



УДК 591.5

К ПОЗНАНИЮ ТРОФИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ГРУПП МИНИРУЮЩИХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ
TO THE KNOWLEDGE OF TROPHIC RELATIONSHIPS OF SOME GROUPS OF LEAF-MINING INSECTS IN THE MIDDLE AND LOWER VOLGA

А.В. Мищенко, Е.А. Артемьева
A.V. Mishchenko, E.A. Artemyeva

Ульяновский государственный педагогический университет им. И.И. Ульянова, Россия, 432700, г. Ульяновск, пл. 100-летия со дня рождения В.И. Ленина, д. 4
I.N. Ulyanov State Pedagogical University of Ulyanovsk, 4 100-Letia So Dnya Rozhdeniya V.I. Lenina Sq., Ulyanovsk, 432700, Russia

E-mail: a.misch@mail.ru; hart5590@gmail.com

Ключевые слова: насекомые-минеры, минирующие повреждения, фитофаг, энтомофаг, Среднее и Нижнее Поволжье.

Key words: insects miners, mine damage, phytophages, entomophage, Middle and Lower Volga.

Аннотация. В статье приведены сведения по некоторым изученным группам фитофагов на территории Среднего и Нижнего Поволжья. Авторами выявлено более 170 видов насекомых, ведущих минирующий образ жизни, из отрядов Lepidoptera (семейства Nepticulidae, Tischeriidae, Gelechiidae, Gracillariidae, Lyonetiidae и Yponomeutidae (80% всех видов минёров)), Diptera (Agromyzidae (10%)), Hymenoptera (Tenthredinidae (8%)), а также Coleoptera (Curculionidae (2%)). Актуальность исследований заключается в той экологической роли, которую играют указанные группы минёров в экосистемах: развиваясь внутри тканей растений и, образуя видоспецифичные повреждения (мины), личинки насекомых перечисленных отрядов наносят существенный урон ценным лесным и сельскохозяйственным растениям на территории исследований.

На территории Среднего и Нижнего Поволжья был установлен видовой состав минирующих насекомых, трофические связи и влияние минёров на кормовые растения, а также изучены иные виды артропод, связанные со скрытоживущими фитофагами и образуемыми ими повреждениями (энтомофаги, для которых минирующие насекомые являются кормовой базой, а также сапротрофы, питающиеся органическими остатками внутри мин и использующие их для укрытия). Наиболее проблемной группой, содержащей большое число вредящих видов, являются минирующие моли из семейств Nepticulidae, Tischeriidae и Gracillariidae.

Resume. The article provides information on some of the studied groups of phytophages in the Middle and Lower Volga. The authors have identified more than 170 species of insects, leading undermines lifestyle of the orders Lepidoptera (family Nepticulidae, Tischeriidae, Gelechiidae, Gracillariidae, Lyonetiidae and Yponomeutidae (80% of all miners)), Diptera (Agromyzidae (10%)), Hymenoptera (Tenthredinidae (8%)) and Coleoptera (Curculionidae (2%)). The relevance of the research is in the revealing of ecological role played by these groups of miners in ecosystems: developing inside plant tissues and form often species-specific damage (mines), insect larvae of the listed orders often cause significant damage to valuable forest and agricultural plants in the study area. Study of the influence on the phytophagous host plants and features of the development and life cycles of miners is a prerequisite for the development of methods of pest control of these orders. In the Middle and Lower Volga there was established species composition of leaf-mining insects, trophic relations and the impact of miners on forage plants, as well as explored other types of arthropods associated with secretly-living phytophagous and formed by them undermines injuries (entomophagous, for which the undermines insects are food supply, and also saprotrophs eating organic residues within minutes and using them for shelter). The most problematic group containing a large number of damaging species are undermines moth from the families of moths Nepticulidae, Tischeriidae and Gracillariidae.

Введение

Минирующие насекомые составляют важную экологическую группу фитофагов, оказывающих существенное влияние на состояние кормовых растений в экосистемах; их важной особенностью является скрытый образ жизни личинок, развивающихся в тканях различных частей растения и образующих часто видоспецифичные повреждения той или иной формы – мины. К данной группе в Среднем и Нижнем Поволжье относятся более 100 видов насекомых из отрядов чешуекрылых (моли-минёры), двукрылых (мухи-агримизиды), перепончатокрылых (пилильщики) и жесткокрылых (долгоносики).

Личинки минёров, питаясь в тканях вегетативных и генеративных органов, особенно при массовом развитии, нередко наносят существенный урон кормовым растениям, способствуют ранней дефолиации, общему угнетению растения, снижению темпов роста и развития. Например, развиваясь в мезофилле листа между верхней и нижней эпидермой, личинка минирующего насекомого часто полностью выедает ассимиляционную ткань в месте своей лока-



лизации; в результате чего очаг поражения выводится из фотосинтеза, что приводит, при наличии нескольких мин, к снижению первичной продукции, нарушению обмена веществ и, при массовом заселении фитофагом, гибели кормового растения.

Всё острее в последние годы встаёт проблема миграции минёров в новые области обитания, ранее не входившие в их исходный ареал, а также массовые вспышки численности. Распространяясь в новые районы, минёры не встречают давления со стороны местной исторически сложившейся фауны энтомофагов и энтомопатогенов, занимают свободные экологические ниши, переходя к питанию на произрастающих здесь видах кормовых растений (б. ч. антропохорных и инвазивных), не занятых местными видами минёров. В короткие сроки они увеличивают численность своей популяции, часто приводя к угнетению и гибели ценных лесных пород и культурных растений. Причинами относительно быстрого распространения минирующих насекомых могут быть: антропогенный перенос из одной удалённой области в другую (при перевозе авто-, авиа- и водными видами транспорта леса, сельскохозяйственного сырья и т. п.), изменение климатических условий (например, при повышении среднегодовых температур границы теплолюбивых видов расширяются в отношении более холодной широты), снижение численности энтомофагов вследствие применения инсектицидов широкого спектра действия. Примером инвазии минёра на территорию Среднего Поволжья может служить липовая моль-пестрянка (*Phyllonorycter issikii*). Этот новый для района исследований вид впервые был описан в Японии на о. Хоккайдо [Kumata, 1963], затем он был обнаружен на территории бывшего СССР на Дальнем Востоке [Ермолаев, 1977]. В 80-х и 90-х годах XX века в литературных источниках стали появляться сведения об обнаружении липовой моли на территории Европейской части СССР [Кузнецов и др., 1988; Осипова, 1990]. Гусеницы моли массово минируют листья древесных растений рода *Tilia* (липа). На территории Дальнего Востока *Phyllonorycter issikii* развивается на липе амурской (*Tilia amurensis*) и маньчжурской (*T. mandshurica*) [Ермолаев, 1977], не произрастающих в Европейской части России, где липовая моль минирует листья липы сердцевидной (*T. cordata*) [Ефремова, Мищенко, 2008]. В данном случае наиболее вероятен антропогенный перенос минёров через обширные территории Сибири, где локально встречается только липа сибирская (*Tilia sibirica*) в Томской области, Кузнецком Алатау [Власова, 1996]. В настоящее время инвазия липовой моли продолжается на запад европейского континента; вид отмечен из различных областей Центральной и Западной Европы [Ефремова, Мищенко, 2008].

Приспосабливаясь к минирующему образу жизни, фитофаги приобрели ряд морфологических изменений – прежде всего, развитие в замкнутом пространстве способствовало уменьшению размеров насекомых; например, самые мелкие чешуекрылые-минёры на территории Среднего и Нижнего Поволжья – моли-малютки из семейства Nepticulidae – имеют размеры не более 5 мм в размахе крыльев имаго, а развивающиеся преимущественно в мезофилле листа гусеницы данной группы молей – всего 2–3 мм. Развитие в ограниченном объёме ставит проблему утилизации продуктов обмена и не переваренных остатков, поэтому многие виды минёров располагают свои экскременты локально в определённой части мины. Например, для молей семейства Nepticulidae из рода *Stigmella* характерно расположение экскрементов в виде тонкой полосы в центральной части змеевидного хода, гусеницы рода *Ectoedemia* того же семейства располагают экскременты скученно в одном месте внутри мины. Это может иметь диагностическое значение при идентификации групп скрытоживущих фитофагов по повреждениям (например, для личинок минирующих мух из семейства Agromyzidae характерно неупорядоченное расположение экскрементов, в отличие от чешуекрылых).

Минирование является важной эволюционной адаптацией растительноядных насекомых, сформировавшейся независимо в различных отрядах; она способствовала активному видообразованию в процессе приспособления к различным группам кормовых растений, занятию новых экологических ниш и широкому распространению минёров. Переход к минирующему образу также жизни привёл к упрощению морфологической организации питающихся в растительных тканях личинок фитофагов, а также к сокращению стадий жизненного цикла и полицикличности [Пуплясис, 1992].

Преимагинальное развитие минирующих насекомых района исследований может полностью проходить внутри мины, либо в тканях растения развивается только личинка фитофага, которая после периода питания и нескольких линек покидает очаг повреждения и окукливается в верхнем слое почвы или, реже, на самом кормовом растении. Большинство минирующих насекомых Среднего и Нижнего Поволжья являются узкоспециализированными видами, приспособленными к развитию на определённых видах одного рода растений более чем из 20 семейств.

Целью данной работы являлось изучение особенностей минирующего образа жизни фитофагов различных групп, а также связей минёров в триатрофных системах.



Объекты и методы исследования

Исследования проводились на территории Среднего Поволжья в районе, ограниченном координатами с 54° по 52° с. ш., с 49° по 46° в. д. (Google maps). Выезды осуществлялись во время вегетационного периода (май–сентябрь) в различные районы лесостепной зоны в пределах Пензенской, Самарской и Ульяновской областей. На территории Нижнего Поволжья исследования проводились в «Ильменно-бугровом заказнике» Астраханской области. В местах произрастания кормовых растений производился визуальный осмотр вегетативных и генеративных частей растений с целью обнаружения мин. Ткани растений, содержащие мины (преимущественно листья, а также плоды, кора и зелёные молодые побеги) отделялись и помещались в индивидуальные для каждого экземпляра пластиковые контейнеры для последующего изучения и выведения минёров в лабораторных условиях. Личинки насекомых отдельных групп (например, моли-малютки, пилильщики, минирующие мухи и пр.) продолжают своё развитие вне мины и окукливаются в почве, для чего на дно ёмкостей мы помещали слой увлажнённой земли. Чтобы избежать увядания листьев, стеблей и гибели личинок минёров, черешки обёртывали влажной ватой. Отрождающихся в контейнерах имаго фиксировали и монтировали на энтомологические булавки для дальнейшей идентификации и составления коллекции. Некоторые виды минёров выводятся после длительной зимней диапаузы. Для выведения этих насекомых и их паразитов мы использовали методику сбора минированных листьев в осенний период в листовом опадении. Метод удобен тем, что при осенней перемене в окраске листа та часть его, которая содержит мину, остаётся длительное время зелёной. Мины также срезали и помещали в ёмкости, закрытые многослойной марлей, которые помещали в холодильник (при температуре +5°C) на зимовку продолжительностью 5 месяцев. После этого контейнеры переносили в помещение с температурой 20°C.

Идентификация имаго минирующих насекомых и их паразитов проводилась с использованием специальных определителей [Graham, 1959; Арнольди, 1965; Родендорф, 1970; Тряпицын, 1978; Гершензон, 1981; Загуляев, 1981; Кузнецов, 1981; Пискунов, 1981; Сексяева, 1981; Желоховцев, 1988].

Результаты и их обсуждение

В ходе исследований на территории Среднего и Нижнего Поволжья был установлен видовой состав минирующих насекомых, трофические связи и влияние минёров на кормовые растения, а также изучены иные виды артропод, связанные со скрытоживущими фитофагами и образуемыми ими минами (энтомофаги, для которых минирующие насекомые являются кормовой базой, а также сапротрофы, питающиеся органическими остатками внутри мин и использующие их для укрытия).

По результатам исследований в указанном регионе, можно сделать вывод, что образуемые фитофагами ходы, полости и прочие минирующие повреждения внутри тканей растений представляют собой своеобразные экологические микроиниши, с которыми связаны комплексы членистоногих, прежде всего насекомые из различных таксономических групп. При изучении отношений минёров с кормовыми растениями и другими видами насекомых следует подчеркнуть формирование так называемых тритрофических экологических связей в цепи: растение-хозяин (в тканях которого личинки образуют мины) – минёр-фитофаг (личинки которого ведут скрытый образ жизни внутри мин) – энтомофаг (насекомоядное членистоногое, для которого личинки минёра служат кормовой базой).

В Среднем и Нижнем Поволжье к минёрам относятся более 170 видов фитофагов из семейств Nepticulidae, Tischeriidae, Gelechiidae, Gracillariidae, Lyonetiidae и Yponomeutidae (Lepidoptera) (около 80% всех видов минёров), Agromyzidae (Diptera) (около 10%), Tenthredinidae (Hymenoptera) (8%), а также Curculionidae (Coleoptera) (2%). Насекомые указанных групп являются преимущественно листовыми минёрами в районе исследований, развивающимися на личиночной стадии в мезофилле листовой пластинки покрытосеменных растений (более 95% от всех видов минёров Среднего и Нижнего Поволжья). Другие виды фитофагов, относящихся к минирующим молям (около 5%), минируют плоды и кору древесных, либо молодые зелёные стебли кустарниковых растений (некоторые виды родов *Ectoedemia* и *Trifurcula* семейства нептикулид).

Виды насекомых-минёров, отмеченные на территории Нижнего Поволжья:

Nepticulidae: моль крошка вязовая – *Stigmella ulmiphaga* (Priessecker), 2 генерации.

Gracillariidae: подсемейство Lithocolletinae: моль пестрянка тополевая – *Phyllonorycter populifoliella* (Tr.), тополь; *P. blancardella* (Fabr.), яблоня.

Lyonetiidae: подсемейство Lyonetiinae: моль яблонева минирующая – *Lyonetia clerkella* (L.), яблоня; моль тополева минирующая – *Phyllocnistis sorhageniella* Linders., тополь.



Gelechiidae: подсемейство Anacampsinae: моль лоховая – *Ananarsia eleagnella* (Kuzn.), лох; *Ananarsia lineatella* (Zell.), лох.

Agromyzidae: *Phytomyza orobanchia* Kaltb., *Ph. atricornis* Mg., *Ph. horticola* Gour., *Ph. carvi* Her., *Ph. chaerophylli* Kaltb., *Ph. spinacia* Hd., *Ph. spondylli* R.-D., *Ph. umbelliferarum* Her., *Ph. gymnostoma* Lw., *Ph. rufipes* Mg., *Ph. marginella* Fll., *Liriomyza strigata* Mg., бобовые; *L. brassicae* Ril., *Liriomyza bryoniae* (Kaltb), *L. endiviae* Her., *L. serriolae* Her., *Napomyza lateralis* Fll., *Melanagromyza angelicifaga* Sp., *Ophiomyia pinguis* Fll., *O. cunctata* Hend., *Aumagromyza flavifrons* Mg.

Минирующие насекомые в Среднем и Нижнем Поволжье используют в качестве кормовых более 80 видов цветковых растений из 35 семейств, причём среди минёров указанного региона большинство развивается на древесных растениях из класса двудольных (более 80% всех видов фитофагов, преимущественно из отрядов чешуекрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых); развитие на травянистых растениях характерно для минирующих мух-агромизид (менее 20%). Среди изученных групп минёров большинство (свыше 95%) является олигофагами, использующими в качестве кормовых растения одного рода (не более 3-х видов в районе исследований), причём более 60% из них развиваются только на одном конкретном виде растения (в основном, это узкоспециализированные минирующие чешуекрылые из семейств Nepticulidae и Gracillariidae). Полифагами являются лишь некоторые виды минирующих двукрылых семейства Agromyzidae, повреждающие листья травянистых растений (например, многоядная минирующая мушка *Chromatomyia horticola* была отмечена на 12 видах кормовых растений в районе проведения исследований [Страхова и др., 2013]).

Развитие преимагинальных стадий минёров может полностью проходить внутри мины под защитой тканей растения; либо только личинка фитофага развивается на кормовом растении, а окукливание осуществляется за пределами очага повреждения.

Из изученных групп минирующих насекомых все стадии преимагинального развития внутри мин проходят моли-пестрянки семейства Gracillariidae, относящиеся к роду *Phyllonorycter* (28 видов на территории Среднего Поволжья [Мищенко, Золотухин, 2003]). Чешуекрылые указанной группы в районе исследований минируют преимущественно листья древесных растений, давая за вегетационный период 2 генерации (в июне и августе). Самки производят кладки на нижнюю сторону листовой пластинки кормового растения, после чего выходящая гусеница внедряется в мезофилл листа и развивается в течение 5–7 дней между верхней и нижней эпидермой, образуя характерные пятновидные деформирующие лист мины. Обычно самки избегают производить повторные кладки на уже заселённые листья, поэтому большинство видов образует по одной мине на листьях кормового растения. После периода питания гусеницы окукливаются непосредственно в минах, выход имаго осуществляется через 7–10 дней путём прокола куколкой эпидермы листа. Массовое минирование характерно для относительно недавно (с конца 80-х годов XX века) проникшего на территорию Среднего Поволжья из Японии и Дальнего Востока инвазивного вида – липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*), дающего 3 генерации за лето и наносящего существенный урон липе сердцевидной (*Tilia cordata*). Гусеницы молей данного вида могут образовывать на крупных листьях кормовых растений до 20 мин, занимающих более 90% фотосинтезирующей поверхности [Ефремова, Мищенко, 2008]. Следует отметить также периодически возникающие вспышки численности молей рода *Phyllonorycter*, входящих в фауну чешуекрылых Среднего Поволжья; например, в 2008 и 2009 гг. наблюдалось массовое заселение осины (*Populus tremula*) великолепной молью-пестрянкой (*Phyllonorycter apparella*); максимальное количество мин, зафиксированное на листьях кормового растения в те годы, доходило до 21, а площадь поражённой поверхности – до 98% [Ефремова и др., 2011]. Тенденцией к массовому развитию в районе исследованийобладают такие виды рода *Phyllonorycter*, как люцерновая моль-пестрянка (*Phyllonorycter medicaginella*), развивающаяся на доннике [Мищенко, Ефремова, 2012], а также ивовая минирующая моль-пестрянка (*Phyllonorycter pastorella*) (гусеницы заселяют листья ивы).

Все преимагинальные стадии развития внутри мин проходят некоторые виды молей-малюток семейства Nepticulidae Среднего и Нижнего Поволжья (например, моль *Ectoedemia septembrella*, гусеницы которой повреждают листья зверобоя и окукливаются в плотном коконе непосредственно в мине [Мищенко, 2013]), а также отдельные виды минирующих жуков-долгоносиков (например, *Orchestes betuleti* на вязе [Страхова, Зотов, 2010]) и мух-агромизид (упомянутый выше полифаг *Chromatomyia horticola* [Страхова и др., 2013]).

Большинство видов минирующих насекомых в районе проведения исследований (свыше 70% от общего числа) развиваются на кормовом растении только на личиночной стадии, а для дальнейшего развития проникают в верхние слои почвы, где окукливаются; реже куколка формируется на стеблях и листьях. К данной группе относится большинство видов (всего 57) минирующих чешуекрылых семейства Nepticulidae [Мищенко, 2013], пилильчиков из семей-



ства Tenthredinidae (более 10 видов) [Ленгесова, 2008], а также некоторые виды минирующих мух семейства Agromyzidae (около 15 видов) [Страхова и др., 2013].

Моли-малютки из группы Nepticulidae в Среднем и Нижнем Поволжье представлены в основном дендрофагами и образуют характерные змеевидные (род *Stigmella* и *Trifurcula*), либо относительно небольшие пятновидные мины (род *Ectoedemia* и *Bohemannia*) в тканях листа. Некоторые виды минируют также кору (например, *Ectoedemia liebwerdella* на дубе летнем), плоды (*Ectoedemia sericopeza* на клёне платановидном), а также стебли травянистых и кустарниковых бобовых (например, *Trifurcula chamaecytisi* на ракитнике русском) [Мищенко, 2013]. Виды данной группы чешуекрылых дают 1–2 генерации за вегетационный сезон (июнь-июль), причём для некоторых молей характерна длительная зимняя диапауза куколки в верхних слоях почвы, а выход имаго осуществляется только в следующем году.

Минирующие пилильщики семейства Tenthredinidae (наиболее широко представлены виды родов *Fenusa* и *Messa*) образуют широкие пятновидные мины в основном на древесных растениях в Среднем Поволжье [Ленгесова, 2008]. Наиболее вредоносными видами являются берёзовый и вязовый минирующие пилильщики (*Fenusa pusilla* и *F. ulmi*), а также тополевый пилильщик (*Messa glaucopsis*). Для указанных видов характерны периодические локальные вспышки численности на кормовых растениях, особенно для зелёных насаждений в пределах городской черты и парковых зон. На листьях может находиться 2–3 крупных повреждения и более, которые часто сливаются с образованием совместных мин. Площадь поражения мелких листьев может достигать 100%, что приводит к их усыханию уже в начале вегетационного периода (июнь) и общему угнетению кормовых растений [Ленгесова, 2008]. Активный лёт и спаривание имаго в районе исследований наблюдается в мае, после чего самки производят кладки под эпидермис листа. Личинки питаются в мезофилле около 2-х недель, после чего окукливаются в почве, окружая себя коконом. Развитие пилильщиков семейства Tenthredinidae в условиях Среднего Поволжья проходит с 1 генерацией за вегетационный период, зимует куколка. Следует отметить слабую специализированность пилильщиков к минирующему образу жизни, в отличие, например, от указанных групп чешуекрылых-минёров на территории исследований. Это проявляется и в особенностях строения личинок и образуемых ими мин. По литературным данным, пятновидный тип повреждений пилильщиков является первичным и неспециализированным, мезофилл листа выедается неупорядоченно, так что минирующие повреждения даже одного и того же вида пилильщиков часто разнятся по форме. Сами мины двусторонние, сильно вздутые, с неупорядоченно расположенными экскрементами. Также некоторые данные свидетельствуют об относительно недавнем (в эволюционном процессе) переходе пилильщиков от факультативного к облигатному минированию; личинки минирующих видов сохраняют сходство морфологии со свободноживущими: слабый прогнатизм головы, неполная редукция антенн, а также сохраняющиеся грудные ноги [Ленгесова, 2008].

Для минирующих мух-агромизид Среднего и Нижнего Поволжья характерно образование змеевидных мин с неупорядоченно расположенными экскрементами, разбросанными по всему ходу повреждения. Минёры данной группы двукрылых в районе исследований заселяют 20 видов, преимущественно травянистых, растений из 7 семейств [Страхова и др., 2013]. Агромизиды дают несколько генераций за вегетационный период, их число находится в значительной зависимости от температурных условий и весь цикл развития от яйца до имаго может варьировать от 14 до 20 дней. Обычно первые мины появляются уже в конце мая; развитие мух продолжается непрерывно весь вегетационный период вплоть до середины сентября. Самки могут производить повторные кладки на листья кормовых растений, так что к концу сезона развития они могут быть полностью пронизаны змеевидными ходами, а площадь поражённой поверхности доходить до 50%. Личинки большинства видов агромизид после периода питания (около 7 дней в зависимости от условий) покидают мину и образуют пупарии в почве; куколка развивается около 7–10 дней.

Заключение

Изученным группам фитофагов принадлежит ключевая роль в формировании такой экологической микросреды, как мина. С минёрами и образуемыми ими повреждениями ассоциированы различные группы энтомофагов (паразитов и хищников) и сапрофагов, использующие растительных насекомых и их органические остатки в качестве кормовой базы, а сами минирующие повреждения в качестве укрытий. Паразитофауна минирующих насекомых Среднего Поволжья достаточно хорошо изучена и представлена наездниками из надсемейства хальциды (*Chalcidoidea*), фауна которых насчитывает свыше 200 видов в районе исследований [Ефремова, 2004; Ефремова, Мищенко, 2008; Ефремова, Мищенко, 2009; Ефремова и др., 2009; Страхова, Зотов, 2010; Ефремова и др., 2011; Страхова и др., 2013]. Представители данной группы паразитических перепончатокрылых заражают преимущественно личинок минирую-



щих насекомых, питающихся в тканях кормового растения. Самки хальцид способны определять локализацию хозяина в мине и заражать одним (при солитарном паразитизме), либо большим числом яиц (при гregarном развитии наездника), производя прокол яйцекладом непосредственно через покровы растения. При этом часто происходит парализация личинки фитофага и дальнейшего развития вредителя и, соответственно, повреждения кормового растения не продолжается. Заражённость минёров личинками наездников может достигать в отдельных случаях до 60% и более [Мищенко и др., 2007; Ефремова, Мищенко, 2008], что демонстрирует важную экологическую роль энтомофагов в сдерживании численности минирующих насекомых. В данном случае можно говорить о формирующемся экологическом балансе в системе кормовое растение – минирующее насекомое – энтомофаг, поскольку, с одной стороны фитофаги, активно минируя растительные ткани, ограничивают рост и развитие, с другой, энтомофаги препятствуют чрезмерному размножению минёров, заражая часть их популяции и обеспечивают естественный биологический контроль численности вредителей. Кроме того, следует отметить, что определённый вклад в сдерживание численности минёров в Среднем Поволжье вносят и хищные насекомые, атакующие личинок и куколок непосредственно в минах. В ходе исследований был отмечен факт хищничества клопов *Anthocoris nemorum* на минирующих молях-пестрянках рода *Phyllonorycter* [Мищенко, 2011].

Благодарности

Авторы благодарят А.Л. Львовского – сотрудника Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург, Россия) за возможность работать в коллекционных фондах. Данное исследование проведено при поддержке ФЦП Минобрнауки РФ Госзадание – 2014/391, проект №2607.

Список литературы References

1. Арнольди Л.В., Заславский В.А., Тер-Минасян М.Е. 1965. Сем. Curculionidae – Долгоносики. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л., 485–621.
Arnoldi L.V., Zaslavsky V.A., Ter-Minasyan M.E. 1965. The family Curculionidae – Weevils. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. T. 2. Zhestkokrylye i veerokrylye [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera]. Moscow–Leningrad: 485–621. (in Russian)
2. Власова Н.В. 1996. Семейство Tiliaceae – Липовые. В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Geraniaceae – Cornaceae. Новосибирск, Наука: 65–66.
Vlasova N.V. 1996. The family Tiliaceae – Linden. In: Flora Sibiri. T. 10. Geraniaceae – Cornaceae [Flora of Siberia. Vol. 10. Geraniaceae – Cornaceae]. Novosibirsk, Nauka: 65–66. (in Russian)
3. Гершензон З.С. 1981. Сем. Yponomeutidae – горностаевые моли. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 4. Ч. 2. Л., Наука: 331–347.
Gershenson Z.S. 1981. The family Yponomeutidae – ermine moths. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. T. 4. Ch. 2 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 4. Part 2]. Leningrad, Nauka: 331–347. (in Russian)
4. Ермолаев В.П. 1977. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья. В кн.: Труды Зоологического института АН СССР. Т. 70. М.; Л.: 98–116.
Yermolaev V.P. 1977. Ecological and faunistic review of mining moths-pestyanok (Lepidoptera, Gracillariidae) Southern Primorye. In: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 70 [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR. T. 70]. Moscow–Leningrad: 98–116. (in Russian)
5. Ефремова З.А., Мищенко А.В. 2008. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье. Зоологический журнал, 87 (2): 189–196.
Efremova Z.A., Mischenko A.V. 2008. Complex-riders parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) lime Gracillariidae *Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) in the Middle Volga. Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal], 87 (2): 189–196. (in Russian, with English summary)
6. Ефремова З.А., Мищенко А.В. 2009. Новые данные о трофических наездниках Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) с чешуекрыльями (Lepidoptera) в Среднем Поволжье. Энтомологическое обозрение, 88 (1): 29–37.
Efremova Z.A., Mischenko A.V. 2009. New data on the trophic riders Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) with lepidopteran (Lepidoptera) in the Middle Volga. Jentomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]. 88 (1): 29–37. (in Russian, with English summary)
7. Ефремова З.А., Мищенко А.В., Краюшклина А.В. 2009. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье. Зоологический журнал, 88 (10): 1213–1221.
Efremova Z.A., Mischenko A.V., Krayushkina A.V. 2009. Complexes parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) mol-pestyanok kind *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) in the Middle Volga. Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal], 88 (10): 1213–1221. (in Russian, with English summary)



8. Ефремова З.А., Мищенко А.В., Егоренкова Е.Н., Страхова И.С., Ленгесова Н.А. 2011. Комплексы наездников семейства Eulophidae (Hymenoptera), паразитирующих на *Phyllonorycter apparella* и *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) – вредителей осины и тополя в Ульяновской области. Зоологический журнал, 90 (4): 438–444.

Efremova Z.A., Mishchenko A.V., Egorenkova E.N., Strakhova I.S., Lengesova N.A. 2011. Complexes riders family Eulophidae (Hymenoptera), parasitic Phyllonorycter apparella and Phyllonorycter populifoliella (Lepidoptera, Gracillariidae) – aspen and poplar pests in the Ulyanovsk region. Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal], 90 (4): 438–444. (in Russian, with English summary)

9. Желоховцев А.Н. 1988. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые. Подотряд Symphyta (Chalastogastra) – сидячебрюхие. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 6. Л., Наука: 268.

Zhelokhovtsev A.N. 1988. The order Hymenoptera – Hymenoptera. Suborder Symphyta (Chalastogastra) – Symphyta. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. T. 3. Ch. 6 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 3. Part 6]. Leningrad, Nauka: 268. (in Russian)

10. Загуляев А.К. 1981. Сем. Tischeriidae – одноцветные моли-минеры. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 4. Ч. 1. Л., Наука: 66–71.

Zagulyaev A.K. 1981. The family Tischeriidae – Tischerioidea. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. T. 4. Ch. 1 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 4. Part 1]. Leningrad, Nauka: 66–71. (in Russian)

11. Кузнецов В.И. 1981. Сем. Gracillariidae (Lithocolletinae) – моли-пестрянки. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 4. Ч. 2. Л., Наука: 149–311.

Kuznetsov V.I. 1981. The family Gracillariidae (Lithocolletinae) – Gracillariidae. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. T. 4. Ch. 2 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 4. Part 2]. Leningrad, Nauka: 149–311. (in Russian)

12. Кузнецов В.И., Козлов М.В., Сексяева С.В. 1988. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Bucculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов. В кн.: Труды Зоологического института АН СССР. Т. 176: 52–71.

Kuznetsov V.I., Kozlov M.V., Seksyaeva S.V. 1988. By the systematics and phylogeny of mining moths Sem. Gracillariidae, Bucculatricidae and Lyonetiidae (Lepidoptera), taking into account functional and comparative morphology of the male genitalia. In: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 176 [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR. Vol. 176]. Moscow–Leningrad: 52–71. (in Russian)

13. Ленгесова Н.А. 2008. Особенности морфологии и образа жизни пилильщико-минеров (Hymenoptera, Tenthredinidae) Среднего Поволжья. Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах, 13–14: 41–47.

Lengesova N.A. 2008. Morphology and lifestyle-miner sawflies (Hymenoptera, Tenthredinidae) Middle Volga. Jevermannija. Jentomologicheskie issledovanija v Rossii i sosednih regionah [Eversmannia. Entomological Research In Russia And Adjacent Regions], 13–14: 41–47. (in Russian)

14. Мищенко А.В. 2011. Энтомофауна листовых мин. Вестник Томского государственного педагогического университета, 5 (107): 101–106.

Mishchenko AV 2011. Entomofauna sheet min. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta [Tomsk State Pedagogical University Bulletin], 5 (107): 101–106. (in Russian)

15. Мищенко А.В. 2013. Минирующие чешуекрылые семейства молей-малюток (Lepidoptera, Nepticulidae) Среднего Поволжья. Зоологический журнал, 92 (4): 472–476.

Mishchenko AV 2013. undermines family lepidoptera moths babies (Lepidoptera, Nepticulidae) Middle Volga. Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal], 92 (4): 472–476. (in Russian, with English summary)

16. Мищенко А.В., Золотухин В.В. 2003. Минирующие моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) фауны Ульяновской области. В кн.: Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов. Вып. 4. Ульяновск: 47–53.

Mishchenko A.V., Zolotukhin V.V. 2003. undermines Gracillariidae kind Phyllonorycter Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) fauna of the Ulyanovsk region. In: Priroda Simbirskogo Povolzh'ja. Sbornik nauchnyh trudov. Vyp. 4 [Nature Simbirsk Volga. Collection of scientific papers. Vol. 4]. Ulyanovsk: 47–53. (in Russian)

17. Мищенко А.В., Ефремова З.А., Краюшкина А.В. 2007. Динамика популяции липовой моли пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) и комплекс ее паразитоидов (Hym. Eulophidae) в Среднем Поволжье. В кн.: Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. Вып. 8. Ульяновск: 169–175.

Mishchenko A.V., Efremova Z.A., Krayushkina A.V. 2007. Population dynamics of lime moths *Zygaenidae* *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) and its complex parasitoids (Hym. Eulophidae) in the Middle Volga. In: Priroda Simbirskogo Povolzh'ja. Sbornik nauchnyh trudov. Vyp. 8 [Nature Simbirsk Volga. Collection of scientific papers. Vol. 8]. Ulyanovsk: 169–175. (in Russian)

18. Мищенко А.В., Ефремова З.А. 2012. Люцерновая моль-пестрянка (*Phyllonorycter medicaginella*, Lepidoptera, Gracillariidae) и её паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae) в Среднем Поволжье. Зоологический журнал, 91 (5): 560–565.

Mishchenko A.V. Efremova Z.A. 2012. Alfalfa mole *Zygaenidae* (*Phyllonorycter medicaginella*, Lepidoptera, Gracillariidae) and its parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) in the Middle Volga. Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal], 91 (5): 560–565. (in Russian, with English summary)



19. Осипова А.С. 1990. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) и ее роль в комплексе фитофагов липовых насаждений Приокско-Террасного биосферного заповедника. В кн.: Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Вып. 3. Новгород: 107–109.
- Osipov A.S. 1990 Linden mole Zygaenidae (Lepidoptera, Gracillariidae) and its role in the complex phytophages linden trees Oka Terrasny Biosphere Reserve. In: Zapovedniki SSSR – ih nastojashhee i budushhee. Вып. 3 [Reserves of the USSR – their present and future. Vol. 3]. Novgorod: 107–109. (in Russian)
20. Пискунов В.И. 1981. Сем. Gelechiidae – Выемчатокрылые моли. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 4. Ч. 2. Л., Наука: 659–748.
- Piskunov V.I. 1981. The family Gelechiidae – Vyemchatokrylye moths. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. Т. 4. Ch. 2 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 4. Part 2]. Leningrad, Nauka: 659–748. (in Russian)
21. Пупялис Р.К. 1992. Система и эволюция нептикулид (Nepticulidae) с обзором минирующего образа жизни гусениц в отряде Lepidoptera. Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб., 45.
- Puplysis R.K. 1992. Sistema i jevoljucija neptikulid (Nepticulidae) s obzorom minirujushhego obraza zhizni gusenec v otrjade Lepidoptera [System and evolution neptikulid (Nepticulidae) with an overview undermines lifestyle caterpillars in the squad Lepidoptera]. Abstract. dis. ... doc. biol. sciences. Saint-Petersburg: 45. (in Russian)
22. Родендорф Е.Б. 1970. Сем. Agromyzidae – Минирующие мушки. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Ч. 2. Л., Наука: 233–303.
- Rohdendorf E.B. 1970. The family Agromyzidae – leaf-mining flies. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. Т. 5. Ch. 2 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 5. Part 2]. Leningrad, Nauka: 233–303. (in Russian)
23. Сексяева С.В. 1981. Сем. Lyonetiidae – крохотки-моли. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 4. Ч. 2. Л., Наука: 420–430.
- Seksyaeva S.V. 1981. The family Lyonetiidae – Lyonetiidae. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. Т. 4. Ch. 2 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 4. Part 2]. Leningrad, Nauka: 420–430. (in Russian)
24. Страхова И.С., Зотов А.А. 2010. Изучение биологии и паразитокомплекса (Hymenoptera: Eulophidae) минирующего долгоносика *Orchestes betuleti* (Panzer, 1795) (Coleoptera: Curculionidae) в Ульяновской области. Кавказский энтомологический бюллетень, 6 (2): 203–206.
- Strakhova I.S., Zotov A.A. 2010. A study of biology and parazitokomplex (Hymenoptera: Eulophidae) undermines weevil *Orchestes betuleti* (Panzer, 1795) (Coleoptera: Curculionidae) in the Ulyanovsk region. Kavkazskij jentomologicheskij bjulleten' [Caucasian Entomological Bulletin], 6 (2): 203–206. (in Russian)
25. Страхова И.С., Ефремова З.А., Чирнхаус М., Егоренкова Е.Н. 2013. Комплекс паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) минирующих мух агромизид (Diptera, Agromyzidae) в Среднем Поволжье. Зоологический журнал, 92 (5): 553–561.
- Strakhova I.S., Efremova Z. A., Chirnhau M., Egorenkova E.N. 2013. The complex of parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) agromizid mining flies (Diptera, Agromyzidae) in the Middle Volga. Zoologicheskij zhurnal [Zoological Journal], 92 (5): 553–561. (in Russian, with English summary)
26. Тряпицын В.А. 1978. Надсемейство Chalcidoidea. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 2. Л., Наука: 28–538.
- Tryapitsyn V.A. 1978. The superfamily Chalcidoidea. In: Opredelitel' nasekomyh Evropejskoj chasti SSSR. Т. 3. Ch. 2 [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 3. Part 2]. Leningrad, Nauka: 28–538. (in Russian)
27. Graham M.W.R. de V. 1959. Keys to the British genera and species of Elachertinae, Eulophinae, Entedontinae and Euderinae (Hymenoptera, Chalcidoidea). Transactions of the Society for British Entomology, 13: 169–204.
28. Kumata T. 1963. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan. Part I. Insecta Matsumurana, 25 (2): 53–90.
29. Yefremova Z.A. 2004. Additions and corrections to Catalogue of the Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of Russia (Yefremova, 2002). Linzer Biologische Beiträge, 36 (2): 1339–1348.