

К ПОЗНАНИЮ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ИЗБРАННЫХ ГРУПП МИНИРУЮЩИХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

А. В. Мищенко, Е. А. Артемьева

Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова

Поступила в редакцию 20.02.2015 г.

Аннотация. В статье приводятся сведения по важной экологической группе фитофагов – минирующих насекомых в фауне Среднего и Нижнего Поволжья. Авторами на территории исследований изучено более 100 видов насекомых из отрядов Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera и Coleoptera. Изучены особенности минирующего образа жизни каждой группы фитофагов, показана экологическая роль минёров в Среднем и Нижнем Поволжье. Показано значение мины как экологической микро-среды, с которой ассоциированы как сами минирующие насекомые, так и сопутствующая энтомофауна паразитических насекомых.

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

Abstract. The article presents information on important environmental group phytophages – leaf-mining insects fauna of Middle and Lower Volga. The authors of the study area, more than 100 species of insects of the orders Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera and Coleoptera. The features undermines lifestyle of each group phytophages shows the ecological role of miners in the Middle and Lower Volga. The significance of the mines as an environmental microenvironment, which associated themselves undermine insects and related entomofauna parasitic insects.

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

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-агромизиды), 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.

Всё острее в последние годы встаёт проблема миграции минёров на новые территории обитания, ранее не входившие в их естественный ареал, а также массовых вспышек численности. Распространяясь в новые районы, минёры не встречают давления со стороны местной исторически сложившейся фауны энтомофагов, занимают свободные экологические ниши, переходя к питанию на произрастающих здесь видах кормовых растений, не занятых местными видами минёров. Примером инвазии минёра на территорию Среднего Поволжья может служить липовая моль-пестрянка (*Phyllonorycter issikii*), описанная из Японии (Хоккайдо) [27] и появившаяся в европейской части СССР в конце 80-х годов XX века [11,18]. Гусеницы молей массово минируют листья древесных растений рода *Tilia cordata* Mull. (липа сердцевидная).

Большинство минирующих насекомых Среднего и Нижнего Поволжья являются узкоспециализированными видами, приспособленными

к развитию на определённых видах одного рода растений из 18 семейств, многие из которых являются важными компонентами лесных биоценозов, лесообразующими породами и культурными растениями.

Цель данной работы: изучение биологии минеров различных групп, а также экологических взаимоотношений минёров в тритрофических системах.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Исследования проводились на территории Среднего Поволжья в районе, ограниченном координатами с 54° по 52° с.ш., с 49° по 46° в.д. в течение вегетационных периодов 2003–2014 г.г. На территории Нижнего Поволжья исследования проводились в «Ильменно-бугровом заказнике» Астраханской области в 2011 г. В местах произрастания кормовых растений производился визуальный осмотр вегетативных и генеративных частей растений с целью обнаружения минирующих повреждений. 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.) продолжали своё развитие вне мины и окукливались в почве, для чего на дно ёмкостей помещался слой увлажнённой земли. Чтобы избежать увядания листьев, стеблей и гибели личинок минёров, черешки обёртывались влажной ватой. Отрождающиеся в контейнерах имаго фиксировались и монтировались на энтомологические булавки для дальнейшей идентификации и составления коллекции. Некоторые виды минёров выводились после длительной зимней диапаузы. Для выведения этих насекомых и их паразитов применялась методика отбора мин в осенний период в опад листьев. Метод удобен тем, что при осенней перемене в окраске листа та часть его, которая содержит мину, остаётся длительное время зелёной. Мины также срезались и помещались в ёмкости, закрытые многослойной марлей, которые переносились в холодильник (при температуре +5°C) на зимовку продолжительностью 5 месяцев. После этого контейнеры извлекались и переносились в помещение с температурой 20°C.

Если минирующие насекомые были заражены паразитическими наездниками-энтомофагами, то

в ёмкостях выводились последние, которые также фиксировались и определялись по ключам. В лабораторных условиях мины также аккуратно вскрывались препаровальной иглой для изучения преимагинальных стадий и выявления прочей энтомофауны, населяющей их; при этом использовался стереоскопический микроскоп, цифровая камера с комплектом визуализации к микроскопу.

Идентификация имаго минирующих насекомых и их паразитов проводилась с использованием определителей [1, 3, 8, 9, 10, 19, 21, 22, 25, 26].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

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, связанных со скрытоживущими фитофагами и образуемыми ими минирующими повреждениями (энтомофаги, для которых минирующие насекомые являются кормовой базой, а также сапротрофы, питающиеся органическими остатками внутри мин и использующие их для укрытия).

На территории исследований к минёрам относятся более 100 видов фитофагов из семейств Nepticulidae, Tischeriidae, Gelechiidae, Gracillariidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) (около 82% всех видов минёров), Agromyzidae (Diptera) (около 13%), Tenthredinidae (Hymenoptera) (около 4%), а также Curculionidae (Coleoptera) (1%) (табл. 1).

Виды насекомых-минеров, отмеченные на территории Нижнего Поволжья, относятся к следующим группам: Nepticulidae: моль крошка вязовая – *Stigmella ulmiphaga* (Priessecker). Gracillariidae: подсемейство Lithocolletinae: моль пестрянка тополевая – *Phyllonorycter populifoliella* (Tr.), тополь; *P. blancardella* (Fabr.), яблоня. Lyonetiidae: подсемейство Lyonetiinae: моль яблоневая минирующая – *Lyonetia clerkella* (L.), яблоня; моль тополевая 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*

Трофические связи некоторых видов минующих насекомых Среднего Поволжья с кормовыми растениями.

Семейства растений	Виды минёров	Виды кормовых растений
Семейство Nepticulidae (Lepidoptera)		
Аceraceae	<i>Stigmella aceris</i> <i>Ectoedemia sericopeza</i>	<i>Acer platanoides</i> <i>A. platanoides</i>
Betulaceae	<i>S. betulicola</i> <i>S. nivenburgensis</i> <i>S. glutinosae</i> <i>S. lapponica</i> <i>S. luteella</i> <i>S. naturnella</i> <i>E. occultella</i>	<i>Betula pendula</i> <i>B. pendula</i> <i>Alnus glutinosa</i> <i>B. pendula</i> <i>B. pendula</i> <i>B. pendula</i> <i>B. pendula</i>
Caprifoliaceae	<i>S. lonicerarum</i>	<i>Lonicera xylosteum</i>
Convolvulaceae	<i>S. freyella</i>	<i>Calystegia sepium</i>
Corylaceae	<i>S. floslactella</i> <i>S. microtheriella</i>	<i>Corylus avellana</i> <i>C. avellana</i>
Ericaceae	<i>E. weaveri</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
Hypericaceae	<i>E. septembrella</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
Fabaceae	<i>T. chamaecytisi</i> <i>T. pallidella</i> <i>T. silviae</i>	<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> <i>Ch. ruthenicus</i> <i>Onobrychis arenaria</i>
Fagaceae	<i>S. basigutella</i> <i>S. roborella</i> <i>S. samiatella</i> <i>E. albifasciella</i> <i>E. liebwerdella</i> <i>E. longicaudella</i> <i>E. subbimaculella</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i>
Rosaceae	<i>S. aeneofasciella</i> <i>S. hybnerella</i> <i>S. incognitella</i> <i>S. magdalenaе</i> <i>S. malella</i> <i>S. nylandriella</i> <i>S. oxyacanthella</i> <i>S. paradoxa</i> <i>S. perpygmaeella</i> <i>S. plagicolella</i> <i>S. prunetorum</i> <i>S. rolandi</i> <i>S. sorbi</i> <i>S. splendidissimella</i> <i>S. thuringiaca</i> <i>E. arcuatella</i> <i>E. atricollis</i> <i>E. rubivora</i> <i>E. spinosella</i> <i>Bohemannia pulverosella</i>	<i>Agrimonia eupatoria</i> <i>Crataegus oxyacantha</i> <i>Malus sylvestris</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>M. sylvestris</i> <i>S. aucuparia</i> <i>Pyrus communis</i> <i>Crataegus oxyacantha</i> <i>C. oxyacantha</i> <i>Prunus spinosa</i> <i>P. spinosa</i> <i>Rosa majalis</i> <i>S. aucuparia</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>A. eupatoria</i> <i>Fragaria moschata</i> <i>M. sylvestris</i> <i>R. majalis</i> <i>P. spinosa</i> <i>M. sylvestris</i>
Rhamnaceae	<i>S. catharticella</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>
Salicaceae	<i>S. assimilella</i> <i>S. nivenburgensis</i> <i>S. obliquella</i> <i>S. salicis</i>	<i>Populus tremula</i> <i>Salix alba</i> <i>S. alba</i> <i>S. caprea</i>

Трофические связи некоторых видов минующих насекомых Среднего Поволжья с кормовыми растениями.

Семейства растений	Виды минёров	Виды кормовых растений
Salicaceae	<i>S. trimaculella</i> <i>S. zelleriella</i> <i>E. argyropeza</i> <i>E. hannoverella</i> <i>E. turbidella</i>	<i>P. nigra</i> <i>S. triandra</i> <i>P. tremula</i> <i>P. nigra</i> <i>P. alba</i>
Tiliaceae	<i>S. tiliae</i>	<i>Tilia cordata</i>
Ulmaceae	<i>S. lemniscella</i>	<i>Ulmus glabra</i>
Семейство Tischeriidae (Lepidoptera)		
Fagaceae	<i>Tischeria ekebladella</i> <i>T. dodonaea</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Q. robur</i>
Rosaceae	<i>Coptotriche marginea</i> <i>C. angusticollella</i>	<i>Rubus spp.</i> <i>Rosa spp.</i>
Семейство Gelechiidae (Lepidoptera)		
Amaranthaceae	<i>Chrysoesthia sexguttella</i>	<i>Chenopodium album</i>
Семейство Gracillariidae (Lepidoptera)		
Aceraceae	<i>Ph. sylvella</i>	<i>Acer platanoides</i>
Betulaceae	<i>Ph. kleemannella</i> <i>Ph. rajella</i> <i>Ph. ulmifoliella.</i>	<i>Alnus glutinosa</i> <i>A. glutinosa</i> <i>Betula pendula</i>
Caprifoliaceae	<i>Ph. emberizaepennella</i> <i>Ph. lantanella</i>	<i>Lonicera xylostemum</i> <i>Viburnum lantana</i>
Corylaceae	<i>Ph. coryli</i>	<i>Corylus avellana</i>
Fabaceae	<i>Ph. insignitella</i> <i>Ph. medicaginella</i> <i>Ph. nigrescentella</i>	<i>Trifolium alpinus</i> <i>Melilotus officinalis</i> <i>Orobus vernus</i>
Fagaceae	<i>Ph. harrisella</i> <i>Ph. muelleriella</i> <i>Ph. quercifoliella</i> <i>Ph. roboris</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i>
Rosaceae	<i>Ph. cerasicolella</i> <i>Ph. corylifoliella</i> <i>Ph. pomonella</i> <i>Ph. pyrifoliella</i> <i>Ph. sorbi</i>	<i>Cerasus vulgaris</i> <i>Malus sylvestris</i> <i>Prunus spinosa</i> <i>M. sylvestris</i> <i>Sorbus aucuparia</i>
Salicaceae	<i>Ph. apparella</i> <i>Ph. comparella</i> <i>Ph. pastorella</i> <i>Ph. populifoliella</i> <i>Ph. sagitella</i> <i>Ph. salictella</i>	<i>Populus tremula</i> <i>P. alba</i> <i>Salix alba</i> <i>P. nigra</i> <i>P. tremula</i> <i>Salix alba</i>
Tiliaceae	<i>Ph. issikii</i>	<i>Tilia cordata</i>
Ulmaceae	<i>Phyllonorycter agilella.</i> <i>Ph. schreberella</i>	<i>Ulmus glabra</i> <i>U. glabra</i>
Семейство Lyonetiidae (Lepidoptera)		
Rosaceae	<i>Lyonetia clerckella</i>	<i>Cerasus vulgaris</i>
Семейство Agromyzidae (Diptera)		
Fabaceae	<i>Agromyza nana</i>	<i>Medicago falcata</i>
Salicaceae	<i>Aulagromyza populi</i>	<i>Populus nigra</i>

Трофические связи некоторых видов минующих насекомых Среднего Поволжья с кормовыми растениями.

Семейства растений	Виды минёров	Виды кормовых растений	
Asteraceae	<i>Calycomyza humeralis</i> <i>Chromatomyia horticola</i>	<i>Aster tripolium</i> Различные виды травянистых сложноцветных <i>Artemisia vulgaris</i> <i>A. vulgaris</i> <i>Tanacetum vulgare</i> <i>Cirsium vulgare</i> <i>T. vulgare</i> <i>T. vulgare</i> <i>Taraxacum officinale</i> <i>Solidago virgaurea</i>	
	<i>Liriomyza demeijerei</i> <i>L. dracunculi</i> <i>L. eupatoriana</i> <i>L. soror</i> <i>L. strigata</i> <i>L. tanacetii</i> <i>L. taraxaci</i> <i>Ophiomyia quinta</i>		
	Plantaginaceae	<i>Phytomyza griffithsi</i>	<i>Plantago major</i>
	Lamiaceae	<i>Phytomyza petoe</i>	<i>Mentha arvensis</i>
	Семейство Tenthredinidae (Hymenoptera)		
	Betulaceae	<i>Fenusa pusilla</i>	<i>Betula pendula</i>
	Ulmaceae	<i>Fenusa ulmi</i>	<i>Ulmus pumila</i>
	Salicaceae	<i>Messa glaucopis</i>	<i>Populus balsamifera</i>
Tiliaceae	<i>Parna tenella</i>	<i>Tilia cordata</i>	
Семейство Curculionidae (Coleoptera)			
Ulmaceae	<i>Orchestes betuleti</i>	<i>Ulmus pumila</i>	

angelicifaga Sp., *Ophiomyia pinguis* Fll., *O. cunctata* Hend., *Aumaromyia flavifrons* Mg.

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).

Минирующие насекомые в Среднем и Нижнем Поволжье используют в качестве кормовых более 30 видов цветковых растений из 18 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-агрозид (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). 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 [24].

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 [15]. 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 минирующие повреждения. Обычно самки избегают проводить 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*) [2]. Гусеницы молей данного вида могут образовывать на крупных листьях кормовых растений до 20 мин, занимающих более 90% фотосинтезирующей поверхности [4]. Следует отметить также периодически возникающие вспышки численности молей *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% [7]. Тенденцией к массовому развитию в районе исследований обладают такие виды рода *Phyllonorycter*, как люцерновая моль-пестрянка (*Phyllonorycter medicaginella*), развивающаяся на доннике [17], а также ивовая минирующая моль-пестрянка (*Phyllonorycter pastorella*) (гусеницы заселяют листья ивы).

Все стадии преимагинального развития внутри мин также проходят лишь 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 [14]; а также отдельные виды минирующих жуков-долгоносиков (например, вид *Orchestes betuleti* на вязе [23] (Страхова, Зотов, 2010)) и мух-агромизид (упомянутый выше полифаг *Chromatomyia horticola* [24].

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 [14], пилильчиков из семейства Tenthredinidae (4 вида) [12], а также некоторые виды минирующих мух семейства Agromyzidae (более 10 видов) [24].

Моли-малютки из группы Nepticulidae в Среднем и Нижнем Поволжье представлены в основном дендрофагами и образуют характерные змеевидные (род *Stigmella* и *Trifurcula*), либо от-

носительно 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 рактинике русском) [14]. 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 [20].

Минирующие пилильчики семейства Tenthredinidae (наиболее широко представлены виды из родов *Fenusa* и *Messa*) образуют широкие пятновидные мины в основном на древесных растениях в Среднем Поволжье [12]. Наиболее вредоносными видами являются берёзовый и вязовый минирующие пилильчики (*Fenusa pusilla* и *F. ulmi*), а также тополевый пилильщик (*Messa glaucopis*). 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 [12]. 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 пилильчиков семейства Tenthredinidae в условиях Среднего Поволжья проходит с 1 генерацией за вегетационный период, зимует куколка. Следует отметить слабую специализированность пилильчиков к минирующему образу жизни, в отличие, например, от указанных групп чешуекрылых-минёров на территории исследований. Это проявляется и в особенностях морфологического строения личинок и образуемых ими мин. По литературным данным, пятновидный тип повреждений пилильчиков является первичным и неспециализированным, мезофилл листа выедается неупорядоченно, так что минирующие повреждения даже одного и того же вида пилильчиков 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 [12].

Для минирующих мух-агромизид Среднего и Нижнего Поволжья характерно образование змевидных мин с неупорядоченно расположенными экскрементами, разбросанными по всему ходу повреждения. Минёры данной группы двукрылых в районе исследований заселяют 20 видов преимущественно травянистых растений [24]. 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 в Среднем Поволжье 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 змевидными 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 хальцид (Chalcidoidea), фауна которых насчитывает свыше 200 видов в районе исследований [4, 5, 6, 7, 23, 24, 28]. Представители данной группы паразитических перепончатокрылых заражают преимущественно личинок минирующих 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 доходить в отдельных случаях до 60% и более (например, заражённость липовой моли-пестрянки наездником *Minotetrastichus frontalis* (Nees)) [4,16,], 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 фитофага, активно минируя растительные ткани, ограничивают рост и развитие, с другой, энтомофаги препятствуют чрезмерному размножению минёров, заражая часть их популяции и обеспечивая 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* [13].

На исследованной территории выделяются следующие группы минеров. Семейство Curculionidae (Coleoptera) минируют виды растений семейства Ulmaceae. Семейство Nepticulidae (Lepidoptera) минируют виды растений Aceraceae, Betulaceae, Caprifoliaceae, Convolvulaceae, Corylaceae, Ericaceae, Hypericaceae, Fabaceae, Fagaceae, Rosaceae, Rhamnaceae, Salicaceae, Tiliaceae, Ulmaceae. Семейство Tischeriidae (Lepidoptera) минируют виды растений семейств Fagaceae, Rosaceae. Семейство Gelechiidae (Lepidoptera), Семейство Gracillariidae (Lepidoptera) минируют виды растений семейств Aceraceae, Betulaceae, Caprifoliaceae, Corylaceae, Fabaceae, Fagaceae, Rosaceae, Salicaceae, Tiliaceae, Ulmaceae. Семейство Lyonetiidae (Lepidoptera) минируют виды растений семейства Rosaceae. Семейство Agromyzidae (Diptera) минируют виды растений семейств Fabaceae, Salicaceae, Asteraceae, Plantaginaceae, Lamiaceae. Семейство Tenthredinidae (Hymenoptera) минируют виды рас-

тений семейств Betulaceae, Ulmaceae, Salicaceae, Tiliaceae.

Авторы благодарят сотрудника Зоологического института РАН А.Л. Львовского за возможность работать в коллекционных фондах и поддержку исследований. Данное исследование проведено при поддержке ФЦП Минобрнауки РФ Госзадание – 2014/391, проект № 2607.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арнольди Л.В. Сем. Curculionidae – Долгоносики / Л.В. Арнольди, В.А. Заславский, М.Е. Тер-Минасян // Определитель насекомых Европейской части СССР. Жесткокрылые и веерокрылые. — 1965 — Т. 2. — М.; Л. — С. 485–621.
2. Власова Н.В. Семейство Tiliaceae – Липовые / Н.В. Власова // Флора Сибири. Geraniaceae – Compositae. — Т.10. — Новосибирск: Наука, 1996. — С. 65–66.
3. Гершензон З.С. Сем. Yponomeutidae – горностаевые моли / З.С. Гершензон // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Т. 4, Ч. 2 — Л.: Наука, 1981. — С. 331–347.
4. Ефремова З.А. Комплекс наездников-паразитов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко // Зоологический журнал. — 2008. — Т. 87, № 2. — С. 189–196.
5. Ефремова З.А. Новые данные о трофических наездников Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Среднем Поволжье / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко // Энтомологическое обозрение. — 2009. — Т. 88, № 1. — С. 29–37.
6. Ефремова З.А. Комплексы паразитов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко, А.В. Краюшкина // Зоологический журнал. — 2009. — Т. 88, № 10. — С. 1213–1221.
7. Ефремова З.А. Комплексы наездников семейства Eulophidae (Hymenoptera), паразитирующих на *Phyllonorycter apparella* и *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) – вредителей осины и тополя в Ульяновской области / З.А. Ефремова, А.В. Мищенко, Е.Н. Егоренкова, И.С. Страхова, Н.А. Ленгесова // Зоологический журнал. — 2011. — Т. 90, № 4. — С. 438–444.
8. Желоховцев А.Н. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые. Подотряд Symphyta (Chalastogastra) – сидячебрюхие / А.Н. Желоховцев // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1988. — Т. 3, Ч. 6. — С. 26–32.
9. Загуляев А.К. Сем. Tischeriidae – одноцветные моли-минеры / А.К. Загуляев // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 4, Ч. 1. — С. 66–71.
10. Кузнецов В.И. Сем. Gracillariidae (Lithocolletinae) – моли-пестрянки / В.И. Кузнецов // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 4, Ч. 2. — С. 149–311.
11. Кузнецов В.И. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Bucculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов / В.И. Кузнецов, М.В. Козлов, С.В. Сексяева // Труды Зоологического института АН СССР. — 1988. — Т. 176. м. С. 52–71.
12. Ленгесова Н.А. Особенности морфологии и образа жизни пилильщиков-минеров (Hymenoptera, Tenthredinidae) Среднего Поволжья / Н.А. Ленгесова // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. — Тула: Гриф и К, 2008. — Вып. 13–14. — С. 41–47.
13. Мищенко А.В. Энтомофауна листовых мин / А.В. Мищенко // Вестник Томского государственного педагогического университета. — 2011. Вып. 5 (107). — С. 101–106.
14. Мищенко А.В. Минирующие чешуекрылые семейства молей-малюток (Lepidoptera, Nepticulidae) Среднего Поволжья / А.В. Мищенко // Зоологический журнал. — 2013. — Т. 92, № 4. — С. 472–476.
15. Мищенко А.В. Минирующие моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) фауны Ульяновской области / А.В. Мищенко, В.В. Золотухин // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. — 2003. — Вып. 4. — С. 47–53.
16. Мищенко А.В. Динамика популяции липовой моли пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) и комплекс ее паразитов (Hym. Eulophidae) в Среднем Поволжье / А.В. Мищенко, З.А. Ефремова, А.В. Краюшкина // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. — 2007. — Вып. 8. — С. 169–175.
17. Мищенко А.В. Люцерновая моль-пестрянка (*Phyllonorycter medicaginella*, Lepidoptera, Gracillariidae) и её паразиты (Hymenoptera, Eulophidae) в Среднем Поволжье / А.В. Мищенко, З.А. Ефремова // Зоологический журнал. — 2012. — Т. 91, № 5. — С. 560–565.

18. Осипова А.С. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) и ее роль в комплексе фитофагов липовых насаждений Приокско-Террасного биосферного заповедника / А.С. Осипова // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. — 1990. — Вып. 3. — С. 107–109.
19. Пискунов В.И. Сем. Gelechiidae — Выемчатокрылые моли / В.И. Пискунов // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 4, Ч. 2. — С. 659–748.
20. Пуплясис Р.К. Система и эволюция нептикулид (Nepticulidae) с обзором минирующего образа жизни гусениц в отряде Lepidoptera: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. — С.-Петербург, 1992. — 45 с.
21. Родендорф Е.Б. Сем. Agromyzidae – Минирующие мушки / Е.Б. Родендорф // Определитель насекомых европейской части СССР. — Л.: Наука, 1970. — Т. 5, Ч. 2. — С. 233–303.
22. Сексяева С.В. Сем. Lyonetiidae – крохотки-моли / С.В. Сексяева // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1981. — Т. 4, Ч. 2. — С. 420–430.
23. Страхова И.С. Изучение биологии и паразитокомплекса (Hymenoptera: Eulophidae) минирующего долгоносика *Orchestes betuleti* (Panzer, 1795) (Coleoptera: Curculionidae) в Ульяновской области / И.С. Страхова, А.А. Зотов // Кавказский энтомологический бюллетень. — 2010. — Т. 6 (2). — С. 203–206.
24. Страхова И.С. Комплекс паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) минирующих мух агромизид (Diptera, Agromyzidae) в Среднем Поволжье / И.С. Страхова, З.А. Ефремова, М. Чирнхаус, Е.Н. Егоренкова // Зоологический журнал. — 2013. — Т. 92, № 5. — С. 553–561.
25. Тряпицын В.А. Надсемейство Chalcidoidea / В.А. Тряпицын // Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1978. — Т.3, Ч. 2. — С. 28–538.
26. Graham M.W.R. de V. Keys to the British genera and species of Elachertinae, Eulophinae, Entedontinae and Euderinae (Hymenoptera, Chalcidoidea) / M.W.R. de V. Graham // Transactions of the Society for British Entomology. — 1959. — Vol. 13. — P. 169–204.
27. Kumata T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan. Part I / T. Kumata // Insecta Matsumurana. — 1963. — Vol. 25 (2). — P. 53–90.
28. Yefremova Z.A. Additions and corrections to Catalogue of the Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of Russia (Yefremova, 2002) / Z.A. Yefremova // Linzer biol. Beitr. — 2004. — Vol. 36, № 2. — P. 1339–1348.

Артемьева Елена Александровна — профессор, доктор биологических наук, кафедры зоологии Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова; e-mail: hart5590@gmail.com

Мищенко Андрей Владимирович — кандидат биологических наук., доцент кафедры зоологии Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова

Artemyev Elena A. — Full Professor, DSci. (Biology) Department of Zoology, the Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov; e-mail: hart5590@gmail.com

Mishchenko Andrei V. — PhD., Associate Professor, Department of Zoology, the Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov