

УДК 595.78

РОЛЬ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ

© 2024 г. И. В. Ермолаев

Ботанический сад УрО РАН
ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620130 Россия
E-mail: ermolaev-i@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.01.2024 г.

После доработки 01.07.2024 г.

Принята к публикации 06.08.2024 г.

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 минирующих чешуекрылых имеют паразитоиды. Видовое разнообразие комплексов паразитоидов минёров среди насекомых-фитофагов является наиболее высоким. Функционирование комплекса паразитоидов связано со структурными и функциональными трансформациями во времени. Смертность гусениц от патогенов низка.

DOI: 10.31857/S0044459624050033, EDN: UGMHUD

В большинстве случаев колебания численности в популяциях чешуекрылых-минёров не привлекают внимание специалистов. При этом плотность заселения кормового растения минёром невысока, а влияние насекомого на растение минимально. Например, четырехлетнее исследование сезонной динамики повреждения листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) в долине р. Сива (Удмуртия) показало, что в течение вегетации доля листьев, минированных восемью 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 даже 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.) (Ермолаев, Мартынов, 2022). В течение XX в. хронические очаги тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Gracillariidae) функционировали в Москве на протяжении как минимум 30–40 лет (Ермолаев, 2019). За 25 лет (1999–2023 гг.) существования популяций инвазионного вида липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata, 1963) под Ижевском эруптивная плотность минёра на постоянной пробной площади была отмечена нами в течение 18 лет (наши данные).

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). Среди минёров смена кормового растения известна лишь у некоторых представителей р. *Incurvaria* Haworth, 1828 (Герасимов, 1952). 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 внутривидовую конкуренцию и физиологическое состояние кормового растения.

Выживаемость генерации аборигенного чешуекрылого-минёра может значительно варьировать в зависимости от проявления различных факторов смертности. Выживаемость *Phyllonorycter pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) (Gracillariidae) в садах Воронежской и Липецкой областей составляет от 1 до 6% (Рябчинская, Харченко, 2006). Выживаемость минёра *Cameraria hamadryadella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) в 1984 г. (год высокой плотности заселения) составила 0.6%, а в 1990 г. (год с низкой плотностью) — 6.3% (Connor, Beck, 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%.

Реализация эруптивной плотности чешуекрылого-минёра может приводить к значительным экологическим и экономическим потерям. Так, функционирование очага минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966 (Yponomeutidae) в Заиграевском лесхозе Бурятии на протяжении семи лет обеспечило снижение общего прироста древесины сосновых насаждений

в объеме 3.5 тыс. м³ (Позмогова, 1972). Вспышки массового размножения минирующих молей в яблоневых садах Куба-Хачмасского массива Азербайджана (более 30 тыс. га) носили хронический характер с 1962 по 1975 г. и приводили к значительному экономическому ущербу (Минирующие моли..., 1975). Для того чтобы понять экологические механизмы, лежащие в основе вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра, необходимо представлять специфику действия факторов, ограничивающих его численность.

Цель обзора — исследовать роль абиотических и биотических факторов в динамике численности чешуекрылых-минёров.

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°C приводило к сокращению эмбрионального периода цитрусового минёра *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Gracillariidae) в 2.7 раза, периода личиночного развития — в 1.8 раза, 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 10 лет наблюдений (Connor et al., 1994).

Низкие температуры могут значительно снижать численность популяций чешуекрылых-минёров. Так, заморозки вызывали гибель 24% куколок *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Gracillariidae), 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, 1985). 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 температурах воздуха (-25.8°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°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* (Fabricius, 1794) (Gracillariidae) 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 *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Gracillariidae) (Auerbach, 1991).

Роль разной степени освещенности листьев на выживаемость минёра убедительно доказана в опытах 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 вызван или прямым влиянием на минёра яркого солнечного света, или опосредовано через фотохимические индуцированные изменения в качестве листьев (Connor, 2006).

Атмосферные осадки также могут влиять на численность 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 атмосферных осадков на плотность минёра зависит от морфологических особенностей растения-хозяина. Так, гибель гусениц и куколок

Ph. messaniella (Zeller, 1846) (Gracillariidae) вследствие ветра и сильного дождя (без града) на каштанах *Castanea* spp. была значительно выше (от 52.1 до 90%), чем на дубах *Quercus* spp. (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 червем *Lumbricus terrestris* (Laing et al., 1986). В год с холодной весной время выхода бабочки из куколки затягивается и почти все листья уничтожаются червем вместе с минёром и его паразитоидами.

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).

Неудача гусениц при выходе из яйца также может существенно снижать численность минёра. Так, в популяциях *Phyllonorycter quercus* (Amsel & Hering, 1931) (Gracillariidae) по этой причине погибло в среднем 22.8% особей (Auerbach, Simberloff, 1989).

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ДЕЙСТВУЮЩИЕ ВНУТРИ ТРОФИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Внутривидовая конкуренция

Кормовая база чешуекрылого-минёра ограничена объемом листовой массы индивидуального растения-хозяина. Увеличение плотности заселения приводит к обострению внутривидовой конкуренции.

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 минёры с двумя или тремя минами (Cornelissen, Stiling, 2008). Исследование популяции *Cameraria* sp. при плотностях заселения дуба *Quercus emoryi* менее одной мины на лист показало отсутствие регулирующего влияния со стороны внутривидовой конкуренции (Faeth, 1991a, b). Смертность гусениц *C. hamadryadella* вследствие внутривидовой 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 листовичной чехлоноски *Protocryptis laricella*, развивавшиеся на листовичниках при высокой плотности заселения, имеют меньшее количество яиц, чем самки, развивавшиеся при низких плотностях (Schwenke, 1958). Однако известен и противоположный пример. Масса куколок *Stilbosis quadricustatella* (Chambers, 1880) (Cosmopterigidae) имела слабую, но достоверную положительную корреляцию с плотностью минёра внутри дерева (Mopper, Simberloff, 1995).

Крайней формой взаимодействия конкурирующих личинок минёра является каннибализм (Condrashoff, 1964; Позмогова, 1969; 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.

Смертность от каннибализма прямо связана с плотностью заселения растения минёром. Это показано на примерах *Ocnerostoma friesei* (Позмогова, 1969), *Phyllonorycter populifoliella* (Полежаев, 1934; Мирзоян, 1977; Белова, 1985), *Ph. ringoniella* (Matsumura, 1931) (Sekita, Yamada, 1979), *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (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 внутривидовой 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, 1985). Общая смертность от каннибализма у *Phyllonorycter apparella* на американской осине *Populus tremuloides* и *Ph. 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* Common, 1969 (Incurvariidae) с эвкалиптом (Wallace, 1970). Другим примером является моль-малютка *Stigmella malella* (Stainton, 1854) (Nepticulidae), дающая в Крыму четыре поколения (Холченков, 1973). По окончании развития первого поколения моли на 100 листьев яблони сорта Ренет 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 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* (Linnaeus, 1761) (Coleophoridae) 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 чехлоножка *C. serratella* — *B. pendula*. 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* в Центральной Японии, успешно завершает свое развитие даже в преждевременно опавших листьях (Yamazaki, Sugiura, 2008). Однако пятнистый олень (*Cervus nippon centralis*) может поедать как опавшие листья, так и находящиеся на дереве (со скоростью 8.6 ± 1.9 листьев в минуту), и тем самым сокращает 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 интактных листьях (Morper 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)

содержит на 20% больше фенольных соединений и в 2.5 раза больше эфирных масел, чем хвоя контрольных деревьев. В результате гусеницы непарного шелкопряда *Lymantria dispar* при питании хвоей, поврежденной минёром, растут в 2 раза медленнее (Баранчиков и др., 1991).

БИОТИЧЕСКИЕ 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 растёт (Feeny, 1970). При этом большинство видов минёров развивается на дубе именно в период высоких концентраций танина в листьях растения. Исследование в Северной Флориде (Morper et al., 1984) показало, что минёр *Stilbosis quadricustatella* имеет высокую плотность заселения на дубе *Q. geminata* 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* были ниже, чем у *Q. nigra*. При этом средняя продолжительность развития гусениц минёра на *Q. geminata* была выше, чем у гусениц, развивающихся на *Q. nigra* (Morper et al., 1984).

Во-вторых, личинки минёров питаются только определенными 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 сем. Gracillariidae на растении *Arbutus xalapensis* (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 quadricustatella*, а некоторые — постоянно низкую

(Morper, 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% (Morper, 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. Например, яйцекладка на молодые весенние листья минёром, откладывающим в норме на зрелые, привела к снижению его выживаемости вследствие конкуренции со свободноживущими филлофагами (West, 1985).

Известно, что повреждение растительной ткани фитофагом вызывает в организме растения индуцированные реакции. Такие реакции проявляются 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 трех дубов *Quercus falcata*, *Q. nigra* и *Q. hemisphaerica* имели негативную и достоверную связь с содержанием азота в листьях деревьев (Faeth et al., 1981b). Листья березы, минированные *Eriocrania* spp., имеют в среднем на 10.3% больше фенолов, чем неповрежденные листья (Valladares, Hartley, 1994). Повреждение листьев мангрового дерева *Avicennia marina* минёром *Phyllocnistis citrella* приводило к снижению содержания хлорофилла, углеродных и азотных компонентов (Chen et al., 2022).

Индукцированные реакции растения-хозяина могут оказывать негативное влияние на характеристики чешуекрылых-минёров. Так, гусеницы чехлоноски *Coleophora serratella*, выращенные 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; Hespeneheide, 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, 1990; 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). Существуют 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 изменяют 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. Эта 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* Puplesis & Diškus, 2003 (Tischeriidae) развивается в листьях вечнозеленого дерева-хозяина *Eurya japonica* около девяти месяцев и, по всей вероятности, может ингибировать преждевременное опадение листьев (Oishi, Sato, 2007). Тем самым минёр повышает 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 Преслера и Прайса (Preszler, Price, 1993). С листьев ивы *Salix lasiolepis*, выбранных при откладке яиц самками *Phyllonorycter* spp., удалили яйца филлофага и сравнили интенсивность их преждевременного опадения с таковой минированных и неминированных листьев. Оказалось, что листья с удаленными яйцами минёра и неминированные 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 и достоверно 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 *Q. 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*, она составила 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 *Q. geminata* составила не менее 55% (Simberloff, Stiling, 1987). До 34% минёров *Tischeria citrinipenella* (Clemens, 1859) (Tischeriidae) погибали от преждевременного опадения листьев дуба *Q. virginiana* (Faeth et al., 1981a). Повреждения *Phyllonorycter* sp. вызывали преждевременное опадение листьев ивы *Salix lasiolepis* (в 1990 г. — 34.4%, в 1991 г. — 24.5%) и значительно снижали 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 *Phyllonorycter* spp., развивающихся на *Fagus sylvatica* и *Quercus ilex*, показало, что смертность минёров от преждевременного опадения листьев составляет не более 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% (Connor, Beck, 1993). Минёр *Stigmella* sp., развивающийся на дубе *Q. gilva* в Центральной Японии, успешно завершает 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 *Q. nigra* в Северной Флориде показало, что опадение листьев обычно происходит или после успешного выхода хозяина, или после его гибели от других факторов смертности (Stiling, Simberloff, 1989). Около 90% гусениц *Coptodisca negligens* Braun, 1920 (Heliozelidae) в опавших листьях черники *Vaccinium macrocarpon* выживали и окукливались (Maier, 1989). Высокая выживаемость минёра связана с тем, что листья опадали с гусеницами четвертого возраста. По мнению некоторых авторов (Kahn, Cornell, 1983), 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 (Connor, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных насекомым-минёрам, только в 2.6% выделяется смертность от патогенов. В то время как для свободноживущих филофагов 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 (Nedveckytė et al., 2021): *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). 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).

Относительно низкую смертность от патогенов можно связать с этологическими особенностями минёров. 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.

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 р. *Epinotia* Hubner, 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 вызывали 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*, *Trichothecium roseum*, *Cladosporium* sp. и *Fusarium* sp. (Чагелишвили, 1972).

Слабое влияние патогенов в регуляции численности популяций чешуекрылых-минёров

обусловлено двумя причинами. С одной стороны, 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). С другой стороны, повреждение растительной ткани может индуцировать повышение содержания в ней танинов и других фенолов, обладающих бактерицидными и фунгицидными свойствами (Rhoades, 1978; Swain, 1979). Так, искусственное нанесение на листья дуба *Quercus emoryi* раствора танинов достоверно повышало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов и снижало от других факторов (Faeth, Bultman, 1986). Последнее обстоятельство авторы связывают с бактерицидными и фунгицидными свойствами танинов (Swain, 1979). Тот же эффект дала искусственная подрезка листьев дуба *Q. emoryi* (Faeth, 1986).

Минирование, по всей вероятности, может создавать условия для проникновения и колонизации на листьях растения-хозяина эндофитных грибов. Например, повреждение хвои сосны *Pinus contorta* гусеницами младших возрастов *Eucordylea canusella* (Freeman, 1965) (Gelechiidae) создает условия проникновения в растение гриба *Aureobasidium pullulans* (McLeod, 1969). Патоген приводит к гибели хвоинки, и дальнейшее развитие минёра происходит в ее 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 имели достоверных различий с контролем (Faeth, Hammon,

1997b). Тем не 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 (Connor, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных минёрам, в 9.6% выделяется смертность от хищников. В то время как для свободноживущих филлофагов смертность от хищников указана только в 6.4% из 2537 статей. По всей вероятности, минёры чаще становятся жертвами хищников, чем свободноживущие филлофаги из-за своих малых размеров.

Среди беспозвоночных минёрами наиболее активно питаются муравьи. В условиях лесопарка муравьи *Formica rufa* могут собирать практически всех куколок сиреневой моли *Gracilaria syringella* из подстилки глубиной до 2 см (Строков, 1956). Муравьи *F. uralensis* собирали гусениц минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* в радиусе от муравейника до 60 м (Позмогова, 1969). При этом наиболее интенсивное питание муравьев минёром наблюдали на расстоянии до 23 м от муравейника. Гибель от хищников в популяции минёра *Eriocraniella* sp. на дубе *Quercus nigra* при исключении муравьев составила 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 *Q. dentata*, в результате хищничества на деревьях, содержащих муравьев *F. yessensis*, составила в среднем 24.7%, на деревьях без муравьев (после обработки репеллентом) — только 12% (Sato, Higashi, 1987). При этом смертность от паразитоидов была выше на деревьях без муравьев (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 р. *Parus* 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., 2005). При этом синицы уничтожали от 2 до 4% популяции минёра. Обыкновенный зяблик *Fringilla coelebs* и крапивник *Troglodytes troglodytes* охотно поедают гусениц ряда минёров плодовых культур Болгарии (Иванов, Славов, 1986). В Тбилиси отмечено летнее и зимнее питание воробьев гусеницами платановой моли *Phyllonorycter platani* Staudinger, 1870 (Gracillariidae) (Жижилашвили, 1952). В течение сентября–октября 1975 и 1976 гг. близ Оулу (Финляндия) синицы *Parus major* и *P. montanus* повреждали мины с куколками *Phyllonorycter froelichiella* (Zeller, 1839) и *Ph. strigulatella* (Lienig & Zeller, 1846) (Gracillariidae) в количестве 18.9 и 13.7% соответственно (Itämies, Ojanen, 1977).

Отсутствие птиц может приводить к значительному увеличению плотности заселения минёром 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 москвичи *Parus ater* 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 тыс. личинок и куколок минёров р. *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 листовертку *Cydia conicolana* (Heylaerts, 1874) (Tortricidae)

в период с октября по январь (Gibb, 1958), а на виды р. *Phyllonorycter*, живущих на дубах, — только во время зимних месяцев (Szöcs, 1959).

Влияние птиц на численность минёра может значительно варьировать между годами и местообитаниями и зависит от плотности популяции фитофага. Нападение синиц *Parus major* и *P. montanus* на минёров *Phyllonorycter froelichiella* и *Ph. strigulatella* 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, Tavener, 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 набором хозяев. При этом паразитоиды заражают ранние стадии хозяина, позволяя ему продолжить свое развитие. Большинство коинобионтов являются эндопаразитоидами (Тобиас, 2004; Harvey et al., 2013). Ко второй группе относят паразитоидов с низким репродуктивным потенциалом и широким набором 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 р. *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 р. *Phyllonorycter* Южной Англии (Rott, Godfray, 2000) показало, что с каждым видом минёра связано 10.8 ± 0.9 видов паразитоидов. При этом общий список паразитоидов составил всего 27 видов (Rott, Godfray, 2000). В результате сравнения комплексов паразитоидов *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 *Phyllonorycter* дуба и березы — 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 трех 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 р. *Phyllonorycter* более разнообразны на деревьях, чем на кустах или травянистых растениях (Askew, 1980). Паразитизм минёра *Stilbosis quadricustatella* на дубе *Quercus geminata* был достоверно выше, чем на дубе *Q. nigra* (Mopper et al., 1984).

Формирование трех трофических уровней — процесс эволюционный. При этом комплектование представителей третьего трофического уровня идет, по всей вероятности, медленнее, чем второго. Так, менее чем за 20 лет в Северной Флориде на деревьях-интродуцентах *Castanea crenata* 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 *Q. nigra*. Однако существуют и противоположные примеры. Так, гусеницы и куколки *Cameraria hamadryadella* имели большую зараженность паразитоидами на интродуцированных видах дубов, чем на аборигенных (Connor, 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* заселяет яйца чехлоноски *Coleophora pruniella* Clemens, 1861 (Coleophoridae) (Doner, 1936). Около 1% яиц *Epinotia meritana* Heinrich, 1923 (Tortricidae), 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 (Coleophoridae) паразитируют *Erynnia tortricis* (Tachinidae) и *Swammerdamella brevicornis* (Scatopsidae) (Beacher, 1947). На факультативном минёре *Dioryctria abietella* (Deins & Schiffermuller, 1775) (Pyrilidae) отмечены две тахины — *Phryxe pecosensis* и *Eumea caesar* (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, 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 трех садах совхоза “Червоный молочар” Славянского района Донецкой области 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 дубов в агроценоз приводила к достоверному снижению паразитизма минёров 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 р. *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.

При вспышке массового размножения аборигенного чешуекрылого-минёра происходит существенная структурная и функциональная трансформация комплекса его паразитоидов. Наше исследование хронического очага осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella*, проведенное в течение 2014–2017 гг. близ Ижевска, показало, что развитие комплекса паразитоидов минёра было связано с ежегодным увеличением количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно) и сменой доминантных видов (Ермолаев и др., 2022). Ежегодный рост показателя зараженности паразитоидами (до 70%) привел к затуханию очага *Ph. apparella* в 2018 г. Структурные и функциональные изменения комплексов паразитоидов в очаге минёра основаны 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 (Ермолаев и др., 2022).

Гиперпаразитизм широко распространен как среди экто-, так и эндопаразитоидов. Например, при исследовании паразитоидов р. *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, 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 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), общий уровень которого может достигать 90% (Holler et al., 1993).

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 погибло по этой причине (Auerbach, 1991). Получить подобные данные крайне трудно и обычно этот фактор не учитывается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзоре рассмотрена роль факторов смертности в популяциях чешуекрылых-минёров.

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. Функционирование комплекса паразитоидов связано со структурными и функциональными трансформациями во времени. Смертность гусениц от патогенов низка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А. В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее выполнения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит экспериментальных исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю.Н., Сафонова Л.В., Рыжкова Т.С., Кудашова Ф.Н., 1991. Баланс энергии и азота у гусениц непарного шелкопряда при питании хвоей лиственниц, поврежденных насекомыми-минёрами // Экология. № 6. С. 56–62.
- Белова Н.К., 1985. Факторы смертности тополевой моли-пестрянки // Экология и защита леса. Взаимодействие компонентов лесных экосистем. Л.: Ленингр. лесотехн. академия. С. 89–93.
- Герасимов А.М., 1952. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. Т. I. Вып. 2. Ч. I. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 339 с.
- Ермолаев И.В., 2019. Экологические механизмы непериодической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки — *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 451–476.
- Ермолаев И.В., Васильев А.А., 2022. Сезонная динамика повреждения насекомыми-филлофагами листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала // Зоол. журн. Т. 101. № 5. С. 525–536.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Куропаткина Ю.С., Егоренкова Е.Н., 2022. Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осинового моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоол. журн. Т. 101. № 4. С. 409–416.
- Ермолаев И.В., Мартынов А.Д., 2022. Динамика очагов дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Lepidoptera: Gracillariidae) на примере Воронежского государственного природного биосферного заповедника // Тез. докл. XVI съезда Русск. энтомол. общ-ва. Москва, 22–26 августа 2022 г. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 129.
- Жижилашвили Т.И., 1952. Материалы к биологии платановой моли *Lithocolletis platani* Stgr. // Сообщ. АН Грузин. ССР. Т. 13. № 8. С. 469–476.
- Иванов С., Славов Н., 1981. Влияние паразитов на динамику численности минирующих молей на яблоне при интегрированной защите растений // Разработка интегрированных систем защиты растений в странах-членах ВПС / МОББ. Кишинев: Тип. Госкомцен МССР. С. 102–104.
- Минирующие моли в яблоневых садах Азербайджана и меры борьбы с ними, 1975. Баку. 31 с.
- Мирзоян С.А., 1977. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван: Айастан. 453 с.

- Опаренко В.И., 1972. Биологические особенности яблонной нижнесторонней минирующей моли-пестрянки в Донской и Харьковской областях // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. Харьков: Харьков. сельскохоз. ин-т. Т. 172. С. 43–47.
- Опаренко В.И., 1975. Яблонная нижнесторонняя минирующая моль и меры борьбы с ней в Донецкой области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков: Харьков. сельскохоз. ин-т. 16 с.
- Позмогова З.Н., 1969. Забайкальский минёр Фризе — *Ocnerosoma fresei transbaicalensis* Pozmogova, ssp. n. (Lepidoptera, Hyponomeutidae) // Главные вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья. Улан-Удэ: Бурят. ин-та естеств. наук БФ СО АН СССР. С. 53–147.
- Позмогова З.Н., 1972. О вредности минёра Фризе и о мерах борьбы с ним в Забайкалье // Зоол. пробл. Сибири. Мат-лы IV совещ. зоол. Сибири. Новосибирск: Наука. С. 167–168.
- Полежаев В.Г., 1934. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) // Зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 485–505.
- Рябчинская Т.А., Харченко Г.Л., 2006. Паразиты яблонной нижнесторонней минирующей моли в ЦЧР // Пробл. энтомол. Северо-Кавказск. региона. Ставрополь: АГРУС. Вып. 2. С. 99–101.
- Санина З.М., 1949. Минирующие насекомые древесных пород в заповеднике “Лес на Ворскле” // Учен. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. Биол. наук. № 92. Вып. 17. С. 116–133.
- Строков В.В., 1956. Сиреневая моль *Gracilaria syringella* F. (Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с ней // Энтомол. обозр. Т. 35. № 4. С. 789–798.
- Тобиас В.И., 2004. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма. СПб.: ЗИН РАН. 149 с.
- Холченков В.А., 1973. Минирующие моли и меры борьбы с ними в садах Крыма (методические рекомендации). Ялта: Никитский бот. сад. 21 с.
- Чагелишвили Н.Д., 1972. Биология яблонной минирующей моли-малютки *Stigmella malella* Stt. (Lepidoptera, Nepticulidae) и ее вредная деятельность в Грузии // Энтомол. обозр. Т. 51. № 4. С. 721–726.
- Askew R.R., 1980. The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls // J. Anim. Ecol. V. 49. P. 817–829.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain // Biol. J. Linn. Soc. V. 6. P. 289–335.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1979a. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors // Zool. J. Linn. Soc. V. 67. P. 31–49.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1979b. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 2. Biology of the parasite species // Zool. J. Linn. Soc. V. 67. P. 51–64.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1986. Parasitoid communities: their size, structure, and development // Insect Parasitoids / Eds Waage J., Greathead D. L.: Academic Press. P. 225–264.
- Auerbach M.J., 1991. Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak // Ecology. V. 72. P. 1599–1608.
- Auerbach M., Alberts J.D., 1992. Occurrence and performance of the aspen blotch miner, *Phyllonorycter salicifoliella*, on three host-tree species // Oecologia. V. 89. P. 1–9.
- Auerbach M.J., Connor E.F., Mopper S., 1995. Minor miners and major miners: Population dynamics of leaf-mining insects // Population Dynamics. New Approaches and Synthesis / Eds Cappuccino N., Price P. N.-Y.: Academic Press. P. 83–110.
- Auerbach M., Simberloff D., 1988. Rapid leaf-miner colonization of introduced trees and shifts in sources of herbivore mortality // Oikos. V. 52. P. 41–50.
- Auerbach M., Simberloff D., 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth // Ecol. Entomol. V. 14. P. 131–140.
- Ba-Angood S.A.S., 1978. On the biology and food preference of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Gracillariidae, Lepidoptera) in PDR of Yemen // Z. Angew. Entomol. Bd. 86. S. 53–57.
- Beacher J.H., 1947. Studies of pistol case-bearer parasites // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 40. № 3. P. 530–544.
- Bell M.R., Romine C.L., 1982. Cotton leafperforator (Lepidoptera: Lyonetiidae): Effect of two microbial insecticides on field populations // J. Econom. Entomol. V. 75. P. 1140–1142.
- Bergelson J., Fowler S., Hartley S., 1986. The effects of foliage damage on casebearing moth larvae, *Coleophora serratella*, feeding on birch // Ecol. Entomol. V. 11. P. 241–250.
- Bouček Z., Askew R.R., 1968. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae) // Index of Entomophagous Insects. V. 3. Paris: Le François. 260 p.
- Bultman T.L., Faeth S.H., 1986a. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation on abscission // Oecologia. V. 69. P. 117–120.
- Bultman T.L., Faeth S.H., 1986b. Effect of within-leaf density and leaf size on pupal weight of a leaf-miner, *Cammeraria* (Lepidoptera: Gracillariidae) // Southwestern Naturalist. V. 31. P. 201–206.
- Bylund H., Tenow O., 1994. Long-term dynamics of leaf miners, *Eriocrania* spp., on mountain birch: Alternate year fluctuations and interaction with *Epirrita autumnata* // Ecol. Entomol. V. 19. P. 310–318.
- Chen T., Dai X., Eisen C., 2022. A checklist of gymnosperm-feeding leafminers (Arthropoda, Insecta) in North

- America and Europe // Biodivers. Data J. V. 10. Art. E91313.
- Condrashoff S.F., 1964. Bionomics of the aspen leaf miner, *Phyllocnistis populiella* Cham. (Lepidoptera: Gracillariidae) // Can. Entomol. V. 96. № 6. P. 857–874.
- Connor E.F., 1991. Colonization, survival, and causes of mortality of *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on four species of host plants // Ecol. Entomol. V. 16. P. 315–322.
- Connor E.F., 2006. Effects of the light environment on oviposition preference and survival of leaf-mining moth, *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae), on *Quercus alba* L. // Ecol. Entomol. V. 31. P. 179–184.
- Connor E.F., Adams-Manson R.H., Carr T.G., Beck M.W., 1994. The effects of host plant phenology on the demography and population dynamics of the leaf-mining moth, *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // Ecol. Entomol. V. 19. P. 111–120.
- Connor E.F., Beck M.W., 1993. Density-related mortality in *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) at epidemic and endemic densities // Oikos. V. 66. P. 515–525.
- Connor E.F., Taverner M.P., 1997. The evolution and adaptive significance of leaf-mining habit // Oikos. V. 79. P. 6–25.
- Cornelissen T., Stiling P., 2008. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants // Basic Appl. Ecol. V. 9. P. 67–77.
- Dantas J., Motta I.O., Vidal L.A., Nascimento E.F.M.B., Bilio J., et al., 2021. 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 // Insects. V. 12. Art. 1130.
- Delucchi V.L., 1958. *Lithocolletis messaniella* Zeller (Lep. Gracillariidae): Analysis of some mortality factors with particular reference to its parasite complex // Entomophaga. V. 3. № 3. P. 203–270.
- Doner M.H., 1936. Hymenopterous parasites of *Coleophora pruniella* Cl., and parasites recorded from other species of *Coleophora* // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 29. № 2. P. 224–244.
- Eidmann H.H., 1965. Ökologische und physiologische Studien über die Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hbn. // Studia forestalia Suecica. № 32. Stockholm: Skogshögskolan. 226 s.
- Engelbrecht L., Orban U., Heese W., 1969. Leafminer caterpillars and cytokinins in the “green islands” of autumn leaves // Nature. V. 233. P. 319–321.
- Ezcurra E., Gomez J.C., Becerra J., 1987. Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) // Oecologia. V. 72. P. 479–480.
- Faeth S.H., 1980. Invertebrate predation of leaf-miners at low densities // Ecol. Entomol. V. 5. P. 111–114.
- Faeth S.H., 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant // Ecology. V. 67. № 2. P. 479–494.
- Faeth S.H., 1987. Community structure and folivorous insect outbreaks: The roles of vertical and horizontal interactions // Insect Outbreaks / Eds Barbosa P., Schultz J.C. N.-Y.: Academic Press. P. 135–171.
- Faeth S.H., 1990. Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): consequences and causes // J. Anim. Ecol. V. 59. P. 569–586.
- Faeth S.H., 1991a. Effect of oak leaf size on abundance, dispersion, and survival of the leafminer *Cameraria* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae) // Environ. Entomol. V. 20. № 1. P. 196–204.
- Faeth S.H., 1991b. Novel aspects of host tree resistance to leafminers // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. Gen. Tech. Rep. NE-153. Radnor: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. P. 219–239.
- Faeth S.H., Bultman T.L., 1986. Interacting effects of increased tannin levels on leaf-mining insects // Entomol. Exp. et Appl. V. 40. № 1–3. P. 297–301.
- Faeth S.H., Conner E.F., Simberloff D., 1981a. Early leaf abscission: A neglected source of mortality for folivores // Am. Nat. V. 117. P. 409–415.
- Faeth S.H., Hammon K.E., 1997a. Fungal endophytes in oak trees: Long-term patterns of abundance and associations with leafminers // Ecology. V. 78. № 3. P. 810–819.
- Faeth S.H., Hammon K.E., 1997b. Fungal endophytes in oak trees: Experimental analyses of interactions with leafminers // Ecology. V. 78. № 3. P. 820–827.
- Faeth S.H., Mopper S., Simberloff D., 1981b. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: Effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves // Oikos. V. 37. P. 238–251.
- Faeth S.H., Simberloff D., 1981a. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities // Ecology. V. 62. № 3. P. 620–624.
- Faeth S.H., Simberloff D., 1981b. Experimental isolation of oak host plants: Effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects // Ecology. V. 62. № 3. P. 625–635.
- Feeny P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. V. 51. P. 565–581.
- Fulmek L., 1962. Parasitinsekten der Blattminierer Europas. Den Haag: Dr. W. Junk. 203 s.
- Gibb J.A., 1958. Predation by tits and squirrels on the eucosmid *Ernarmonia conicolana* (Heyl.) // J. Anim. Ecol. V. 27. P. 375–396.
- Gibb J.A., Betts M.M., 1963. Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland Pine // J. Anim. Ecol. V. 32. P. 489–533.

- Giron D., Kaiser W., Imbault N., Casas J., 2007. Cytokinin-mediated leaf manipulation by a leafminer caterpillar // Biol. Lett. V. 3. P. 340–343.
- Grabenweger G., Kehrli P., Schlick-Steiner B., Stolz F., Bacher S., 2005. Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: Identification and impact assessment // J. Appl. Entomol. V. 129. № 7. P. 353–362.
- Hammon K.E., Faeth S.H., 1992. Ecology of plant–herbivore communities: A fungal component? // Nat. Toxins. V. 1. P. 197–208.
- Hartley S.E., Lawton J.H., 1987. Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects // Oecologia. V. 74. P. 432–437.
- Harvey J.A., Poelman E.H., Tanaka T., 2013. Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps // Ann. Rev. Entomol. V. 58. P. 333–351.
- Hawkins B.A., 1988. Foliar damage, parasitoids and indirect competition: A test using herbivores of birch // Ecol. Entomol. V. 13. P. 301–308.
- Hawkins B.A., 1994. Pattern and Process in Host-Parasitoid Interactions. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 190 p.
- Hawkins B.A., Askew R.R., Shaw M.R., 1990. Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids // Ecol. Entomol. V. 15. P. 275–280.
- Hawkins B.A., Gross P., 1992. Species richness and population limitation in insect parasitoid-host systems // Am. Nat. V. 139. P. 417–423.
- Hawkins B.A., Lawton J.H., 1987. Species richness for parasitoides of British phytophagous insects // Nature. V. 326. P. 788–790.
- Hawkins B.A., Shaw M.R., Askew R.R., 1992. Relations among assemblage size, host specialization, and climatic variability in North American parasitoid communities // Am. Nat. V. 139. P. 58–79.
- Hedges P.A., Lawton J.H., 1983. Tit predation on the holly leaf-miner: The effect of prickly leaves // Oikos. V. 41. P. 161–164.
- Hering E.M., 1951. Biology of the Leaf Miners. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 520 p.
- Hering E.M., 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. The Hague: Junk. 1185 p.
- Hespenheide H.A., 1991. Bionomics of leaf-mining insects // Ann. Rev. Entomol. V. 36. P. 535–560.
- Hill M.G., 1980. Susceptibility of *Scaevola taccada* (Gaertn.) Roxb. bushes to attack by the coccid *Icerya seychellarum* Westwood: The effects of leaf loss // Ecol. Entomol. V. 5. P. 345–352.
- Holler C., Borgemeister C.W., Haardt H., Powell W., 1993. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: An analysis of field data // J. Anim. Ecol. V. 62. № 1. P. 12–21.
- Itämes J., Ojanen M., 1977. Autumn predation of *Parus major* and *P. montanus* upon two leaf-mining species of *Lithocolletis* (Lepidoptera, Lithocolletidae) // Ann. Zool. Fennici. V. 14. P. 235–241.
- Kahn D., Cornell H.V., 1983. Early leaf abscission and folivores: Comments and considerations // Am. Nat. V. 122. P. 428–432.
- Kızıroğlu I., 1976. Zur Kenntnis der Fliedermotte, *Gracillaria syringella* (F.) (Lepid., Gracillariidae) 3. Ökologia, Gradologie und Bekämpfung // Z. Angew. Entomol. Bd. 81. S. 163–187.
- Koricheva J., 1994. Can parasitoids explain density patterns of *Eriocrania* (Lepidoptera: Eriocraniidae) miners in a polluted area? // Acta Ecol. V. 15. № 3. P. 365–378.
- Laing J.E., Heraty J.M., Corrigan J.E., 1986. 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 // Environ. Entomol. V. 15. P. 321–326.
- Maier C.T., 1984. Seasonal development and flight activity of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Connecticut // Can. Entomol. V. 116. P. 435–441.
- Maier C.T., 1989. Accelerated abscission of cranberry leaves damaged by the leafminer, *Coptodisca negligens* (Lepidoptera: Heliozelidae) // Environ. Entomol. V. 18. P. 773–777.
- Martin J.L., 1956. The bionomics of the aspen blotch miner, *Lithocolletis salicifoliella* Cham. (Lepidoptera, Gracillariidae) // Can. Entomol. V. 88. P. 155–168.
- McLeod J.M., 1969. On the habits of a jack pine needleminer, *Eucordylea canusella* (Lepidoptera: Gelechiidae), with special reference to its association with a fungus, *Aureobasidium pullulans* (Maniliales (Deuteromycetes) Dematiaceae) // Can. Entomol. V. 101. P. 166–179.
- McLeod J.M., Daviault L., 1963. Notes on the life history and habits of the spruce cone worm, *Dioryctria reniculella* (Grt.) (Lepidoptera: Pyralidae) // Can. Entomol. V. 95. P. 309–316.
- Mopper S., Faeth S.H., Boecklen W.J., Simberloff D.S., 1984. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: Effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae) // Ecol. Entomol. V. 9. P. 169–177.
- Mopper S., Simberloff D., 1995. Differential herbivory in an oak population: The role of plant phenology and insect performance // Ecology. V. 76. P. 1233–1241.
- Munster-Swendsen M., 1991. The effect of sublethal neogregarine infections in the spruce needleminer, *Epinotia tedella* (Lepidoptera: Tortricidae) // Ecol. Entomol. V. 16. P. 211–219.
- Murai M., 1974. Studies on the interference among larvae of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) // Res. Popul. Ecol. V. 16. P. 80–111.

- Nakamura T., Hattori K., Ishida T.A., Sato H., Kimura M.T., 2008. Population dynamics of leafminers on a deciduous oak *Quercus dentata* // Acta Oecol. V. 34. P. 259–265.
- Nedveckytė I., Pečiulytė D., Būda V., 2021. Fungi associated with horse-chestnut leaf miner moth *Cameraria ohridella* Mortality // Forests. V. 12. Art. 58.
- Needham J.G., Frost S.W., Tothill B.H., 1928. Leaf-Mining Insects. Baltimore: Williams & Wilkins. 351 p.
- Oishi M., Sato H., 2007. Inhibition of premature leaf abscission by a leafminer and adaptive significance // Environ. Entomol. V. 36. № 6. P. 1504–1511.
- Oishi M., Sato H., 2008. Guild structure and coexistence mechanisms in the parasitoid assemblage associated with a leafminer, *Coptotriche japoniella* (Lepidoptera, Tischeriidae), on an evergreen tree, *Eurya japonica* (Theaceae) // Environ. Entomol. V. 37. № 5. P. 1231–1240.
- Pincebourde S., Casas J., 2006a. Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction // Ecol. Monogr. V. 76. P. 175–194.
- Pincebourde S., Casas J., 2006b. Leaf miner-induced changes in leaf transmittance cause variations in insect respiration rates // J. Insect Physiol. V. 52. P. 194–201.
- Pincebourde S., Frak E., Sinoquet H., Regnard J.-L., Casas J., 2006. Herbivory mitigation through increased water-use efficiency in a leaf-mining moth-apple tree relationship // Plant Cell Environ. V. 29. P. 2238–2247.
- Poelman E.H., Bruinsma M., Zhu F., Weldegergis B.T., Boursault A.E., et al., 2012. Hyperparasitoids use herbivore-induced plant volatiles to locate their parasitoid host // PLoS Biol. V. 10. № 11. P. 1–13.
- Pottinger R.P., LeRoux E.J., 1971. The biology and dynamics of *Lithocolletis blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 103. 437 p.
- Preszler R.W., Price P.W., 1993. The influence of *Salix* leaf abscission on leaf-miner and life history // Ecol. Entomol. V. 18. P. 150–154.
- Pritchard I.M., James R., 1984. Leaf fall as a source of leaf miner mortality // Oecologia. V. 64. P. 140–141.
- Rhoades M.J.C., 1978. Phenolic metabolism in wounded plant storage tissues // Biochemistry of Wounded Plant Tissues / Ed. Kahl G. N.-Y.: Walter de Gruyter & Co. P. 242–286.
- Ridgway N.M., Mahr D.L., 1985. Natural enemies of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in sprayed and unsprayed apple orchards in Wisconsin // Environ. Entomol. V. 14. P. 459–463.
- Rott A.S., Godfray H.C.J., 2000. The structure of a leafminer – parasitoid community // J. Anim. Ecol. V. 69. P. 274–289.
- Sato H., 1991. Differential resource utilization and co-occurrence of leaf miners on oak (*Quercus dentata*) // Ecol. Entomol. V. 16. P. 105–113.
- Sato H., 1995. Comparison of community composition of parasitoids that attack leaf-mining moth (Lepidoptera: Gracillariidae) // Environ. Entomol. V. 24. № 4. P. 879–888.
- Sato H., Higashi S., 1987. Bionomics of *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) on *Quercus*. II. Effects of ants // Ecol. Res. V. 2. P. 53–60.
- Schwenke W., 1958. Über die Standortabhängigkeit des Massenwechsels der Lärcheaminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und der Ahorneule, *Acronycta aceris* L. // Beitr. Entomol. Bd. 8. S. 241–290.
- Sekita N., Yamada M., 1979. Studies on the population of the apple leaf miner *Phyllonorycter ringoniella* Matsumura (Lepidoptera: Lithocolletidae). III. Some analyses of the mortality operating upon the population // Appl. Entomol. Zool. V. 14. P. 137–148.
- Shibata S., Ishida T.A., Soeya F., Morino N., Yoshida K., et al., 2001. Within-tree variation in density and survival of leaf miners on oak *Quercus dentata* // Ecol. Res. V. 16. P. 135–143.
- Simberloff D.S., Stiling P., 1987. Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth // Ecology. V. 68. P. 1647–1657.
- Staley J.T., Mortimer S.R., Masters G.J., Morecroft M.D., Brown V.K., Taylor M.E., 2006. Drought stress differentially affect leaf-mining species // Ecol. Entomol. V. 31. P. 460–469.
- Stiling P., Simberloff D., 1989. Leaf abscission: Induced defense against pests or response to damage? // Oikos. V. 55. P. 43–49.
- Stiling P., Simberloff D., Bodbeck B.V., 1991. Variation in rates of leaf abscission between plants may affect the distribution patterns of sessile insects // Oecologia. V. 88. P. 367–370.
- Sugimoto T., Shimono Y., Hata Y., Nakai A., Yahara M., 1988. Foraging for patchily-distributed leaf-miners by the parasitoid, *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae). III. Visual and acoustic cues to close range patch-location // Appl. Entomol. Zool. V. 23. P. 113–121.
- Swain T., 1979. Tannins and lignins // Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites / Eds Rosenthal G.A., Janzen D.H. N.-Y.: Academic Press. P. 657–682.
- Szőcs J., 1959. The role of the mining moth in the nutrition of birds // Aquila. V. 65. P. 82–84.
- Valladares G.R., Hartley S.E., 1994. Effects of scale on detecting interactions between *Coleophora* and *Eriocrania* leaf-miners // Ecol. Entomol. V. 19. P. 257–262.
- Villacorta A., 1983. Ovicidal activity of *Metarhizium anisopliae* isolate CM-14 on the coffee leaf miner, *Perileucoptera coffeella* (Lep: Lyonetiidae) // Entomophaga. V. 28. № 2. P. 179–184.

- Wallace M.M., 1970. The biology of the jarrah leaf miner, *Perthida glyphopa* Common (Lepidoptera: Incurvariidae) // Aust. J. Zool. V. 18. P. 91–104.
- West C., 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak // Ecol. Entomol. V. 10. P. 111–120.
- Williams A.G., Whitham T.G., 1986. Premature leaf abscission: An induced plant defense against all aphids // Ecology. V. 67. P. 1619–1627.
- Yamazaki K., 2010. Leaf mines as visual defensive signals to herbivores // Oikos. V. 119. P. 796–801.
- Yamazaki K., Sugiura S., 2008. Deep predation on leaf miners via leaf abscission // Naturwissenschaften. V. 95. P. 263–268.
- Yarger L.C., Brewer J.W., 1977. Biology and habits of the white fir needle miner, *Epinotia meritana* (Lepidoptera: Olethreutidae), in Colorado // Can. Entomol. V. 109. P. 849–854.
- Yefremova Z.A., Kravchenko V.D., 2015. Interactions among host plant, Lepidoptera leaf miners and their parasitoids in the forest-steppe zone of Russia (Insecta: Lepidoptera, Hymenoptera) // SHILAP Revta. lepid. V. 43. № 170. P. 271–280.
- Zhu F., Cusumano A., Bloem J., Weldegergis B.T., Villela A., et al., 2018. Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids // PNAS. V. 115. № 20. P. 5205–5210.

The role of abiotic and biotic factors in population dynamics of lepidopteran miners

I. V. Ermolaev

*Botanic Garden Institute, Ural Branch of RAS
March 8 st., 202a, Ekaterinburg, 620130 Russia
E-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

The individual development of most species of lepidopteran miner caterpillars is associated with one plant specimen. The development of all permanent miners is limited to one leaf, most facultative miners – to one canopy. Unlike a free-living phyllophage, the leaf miner caterpillar cannot change the host plant, for example, if there is a shortage of food due to overpopulation. This determines the existence of mortality factors dependent on population density: both through intrapopulation competition of caterpillars and through the physiological state of the host plant. Among the representatives of the third trophic level, parasitoids are of greatest importance for the population dynamics of mining lepidopterans. The species diversity of miner parasitoid complexes among phytophagous insects is the highest. The functioning of the parasitoid complex is associated with structural and functional transformations over time. The mortality of caterpillars from pathogens is low.