kozlov, M.V. The within-tree distribution of caterpillar mines / M.V. Kozlov, Y.G. Koricheva // Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees. General Technical Report NE-153. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. – 1991. – P. 240–255.

Kozlov, M.V. New records of Lepidoptera from the Arkhangelsk oblast of Russia / M.V. Kozlov, J. Kullberg, V.E. Zverev // *Entomologica Fennica*. – Vol. 30. – 2017. – P. 169–182.

Kozlovsky, S. Contribution à l'étude morphologique et biologique de *Phyllocnistis suffusella* Zell. et *Lithocolletis populifoliella* Tr. / S. Kozlovsky // ENEF, Ecole nationale des eaux et forêts. – 1955. – P. 261–278.

Krehan, H. Development of different introduced leaf miners on deciduous trees in Austria / H. Krehan, B. Perny // *Neobiota. From Ecology to Conservation*. 4th European conference on biological invasions. Book of abstracts. Vienna (Austria), 27–29 September 2006. – 2006. – P. 178.

Krulikowsky, L. Neues Verzeichnis der Lepidopteren des Gouvernements Kazan (östl. Russland) / L. Krulikowsky // *Deutsche entomologische Zeitschrift Iris*. – 1908. – Bd. 21. – no. 3. – S. 202–272.

Kukina, O. Expected harmfulness of gnawing phyllophagous insects in urban stands of Kharkiv city / O. Kukina, E. Kardash, I. Shvydenko // *Folia forestalia polonica. Series A – Forestry*. – 2021. – Vol 63. – no. 4. – P. 267–275.

Kullberg, J. Checklist of Finnish Lepidoptera – Suomen perhosten luettelo / J. Kullberg, A. Albrecht, L. Kaila, V. Varis // *Sahlbergia*. – 2002. – Vol. 6. – no. 2. – P. 45–190.

Kumata, T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae). Part I / T. Kumata // *Insecta matsumurana*. – 1963a. – Vol. 25. – no. 2. – P. 53–90.

Kumata, T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae). Part III / T. Kumata // *Insecta matsumurana*. – 1963b. – Vol. 26. – no. 2. – P. 69–88.

Kumata, T. Description of a new stem-miner of coniferous trees from Japan (Lepidoptera: Gracillariidae) / T. Kumata // *Insecta Matsumurana*. – 1964. – Vol. 27. – P. 31–34.

Kumata, T. Some Korean species of the subfamily Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera) / T. Kumata, H. Kuroko, K.T. Park // *Korean Journal of Plant Protection*. – 1983. – Vol. 22. – no. 3. – P. 213–227.

Kunimi, Y. Relationship of larval phase and susceptibility of the armyworm, *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) to a nuclear polyhedrosis virus and a granulosis virus / Y. Kunimi, E. Yamada // *Applied Entomology and Zoology*. – 1990. – Vol. 25. – P. 289–297.

Kurz, M.A. Neozoa in Salzburg (Insecta: Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera) / M.A. Kurz, P. Gros, M.E. Kurz, P. Pils, O. Stöhr // *Mitteilungen aus dem Haus der Natur*. – 2010. – Bd. 18. – S. 63–66.

Kuusik, A. Pisiliblikate (Microlepidoptera) ja nende kahjustuste leide eesti nsv-s / A. Kuusik // *Zoologia-alaseid töid*. – 1967. – Vol. 194. – L. 38–47.

Labandeira, C.C. The history of associations between plants and animals / C.C. Labandeira // Plant – animal interactions: an evolutionary approach. Herrera C.M., Pellmyr O. (eds.). – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 26–74.

Laing, J.E. Establishment in Canada of the parasite *Apanteles pedias* Nixon on the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Fabr.) / J.E. Laing, J.M. Heraty // Environmental Entomology. – 1981. – Vol. 10. – P. 933–935.

Laing, J.E. Leaf burial by the earthworm, *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae), as a major factor in the population dynamics of *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its parasites / J.E. Laing, J.M. Heraty, J.E. Corrigan // Environmental Entomology. – 1986. – Vol. 15. – P. 321–326.

Laštůvka, Z. Annotated checklist of moths and butterflies of the Czech Republic (Insecta: Lepidoptera). Biocont Laboratory. / Z. Laštůvka, J. Liška. – Brno, 2011. – 146 p.

Lehmann, M. Erste Erfahrungen mit der Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii* in Brandenburg / M. Lehmann, A. Stübner // Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft. 54. Deutsche Pflanzenschutztagung in Hamburg 20–23. September 2004. Berlin. – 2004a. – H. 396. – S. 588.

Lehmann, M. Recent situation of invasion by *Phyllonorycter issikii* in Brandenburg / M. Lehmann, A. Stübner // 1st International *Cameraria* Symposium. *Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miners in Europe. Department of Natural Products, Institute of Organic Chemistry and Biochemistry ASCR. Prague, March 24–27, 2004. – 2004b. – P. 26.

Lehmann, M. Lindenminiermotte – ein neuer Schädling entdeckt Europa. Intensive Parasitierung verhindert starke Schadensentwicklungen / M. Lehmann // LWF aktuell. – 2009. – Bd. 73. – S. 20–21.

Lesar, T. Beitrag zur Kenntnis der Kleinschmetterlinge (Microlepidoptera) von Štajersko und Koroško in Slowenien / T. Lesar, H. Habeler // Natura Slovenie. – 2005. – Bd. 7. – no. 2. – S. 3–127.

Lethmayer, C. The parasitism of the horse chestnut leafmining moth (*Cameraria ohridella*) in Austria / C. Lethmayer // Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control. International Symposium (14–17 May 2001, Kőszeg, Hungary). Agroiinform Budapest. – 2002. – P. 400–404.

Lethmayer, C. Über 10 Jahre *Cameraria ohridella* (Gracillariidae, Lepidoptera) – neue Nützlinge? / C. Lethmayer // Entomologica Austriaca. – 2003. – Bd. 8. – S. 3–6.

Liebhold, A.M. Population ecology of insect invasions and their management / A.M. Liebhold, P.C. Tobin // Annual Review of Entomology. – 2008. – Vol. 53. – P. 387–408.

Liebhold, A.M. Chapter 23. Forest insect invasions and their management / A.M. Liebhold, E.G. Brockerhoff, D.G. McCullough // Forest entomology and pathology. Volume 1: Entomology. J.D. Allison, T.D. Paine, B. Slippers, M.J. Wingfield (eds.). – Springer, 2023. – P. 789–810.

Lindquist, O.H. A biological study of the leaf miner, *Chrysopeleia ostryaella* Chambers (Lepidoptera: Cosmopterygidae), on ironwood in Ontario / O.H. Lindquist, R.L. Bowser // The Canadian Entomologist. – 1966. – Vol. 98. – P. 252–258.

Linfield, M.C.J. Leaf miners on *Ochna ciliate* (Ochnaceae) growing on Aldabra Atoll: patterns of herbivory in relation to goat browsing and exposure to the sun / M.C.J. Linfield, D. Raubenheimer, C. Hambler, M.R. Speight // Ecological Entomology. – 1993. – Vol. 18. – P. 332–338.

Liu, W.-H. Influence of leaf-mining insects on their host plants: a review / W.-H. Liu, X.-H. Dai, J.-S. Xu // Collectanea Botanica. – 2015. – Vol. 34. – e005.

Liu, C. Economic costs of biological invasions in Asia / C. Liu, C. Diagne, E. Angulo, A.-K. Banerjee, Y. Chen, R.N. Cuthbert, P.J. Haubrock, N. Kirichenko, Z. Pattison, Y. Watari, W. Xiong, F. Courchamp // NeoBiota. – 2021. – Vol. 67. – P. 53–78.

Long, G.E. The larch casebearer in the intermountain northwest / G.E. Long // Dynamics of forest insect populations. Patterns, causes, implications. Berryman A.A. (ed.). – Plenum Press: New York, 1988. – P. 233–242.

Lopez-Vaamonde, C. Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths / C. Lopez-Vaamonde, H.C.J. Godfray, J.M. Cook // Evolution. – 2003. – Vol. 57. – no. 8. – P. 1804–1821.

Lopez-Vaamonde, C. Chapter 11. Lepidoptera / C. Lopez-Vaamonde, D. Agassiz, S. Augustin, J. De Prins, W. De Prins, S. Gomboc, P. Ivinskis, O. Karsholt, A. Koutroumpas, F. Kouttounpa, Z. Laštůvka, E. Marabuto, E. Olivella, L. Przybyłowicz, A. Roques, N. Ryrholm, H. Šefrová, P. Šima, P. Sims, S. Sinev, B. Skulev, R. Tomov, A. Zilli, D. Lees // Roques A. et al (Eds). Alien terrestrial arthropods of Europe. BioRisk. – 2010. – Vol. 4. – no. 2. – P. 603–668.

Lotfalizadeh, H. Iranian species of *Cirrospilus* Westwood (Hymenoptera: Eulophidae) with the description of a new species / H. Lotfalizadeh, G. Delvare // Tijdschrift voor Entomologie. – 2011. – Vol. 154. – P. 173–180.

Lotfalizadeh, H. Poplar tree blotch leaf-miner, *Fenusella hortulana* (Klug) (Hymenoptera: Tenthredinidae), a pest of *Populus* in Iran with review of its geographical distribution / H. Lotfalizadeh, H. Shiri, A.D. Liston // Journal of Insect Biodiversity and Systematics. – 2017. – Vol. 3. – no. 3. – P. 273–279.

Lu, M. Leaf-mining moths of the genus *Phyllonorycter* Hübner (Lepidoptera: Gracillariidae: Lithocolletinae) associated with Malvaceae in China, with descriptions of one new species / M. Lu, E. Li, P. Liu, T. Liu // Zootaxa. – 2022. – 5205 (3). – P. 265–280. URL: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5205.3.5>

MacAloney, H.J. Insect Pest Survey Bulletin / H.J. MacAloney. – U.S. Department of Agricultural Research Administration. Bureau of Entomology and Plant Quarantine. – 1939. – Vol. 19. – P. 164.

Macquart, P.J. Les arbres et arbrisseaux d'Europe et leurs insectes. – Lille: Imprimerie De L. Danel Grand'Place, 1852. – 366 p.

Mafi, Sh. Biology of *Chrysocharis pentheus*, an endoparasitoid wasp of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton / Sh. Mafi, N. Ohbayashi // Journal of Agricultural Science and Technology. – 2010. – Vol. 12. – P. 145–154.

Maier, C.T. Seasonal occurrence, abundance, and leaf damage of the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella*, in Connecticut apple orchards / C.T. Maier // Environmental Entomology. – 1981. – Vol. 10. – P. 645–649.

Maier, C.T. Parasitism of the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella*, on sprayed and unsprayed apple trees in Connecticut / C.T. Maier // Environmental Entomology. – 1982. – Vol. 11. – P. 603–610.

Maier, C.T. Seasonal development and flight activity of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Connecticut / C.T. Maier // The Canadian Entomologist. – 1984. – Vol. 116. – P. 435–441.

Maier, C.T. Life cycle of *Coptodisca negligens* (Lepidoptera: Heliozelidae) on cranberry / C.T. Maier // Journal of Economic Entomology. – 1988. – Vol. 81. – no. 2. – P. 497–500.

Maier, C.T. Accelerated abscission of cranberry leaves damaged by the leafminer, *Coptodisca negligens* (Lepidoptera: Heliozelidae) / C.T. Maier // Environmental Entomology. – 1989. – Vol. 18. – P. 773–777.

Maier, C.T. Spatial distribution of *Sympiesis marylandensis* Girault (Hymenoptera: Eulophidae) in apple orchards infested by its host, the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae) / C.T. Maier, R.M. Weseloh // The Canadian Entomologist. – 1995. – Vol. 127. – P. 235–243.

Meier, F. Forstschutz-Überblick 2009. / F. Meier, R. Engesser, B. Forester, O. Odermatt, A. Angst. – Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, 2010. – 24s.

Martemyanov, V. Genetic evidence of broad spreading of *Lymantria dispar* in the West Siberian Plain / V. Martemyanov, R. Bykov, M. Demenkova, Y. Gninenko, S. Romancev, I. Bolonin, I. Mazunin, I. Belousova, Y. Akhanaev, S. Pavlushin, P. Krasnoperova, Y. Ilinsky // PLoS ONE. – 2019. – Vol. 14. – no. 8. – e0220954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220954>

Marino, P.C. Environmental and clonal influences on host choice and larval survival in leafmining insect / P.C. Marino, H.V. Cornell, D.H. Kahn // Journal of Animal Ecology. – 1993. – Vol. 62. – P. 503–510.

Martin, J.L. The bionomics of the aspen blotch miner, *Lithocolletis salicifoliella* Cham. (Lepidoptera, Gracillariidae) / J.L. Martin // The Canadian Entomologist. – 1956. – Vol. 88. – P. 155–168.

Marullo, R. Territorial distribution, classification and relationships amongst Italian Thysanoptera / R. Marullo, A. De Grazia // Bulletin of Insectology. – 2013. – Vol. 66. – no. 1. – P. 127–134.

Matošević, D. Prvi nalaz vrste *Phyllonorycter issikii* i rasprostranjenost invazivnih vrsta lisnih minera iz porodice Gracillariidae u Hrvatskoj / D. Matošević // Šumarski institut, Jastrebarsko. – 2007a. – 42. – no. 2. – P. 127–142.

Matošević, D. Lisni minerer drvenastog bilja u hrvatskoj i njihovi parazitoidi. Disertacija. / Dinka Matošević. – Zagreb, 2007b. – 195 s.

Matošević, D. Istraživanje faune lisnih minera drvenastog bilja u Hrvatskoj / D. Matošević, M. Pernek, T. Dubravac, B. Barić // Šumarski list. – 2009. – Vol. 133. – no. 7–8. – S. 381–390.

Matošević, D. Invasive insect pests on forest trees and their parasitoid assemblages in Croatia / D. Matošević // IXth European congress of Entomology. 22–27 August 2010, Budapest. Hungary. Programme and book of abstracts. – 2010. – P. 66.

Matošević, D. Strane i invazivne vrste fitofagnih kukaca u šumama Hrvatske i procjena njihove štetnosti / D. Matošević, M. Pernek // Šumarski list – posebni broj. – 2011. – S. 264–271.

Mazanec, Z. The immature stages and life history of the jarrah leaf miner (*Perthida glyphoba*) Common (Lepidoptera: Incurvariidae) / Z. Mazanec // Journal of the Australian Entomological Society. – 1983. – Vol. 22. – P. 101–108.

McGregor, M.D. The white-fir miner, *Epinotia meritana*, in Utah / M.D. McGregor, R.I. Washburn // Journal of Economic Entomology. – 1968. – Vol. 61. – no. 6. – P. 1506–1507.

McGugan, B.M. Biological control of forest insects – 1910–1958 / B.M. McGugan, H.C. Coppel // A Review of the Biological Control Attempts against Insects and Weeds in Canada. McLeod, J.H., B.M. McGugan, and H.C. Coppel (Eds), Commonwealth Agricultural Bureaux (CAB). – Farnham Royal, England. – 1962. – P. 35–127.

McLeod, J.M. Notes on the biology of a spruce needle-miner, *Pulicalvaria piceaella* (Kearfott) (Lepidoptera: Gelechiidae) / J.M. McLeod // The Canadian Entomologist. – 1966. – Vol. 98. – P. 225–236.

McLeod, J.M. On the habits of a jack pine needle-miner, *Eucordylea canusella* (Lepidoptera: Gelechiidae), with special reference to its association with a fungus, *Aureobasidium pullulans* (Maniliales (Deuteromycetes) Dematiaceae) / J.M. McLeod // The Canadian Entomologist. – 1969. – Vol. 101. – P. 166–179.

McLeod, J.M. Notes on the life history and habits of the spruce cone worm, *Dioryctria reniculella* (Grt.) (Lepidoptera: Pyralidae) / J.M. McLeod, L. Daviault // The Canadian Entomologist. – 1963. – Vol. 95. – P. 309–316.

Meshkova, V. Host specificity of some gracillariid leafminers / V. Meshkova, I. Mikulina, V. Shatrovskaja // Recent Developments in Research and Application of Viruses in Forest Health Protection. China Forestry Publishing House. – 2013. – P. 13–27.

Metcalf, C.R. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject / C.R. Metcalf, L. Chalk // Anatomy of the dicotyledons. Second edition. Volume 1. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1979. – 276 p.

Mey, W. Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexension von vier *Phyllonorycter*-Arten in Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) / W. Mey // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. – 1991. – Bd. 67. – no. 1. – S. 177–194.

Mijin, K. Prilog poznavanju biologije topolinog moljca minera / K. Mijin // Zaštita bilja. – 1960. – № 60. – C. 9–21.

Miller, G.E. Distribution of *Coleophora laricella* (Lepidoptera: Coleophoridae) and its major parasites in the crowns of western larch in British Columbia / G.E. Miller, T. Finlayson // Journal of the Entomological Society of British Columbia. – 1977a. – Vol. 74. – P. 10–15.

Miller, G.E. Parasites of the larch casebearer, *Coleophora laricella* (Lepidoptera: Coleophoridae) in the west Kootenay area, British Columbia / G.E. Miller, T. Finlayson // Journal of the Entomological Society of British Columbia. – 1977b. – Vol. 74. – P. 16–22.

Mitterberger, K. Die Lithocolletis-Arten um Steyr in Oberösterreich / K. Mitterberger // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 1921. – H. I / II. – S. 331–354.

Moody, B.H. Forest insect and disease conditions in Alberta, Saskatchewan, Manitoba, and the Northwest Territories in 1982 / B.H. Moody, H.F. Cerezke. – Information report. Northern Forest Research Centre. Canadian Forestry Service, 1983. (NOR–X–248). – 19 p.

Mopper, S. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterididae) / S. Mopper, S.H. Faeth, W.J. Boecklen, D.S. Simberloff // Ecological Entomology. – 1984. – Vol. 9. – P. 169–177.

Mopper, S. Differential herbivory in an oak population: the role of plant phenology and insect performance / S. Mopper, D. Simberloff // Ecology. – 1995. – Vol. 76. – P. 1233–1241.

Munster-Swendsen, M. The effect of sublethal neogregarine infections in the spruce needleminer, *Epinotia tedella* (Lepidoptera: Tortricidae) / M. Munster-Swendsen // Ecological Entomology. – 1991. – Vol. 16. – P. 211–219.

Murai, M. Studies on the interference among larvae of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) / M. Murai // Researches on Population Ecology. – 1974. – Vol. 16. – P. 80–111.

Musco, F. Counteracting Urban Heat Island Effects in a Global Climate Change Scenario / F. Musco. – N.Y.: Springer, 2016. – 396 p.

Musolin, D.L. Invasive insect pests of forest and urban trees in Russia: origin, pathways, damage and management / D.L. Musolin, N.I. Kirichenko, N.N. Karpun, E.V. Aksenenko, V.B. Golub, I.A. Kerchev, M.Y. Mandelshtam, R. Vasaitis, M.G. Volkovich, E.N. Zhuravleva, A.V. Selikhovkin // Forests. – 2022. – Vol. 13. – 521.

Mutanen, M. Species-level para- and polyphyly in DNA barcode gene trees: strong operational bias in European Lepidoptera / M. Mutanen, S.M. Kivelä, C. Doorenweerd, S. Ratnasingham, A. Hausmann, P. Huemer, V. Dincă, E.J. van Nieukerken, C. Lopez-Vaamonde, R. Vila, L. Aarvik, T. Decaëns, K.A. Efetov, P.D.N. Hebert, A. Johnsen, O. Karsholt, M. Pentinsaari, R. Rougerie, A. Segerer, G. Tarmann, R. Zahiri, H.C.J. Godfay // Systematic Biology. – 2016. – Vol. 65. – no. 6. – P. 1040–1040. URL: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw044>

Nakamura, T. Population dynamics of leafminers on a deciduous oak *Quercus dentata* / T. Nakamura, K. Hattori, T.A. Ishida, H. Sato, M.T. Kimura // Acta Oecologia. – 2008. – Vol. 34. – P. 259–265.

Nijhout, H.F. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms / H.F. Nijhout, D.E. Wheeler // Quarterly Review of Biology. – 1982. – Vol. 57. – P. 109–133.

Nijhout, H.F. Insect hormones. / H.F. Nijhout. – Princeton University Press, 1994. – 388 p.

Nedveckytė, I. Fungi associated with horse-chestnut leaf miner moth *Cameraria ohridella* Mortality / I. Nedveckytė, D. Pečiulytė, V. Būda // Forests. – 2021. – Vol. 12. – 58.

Needham, J.G. Leaf-Mining Insects. / J.G. Needham, S.W. Frost, B.H. Tothill. – Baltimore, MD: Williams & Wilkins, 1928. – 351 p.

Nicelli, G. A List of the Pomeranian Species of the Genus *Lithocolletis*; together with Descriptions of some Species of this Genus not mentioned in Zeller's Monograph / G. Nicelli // Zoologist: a popular Miscellany of Natural History. – 1851. – Vol. 9. – P. 150–167.

Nikol'skaya, M.N. List of chalcid flies (Hym.) reared in U.S.S.R. / M.N. Nikol'skaya // Bulletin of Entomological Research. – 1934. – Vol. 25. – no. 1. – P. 129–143.

Niwa, C.G. Parasite complex of the larch casebearer in Idaho and Montana / C.G. Niwa, J.S. Hard. – Report – USDA Forest Service. Forest Pest Management. (81–15), July 1981. – 8 p.

Noreika, R. Salicaceae feeding Gracillariidae (Lepidoptera) of Central Asia / R. Noreika, R. Puplesis // Tijdschrift voor Entomologie. – 1992a. – Vol. 135. – P. 27–41.

Noreika, R. Review of the Gracillariidae (Lepidoptera) of the Gissarskiy Ridge (Central Asia, Tajikistan) with the descriptions of two new species of *Phyllonorycter* / R. Noreika, R. Puplesis // Nota Lepidopterologica. – 1992b. – Vol. 15. – P. 123–147.

Noreika, R. *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania / R. Noreika // Acta Zoologica Lituanica. Entomologia. – 1998. – Vol. 8. – no. 3. – P. 34–37.

Nuss, M. Aktuelle Daten zur Fauna der Lithocolletinae in Sachsen (Lep., Gracillariidae) / M. Nuss, D. Stübner, A. Stübner // Entomologische Nachrichten und Berichte. – 2000. – Bd. 44. – no. 4. – S. 225–228.

Oester, P. Persistence of introduced parasitoid wasps on larch casebearer (*Coleophora laricella*) in the Blue Mountains, Oregon / P. Oester, D. Shaw // MWM Gazette. – Winter 2012. – P. 2–3.

Oishi, M. Inhibition of premature leaf abscission by a leafminer and adaptive significance / M. Oishi, H. Sato H. // Environmental Entomology. – 2007. – Vol. 36. – no. 6. – P. 1504–1511.

Oishi, M. Guild structure and coexistence mechanisms in the parasitoid assemblage associated with a leafminer, *Coptotriche japoniella* (Lepidoptera, Tischeriidae), on an evergreen tree, *Eurya japonica* (Theaceae) / M. Oishi, H. Sato // Environmental Entomology. – 2008. – Vol. 37. – no. 5. – P. 1231–1240.

Oishi, M. Japanese oak silkmoth feeding preference for and performance on upper-crown and lower-crown leaves / M. Oishi, T. Yokota, N. Teramoto, H. Sato // Entomological science. – 2006. – Vol. 9. – P. 161–169.

Olenici, N. Noi semnalări ale unor specii de insecte forestiere invazive în România / N. Olenici, M.-L. Duduman // Bucovina Forestieră. – 2016. – Vol. 16. – no. 2. – P. 161–174.

Oltean, I. Results on parasitic of level of larvae and pupae of *Cameraria ohridella* Deschka-Dimić / I. Oltean, C. Soporan, V. Florian, M. Varga, L. Macavei, T. Florian // Bulletin UASVM Agriculture. – 2015. – Vol. 72. – no. 1. – P. 187–192.

Otten, E. Gezogene Chalcididen und ihre Wirte / E. Otten // Arbeiten über Morphologische und Taxonomische Entomologie. Berlin-Dahlem. – 1940. – Bd. 7. – S. 177–202.

Papp, J. A survey of the European species of *Apanteles* Först. (Hymenoptera, Braconidae: Microgastrinae) XI. “Homologization” of the species-groups of *Apanteles* s. 1. With Mason’s generic taxa. Checklist of genera. Parasitoid / host list 1. / J. Papp // Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1988. – T. 80. – P. 145–175.

Park, K.T. Microlepidoptera of Korea / K.T. Park // Insecta Koreana. – 1983. – Vol. 3. – 195 p.

Pastorális, G. A checklist of Microlepidoptera (Lepidoptera) occurred in the territory of Hungary (version 1.4) / G. Pastorális // e-Acta Naturalia Pannonica. – 2010. – Vol. 1. – no. 1. – P. 89–170.

Pečiulytė, D. *Lecanicillium aphanocladii* – a new species to the mycoflora of Lithuania and new pathogen of tree leaves mining insects / D. Pečiulytė, A. Kačergius // Botanica Lithuanica. – 2012. – V. 18. – no. 2. – P. 133–146.

Pederson, L. Larch casebearer / L. Pederson. – USDA. Forest Health Protection and State Forestry Organizations. (8.1). January 2006. – 3 p.

Peña, J.E. Citrus leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) density: effect on yield of “Tahiti” lime / J.E. Peña, A. Hunsberger, B. Schaffer // Journal of Economic Entomology. – 2000. – Vol. 93. – P. 374–379.

Péré, C. Species richness and abundance of native leaf miners are affected by the presence of the invasive horse-chestnut leaf miner / C. Péré, S. Augustin, R. Tomov, L. Peng, T.C.J. Turlings, M. Kenis // Biological Invasions. – 2010. – Vol. 12. – no. 5 – P. 1011–1021.

Péricart, J. Hémiptères, Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l’Ouest Paléarctique / J. Péricart // Faune de l’Europe et du Bassin Méditerranéen. N 7. Paris. – 1972. – 402 p.

Péricart, J. Family Anthocoridae Fieber, 1836 – flower bugs, minute pirate bugs / J. Péricart // Aukema B., Rieger C. (eds.). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. V. 2. Cimicomorpha I. Wageningen, The Netherlands: The Netherlands Entomological Society. – 1996. – P. 108–140.

Perny, B. Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii*: Vorkommen in Österreich nach mehreren Verdachtsfällen nun bestätigt / B. Perny // Fortschritt Aktuell. – 2007. – Bd. 38. – S. 9–11.

Pigott, C.D. Lime-trees and Basswoods. A Biological Monograph of the Genus *Tilia*. / D. Pigott. – Cambridge. New York: Cambridge University Press, 2012. – 395 p.

Pincebourde, S. Multitrophic biophysical budgets: thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction / S. Pincebourde, J. Casas // Ecological Monographs: Official Publication of the Ecological Society of America. – 2006a. – Vol. 76. – P. 175–194.

Pincebourde, S. Leaf miner-induced changes in leaf transmittance cause variations in insect respiration rates / S. Pincebourde, J. Casas // Journal of Insect Physiology. – 2006b. – Vol. 52. – P. 194–201.

Pincebourde, S. Herbivory mitigation through increased water-use efficiency in a leaf-mining moth-apple tree relationship / S. Pincebourde, E. Frak, H. Sinoquet, J.-L. Regnard, J. Casas // Plant, Cell & Environment. – 2006. – Vol. 29. – P. 2238–2247.

Pinto, M.L. Biology and behavior of *Cirrospilus diallus* and *Cirrospilus pictus*, parasitoids of *Phyllocnistis citrella* / M.L. Pinto, G. Salerno, E. Wajnberg // BioControl. – 2005. – Vol. 50. – P. 921–935.

Plocin, D.S. Species composition and structure of the complex of pests of woody plants in plantations of Moscow / D.S. Plocin, V.V. Reutskaya // Contemporary problems of social work. – 2015. – Vol. 1. – no. 2. – P. 138–142.

Poelman, E.H. Hyperparasitoids use herbivore-induced plant volatiles to locate their parasitoid host / E.H. Poelman, M. Bruinsma, F. Zhu, B.T. Weldegergis, A.E. Boursault, Y. Jongema, J.J.A. van Loon, L.E.M. Vet, J.A. Harvey, M. Dicke // PLOS Biology. – 2012. – Vol. 10. – no. 11. – P. 1–13.

Popov, I. Phytophages of linden under the conditions of Grodno Ponemany (Belarus) and Krasnodar (Russia) / I. Popov, A. Rhyzhaya, E. Hliakouskaya, O. Kremneva // XI International Scientific and Practical Conference «Biological Plant Protection is the Basis of Agroecosystems Stabilization». BIO Web of Conferences 21, 00008. – 2020. – P. 1–6.

Populus tremula, 2017. https://en.wikipedia.org/wiki/Populus_tremula.

Potter, D.A. Seasonal allocation of defensive investment in *Ilex opaca* Aiton and constraints on a specialist leaf-miner / D.A. Potter, T.W. Kimmerer // Oecologia. – 1986. – Vol. 69. – P. 217–224.

Pottinger, R.P. The biology and dynamics of *Lithocolletis blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec / R.P. Pottinger, E.J. LeRoux // Memoirs of the entomological society of Canada. – 1971. – Vol. 77. – 437 p.

Pree, D.J. Resistance of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), to organophorous insecticides in southern Ontario / D.J. Pree, E.A.C. Hagley, C.M. Simpson, A. Hikichi // The Canadian entomologist. – 1980. – Vol. 112. – P. 469–474.

Preszler, R.W. The influence of *Salix* leaf abscission on leaf-miner and life history / R.W. Preszler, P.W. Price // *Ecological Entomology*. – 1993. – Vol. 18. – P. 150–154.

Preszler, R.W. A test plant-vigor, plant-stress, and plant-genotype effects on leaf-miner oviposition and performance / R.W. Preszler, P.W. Price // *Oikos*. – 1995. – Vol. 74. – P. 485–492.

Prichard, I.M. Leaf fall as a source of leaf miner mortality / I.M. Prichard, R. James // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 64. – P. 140–141.

Proctor, J.T.A. Analysis of the effects of the spotted tentiform leafminer (*Phyllonorycter blancardella*) on the photosynthetic characteristics of apple leaves / J.T.A. Proctor, J.M. Bodnar, W.J. Blackburn, R.L. Watson // *Canadian Journal of Botany*. – 1982. – Vol. 60. – P. 2734–2740.

Quednau, F.W. Competition and co-operation between *Chrysocharis laricinellae* and *Agathis pumila* on larch casebearer in Quebec / F.W. Quednau // *The Canadian Entomologist*. – 1970a. – Vol. 102. – P. 602–612.

Quednau, F.W. Notes on life-history, fecundity, longevity, and attack pattern of *Agathis pumila* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the larch casebearer / F.W. Quednau // *The Canadian Entomologist*. – 1970b. – Vol. 102. – P. 736–745.

Rajaei, H. Catalogue of the Lepidoptera of Iran / H. Rajaei, L. Aarvik, W.R. Arnscheid, G. Baldizzone, D. Bartsch, B.Å. Bengtsson, O. Bidzilya, P. Buchner, U. Buchsbaum, J. Buszko, V.V. Dubatolov, S. Erlacher, M. Esfandiari, J.J. de Freina, R. Gaedike, P. Gyulai, A. Hausmann, J. Haxaire, D. Hobern, A. Hofmann, N. Ignatev, L. Kaila, A. Kallies, T. Keil, Á. Kiss, I.J. Kitching, A. Kun, G.M. László, G. Leraut, R. Mally, A. Matov, J.-U. Meineke, T. Melichar, W. Mey, V. Mironov, B. Müller, A. Naderi, W.A. Nässig, S. Naumann, V. Nazari, E.J. van Nieukerken, M. Nuss, N. Pöhl, A.M. Prozorov, M.M. Rabieh, L. Rákossy, M. Rindoš, J. Rota, R. Rougeria, A. Schintlmeister, A. Shirvani, P. Sihvonen, T.J. Simonsen, S.Yu. Sinev, P. Skou, T. Sobczyk, J.-C. Sohn, J. Tabell, G. Tarmann, Z. Tokár, R. Trusch, Z. Varga, A.V. Lolykin, D. Wanke, R.V. Yakovlev, R. Zahiri, P. Zehzad, H.C. Zeller, V.V. Zolotuhin, O. Karsholt // *Integrative Systematics*. – 2023. – Vol. 6. (Special issue). – P. 121–459.

Raske, A.G. Distribution of overwintering birch casebearer larvae, *Coleophora fuscedinella*, on white birch (Lepidoptera: Coleophoridae) / A.G. Raske, D.G. Bryant // *The Canadian Entomologist*. – 1976. – Vol. 108. – P. 407–414.

Raske, A.G. Distribution of overwintering birch casebearer larvae, *Coleophora fuscedinella*, on white birch (Lepidoptera: Coleophoridae) / A.G. Raske, Bryant D.G. // *The Canadian Entomologist*. – 1976. – Vol. 108. – P. 407–414.

Raske, A.G. Parasites of *Coleophora laricella* larvae in Newfoundland (Lepidoptera: Coleophoridae) / A.G. Raske, H.O. Schooley // *Entomophaga*. – 1979. – Vol. 24. – P. 57–63.

Ratzeburg, J.T.C. Die Ichneumoniden der Forstinsecten in forstlicher und entomologischer Beziehung; ein Anhang zur Abbildung und Beschreibung der Forstinsecten / J.T.C. Ratzeburg. – Berlin: Nicolai'schen Buchhandlung, 1848. – 238 s.

Ratzeburg, J.T.C. Die Ichneumoniden der Forstinsecten in forstlicher und entomologischer Beziehung. Ein Anhang zur Abbildung und Beschreibung der Forstinsecten / J.T.C. Ratzeburg. – Berlin: Nicolai'schen Buchhandlung, 1852. – 272 s.

Reavey, D. The importance of leaf structure in oviposition by leaf-mining microlepidoptera / D. Reavey, K.J. Gaston // *Oikos*. – 1991. – Vol. 61. – P. 19–28.

Reeson, A.F. Baculovirus resistance in the noctuid *Spodoptera exempta* is phenotypically plastic and responds to population density / A.F. Reeson, K. Wilson, A. Gunn, R.S. Hails, D. Goulson // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. – 1998. – Vol. 265. – P. 1787–1791.

Reissig, W.H. Effects of Gracillariid leafminers on apple tree growth and production / W.H. Reissig, R.W. Weires, C.G. Forshey // *Environmental Entomology*. – 1982. – Vol. 11. – P. 958–963.

Reinhardt, R. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) jetzt auch in Sachsen-Anhalt – mit einem Überblick über den gegenwärtigen Stand der Arealerweiterung in Deutschland (Lepidoptera: Gracillariidae) / R. Reinhardt, E. Rennwald // *Entomologische Nachrichten und Berichte*. – 2007. – Bd. 51. – no. 3–4. – S. 233.

Rensch, B. Die Blattminen des Siegerlandes und der angrenzenden Gebiete / B. Rensch // *Abhandlungen aus Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen*. – 1952. – H. 2. – 48 s.

Rhoades, M.J.C. Phenolic metabolism in wounded plant storage tissues / M.J.C. Rhoades // *Biochemistry of Wounded Plant Tissues* (ed. by G. Kahl). – New York: Walter de Gruyter & Co, 1978. – P. 242–286.

Ridgway, N.M. Natural enemies of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in sprayed and unsprayed apple orchards in Wisconsin / N.M. Ridgway, D.L. Mahr // *Environmental Entomology*. – 1985. – Vol. 14. – P. 459–463.

Rodeland, J. Erstnachweis von *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) für Rheinland-Pfalz / J. Rodeland // *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*. – 2007. – Bd. 45. – S. 279–281.

Roff, D.A. The evolution of wing dimorphism in insects / D.A. Roff // *Evolution*. – 1986. – Vol. 40. – P. 1009–1020.

Roques, A. Old and new pathways for invasion of exotic forest insects in Europe. First results of the european project DAISIE / A. Roques // Alien invasive species and international trade. – Warsaw: Forest research institute. – 2007. – P. 80–88.

Roques, A. Factsheets for 80 representative alien species. Chapter 14 / A. Roques, D. Lees // Arthropod invasions in Europe. – BioRisk. – 2010. – Vol. 4. – no. 2. – P. 855–1021.

Ross, D.A. Bionomics of the maple leaf cutter, *Paraclemensia acerifoliella* (Fitch), (Lepidoptera: Incurvariidae) / D.A. Ross // The Canadian Entomologist. – 1962. – Vol. 94. – P. 1053–1063.

Rott, A.S. The structure of a leafminer – parasitoid community / A.S. Rott, H.C.J. Godfray // Journal of Animal Ecology. – 2000. – Vol. 69. – P. 274–289.

Rozefelds, A.C. Insect leaf miners from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia / A.C. Rozefelds // Alcheringa. – 1988. – Vol. 12. – P. 1–6.

Rozefelds, A.C. Problematic insect leaf mines from the Upper Triassic Ipswich coal measures of southeastern Queensland, Australia / A.C. Rozefelds, I Sobbe // Alcheringa. – 1987. – Vol. 11. – P. 51–57.

Ryan, R.B., Denton R.E. Initial releases of *Chrysocharis laricinellae* and *Diadocerus westwoodii* for biological control of the larch casebearer in the western United States / R.B. Ryan, R.E. Denton // Report of USDA Forest Service. Pacific Northwest Forest and Range Experimental Station, Portland, Oregon. (PNW–200), April. 1973. – 1973. – 4 p.

Ryan, R.B. Presence of *Chrysocharis laricinellae*, a parasite of the larch casebearer, in the Pacific Northwest / R.B. Ryan, W.E. Bousfield, G.E. Miller, T. Finlayson // Journal of Economic Entomology. – 1974. – Vol. 67. – no. 6. – P. 805.

Ryan, R.B. Additional releases of larch casebearer parasites for biological control in the western United States / R.B. Ryan, W.E. Bousfield, R.E. Denton, R.L. Johnsey, L.F. Pettinger, R.F. Schmitz // Report of USDA Forest Service. Pacific Northwest Forestry and Range Experimental Station, Portland, Oregon. (PNW–242). – 1975. – 7 p.

Ryan, R.B. Releases of recently imported larch casebearer parasites for biological control in the western United States, including relocations of *Agathis pumila* / R.B. Ryan, W.E. Bousfield, C.W. Johanningmeier, G.B. Parsons, R.F. Schmitz, L.J. Theroux // Research note. USDA Forest Service. Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station. (PNW–290), February 1977. – 1977. – 8 p.

Ryan, R.B. Recent (1977–1980) releases of imported larch casebearer parasites for biological control / R.B. Ryan // United States Department of Agriculture, Forest Service. Pacific

Northwest Forest and Range Experimental Station, Portland, Oregon. (Note PNW-377). – 1981. – 6 p.

Ryan, R.B. Establishment and distribution in 1977 of *Chrysocharis laricinellae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of the larch casebearer, *Coleophora laricella* (Lepidoptera: Coleophoridae), in Western forests / R.B. Ryan, L.J. Theroux // The Canadian Entomologist. – 1981. – Vol. 113. – P. 1129–1130.

Ryan, R.B. Population density and dynamics of larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in the Blue Mountains of Oregon and Washington before the build-up of exotic parasites 1983 / R.B. Ryan // The Canadian Entomologist. – 1983. – Vol. 115. – P. 1095–1102.

Ryan, R.B. Relationship between parasitism of larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) and dead hosts in the Blue Mountains, 1973–1983 / R.B. Ryan // The Canadian Entomologist. – 1985. – Vol. 117. – P. 935–939.

Ryan, R.B. Biological control: the larch casebearer in North America / R.B. Ryan, S. Tunnock, F.W. Ebel // Journal of Forestry. – 1987. – Vol. 85. – no. 7. – P. 33–39.

Ryan, R.B. Evaluation of biological control: introduced parasites of larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in Oregon / R.B. Ryan // Environmental Entomology. – 1990. – Vol. 19. – no. 6. – P. 1873–1881.

Ryan, R.B. Before and after evaluation of biological control of the larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in the Blue Mountains of Oregon and Washington, 1972–1995 / R.B. Ryan // Environmental Entomology. – 1997. – Vol. 26. – no. 3. – P. 703–715.

Sadeghi, S. *Populus* leaf-miner, *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) (Lep.: Gracillariidae), a new host of *Cirrospilus talitzkii* Bouček (Hym.: Eulophidae) / S. Sadeghi, H. Lotfalizadeh, Sh. Iranipour, H. Alipanah // Journal of Field Crop Entomology. – 2011. – P. 11–16.

Sadeghi, S. The study of tree leaf-miner parasitoid fauna in Shahindezh, West-Azarbaijan Province / S. Sadeghi, H. Lotfalizadeh, Sh. Iranipour, H. Alipanah // Proceedings of 20th Iranian Plant Protection Congress. – 2012. – P. 112.

Sadeghi, S. *Populus* leaf-miner *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) (Lep.: Gracillariidae) parasitoids diversity in Shahindezh / S. Sadeghi, H. Lotfalizadeh, Sh. Iranipour, H. Alipanah // 2th National Conference on Biodiversity and Its Effect on Agriculture and Environment. – 2020. – P. 967–972.

Salman, K.A. Notes on the immature stages and biology of a birch casebearer / K.A. Salman // Annals of the entomological Society of America. – 1929. – Vol. 22. – P. 480–488.

Sasscer, E.R. Important insect pests collected on imported nursery stock in 1914 / E.R. Sasscer // Journal of Economic Entomology. – 1915. – Vol. 8. – P. 268–270.

Sato, H. Differential resource utilization and co-occurrence of leaf miners on oak (*Quercus dentata*) / H. Sato // Ecological Entomology. – 1991. – Vol. 16. – P. 105–113.

Sato, H. Comparison of community composition of parasitoids that attack leaf-mining moth (Lepidoptera: Gracillariidae) / H. Sato // Environmental Entomology. – 1995. – Vol. 24. – no. 4. – P. 879–888.

Sato, H. Bionomics of *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) on *Quercus*. II. Effects of ants / H. Sato, S. Higashi // Ecological Research. – 1987. – Vol. 2. – P. 53–60.

Sato, T. Life history and diapause of the whitespotted tussock moth *Orgyia thellina* Butler (Lepidoptera: Lymantriidae) / H. Sato // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. – 1977. – Vol. 21. – P. 6–14.

Scheirs, J. Nutritional benefits of the leaf-mining behaviour of two grass miners: test of the selective feeding hypothesis / J. Scheirs, L. De Bruyn, R. Verhagen // Ecological Entomology. – 2001. – Vol. 26. – P. 509–516.

Schmidt, W.C. Ecology and silviculture of western larch forests / W.C. Schmidt, R.C. Shearer, A.L. Roe. – USDA Forest Service. Technical Bulletin No. 1520. March 1976. – 97 p.

Schooley, H.O. Insect pests of larch in Newfoundland / H.O. Schooley, K.E. Pardy. – Newfoundland Forest Research Centre. St. John's, Newfoundland. Information report N-X-193 – January 1981. – 23 p.

Schütze, K.T. Die Kleinschmetterlinge der sächsischen Oberlausitz. III Theil (Tineina, Micropterygina) / K.T. Schütze // Deutsche Entomologische Zeitschrift Iris. – 1902. – Bd. 15. – S. 1–49.

Schwenke, W. Über die Standortabhängigkeit des Massenwechsels der Lärcheaminiermotte, *Coleophora laricella* Hb, und der Ahorneule, *Acronycta aceris* L. / W. Schwenke // Beiträge zur Entomologie. – 1958. – Bd. 8. – S. 241–290.

Šefrová, H. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) / H. Šefrová // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculture Mendelianae Brunensis. – 2002. – Vol. 50. – no. 3. – P. 99–104.

Šefrová, H. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) / H. Šefrová // Ekológia (Bratislava). – 2003. – Vol. 22. – no. 2. – P. 132–142.

Šefrová, H. Minující druhy řádu Lepidoptera na dřevinách arboreta mzlu v Brně – druhové složení, původ a vliv na zdravotní stav dřevin / H. Šefrová // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculture Mendelianae Brunensis. – 2005a. – Vol. 53. – no. 2. – P. 133–142.

Šefrová, H. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic / H. Šefrová, Z. Laštůvka // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. – 2005. – Vol. 53. – no. 4. – P. 151–170.

Šefrová, H. Invasive lepidopteran species in the Czech Republic / H. Šefrová, Z. Laštůvka // Neobiota: Towards a Synthesis. 5th European conference on biological invasions. Prague (Czech Republic), 23–26 September 2008. Book of abstracts. – 2008. – 111 p.

Seeger, A. Der Lindenminierfalter *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – ein wenig bekanntes Neozoon in Bayern – (Lepidoptera: Gracillariidae) / A. Seeger // Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen. – 2008. – Bd. 57. – no. 3/4. – S. 75–78.

Sekita, N. Studies on the population of the apple leaf miner *Phyllonorycter ringoniella* Matsumura (Lepidoptera: Lithocolletidae). III. Some analyses of the mortality operating upon the population / N. Sekita, M. Yamada // Applied entomology and zoology. – 1979. – Vol. 14. – P. 137–148.

Shashank, P.R. First report of the poplar miner, *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) (Lepidoptera: Gracillariidae) from India / P.R. Shashank, N. Singh, A. Harshana, T. Sinha, N. Kirichenko // Zootaxa. – 2021. – Vol. 4915. – no. 3. – P. 435–450.

Shavrin, A.V. On the genus *Anthophagus* Gravenhorst, 1802 (Coleoptera: Staphylinidae, Omaliinae, Anthophagini) in Cisbaikalia, with additional Palaearctic material of *A. (Phaganthus) caraboides* Linnaeus, 1758 / A.V. Shavrin // Baltic Journal of Coleopterology. – 2008. – Vol. 8. – no. 2. – P. 159–167.

Shaw, M.R. Anatomy, reach and classification of the parasitoid complex of a common British moth, *Anthophila fabriciana* (L.) (Choreutidae) / M.R. Shaw // Journal of Natural History. – 2017. – P. 1119–1149.

Shibata, S. Within-tree variation in density and survival of leaf miners on oak *Quercus dentata* / S. Shibata, T.A. Ishida, F. Soeya, N. Morino, K. Yoshida, H. Sato, M.T. Kimura // Ecological Research. – 2001. – Vol. 16. – P. 135–143.

Shvydenko, I.M. Diversity and distribution of leaf mining insects in deciduous tree plantations. A review / I.M. Shvydenko, S.V. Stankevych, I.V. Zabrodina, A.G. Bulat, S.I. Pozniakova, V.V. Goroshko, A.Yu. Hordiashchenko, A.V. Matsyura // Ukrainian Journal of Ecology. – 2021. – Vol. 11. – no. 1. – P. 399–408.

Silva, G.A. Biological performance and oviposition preference of tomato pinworm *Tuta absoluta* when offered a range of Solanaceous host plant / G.A. Silva, E.A. Queiroz, L.P. Arcanjo, M.C. Lopes, T.A. Araújo, T.S.V. Galdino, R.I. Samuels, N. Rodrigues-Silva, M.C. Picanço // Scientific Reports. – 2021. – Vol. 11. – 1153.

- Simberloff, D.S. Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth / D.S. Simberloff, P. Stiling // *Ecology*. – 1987. – Vol. 68. – P. 1647–1657.
- Sinclair, R.J. Leaf-mining in the Myrtaceae / R.J. Sinclair, L. Hughes // *Ecological Entomology*. – 2008. – Vol. 33. – P. 623–630.
- Sinclair, R.J. Leaf miners: the hidden herbivores / R.J. Sinclair, L. Hughes // *Austral ecology*. – 2010. – Vol. 35. – P. 300–313.
- Slingerland, M.V. Manual of fruit insects / M.V. Slingerland, C.R. Crosby. – New York: MacMillan Co, 1914. – 502 p.
- Snieškienė, V. Kauno miesto želdynų ir želdinių būklės 2013. Matais stebėsenos rezultatai (Ataskaita). (Pagal Kauno miesto aplinkos būklės stebėsenos 2013–2017) / V. Snieškienė, A. Stankevičienė. – Kaunas. – 2013. – 52 psl.
- Snieškienė, V. Kauno miesto želdynų ir želdinių būklės 2016. Matais stebėsenos rezultatai (Ataskaita). (Pagal Kauno miesto aplinkos būklės stebėsenos 2013–2017 metų programa). / V. Snieškienė, A. Stankevičienė. – Kaunas. – 2016. – 53 psl.
- Soffner, J. Kleinschmetterlinge aus Bulgarien (Lep.) / J. Soffner // *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. – 1967. – Bd. 57. – S. 102–122.
- Soika, G. Organizmy inwazyjne wykrywane w polskich szkołkach. Instrukcja rozpoznawania roztoczy i owadów inwazyjnych na podstawie wyglądu i cech diagnostycznych / G. Soika, G. Łabanowski. – Skierniewice: Instytut Ogrodnictwa, 2014. – 74 s.
- Sokanowsky, B. Material zum Studium der Parasiten von Waldschädlingen / B. Sokanowsky // *Anzeiger für Schädlingskunde*. – 1936. – Bd. 12. – S. 73–74.
- Solomon, M.E. The natural control of animal populations / M.E. Solomon // *Journal of Animal Ecology*. – 1949. – Vol. 18. – no. 1. – P. 1–35.
- Sørensen T.A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske skrifter*. – 1948. – Vol. 5. – no. 4. – 34 p.
- Staley, J.T. Drought stress differentially affects leaf-mining species / J.T. Staley, S.R. Mortimer, G.J. Masters, M.D. Morecroft, V.K. Brown, M.E. Taylor // *Ecological Entomology*. – 2006. – Vol. 31. – P. 460–469.
- Stainton, H.T. The Natural History of the Tineina. Volume II containing *Lithocolletis*. Part I. / H.T. Stainton. – London, Paris, Berlin, 1857. – 317 p.
- Stankevičienė, A. Kauno miesto miško parkai ir juose augančių medžių būklė / A. Stankevičienė // *Miestų želdynų formavimas*. – 2016. – Vol. 1. – no. 13. – P. 359–364.

Stankevičienė, A. Medžių būkle miesto gatvių želdynuose pirmaisiais metais po sodinimo / A. Stankevičienė, A. Krugliakovas // Dekoratyviųjų ir sodo augalų sortimento, technologijų ir aplinkos optimizavimas Mokslo darbai. – 2017. – T. 8. – no. 13. – P. 67–72.

Stannard, L. The Thrips, or Thysanoptera, of Illinois. Illinois Natural History Survey bulletin / L. Stannard. – 1968. – Vol. 29. – no. 4. – 552 p.

Stiling, P. Leaf abscission: induced defense against pests or response to damage? / P. Stiling, D. Simberloff // Oikos. – 1989. – Vol. 55. – P. 43–49.

Stiling, P.D. Non-random distribution patterns of leaf miners on oak trees / P.D. Stiling, D. Simberloff, L.C. Anderson // Oecologia. – 1987. – Vol. 73. – P. 116–119.

Stiling, P. Variation in rates of leaf abscission between plants may affect the distribution patterns of sessile insects / P. Stiling, D. Simberloff, B.V. Bodbeck // Oecologia. – 1991. – Vol. 88. – P. 367–370.

Still, G.N. Life history and habits of a leaf miner, *Cameraria macrocarpae*, on bud oak in Manitoba (Lepidoptera, Gracillariidae) / G.N. Still, H.R. Wong // The Canadian Entomologist. – 1973. – Vol. 105. – P. 239–244.

Stojamović, A. Parasitoid complex of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Serbia / A. Stojamović, C. Marković // Phytoparasitica. – 2004. – Vol. 32. – no. 2. – P. 132–140.

Stolnicu, A.-M. Leaf-mining insects encountered in the Forest Reserve of Hârboanca, Vaslui country / A.-M. Stolnicu // Analele Științifice ale Universității “Al. I. Cuza” Iași, s. Biologie animală. – 2007. – T. LIII. – P. 109–114.

Stolnicu, A.-M. Data regarding the presence of the *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in Romanian fauna / A.-M. Stolnicu, C. Ureche // Analele Științifice ale Universității “Al. I. Cuza” Iași, s. Biologie animală. – 2007. – T. LIII. – P. 103–108.

Stránský, K. On natural waxes. VI. Distributions of wax hydrocarbons in plants at different evolutionary levels / K. Stránský, M. Streibl, V. Herout // Collection of Czechoslovak Chemical Communications. – 1967. – Vol. 32. – P. 3213–3220.

Strong, D.R. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms / D.R. Strong, J.H. Lawton, T.R.E. Soutwood. – Cambridge: Harvard University Press, 1984. – 313 p.

Struble, G.R. Infestations and biology of the white-fir needle miner in California red fir / G.R. Struble // Journal of Economic Entomology. – 1968. – Vol. 61. – no. 4. – P. 1093–1097.

Sugimoto, T. Foraging for patchily-distributed leaf-miners by the parasitoid, *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae). III. Visual and acoustic cues to close range patch-location / T. Sugimoto, Y. Shimono, Y. Hata, A. Nakai, M. Yahara // Applied Entomology and Zoology. – 1988. – Vol. 23. – P. 113–121.

Svensson, A.I. Anmärkningsvärda fynd av Microlepidoptera i Sverige 1974 // Entomologisk Tidskrift. – 1975. – Vol. 96. – no. 3–4. – S. 139–146.

Swain, T. Tannins and lignins / T. Swain // Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Rosenthal G.A. & Janzen D.H. (eds.). – New York: Academic press. – 1979. – P. 657–682.

Szabóky, C. A hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963, Lep. Gracillariidae) előfordulása Magyarországon / C. Szabóky, G. Csóka // Növényvédelem. – 2003. – Vol. 39. – no. 1. – P. 23–24.

Szelényi, G. Description of a new species of the genus *Sympiesis* Först. (Hymenoptera: Eulophidae) / G. Szelényi // Fragmenta Faunistica Hungarica. – 1941. – T. IV. – no. 1. – P. 27–29.

Szöcs, J. The role of the mining moth in the nutrition of birds / J. Szöcs // Aquila. – 1959a. – Vol. 65. – P. 82–84.

Szöcs, J. The parasitization of mining moths / J. Szöcs // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 1959b. – T. V (1–2). – P. 147–164.

Szöcs, J. The parasites of mining moths / J. Szöcs // Folia Entomologica Hungarica (s.n.). – 1965. – T. 18. – P. 123–151.

Szöcs, L. Adatok az invázió hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumana, 1963) magyarországi parasitoid együtteseinek ismeretéhez / L. Szöcs, G. Melika, Cs. Thuróczy, G. Csóka // Növényvédelem. – 2014. – K. 50 (10). – O. 445–451.

Szöcs, L. Parasitoids of lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) recorded throughout the area it recently colonized / L. Szöcs, G. Melika, Cs. Thuróczy, G. Csóka // European Journal of Entomology. – 2015. – Vol. 112. – no. 4. – P. 591–598.

Tabakovic-Tosic, M. Invasion species *Coleophora laricella* – one of the main limiting factor of *Larix deciduas* during the forest afforestation and recultivation / M. Tabakovic-Tosic, D. Tosic, S. Rajkovic, V. Golubovic-Curguz, L. Rakonjac // African Journal of Agriculture Research. – 2011. – Vol. 6. – no. 4. – P. 866–872.

Tenow, O. Geometrid outbreak waves travel across Europe / O. Tenow, A.C. Nilssen, H. Bylund, R. Pettersson, A. Battisti, U. Bohn, F. Carouille, C. Ciornei, G. Csóka, H. Delb, W. De Prins, M. Glavendekić, Y.I. Gninenko, B. Hrašovec, D. Matošević, V. Meshkova, L. Moraal, C. Netoiu, J. Pajares, V. Rubtsov, R. Tomescu, I. Utkina // Journal of Animal Ecology. – 2013. – Vol. 82. – P. 84–95.

Terrell, T.T. Introducing parasites to control larch casebearer in the Northern Region, 1964 / T.T. Terrell, R.E. Denton. – USDA Forest Service. Northern Region. Missoula, Montana. – 1965. – 20p.

Terrell, T.T. Biological control of the larch casebearer in the Northern Region, 1965. / T.T. Terrell, R.E. Denton. – USDA Forest Service. Northern Region. Missoula, Montana. – 1966. – 10 p.

Thompson, W.R. A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Section 1. Parasite catalogue. Part 6. Parasites of the Lepidoptera / W.R. Thompson. – Belleville: The Imperial Parasite Service, 1945. – 258 p.

Thomas, W.P. *Phyllonorycter messaniella* (Zeller), oak leaf-miner (Lepidoptera; Gracillariidae) / W.P. Thomas, R.L. Hill // A Review of Biological Control of Invertebrate Pest and Weeds in New Zealand 1974 to 1987. Cameron P.J., Hill R.L., Thomas W.P. (Eds.). CAB International Institute of Biological Control and DSIR Entomology Division. – Wallingford and Auckland. – 1989. – P. 289–293.

Thorpe, W.H. Notes on the natural of *Coleophora laricella*, the larch casebearer / W.H. Thorpe // Bulletin of Entomological Research. – 1933. – Vol. 24. – P. 271–291.

Timuş, A.M. The invasive entomofauna of the Holometabola group, superorder Mecopteroidea for Republic of Moldova / A.M. Timuş // Current Trends in Natural Sciences. – 2015. – Vol. 4. – no. 7. – P. 50–58.

Tobin, P.C. Chapter: 9. Estimating spread rates of non-native species: the gypsy moth as a case study / P.C. Tobin, A.M. Liebhold, E.A. Roberts, L.M. Blackburn // Pest risk modeling and mapping for invasive alien species (ed. R.C. Venette). – 2015. – P. 131–144.

Tokár, Z. Faunistic records from Slovakia / Z. Tokár, I. Richter, I. Richter, J. Liška, G. Pastorális, F. Kosorín, G. Elsner, S. Böhm, J. Němy // Entomofauna Carpathica. – 2010. – Vol. 22. – P. 31–40.

Tomov, R. A review of mortality factors of three invasive leafminer moths (Lepidoptera) in Bulgaria / R. Tomov // VI Congress of plant protection (Book II). – Zlatibor, November, 23–27, 2009. – P. 83–85.

Toshova, T.B. Parasitoids and fungal pathogens of *Phyllonotyper issikii* (Kumata, 1963) from Bulgaria / T.B. Toshova, P. Boyadzhiev, I. Todorov, S. Draganova // Biologia. – 2018. URL: <https://doi.org/10.2478/s11756-018-0141-3>

Tozlu, G. *Phyllonorycter apparella*, a new record and new pest of trembling aspen (*Populus tremula*) in Turkey / G. Tozlu, R. Hayat, H. Özbek // Phytoparasitica. – 2002. – Vol. 30. – no. 1. – P. 38–42.

Trimble, R.M. Diapause termination and the thermal requirements for postdiapause development in six Ontario populations of the spotted tentiform. *Phyllonorycter blancardella*

(Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble // The Canadian Entomologist. – 1983a. – Vol. 115. – P. – 387–392.

Trimble, R.M. Reliability of degree-day indices for predicting spring emergence of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Ontario / R.M. Trimble // The Canadian Entomologist. – 1983b. – Vol. 115. – P. 393–398.

Trimble, R.M. Effect of carbohydrate on the fecundity of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble // The Canadian Entomologist. – 1984a. – Vol. 116. – P. 1433–1435.

Trimble, R.M. An attractant-baited sticky trap for monitoring the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble // The Canadian Entomologist. – 1984b. – Vol. 116. – P. 1581–1583.

Trimble, R.M. Effect of temperature on oviposition and egg development in the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble // The Canadian Entomologist. – 1986a. – Vol. 118. – P. 781–787.

Trimble, R.M. Assessment of a sex-attractant trap for monitoring the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Fabr.) (Lepidoptera: Gracillariidae): relationship between male and female emergence and between trap catches and emergence / R.M. Trimble // The Canadian Entomologist. – 1986b. – Vol. 118. – P. 1241–1253.

Trimble, R.M. Effect of color on sticky-trap catches of *Pholetesor ornigis* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the spotted tentiform leafminer *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble, E.J. Brach // The Canadian Entomologist. – 1985. – Vol. 117. – P. 1559–1564.

Trimble, R.M. Relative toxicity of six insecticides to male and female *Pholetesor ornigis* (Weed) (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the spotted tentiform leafminer *Phyllonorycter blancardella* (Fabr.) (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble, D.J. Pree // The Canadian Entomologist. – 1987. – Vol. 119. – P. 153–157.

Trimble, R.M. Evaluation of mass trapping for controlling the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Fabr.) (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.M. Trimble, E.A.C. Hagley // The Canadian Entomologist. – 1988. – Vol. 120. – P. 101–107.

Trimble, R.M. Survey for insecticide resistance in some Ontario populations of the apple leafminer parasite, *Pholetesor ornigis* (Weed) (Hymenoptera: Braconidae) / R.M. Trimble, D.J. Pree, P.M. Vickers // The Canadian Entomologist. – 1990. – Vol. 122. – P. 969–973.

Tunnock, S. Larch casebearer and other factors involved in the deterioration of western larch stands in northern Idaho / S. Tunnock, E.E. Denton, C.E. Carlson, W.W. Janssen. – Report – USDA Forest Service. Res. Pap. (INT-68). – 1969. – 10 p.

Tunnock, S. Observations on the decline of western larch defoliated by larch casebearer in the Northern region / S. Tunnock. – Report – USDA Forest Service. Northern region. Insect and disease. (No 1-72-7), October, 1972. – 1972. – 4 p.

Tunnock, S. Evaluation of larch casebearer parasites on the Flathead National Forest, Montana – 1985 / S. Tunnock, W. Bousfield. – Report – USDA Forest Service. Forest Pest Management. (85-24), October, 1985. – 1985. – 4 p.

Tunnock, S. Larch casebearer in Western Larch / S. Tunnock, R.B. Ryan. – Forest Insect & Disease. Leaflet 96. USDA Forest Service. September, 1985. – 1985. – 8 p.

Universal Chalcidoidea Database, 2024. URL: <https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/index.dsml>.

Unruh, T.R. Comparison of two sampling methods for the jefferey pine needle miner, *Coleotechnites* sp. (Lepidoptera: Gelechiidae) in Southern California / T.R. Unruh, R.F. Luck // The Canadian Entomologist. – 1982. – Vol. 114. – P. 605–615.

Ureche, C. Invasive leaf miner insects in Romania / C. Ureche // 7th Workshop on Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe. IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop 2006. Gmunden, Austria, 11–14 September 2006. – P. 259–262.

Uvarov, B.P. Grasshoppers and locusts. Vol. I. / B.P. Uvarov. – London: Cambridge University Press, 1966. – 481 p.

Uzel, J. Poznámky k českým motýlům / J. Uzel // Acta Societatis Entomologicae Bohemiae. – 1912. – R. IX. – S. 82–86.

Valladares, G.R. Effects of scale on detecting interactions between *Coleophora* and *Eriocrania* leaf-miners / G.R. Valladares, S.E. Hartley // Ecological Entomology. – 1994. – Vol. 19. – P. 257–262.

Van Driesche, R.G. Biological control of arthropod pests of the northeastern and north central forests in the United States: a review and recommendations / R.G. Van Driesche, S. Healy, R.C. Reardon // USDA Forest Service. Forest health technology enterprise team. Morgantown. West Virginia. (FHTET-96-19). December, 1996. – 1996. – 257 p.

Vercher, R. Recruitment of native parasitoid species by the invading leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on citrus in Spain / R. Vercher, J. Costa-Comelles, C. Marzal, F. Garcia-Mari // Environmental Entomology. – 2005. – Vol. 34. – no. 5. – P. 1129–1138.

Vet, L.E.M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context / L.E.M. Vet, M. Dicke // Annual Review of Entomology. – 1992. – Vol. 37. – P. 141–172.

Vidal, S. Studies on the mining Lepidoptera of Poland. VIII. Chalcidoid wasps reared from mining Lepidoptera (Hymenoptera, Chalcidoidea) / S. Vidal, J. Buszko // Polskie Pismo Entomologiczne. – 1990. – T. 60. – C. 73–103.

Villacorta, A. Ovicidal activity of *Metarhizium anisopliae* isolate CM-14 on the coffee leaf miner, *Perileucoptera coffeella* (Lep: Lyonetiidae) / A. Villacorta // Entomophaga. – 1983. – Vol. 28. – no. 2. – P. 179–184.

Vincent, C. Nonsticky pheromone-baited traps for monitoring the spotted tentiform leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) / C. Vincent, M. Mailloux, E.A.C. Hagley // Journal of Economic Entomology. – 1986. – Vol. 79. – P. 1666–1670.

Vives Moreno, A. Catalogo mundial sistematico y de distribucion de la familia Coleophoridae Hübner, [1925] (Insecta: Lepidoptera) / A. Vives Moreno. – Boletin de sanidad vegetal. Fuera de Serie № 12, 1988. – 198 p.

Wagner, D. Impact of epidermal leaf mining by the aspen leaf miner (*Phyllocnistis populiella*) on the grow, physiology, and leaf longevity of quaking aspen / D. Wagner, L. De Foliart, P. Doak, J. Schneiderheinze // Oecologia. – 2008. – Vol. 157. – no. 2. – P. 259–267.

Walgenbach, J.F. Adult phenology and management of spotted tentiform leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) in North Carolina, South Carolina, and Georgia / J.F. Walgenbach, C.S. Gorsuch, D.L. Horton // Journal of Economic Entomology. – 1990. – Vol. 83. – no. 3. – P. 985–994.

Wallace, M.M. The biology of the jarrah leaf miner, *Perthida glyphopa* Common (Lepidoptera: Incurvariidae) / M.M. Wallace // Australian Journal of Zoology. – 1970. – Vol. 18. – P. 91–104.

Webb, F.E. An ecological study of the larch casebearer, *Coleophora laricella* Hbn. (Lepidoptera: Coleophoridae) / F.E. Webb F.E // Ph.D. thesis, University of Michigan, Michigan, Ann Arbor, 1953. – 210 p.

Weires, R.W. Distribution and parasitism of gracillariid leafminers on apple in the northeast / R.W. Weires, D.R. Davis, J.R. Leeper, W.H. Reissig // Annals of the Entomological Society of America. – 1980. – Vol. 73. – P. 541–546.

Welter, S.C. Arthropod impact and plant gas exchange / S.C. Welter // Insect-plant Interactions. – CRC Press, Boca Raton, 1989. – Vol. 1. – P. 135–150.

West, C. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak / C. West // Ecological Entomology. – 1985. – Vol. 10. – P. 111–120.

Whitfield J.B. Revision of the Nearctic species of the genus *Pholetesor* Mason (Hymenoptera: Braconidae) / J.B. Whitfield // Zootaxa. – 2006. – no. 1144. – 94 p.

Wilde, O. Systematische Beschreibung der Pflanzen unter Angabe der an denselben lebenden Raupen / O. Wilde. – Berlin: Druck und Verlag von E.S. Mittler & Sohn, 1860. – 221 s.

Wilkaniec, B. The evaluation of factors determining the health condition of *Acer platanoides* and *Tilia cordata* plantings in selected sites of urban greenery in Poznań, Poland / B. Wilkaniec, B. Borowiak-Sobkowiak, A. Wilkaniec, W. Bres, D. Frużyńska-Józwiak // Journal of Plant Protection Research. – 2013. – Vol. 53. – no. 1. – P. 60–64.

Williams, A.G. Premature leaf abscission: an induced plant defense against all aphids / A.G. Williams, T.G. Whitham // Ecology. – 1986. – Vol. 67. – P. 1619–1627.

Willmer, P.G. Microclimate and the environmental physiology of insects / P.G. Willmer // Advances in Insect Physiology. – 1982. – Vol. 16. – P. 1–57.

Willmer, P.G. Microclimatic effects on insects at the plant surface / P.G. Willmer // Insects and the plant surface. Juniper B.E., Southwood T.R.E. (eds.). – London: Edward Arnold, 1986. – P. 65–80.

Wilson, K. Density-dependent prophylaxis in insects / K. Wilson, S.C. Cotter // Insects and phenotypic plasticity: mechanisms and consequences. Ananthakrishnan T.N., Whitman D.W. (eds.). – Plymouth: Science Publishers, 2009. – P. 137–176.

Wullaert, S. *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae), new to the Belgian fauna / S. Wellaert // Phegea. – 2012. – Vol. 40. – no. 3. – P. 63–65.

Yagi, S. The role of juvenile hormone in larval duration and spermiogenesis in relation to phase variation in the tobacco cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) / S. Yagi, K. Kuramochi // Applied Entomology and Zoology. – 1976. – Vol. 11. – P. 133–138.

Yamazaki, K. Leaf mines as visual defensive signals to herbivores / K. Yamazaki // Oikos. – 2010. – Vol. 119. – P. 796–801.

Yamazaki, K. Deep predation on leaf miners via leaf abscission / K. Yamazaki, S. Sugiura // Naturwissenschaften. – 2008. – Vol. 95. – P. 263–268.

Yang, L.M. Discussion on the larch casebearer / L.M. Yang // Scientia Silvae Sinicae. – 1984. – Vol. 20. – no. 2. – P. 160–164.

Yarger, L.C. Biology and habits of the white fir needle miner, *Epinotia meritana* (Lepidoptera: Olethreutidae), in Colorado / L.C. Yarger, J.W. Brewer // The Canadian Entomologist. – 1977. – Vol. 109. – P. 849–854.

Yefremova, Z. The dynamics of the populations of dominant parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) of moth *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Middle

Volga Basin / Z. Yefremova, A. Mishchenko // Proceedings of the Russian Entomological Society. St. Petersburg. – 2010. – Vol. 80. – no. 2. – P. 64–75.

Yefremova, Z. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) / Z. Yefremova, A. Mishchenko // Journal of Natural History. – 2012. – Vol. 46. – P. 1283–1305.

Yefremova, Z.A. Interactions among host plant, Lepidoptera leaf miners and their parasitoids in the forest-steppe zone of Russia (Insecta: Lepidoptera, Hymenoptera) / Z.A. Yefremova, V.D. Kravchenko // SHILAP Revista de lepidopterología. – 2015. – Vol. 43. – no. 170. – P. 271–280.

Zargaran, M.R. Survey of populus leafminer *Lithocolletis populifoliella* Tr. density on different *Populus* clones in West Azerbaijan / M.R. Zargaran, M.H. Safaralizadeh, S.E. Sadeghi, F. Talat // Dynamic Agriculture. – 2008. – Vol. 5. – no. 1. – P. 85–96.

Zargaran, M.R. First report of *Populus* leaf-miner hymenopterous parasitoids from Iran / M.R. Zargaran, H. Lotfalizadeh, M.H. Safaralizadeh, V. Bakhshali-Saatloo // Applied Entomology and Phytopathology. – 2010. – Vol. 77. – no. 2. – P. 1–2.

Zenni, R.D. The economic costs of biological invasions around the world / R.D. Zenni, F. Essl, E. García-Berthou, S.V. McDermott // NeoBiota. – 2021. – Vol. 67. – P. 1–9.

Žikić, V. New record and new associations of two leaf miner parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae) from Iran / V. Žikić, H. Lotfalizadeh, S. Sadeghi, A. Petrović, M. Janković, Ž. Tomanović // Archives of Biological Science. Belgrade. – 2014. – Vol. 66. – no. 4. – P. 1591–1594.

Zhu, F. Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids / F. Zhu, A. Cusumano, J. Bloem, B.T. Weldegergis, A. Vilella, N.E. Fatouros, J.J.A. van Loon, M. Dicke, J.A. Harvey, H. Vogel, T.H. Poelman // PNAS. – 2018. – Vol. 115. – no. 20. – P. 5205–5210.

Zúbrik, M. Invading insects and pathogens in Slovakia forests with focusing on *Dreyfusia nordmanniana* as a regular pest in mountain areas / M. Zúbrik, A. Kunca, J. Vakula, R. Leontovych, A. Gubka // Alien invasive species and international Trade. – Warsaw. – 2007. – P. 94–100.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Список чешуекрылых-минёров чужих для Европы (составлено по: Lopez-Vaamonde et al., 2010)

Вид	Естествен- ный ареал	Год начала инвазии	Первая находка в Европе	Кормовые растения
Agonoxenidae				
<i>Haplochrois theae</i> (Kusnezov, 1916)	Азия	1915	Россия	<i>Thea, Camellia</i>
Bucculatricidae				
<i>Bucculatrix chrysanthemella</i> (Rebel, 1896)	Африка	2007	Италия	<i>Argyranthemum frutescens</i>
Gelechiidae				
<i>Coleotechnites piceaella</i> (Kearfott, 1903)	С. Америка	1952	Велико-британия	<i>Picea</i>
<i>Phthorimaea operculella</i> (Zeller, 1873)	Ю. Америка	1899	Мальта	<i>Solanaceae</i>
<i>Tuta absoluta</i> (Meyrick, 1917)	Негропики	2006	Испания	<i>Solanum</i>
Gracillariidae				
<i>Caloptilia azaleella</i> (Brants, 1913)	В. Азия	1920	Нидерланды	<i>Rhododendron</i>
<i>Parectopa robiniella</i> Clemens, 1863	С. Америка	1970	Италия	<i>Robinia</i>
<i>Phyllocnistis citrella</i> (Stainton, 1856)	Азия	1993	Испания	<i>Citrus</i>
<i>Ph. vitegenella</i> Clemens, 1859	С. Америка	1997	Италия	<i>Vitis</i>
<i>Phyllonorycter issikii</i> (Kumata, 1963)	В. Азия	1985	Россия	<i>Tilia</i>
<i>Ph. leucographella</i> (Zeller, 1850)	ЮЗ. Азия	1850	Италия	<i>Pyracantha</i>
<i>Ph. platani</i> (Staudinger, 1870)	Неизвестен	1870	Италия	<i>Platanus</i>
<i>Macrosaccus robiniella</i> (Clemens, 1859)	С. Америка	1983	Швейцария	<i>Robinia</i>
Tortricidae				
<i>Epiphyas postvittana</i> (Walker, 1863)	Австралия	1991	Велико-британия	<i>Crataegus, Jasminum, Euonymus, Syringa, Malus</i> и мн. др.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Список аборигенных чешуекрылых-минёров, расширяющих свой ареал внутри Европы (по: Lopez-Vaamonde et al., 2010)

Вид	Естественный ареал	Кормовые растения
Coleophoridae		
<i>Coleophora coracipennella</i> (Hübner, 1796)	З. Европа	<i>Malus</i>
<i>Coleophora laricella</i> (Hübner, 1796)	Альпы	<i>Larix</i>
<i>Coleophora spiraeola</i> Rebel, 1916	Ц. Европа	<i>Spiraea</i>
<i>Coleophora versurella</i> Zeller, 1849	Европа	<i>Atriplex, Chenopodium</i>
Epermeniidae		
<i>Epermenia aequidentellus</i> (Hoffman, 1867)	Ц. и Ю. Европа	<i>Daucus carota</i>
Gelechiidae		
<i>Chrysoestia sexguttella</i> (Thunberg, 1794)	Европа, С. Африка	<i>Chenopodium</i>
<i>Gelechia senticetella</i> (Staudinger, 1859)	Европейские Альпы	<i>Juniperus, Cupressus</i>
Gracillariidae		
<i>Cameraria ohridella</i> Deschka & Dimić, 1986	Ю. Балканы	<i>Aesculus hippocastanum</i>
<i>Caloptilia rufipennella</i> (Hübner, 1796)	Европа	<i>Acer pseudoplatanus</i>
<i>Caloptilia rasscipennella</i> (Hübner, 1796)	Европа или ЮЗ. Азия	<i>Juglans regia</i>
<i>Phyllonorycter geniculella</i> (Ragonot, 1874)	Европа	<i>Acer pseudoplatanus</i>
<i>Phyllonorycter joannisi</i> (Le Marchand, 1936)	Европа	<i>Acer platanoides</i>
<i>Phyllonorycter messaniella</i> (Zeller, 1846)	Европа	<i>Quercus, Fagus, Castanea</i>
<i>Phyllonorycter strigulatella</i> (Zeller, 1846)	Европа	<i>Alnus incana</i>
Lyonetiidae		
<i>Leucoptera malifoliella</i> (O. Costa, 1836)	Средиземноморье	Rosaceae (<i>Malus, Pyrus, Sorbus, Crateagus, Prunus</i>), <i>Betula</i>
Nepticulidae		
<i>Acalyptris platani</i> (Müller-Rutz, 1934)	В. Балканы	<i>Platanus</i>
<i>Ectoedemia heringella</i> (Mariani, 1939)	Ю. Европа	<i>Quercus ilex</i>
<i>Stigmella atricapitella</i> (Haworth, 1828)	Европа	<i>Quercus</i>
<i>Stigmella aurella</i> (Fabricius, 1775)	Европа	<i>Rubus</i>
<i>Stigmella centifoliella</i> (Zeller, 1848)	Европа	<i>Rosa</i>
<i>Stigmella pyri</i> (Clitz, 1865)	Европа	<i>Pyrus</i>
<i>Stigmella speciosa</i> (Frey, 1857)	Европа	<i>Acer pseudoplatanus</i>
<i>Stigmella suberivora</i> (Stainton, 1869)	Ю. Европа	<i>Quercus ilex</i>
Plutellidae		
<i>Plutella porrectella</i> (Linnaeus, 1758)	Европа, М. Азия	<i>Hesperis matronalis</i>
Tortricidae		
<i>Cacoecimorpha pronubana</i> (Hübner, 1796)	Ю. Европа	<i>Dianthus, Acacia, Acer, Chrysanthemum, Citrus, Coriaria, Coronilla,</i>

		<i>Euphorbia, Ilex, Jasminum, Laurus, Mahonia, Malus, Olea, Pelargonium, Populus, Prunus, Rhododendron, Rosa, Rubus, Syringa</i>
Yponomeutidae		
<i>Prays oleae</i> (Bernard, 1788)	Средиземноморье	<i>Olea</i>
<i>Zelleria oleastrella</i> (Millière, 1864)	Средиземноморье	<i>Olea</i>

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Интродукция паразитоидов *Protocryptis laricella* в Северной Америке
(по: Graham, 1943; 1948; Dowden, Berry, 1938; Dowden, 1962; Denton, 1972; Ryan, Denton, 1973; Ryan et al., 1977; Clausen, 1978; Denton, 1979; Ryan, 1981; Erickson, 1985)

Вид	Место выпуска	Год	Количество, экз.
<i>Agathis pumila</i>	Массачусетс (Lynnfield)	1932	78
	Мэн (Sidney)	1933	156
	Коннектикут (Woodstock)	1934	806
	Мэн (Sidney)	1934	850
	Нью-Гэмпшир (Berlin)	1934	718
	Нью-Йорк (Saranac)	1934	534
	Вермонт (Sharon)	1934	908
	Мэн (Bremen)	1936	32
	Мичиган (Ann Arbor)	1937	1775
	Мичиган (Ann Arbor)	1937	722
	Онтарио (Millbridge)	1937	246
	Онтарио (Kemptville)	1938	434
	Онтарио (St. Williams)	1939	357
	Онтарио	1943	1035
	Квебек	1943	447
	Нью-Брансуик	1943	3702
	Нью-Брансуик	1944	475
	Ньюфаундленд	1944	1140
	Новая Шотландия	1944	796
	Нью-Брансуик	1945	4301
	Новая Шотландия	1945	1452
	Онтарио	1946	464
	Новая Шотландия	1946	834
	Остров Принца Эдуарда	1946	1921
	Ньюфаундленд	1946	7325
	Ньюфаундленд	1947	7957
	Мичиган (Elmwood)	1950	1215
	Мичиган (Iron Country)	1951	?
	Висконсин (Rhineland)	1953	173
	Висконсин (Three Lakes)	1953	174
	Айдахо (Thorn Creek)	1960	769
	Айдахо (Rocky Point)	1960	404
	Айдахо (Saint Joe City)	1960	419
	Айдахо (Indian Canyon)	1960	372
	Айдахо (Calder)	1960	396
	Британская Колумбия (Fruitvale)	1969	1000
	Британская Колумбия (Arrow Creek)	1969	1000
	Вашингтон (Charley Creek)	1971	240
	Орегон (Emigrant Springs)	1971	250
	Орегон (Emigrant Springs)	1972	68
	Вашингтон (Charley Creek)	1973	555
	Орегон (Emigrant Springs)	1973	790
	Орегон (Hwy 204, 14 km E Weston)	1974	72
	Британская Колумбия (Nelway)	1974	178
	Орегон (Hwy 204, 14 km E Weston)	1975	647

	Орегон (22 km NE Elgin)	1975	843
	Орегон (25 km NE Elgin)	1975	732
	Орегон (26 km NE Elgin)	1975	630
	Орегон (20 km N Elgin)	1975	621
	Орегон (15 km SE Elgin)	1975	1042
	Орегон (12 km SE Elgin)	1975	930
	Орегон (13 km SE Elgin)	1975	784
	Орегон (14 km SE Elgin)	1975	945
	Британская Колумбия (Arrow Creek)	1975	35
	Британская Колумбия (West Creston)	1975	34
	Британская Колумбия (Thrums)	1975	34
	Британская Колумбия (Pass Creek)	1975	48
	Британская Колумбия (Blewett)	1975	45
	Британская Колумбия (North Salmo)	1976	400
	Британская Колумбия (Ross Spur)	1976	52
	Британская Колумбия (Christina Lake)	1976	55
	Орегон (22 km NE Elgin)	1976	127
	Орегон (12 km SE Elgin)	1976	717
	Орегон (13 km SE Elgin)	1976	507
	Британская Колумбия (Rossland)	1977	52
	Британская Колумбия (Cherryville)	1978	100
	Орегон (22 km NE Elgin)	1978	27
	Орегон (Hwy 204, 14 km E Weston)	1979	111
<i>Diadegma laricinellum</i>	Массачусетс (Merlose)	1932	26
	Нью-Гэмпшир (Berlin)	1933	100
	Коннектикут (Woodstock)	1934	580
	Мэн (Sidney)	1934	698
	Нью-Гэмпшир (Berlin)	1934	700
	Нью-Йорк (Saranac)	1934	700
	Вермонт (Sharon)	1934	545
	Айдахо (7,4 km N. Troy)	1974	10
	Орегон (Union)	1978	54
	Орегон (Union)	1979	634
	Орегон (Union)	1980	1390
	Пенсильвания (Spring Grove)	1980	319
<i>Diadegma nanus</i>	Онтарио (Belleville)	1931	20
	Онтарио (Millbridge)	1935	42
	Массачусетс (Lee)	1936	231
	Онтарио (Millbridge)	1937	35
	Британская Колумбия (Arrow Creek)	1975	17
	Британская Колумбия (Thrums)	1975	17
	Британская Колумбия (North Creston)	1976	25
<i>Chrysocharis laricinellae</i>	Массачусетс (Lunenburg)	1932	800
	Мэн (Sidney)	1933	1140
	Массачусетс (Lunenburg)	1933	848
	Нью-Йорк (Saranac)	1933	1025
	Онтарио (Millbridge)	1934	3925
	Коннектикут (Woodstock)	1935	3960
	Массачусетс (Winchester)	1935	1512

Нью-Гэмпшир (Berlin)	1935	4038
Нью-Гэмпшир (Lempster)	1935	1775
Вермонт (Sharon)	1935	4022
Мэн (Bremen)	1936	1514
Массачусетс (Lee)	1936	2064
Нью-Йорк (Tupper Lake)	1936	1976
Онтарио (Kemptville)	1938	16950
Онтарио (St. Williams)	1939	8789
Онтарио	1942	513
Квебек	1942	300
Онтарио	1943	1752
Квебек	1943	3287
Нью-Брансуик	1943	3107
Ньюфаундленд	1944	6518
Нью-Брансуик	1944	10776
Новая Шотландия	1944	8273
Нью-Брансуик	1945	1908
Новая Шотландия	1945	5080
Онтарио	1946	6404
Квебек	1946	2368
Новая Шотландия	1946	1981
Остров Принца Эдуарда	1946	18870
Ньюфаундленд	1946	42284
Квебек	1947	1980
Ньюфаундленд	1947	12519
Висконсин (Rhineland)	1953	221
Висконсин (Three Lakes)	1953	222
Айдахо (US Hwy. 95, 40 km N. Moscow)	1972	240
Айдахо (US Hwy. 95, 40 km N. Moscow)	1973	2131
Монтана (6,4 km N. Evaro)	1973	1334
Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1973	1479
Вашингтон (Charley Creek)	1973	927
Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1974	943
Вашингтон (Charley Creek)	1974	2672
Монтана (6,4 km N. Evaro)	1974	773
Айдахо (7,4 km N. Troy)	1974	507
Айдахо (9 km N. Troy)	1974	305
Айдахо (Lochsa River)	1974	301
Айдахо (5,5 km E. Bovill)	1974	309
Британская Колумбия (Thrums)	1975	18
Орегон (26 km NE Elgin)	1975	2218
Айдахо (Four Corners)	1976	111
Айдахо (Squaw Valley)	1976	111
Айдахо (Hanna Flats)	1976	111
Айдахо (Felton Creek)	1976	274
Орегон (22 km NE Elgin)	1976	1987
Орегон (22 km NE Elgin)	1977	184
Орегон (22 km NE Elgin)	1978	1008
Орегон (32 km S Heppner)	1978	686

	Орегон (Hwy 204, 14 km E Weston)	1979	176
	Британская Колумбия (Shuttleworth Creek)	1980	450
	Британская Колумбия (Jaffray)	1982	350
	Британская Колумбия (Jaffray)	1983	600
	Британская Колумбия (Plumbob Cr.)	1983	516
	Британская Колумбия (Slocan Lake)	1983	245
	Британская Колумбия (Fairmont H.S.)	1984	240
	Британская Колумбия (Cranbrook)	1984	536
<i>Dicladocerus westwoodii</i>	Онтарио (Millbridge)	1934	44
	Онтарио (Millbridge)	1935	881
	Массачусетс (Lee)	1936	231
	Онтарио (Millbridge)	1937	916
	Онтарио (Kemptonville)	1938	335
	Онтарио (St. Williams)	1939	1107
	Вашингтон (Charly Creek)	1972	243
	Айдахо (US Hwy. 95, 40 km N. Moscow)	1972	270
	Айдахо (Benton Creek)	1976	740
	Орегон (20 km N Elgin)	1977	866
	Орегон (20 km N Elgin)	1979	1843
	Орегон (20 km N Elgin)	1980	648
<i>Dicladocerus japonicus</i>	Айдахо (5,5 km E. Bovill)	1974	65
	Айдахо (1 km N Troy Reservoir)	1975	543
	Айдахо (Four Corners)	1976	92
	Айдахо (Hanna Flats)	1976	92
	Айдахо (Squaw Valley)	1976	94
	Айдахо (Moscow)	1976	88
	Орегон (22 km NE Elgin)	1976	915
	Орегон (22 km NE Elgin)	1977	3634
	Айдахо (Felton Creek)	1977	838
	Орегон (22 km NE Elgin)	1978	583
	Орегон (22 km NE Elgin)	1979	343
	Орегон (22 km NE Elgin)	1980	847
<i>Necremnus metalarus</i>	Айдахо (7,4 km N. Troy)	1974	412
	Айдахо (9 km N. Troy)	1974	145
	Айдахо (9,7 km N. Troy)	1974	140
	Айдахо (Lochsa River)	1974	135
	Айдахо (5,5 km E. Bovill)	1974	1222
	Монтана (6,4 km N. Evaro)	1974	1231
	Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1974	1222
	Вашингтон (Charley Creek)	1974	1278
	Айдахо (Bob's Creek and Potlatch Creek)	1975	548
	Айдахо (Meadow Creek)	1975	543
	Айдахо (Felton Creek)	1975	552
	Айдахо (Hanna Flats)	1975	472
	Айдахо (Squaw Valley)	1975	484
	Айдахо (Four Corners)	1975	521
	Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1975	328
	Вашингтон (Charley Creek)	1975	572

	Монтана (6 km N Evaro)	1975	365
	Орегон (20 km N Elgin)	1975	501
	Орегон (22 km NE Elgin)	1975	1896
	Орегон (25 km NE Elgin)	1975	40
	Орегон (14 km SE Elgin)	1975	69
	Орегон (13 km SE Elgin)	1975	64
	Орегон (12 km SE Elgin)	1975	68
	Орегон (15 km SE Elgin)	1975	66
	Айдахо (Felton Creek)	1976	76
	Айдахо (Hanna Flats)	1976	33
	Айдахо (Squaw Valley)	1976	68
	Айдахо (Four Corners)	1976	35
	Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1976	34
	Монтана (6 km N Evaro)	1976	35
	Орегон (22 km NE Elgin)	1976	119
	Орегон (22 km NE Elgin)	1977	22
	Орегон (22 km NE Elgin)	1978	10
	Орегон (12 km SE Elgin)	1979	66
<i>Cirrospilus pictus</i>	Онтарио (Millbridge)	1934	108
	Онтарио (Kemptville)	1938	235
	Онтарио (St. Williams)	1939	163
<i>Elachertus fenestratus</i>	Айдахо (5,5 km E. Bovill)	1974	291
	Монтана (6,4 km N. Evaro)	1974	112
	Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1974	109
	Вашингтон (Charley Creek)	1974	116
	Айдахо (Bob's Creek and Potlatch Creek)	1975	703
	Айдахо (Meadow Creek)	1975	727
	Айдахо (Felton Creek)	1975	700
	Айдахо (1 km N Troy Reservoir)	1975	250
	Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1975	392
	Вашингтон (Charley Creek)	1975	400
	Монтана (6 km N Evaro)	1975	401
	Орегон (20 km N Elgin)	1975	662
	Орегон (22 km NE Elgin)	1975	144
	Орегон (25 km NE Elgin)	1975	95
	Орегон (14 km SE Elgin)	1975	85
	Орегон (13 km SE Elgin)	1975	93
	Орегон (12 km SE Elgin)	1975	87
	Орегон (15 km SE Elgin)	1975	89
	Айдахо (Felton Creek)	1976	8
	Айдахо (Four Corners)	1976	153
	Айдахо (Squaw Valley)	1976	202
	Айдахо (Hanna Flats)	1976	153
	Вашингтон (Colville Indian Reservation)	1976	55
	Монтана (Evaro)	1976	45
	Орегон (22 km NE Elgin)	1976	62
	Орегон (22 km NE Elgin)	1977	12

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Кормовые растения осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* в Евразии

Страна	Вид растения	Источник
Германия	<i>P. nigra</i> <i>P. tremula</i>	Herrich-Schäffer, 1855 Schütze, 1902
Австрия	<i>P. alba</i> <i>P. nigra</i>	Knitschke, 1927
Словакия	<i>P. alba</i> <i>P. nigra</i> <i>P. simonii</i>	Kollár, 2007 Kollár, Hrubík, 2009
Венгрия	<i>Populus</i> spp. <i>Salix</i> spp.	Fazekas, Schreurs, 2014
Польша	<i>P. tremula</i>	Vidal, Buszko, 1990
Белоруссия	<i>P. tremula</i>	Синчук и др., 2017; 2018
Украина	<i>P. tremula</i>	Лісовий и др., 2017б
Россия	<i>P. alba</i> <i>P. nigra</i> <i>P. tremula</i> <i>Populus</i> spp. <i>Salix alba</i> <i>Salix</i> spp.	Томилова, 1973 Довнар-Запольский, Томилова, 1978 Кузнецов, 1981 Кутенкова, 1989 Мищенко, Золотухин, 2003 Ольшванг и др., 2004 Anikin et al., 2004 Бельская, Воробейчик, 2013 Баянов и др., 2015 Аникин и др., 2016 Коробков, Барышникова, 2017 Акулов и др., 2018 Кириченко и др., 2018 Kirichenko et al., 2019a
Турция	<i>P. tremula</i>	Tozlu et al., 2002
Казахстан	<i>P. tremula</i>	Вредные..., 1949 Шлыков, 1952

ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Кормовые растения *Ph. populifoliella* в Евразии

Страна, регион	Вид растения	Источник
Португалия	<i>P. nigra</i>	Corley et al., 2006
Испания	<i>P. nigra</i>	Cuni y Martorell, 1881
Франция	<i>P. nigra</i> *	Joannis, 1918; Kozlovsky, 1955
Германия	<i>P. balsamifera</i> <i>P. nigra</i>	Nicelli, 1851; Rensch, 1952; Delucchi, 1958
Австрия	<i>P. nigra</i> <i>P. tremula</i>	Knitschke, 1927
Чехия	<i>P. nigra</i>	Šefrová, 2005
Венгрия	<i>P. nigra</i>	Erdős, 1954; 1956; Szöcs, 1965
Польша	<i>P. nigra</i>	Buszko, 1990; Vidal, Buszko, 1990
Беларусь	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> * <i>P. laurifolia</i> <i>P. maximowiczii</i> <i>P. nigra</i> <i>P. simonii</i> <i>P. tremula</i>	Горленко, Панько, 1967; Мержеевская и др., 1976; Евдошенко, Сауткин, 2012; Синчук, Трещева, 2017; Трещева, 2017а; б; Синчук, 2020; Синчук и др., 2024
Украина	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> * <i>P. nigra</i> *	Мокржецкий, 1902; Вальх, 1913; Аверин, 1915а; Коломиец, 1995; Капітоненко, 1998; Лісовий и др., 2017б
Армения	<i>P. alba</i> <i>P. simonii</i>	Мирзоян, 1963; 1965
Иран	<i>P. nigra</i>	Zargaran et al., 2008
Киргизия	<i>P. alba</i> * <i>P. balsamifera</i> * <i>P. macrocarpa</i> <i>P. nigra</i> * <i>P. tremula</i>	Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1958; 1959; Довнар-Запольский, 1969; Романенко, 1981; Габрид, 2004; 2021
Казахстан	<i>P. alba</i> * <i>P. balsamifera</i> <i>P. laurifolia</i> <i>P. nigra</i> * <i>P. tremula</i>	Герасимов, 1932; Штейнберг, 1950; Шлыков, 1952; Скопин, 1957; Ломакина, 1967; Anikin et al., 2004
Румыния	<i>P. nigra</i> *	Caradja, 1920
Болгария	<i>P. nigra</i>	Балевски, Томов, 1997
РФ, Ленинградская обл.	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> *	Селиховкин и др., 2020б
РФ, Вологодская обл.	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> * <i>P. suaveolens</i> * <i>P. tremula</i>	Ярушкина, 2016
РФ, Ярославская обл.	<i>P. nigra</i> * <i>P. tremula</i>	Клепиков, 2005
РФ, Московская обл.	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> * <i>P. heterophylla</i> * <i>P. koreana</i> * <i>P. laurifolia</i> *	Румянцев, 1934; Белова, 1982а; б; 1985; Белова, Воронцов, 1987; Козаржевская, Князятowa, 1987; Проворова, 1990; Белова и др., 1998; Голосова, Кузьмичев, 2000; Состояние..., 2004

	<i>P. nigra</i> * <i>P. simonii</i> <i>P. suaveolens</i> * <i>P. tremula</i>	
РФ, Брянская обл.	<i>P. nigra</i> <i>P. simonii</i>	Селиховкин и др., 2020a
РФ, Ивановская обл.	<i>P. balsamifera</i> * <i>P. laurifolia</i> <i>P. nigra</i>	Молчанова, 1956
РФ, Нижегородская обл.	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> <i>P. deltoides</i> <i>P. nigra</i> <i>P. suaveolens</i>	Хрынова, 1988
РФ, Воронежская обл.	<i>P. laurifolia</i> * <i>P. nigra</i>	Конаков и др., 1935
РФ, Ульяновская обл.	<i>P. nigra</i> *	Мищенко, Золотухин, 2003; Ефремова и др., 2011; Мищенко, 2011
РФ, Самарская обл.	<i>P. nigra</i> *	Сачков, 1989
РФ, Удмуртская респ.	<i>P. alba</i> <i>P. balsamifera</i> * <i>P. deltoides</i> * <i>P. laurifolia</i> * <i>P. suaveolens</i> *	Ермолаев и др., 2011б; Ermolaev et al., 2016; Ермолаев, 2019
РФ, Свердловская обл.	<i>P. balsamifera</i> * <i>P. laurifolia</i> <i>P. suaveolens</i> * <i>P. nigra</i>	Пентин, 1939; Данилова, 1970; 1973; 1981б; Трусевич, 1981; 1982; Епанчинцева, Максимов, 2016; Максимов и др., 2016; Богачева, Замшина, 2017; Богачева и др., 2018; Воробьева и др., 2020
РФ, Челябинская обл.	<i>P. balsamifera</i>	Трусевич, 1981; 1982
РФ, Омская обл.	<i>P. balsamifera</i> <i>P. nigra</i>	Князев и др., 2018
РФ, Новосибирская обл.	<i>P. balsamifera</i> * <i>P. koreana</i> <i>P. laurifolia</i> * <i>P. maximowiczii</i> * <i>P. nigra</i> <i>P. suaveolens</i> *	Селиховкин, 1992; Бакулин, 2005
РФ, Алтайский край	<i>P. nigra</i>	Селиховкин и др., 2020a
РФ, Томская обл.	<i>P. balsamifera</i> * <i>P. nigra</i> *	Поспелова, 1965; Федорова, Конусова, 2013
РФ, Кемеровская обл.	<i>P. balsamifera</i> * <i>P. nigra</i> <i>P. tremula</i>	Баранник, 1981; Еремеева, 1998
РФ, Красноярский край	<i>P. balsamifera</i> * <i>P. laurifolia</i> * <i>P. nigra</i> *	Гродницкий, 1997; Кириченко и др., 1997; Турова, 1998а; б; Баранчиков, Белова, 2004; Тарасова и др., 2004; Кириченко и др., 2009а; Секретенко и др., 2002; 2013; Хлыстова, 2012; Кириченко и др., 2018; 2023

РФ, Иркутская обл.	<i>P. laurifolia</i> * <i>P. nigra</i> <i>P. suaveolens</i> *	Фролов, 1948
РФ, Респ. Тыва	<i>P. balsamifera</i> <i>P. laurifolia</i>	Кириченко и др., 2017
РФ, Амурская обл.	<i>P. balsamifera</i>	Kirichenko et al., 2019a
РФ, Хабаровский край	<i>P. nigra</i> <i>P. pseudosimonii</i> <i>P. suaveolens</i> *	Юрченко, 2006

Примечание. * – вид тополя, на котором *Ph. populifoliella* давал эруптивную плотность (более 1 мины на лист). Виды гибридного происхождения не указаны.

ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Максимальная плотность заселения листьев тополей *Ph. populifoliella* (мин на лист) по данным литературы

Страна	Место	Год	Плотность	Авторы
Франция	р. Об (Aube)	1893	30–40	Jourdheuille, 1893;
Сербия	г. Белград	1958	130	Mijin, 1960
Румыния	г. Бухарест	1917	18	Caradja, 1920
Беларусь	г. Минск	2013	25.5	Чумаков, Лозинская, 2015
Украина	г. Харьков	1898	40	Мокржецкий, 1902
Казахстан	г. Алма-Ата	1930	34	Герасимов, 1932
Казахстан	г. Алма-Ата	–	20	Ломакина, 1967
Киргизия	–	–	37	Прутенский и др., 1954
Киргизия	–	1957	70	Караваева, Романенко, 1958
Киргизия	Чуйская долина	1950–1951	29	Романенко, 1981
Киргизия	–	1952	37	Романенко, 1959
РФ	г. С.-Петербург	1996	50	Бондаренко, 2008
РФ	г. С.-Петербург	2020	21	Мамаев и др., 2020
РФ	г. Вологда	2015	15	Ярушкина, 2016
РФ	г. Москва	1985	22–24	Проворова, 1990
РФ	г. Москва	–	> 70	Белова и др., 1998
РФ	г. Москва	1999	44	Мозолева и др., 2000
РФ	г. Иваново	1947	29	Молчанова, 1956
РФ	г. Воронеж	1934	40	Конаков и др., 1935
РФ	г. Ижевск	2010	20	Ermolaev et al., 2016
РФ	г. Екатеринбург	1971	48.6	Данилова, 1976
РФ	г. Новосибирск	1990–1999	24	Бакулин, 2005
РФ	г. Искитим	1990	43	Селиховкин, 1992
РФ	г. Кемерово	1998	22.3	Еремеева, 2008
РФ	г. Красноярск	1998	28.4	Турова, 1998а

ПРИЛОЖЕНИЕ 7. Ряды устойчивости тополей к *Ph. populifoliella*

Место	Устойчивость снижается в ряду	Источник
Беларусь	<i>P. alba</i> – <i>P. nigra</i> – <i>P. balsamifera</i>	Синчук, Трещева, 2017б
Украина, Харьков	<i>P. alba</i> * – <i>P. nigra</i> – <i>P. balsamifera</i>	Вальх, 1913; Аверин, 1915а
Армения	<i>P. alba</i> * – <i>P. simonii</i>	Мирзоян, 1963; 1965
Казахстан	<i>P. alba</i> – <i>P. nigra</i>	Шлыков, 1952
Казахстан	<i>P. tremula</i> – <i>P. nigra</i>	Скопин, 1957
РФ, Москва	<i>P. alba</i> * – <i>P. nigra</i> – <i>P. balsamifera</i> – <i>P. heterophylla</i>	Румянцев, 1934
РФ, Москва	<i>P. alba</i> * – <i>P. nigra</i> – <i>P. laurifolia</i> – <i>P. suaveolens</i> – <i>P. balsamifera</i>	Белова, Воронцов, 1987
РФ, Иваново	<i>P. laurifolia</i> – <i>P. nigra</i> – <i>P. balsamifera</i>	Молчанова, 1956
РФ, Воронеж	<i>P. nigra</i> – <i>P. laurifolia</i>	Конаков и др., 1935
РФ, Ижевск	<i>P. alba</i> * – <i>P. deltoides</i> – <i>P. laurifolia</i> – <i>P. balsamifera</i> – <i>P. suaveolens</i>	Ермолаев и др., 2011б
РФ, Екатеринбург	<i>P. alba</i> * – <i>P. tristis</i> * – <i>P. suaveolens</i> – <i>P. nigra</i> – <i>P. laurifolia</i> – <i>P. balsamifera</i>	Данилова, 1973; 1981б
РФ, Екатеринбург	<i>P. alba</i> * – <i>P. tremula</i> * – <i>P. suaveolens</i> – <i>P. balsamifera</i>	Богачёва, Замшина, 2017; Богачева и др., 2018
РФ, Новосибирск	<i>P. alba</i> * – <i>P. simonii</i> * – <i>P. nigra</i> – <i>P. suaveolens</i> – <i>P. maximowiczii</i> – <i>P. laurifolia</i> – <i>P. balsamifera</i>	Бакулин, 2005
РФ, Красноярск	<i>P. alba</i> * – <i>P. nigra</i> – <i>P. balsamifera</i>	Тарасова и др., 2004
РФ, Иркутск	<i>P. nigra</i> * – <i>P. laurifolia</i> – <i>P. suaveolens</i>	Фролов, 1948
РФ, Хабаровск	<i>P. alba</i> * – <i>P. pseudosimonii</i> – <i>P. nigra</i> – <i>P. suaveolens</i>	Юрченко, 2006

Примечание. * – повреждение *Ph. populifoliella* отсутствует.

ПРИЛОЖЕНИЕ 8. Максимальная плотность заселения листьев тополей *Ph. populifoliella* (яиц на лист) по данным литературы

Страна	Место	Год	Плотность	Авторы
Франция	г. Труа	1951	63	Kozlovsky, 1955
Армения	Араратская долина	1960	200	Мирзоян, 1963
Киргизия	—	—	70	Довнар-Запольский, 1965
Казахстан	г. Алма-Ата	—	57	Скопин, 1957
Россия	г. Москва	1933	51	Полежаев, 1934
		—	34	Румянцев, 1934
		—	40	Строков, 1950
		1980	104	Белова, Воронцов, 1987
		1988	179	Сулханов, 1992б
	г. Екатеринбург	1971	104	Данилова, 1974
	г. Новосибирск	1974	43	Миняйло, Азаренко, 1978
	г. Красноярск	1990–1998	50–60	Секретенко и др., 2002

ПРИЛОЖЕНИЕ 9. Сроки лёта *Ph. populifoliella* в разных частях ареала

Страна, регион	Сроки лёта I и II поколений	Источник
Италия	I – конец июня – начало июля II – конец сентября – октябрь	Arru, 1966
Польша	I – июнь-июль II – конец августа – начало октября	Buszko, 1990
Беларусь	I – июнь, II – август	Горленко, Панько, 1967 Трещева, 2017а
Украина	I – середина июля, II – последняя декада августа – начало сентября	Вальх, 1913; Аверин, 1915а
Иран	I – середина июня II – середина июля	Zargaran et al., 2008
Казахстан	I – конец июня – середина июля II – август – начало сентября	Скопин, 1957 Ломакина, 1967 Айбасов, 1974
Киргизия	I – конец июня – середина июля II – сентябрь – октябрь	Романенко, 1959; 1981
РФ, Ленинградская обл.	I – август – начало сентября	Мамаев, 2020; Мамаев и др., 2020
РФ, Калужская обл.	I – конец июля – середина августа	Шмыгова, 2005б; 2007
РФ, Московская обл.	I – конец июля – начало августа	Полежаев, 1934 Белова, 1981в Белова, Воронцов, 1987 Сулханов, 1989; 1992б Состояние..., 2004
РФ, Ивановская обл.	I – середина июля – август	Молчанова, 1956
РФ, Воронежская обл.	I – конец июня II – конец августа	Конаков и др., 1935
РФ, Кировская обл.	I – конец июля – начало августа	Наумов, 1964 Чарушина, Шернин, 1974
РФ, Ульяновская обл.	I – июль	Ефремова и др., 2011
РФ, Респ. Башкортостан	I – июль	Мигранов, 1995
РФ, Свердловская обл.	I – конец июля – август	Пентин, 1939 Данилова, 1981а Богачева и др., 2018
РФ, Новосибирская обл.	I – конец июля – август	Миняйло, Христова, 1973 Миняйло, Азаренко, 1978 Бакулин, 2005
РФ, Красноярский край	I – конец июля – середина августа	Турова, 1998а Тарасова и др., 2004 Хлыстова, 2012 Солтанов, 2020
РФ, Иркутская обл.	I – вторая декада августа	Фролов, 1948

ПРИЛОЖЕНИЕ 10. Кормовые растения во вторичном ареале липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*

Страна	Вид растения	Источник
Бельгия	<i>T. cordata</i>	Wullaert, 2012
Голландия	<i>T. cordata</i>	Doorenweerd et al., 2014; Kirichenko et al., 2017a
Германия	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i>	Graf et al., 2002; Lehmann, Stübner, 2004 a; b; Reinhardt, Rennwald, 2007; Segerer, 2008; Kurz et al., 2010
Австрия	<i>T. americana</i> <i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i>	Šefrová, 2002; Perny, 2007; Kirichenko et al., 2017a
Чехия	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i>	Šefrová, 2002; 2005a; Kirichenko et al., 2017a
Польша	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i> <i>T. × euchlora</i>	Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Jaworski, 2009a; b; Soika, Łabanowski, 2014
Словакия	<i>T. americana</i> <i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i>	Šefrová, 2002; Hrubík, Kollár, 2007; Kollár, 2007; Kollár, Donoval, 2013
Венгрия	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i>	Szabóky, Csóka, 2003; Kirichenko et al., 2017a
Словения	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i>	Jurc, 2012; Kirichenko et al., 2017a
Сербия	<i>T. cordata</i> <i>T. tomentosa</i>	Dobrosavljevic et al., 2018
Румыния	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i>	Kovács et al., 2006; Ureche, 2006; Stolnicu, Ureche, 2007; Andriescu et al., 2016; Olenici, Duduman, 2016
Болгария	<i>T. cordata</i>	Kirichenko et al., 2017a; Toshova et al., 2018
Финляндия	<i>T. cordata</i>	Kirichenko et al., 2017a
Литва	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. × europaea</i>	Noreika, 1998; Kirichenko et al., 2017a; Snieškienė, Stankevičienė, 2013; 2016
Белоруссия	<i>T. americana</i> <i>T. amurensis taquetii</i> <i>T. cordata</i> <i>T. japonica</i> <i>T. mandshurica</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i> <i>T. tuan</i> <i>T. × europaea</i>	Евдошенко, Сауткин, 2012; Синчук, Гончаров, 2015; Жоров и др., 2016; Рыжая, Гляковская, 2016; Синчук, 2016; Синчук, Буга, 2016; Синчук, Гончаров, 2016; Гляковская, 2017; Гончаров, 2017; Пинчук, Синчук, 2017; Синчук, 2017б; Синчук и др., 2017; Шибанова и др., 2017; Гляковская, Рыжая, 2018а; Синчук, Гончаров, 2018; Синчук, Пинчук, 2018; Меленец, Рыжая, 2020; Попов et al., 2020; Синчук, Буга, 2020; Гляковская, Рыжая, 2021; Рогинский и др., 2021; Kolbas et al., 2021;

		Миронович и др., 2023
Украина	<i>T. americana</i> <i>T. amurensis taquetii</i> <i>T. cordata</i> <i>T. mongolica</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i> <i>T. × europaea</i>	Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Микулина, 2008; Гниненко, 2011; Мешкова, Микулина, 2010; Мешкова, Мікуліна, 2012; Meshkova et al., 2013; Карпин, 2016; Сильчук и др., 2016; Kirichenko et al., 2017a; Лісовий и др., 2017б; Мартынов, Никулина, 2020
Приднестровье	<i>T. cordata</i> <i>T. platyphyllos</i>	Антюхова, 2010 а; б; Антюхова, Мешкова, 2011
Россия	<i>T. americana</i> <i>T. amurensis</i> <i>T. cordata</i> <i>T. dasystyla</i> <i>T. mandshurica</i> <i>T. platyphyllos</i> <i>T. tomentosa</i> <i>T. × europaea</i>	Козлов, 1991; Белова и др., 1998; Мищенко, Золотухин, 2003; Anikin et al. 2004; Ольшванг и др., 2004; Ефремова, Мищенко, 2010; Гниненко, 2011; Кириченко, Баранчиков, 2012; Селиховкин, Тимофеева, 2012; Кириченко, 2013; Тимофеева, 2013; 2014; Мищенко, Артемьева, 2015; Аникин и др., 2016; Зиновьев, Пестов, 2016; Тимофеева и др., 2016; Kirichenko et al., 2017a; Коробков, Барышникова, 2017; Савчук, Кайгородова, 2017; Князев и др., 2018; Кириченко и др., 2019a; Конусова и др., 2019; Селиховки и др., 2020б; Fairushina, Volkov, 2020; Кутенкова, 2021; Алексанов и др., 2022; Злобин и др., 2022; Kosheleva et al., 2022; Стрюкова, Стрюков, 2022; Кириченко и др., 2023; Лебедев, Кочнев, 2023

Страна, регион	Вид растения	Источник
РФ, Ленинградская обл.	<i>L. decidua</i>	Римский-Корсаков, 1929
РФ, Московская обл.	<i>L. sibirica</i> <i>Pseudotsuga</i> sp.	Белова, 1980; 1981б; 1982б; Белова, Голубева, 1986
РФ, Удмуртская респ.	<i>L. sibirica</i>	Ермолаев, 2004
РФ, Челябинская обл.	<i>L. sibirica</i>	Ольшванг и др., 2004
РФ, Омская обл.	<i>L. sibirica</i>	Гайвас, Пантюхова, 2011
РФ, Красноярский край	<i>L. sibirica</i>	Галкин, 1964; Кондаков, Казачинская, 1964; Борисова, 2005
РФ, Республика Хакасия	<i>L. sibirica</i>	Баранчиков, 1987; Баранчиков и др., 1991; Ермолаев, Ермолаева, 2003
РФ, Республика Тыва	<i>L. sibirica</i>	Нальняева, 1960
Казахстан	<i>L. sibirica</i>	Идрисова, Дягилев, 1978; Гниненко, 1994
Кыргызстан	<i>L. decidua</i> , <i>L. sibirica</i>	Габрид, 2001; 2004; 2016
Монголия	<i>L. sibirica</i>	Яновский, 1980; Шишкин и др., 2018

ПРИЛОЖЕНИЕ 12. Сроки лёта *P. sibiricella* в разных частях ареала

Страна, регион	Сроки лета	Источник

РФ, Ленинградская обл.	июль	Римский-Корсаков, 1929
РФ, Московская обл.	конец мая – вторая декада июня	Кулагин, 1934; Белова, 1979
РФ, Калужская обл.	июнь	Большаков и др., 2011
РФ, Респ. Мордовия	июнь	Аникин, Сусарев, 2014
РФ, Респ. Татарстан	июнь	Аникин, 2014
РФ, Удмуртская Респ.	вторая половина июня – начало июля	Ермолаев, 2004
РФ, Саратовская обл.	июнь – июль	Anikin, 1998
РФ, Ульяновская обл.	июнь – июль	Аникин, 1995
РФ, Челябинская обл.	июнь	Будашкин и др., 2015
РФ, Новосибирская обл.	вторая половина июня – начало июля	Черепанов, Криволицкая, 1960
РФ, Красноярский край	третья декада июня – июль	Галкин, 1964
РФ, Респ. Хакасия	конец июня – начало июля	Баранчиков, 1987
РФ, Хабаровский край	июнь	Аникин, 2015
Кыргызстан	середина июня – начало июля	Габрид, 2004

ПРИЛОЖЕНИЕ 13. Особенности климата г. Ижевска за 2005–2012 гг. согласно данным метеостанции (WMO ID) 28411 (по <http://rp5.ru>)

Показатель	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура, °С	–13,3	–13,9	–4,7	+4,0	+13,1	+16,8	+19,0	+17,3	+11,1	+4,4	–3,2	–9,5
Абсолютный минимум температуры, °С	–37,1	–35,3	–26,8	–17,9	–4,1	+0,7	+4,4	+1,8	–3,0	–11,5	–28,8	–38,8
Абсолютный максимум температуры, °С	+12,3	+1,6	+10,0	+25,0	+31,0	+33,4	+37,0	+37,0	+30,0	+21,0	+11,1	+4,5
Атмосферное давление, приведенное к среднему уровню моря, мм рт. ст.	767,5	767,6	761,8	761,8	761,2	758,2	758,4	760,0	761,8	764,9	763,7	766,7
Минимальное значение атм. давления, мм рт. ст.	769,7	735,7	732,4	737,3	740,8	742,5	746,0	740,0	741,1	737,2	742,0	732,4
Максимальное значение атм. давления, мм рт. ст.	792,1	794,6	785,4	776,6	776,9	771,4	769,9	769,9	780,2	779,6	782,3	783,8
Средняя относительная влажность воздуха (%)	81	76	77	67	58	68	70	72	78	80	85	84

ПРИЛОЖЕНИЕ 14. Особенности климата с. Шира за 2005–2012 гг. согласно данным метеостанции (WMO ID) 29756 (по <http://rp5.ru>)

Показатель	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура, °С	–20,2	–17,4	–6,4	+3,5	+9,7	+16,6	+18,4	+15,0	+9,5	+3,3	–6,1	–15,4
Абсолютный минимум температуры, °С	–42,8	–46,3	–28,5	–21,4	–7,8	–3,4	+5,0	–1,0	–5,0	–17,6	–27,5	–39,4
Абсолютный максимум температуры, °С	+2,6	+6,6	+18,4	+25,4	+31,2	+34,2	+36,0	+37,5	+32,9	+25,0	+13,9	+3,2
Атмосферное давление, приведенное к среднему уровню моря, мм рт. ст.	778,7	774,1	770,7	765,8	761,8	757,4	756,3	759,3	764,4	767,7	770,1	774,8
Минимальное значение атм. давления, мм рт. ст.	753,0	747,5	749,4	745,6	743,2	745,2	745,4	748,2	745,9	748,4	747,2	744,3
Максимальное значение атм. давления, мм рт. ст.	804,6	795,3	792,5	782,5	774,2	784,0	767,6	771,2	779,5	784,4	791,2	798,8
Средняя относительная влажность воздуха (%)	74	70	64	55	53	60	70	72	68	66	71	72

ПРИЛОЖЕНИЕ 15. Примеры очагов *Ph. populifoliella*, описанные в литературе

Страна	Место	Период вспышек	Авторы
Франция	Виапр	1893	Jourdeuille, 1893
	Труа	1945–1954	Hubault, 1948; Kozlovsky, 1955
Сербия	Белград	1958–1960	Mijin, 1960
Литва	Вильнюс	1980–2009	Ivinskis et al., 2009
Беларусь	Минск	1960, 2013–2018	Горленко, Панько, 1967; Чумаков, Лозинская, 2015; Трещева, 2017 а; б; Синчук и др. 2018
Румыния	Бухарест	1917	Caradja, 1920
Украина	Харьков	1898, 1913–1914	Мокржецкий, 1902; Вальх, 1913; Аверин, Галков, 1914; Аверин, 1915 а; б
	Киев	2011–2013	Дрозда и др., 2014
Армения	Арагатская долина	1958–1961, 1961, 1965, 1967	Мирзоян, 1963; 1977
Казахстан	Алма-Ата	1930, 1949–1950, 1963–1964	Герасимов, 1932; Вредные..., 1949, Скопин, 1957; Ломакина, 1967; Довнар-Запольский, 1969
Узбекистан	Бухара	–	Плотников, 1926
	Ташкент	–	Вредные..., 1949; Довнар-Запольский, 1965
Киргизия	Чуйская долина (Бишкек, Токмак, Кант)	1950–1957, 1963–1964, 1974–1978	Караваева, Романенко, 1958; Романенко, 1958; 1959; Довнар-Запольский, 1965; Романенко, 1981
РФ	С.-Петербург	1989, 1991–1999, 2017–2020	Львовский, 1994; Бондаренко, 2008; Селиховкин, 2010; 2012; Селиховкин и др., 2012; 2016а; б; 2018; 2019; Мамаев, 2019; Ситникова, 2019; Буй Динь Дык и др., 2020а; б; Мамаев, 2020; Мамаев и др. 2020; Селиховкин и др., 2020а; б; Буй Динь Дык, 2021
	Боровичи	2015–2019	Буй Динь Дык и др., 2020а
	Вологда	2015	Ярушкина, 2016
	Брянск	2019	Ситникова, 2019
	Москва	1927–1933, 1946, 1948–1950, 1954, 1958, 1961–1965, 1974–1989, 1999–2007	Предтеченский, 1930; Кулагин, 1934; Полежаев, 1934; Румянцев, 1934; Конаков и др., 1935; Строков, 1950; Берденникова, 1952; Белосельская, 1955; Волков, 1955; Ключкин, 1959; Белова, 1981в; 1982б; Сулханов, 1986; Белова, Воронцов, 1987; Козаржевская, Князятова, 1987; Синадский, 1988; Сулханов, 1989; Проворова, 1990; Сулханов, 1990; 1992 а; б; Белова, 1994; Сулханов, 1995 а; б; 1996; Белов, 2000а; б; Мозолевская и др., 2000; Состояние..., 2001; 2004; 2005; Белов, 2011
	Королёв	2010	Кузьменко, 2011

Иваново	1947	Молчанова, 1956
Н. Новгород	середина 1980-х	Хрынова, 1988
Воронеж	1934 1957–1962	Конаков и др., 1935; Довнар-Запольский, 1965
Йошкар-Ола	2002	Ластухин, 2007
Киров	1934, середина 1960-х	Наумов, 1964; Леви, 1967; Чарушина, Шернин, 1974
Ижевск	конец 1960- начало 1970-х; 2000–2010, 2018-2020	Рощиненко, 1972; Ермолаев, Трубицын, 2008; 2009; Ермолаев и др., 2011б; Ermolaev et al., 2016
Екатеринбург	1918; середина 1950-х, 1967–1980, 2006–2010, 2013–2017	Колосов, 1918; Ширшова, 1958; Данилова, 1970; 1973; 1974; 1976; 1981а; б; 1983; Данилова и др., 1984; Епанчинцева, Максимов, 2016; Максимов и др., 2016; Богачева и др., 2018
Новосибирск	1969–1974, 1987–1988, 1991–1997, 2012, 2015	Миняйло, Христова, 1973; Миняйло, Азаренко, 1978; Денисова, Селиховкин, 1990; Селиховкин, 1996; Коломиец, Богданова, 1992; Бакулин, 2005; Кириченко и др., 2019а
Искитим	1987–1990	Селиховкин, 1989; Денисова, Селиховкин, 1990; Селиховкин, 1992
Томск	2007–2011	Фёдорова, Савчук, 2013
Кемерово	1997–1998	Еремеева, 1998; 2008
Красноярск	1980–?, 1990–2018	Гродницкий, 1997; Турова, 1996; Кириченко и др., 1997; Кириченко, 1998; Турова, 1998 а; б; Кириченко, 1999; 2000; Баранчиков, Белова, 2004; Тарасова и др., 2004; Kirichenko, 2005; Григорьев и др., 2005; Хлыстова, 2012; Кириченко и др., 2018; Кириченко и др., 2019а
Иркутск	1941, 2015	Фролов, 1948; Кириченко и др., 2019а
Братск	–	Денисова, Селиховкин, 1990
Улан-Удэ	2015	Кириченко и др., 2019а
Чита	2015	Кириченко и др., 2019а
Хабаровск	1975–1989, 2002–2005	Юрченко, 2006

ПРИЛОЖЕНИЕ 16. Сроки лёта двух поколений *Ph. issikii* в разных частях ареала

Страна, регион	Первое поколение	Второе поколение	Источник
Голландия	июнь	август – октябрь	Huisman et al., 2013 Doorenweerd et al., 2014
Германия	?	август – октябрь	Graf et al., 2002 Gaedike et al., 2003 Seegerer, 2008
Чехия	июнь	вторая декада августа – октябрь	Šefrová, 2002; 2003
Венгрия	июнь	август – сентябрь	Szabóky, Csóka, 2003
Хорватия	июнь	август – сентябрь	Matošević, 2007a; b Matošević et al., 2009 Matošević, Pernek, 2011
Сербия	июнь	август	Dobrosavljevic et al., 2018
Румыния	?	август	Kovacs et al., 2006
Латвия	?	сентябрь	Noreika, 1998
Белоруссия	конец июня – начало июля	август – сентябрь	Евдошенко, Сауткин, 2012
Приднестровье	конец июня – начало июля	август	Антюхова, Мешкова, 2011
Украина, г. Харьков	вторая половина июня	август	Мешкова, Мікуліна, 2012; Meshkova et al., 2013
РФ, Респ. Карелия	?	август – сентябрь	Кутенкова, 2021
РФ, Ленинградская обл.	июль	сентябрь	Селиховкин, Тимофеева, 2012; Селиховкин и др., 2020б
РФ, Смоленская обл.	первая половина июля	?	Шмытова, 2005а; 2007
РФ, Калужская обл.	июль	?	Алексанов и др., 2022
РФ, Тверская обл.	июль	август – сентябрь	Коробков, Барышникова, 2017
РФ, Калужская обл.	середина июля	?	Шмытова, 2005а; 2007
РФ, Московская обл.	третья декада июня – начало июля	конец августа – сентябрь	Осипова, 1992; 1995 Белова и др., 1998 Беднова, Белов, 1999 Белова, Белов, 2004 Состояние..., 2004 Гниненко, Козлова, 2007
РФ, Тульская обл.	начало июля	август – сентябрь	Барышникова, Большаков, 2004
РФ, Воронежская обл.	конец июня – вторая декада июля	середина августа – первая декада сентября	Козлов, 1991
РФ, Чувашская Респ.	июль	?	Ластухин, 2010
РФ, Респ. Мордовия	конец июня –	середина	Сусарев, 2014

	вторая декада июля	августа	
РФ, Ульяновская обл.	начало июля	август	Мищенко, Золотухин, 2003; Yefremova, Mishchenko, 2012
РФ, Свердловская обл.	начало июля	вторая половина августа	Ухова, Ольшванг, 2014; Богачева и др., 2018
РФ, Челябинская область	?	август – сентябрь	Ольшванг и др., 2004
РФ, Омская обл.	июль	?	Князев и др., 2018
РФ, Новосибирская обл.	конец июня – июль	август	Кириченко, 2013
РФ, Томская обл.	вторая декада июля	?	Конусова и др., 2019
РФ, Приморье	вторая половина июля	?	Ермолаев, 1977
Корея	?	середина августа	Kumata et al., 1983
Япония	конец июня, середина июля	конец августа, сентябрь (иногда до первых чисел октября)	Kumata, 1963a

Примечание: ? – нет точных данных.

ПРИЛОЖЕНИЕ 17. Максимальная плотность заселения листьев липы мелколистной *T. cordata* липовой молью-пестрянкой *Ph. issikii* (мин на лист) по данным литературы

Страна	Регион	Плотность	Авторы
Болгария	София	20	Toshova et al., 2018
Украина	Харьковская обл.	24	Мешкова, Мікуліна, 2012
Украина	Киев	16–20	Сильчук и др., 2016
Приднестровье		10	Антюхова, Мешкова, 2011
РФ	Луганская обл.	11	Мартынов, Никулина, 2020
РФ	Москва	14	Файрушина, Волков, 2020
РФ	Московская обл.	20	Белов, 2019
РФ	Воронежская обл.	27	Козлов, 1991
РФ	Ульяновская обл.	22	Ефремова, Мищенко, 2008
РФ	Удмуртская Респ.	35	Ермолаев, Рублёва, 2017
РФ	Свердловская обл.	12	Богачева и др., 2018
РФ	Томская обл.	25–28	Конусова и др., 2019

ПРИЛОЖЕНИЕ 18. Фазы формирования генеративных органов липы мелколистной (*Tilia cordata*) на примере популяций г. Оренбурга (по Мушинской, 2001)

Период	Фаза морфогенеза
конец апреля	Фаза появления у почек зеленого конуса листьев. В их пазухах идет формирование зачатков будущих соцветий размером 0,25 мм, состоящих из мелких округлых клеток.
начало мая	Фаза распускания листьев. Зачаточное соцветие состоит из нескольких бугорков, прикрепленных прицветником как шлемом. Через 3–5 дней соцветия полуприкрыты прицветником, а группы зачаточных цветков закрыты листообразными структурами. У цветков, достигших 0,25 мм в диаметре, отмечается закладка чашелистиков.
вторая декада мая	Соцветие полностью выходит из-под защиты прицветника, у цветков наблюдается закладка лепестков, а у некоторых – тычинок.
конец мая	Все бутоны имеют пыльники, которые имеют уплощенную форму.
начало июня	Рост лепестков, тычинок, формирование пыльников, появление тычиночных нитей, закладка пестика в виде пяти бугорков, а через неделю образование семязачатков. Через 7–10 дней после заложения пестика происходит развитие всех его частей и тек у пыльников тычинок. В это время все бутоны выходят из-под прикрытия листообразующих структур, которые большей частью опадают. Далее – рост всех частей цветка и формирование пестика.