

УДК 595.78

## ПОВЕДЕНИЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ ПРИ ПИТАНИИ И РАССЕЛЕНИИ

© 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.

Трофическая специализация чешуекрылых-минёров связана с жизненной формой (деревяно—куст—трава) и местом минирования (верхняя или нижняя сторона листа) кормового растения. Узкая специализация на уровне родов растений определяет высокую эффективность потребления пищи. Малые размеры чешуекрылых-минёров ограничивают потенциальную плодовитость видов (по сравнению с другими чешуекрылыми) и самостоятельную миграционную активность имаго. Преобладает яйцекладка по одному яйцу. Такое поведение самок обеспечивает максимальное распределение потомства в пространстве и снижает внутривидовую конкуренцию гусениц.

DOI: 10.31857/S0044459624050028, EDN: UGRGRI

### ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ-МИНЁРЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГРУППА

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

Минирование растительной ткани как способ питания насекомых-фитофагов возникло в ходе конвергентной эволюции в четырех отрядах насекомых: Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera (Needham et al., 1928; Hering, 1951, 1957; Hespeneheide, 1991; Chen et al., 2022). Современная фауна минёров включает представителей из 51 семейства насекомых и составляет приблизительно 10000 видов (Faeth, 1991b). Больше всего минёров известно среди Lepidoptera. Эти виды принадлежат к 34 семействам (Needham et al., 1928; Hering, 1951, 1957; Connor, Taverner, 1997; Chen et al., 2022).

Согласно экспертным оценкам (Rozefelds, Sobbe, 1987; Rozefelds, 1988; Labandeira, 2002), минирование возникло в триасовом периоде

мезозойской эры (248–206 млн лет назад). Принято считать, что этот тип повреждения листьев возник позже других форм повреждения, таких как скелетирование (260 млн лет), образование галлов (300 млн лет), скручивание (310 млн лет) и прокалывание (400 млн лет) (Labandeira, 2002).

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

Выделяют три гипотезы, объясняющие возникновение минирования (Connor, Taverner, 1997; Sinclair, Hughes, 2010): 1) избегание врагов; 2) регуляция окружающей средой; 3) избегание

защиты растения-хозяина. Согласно первой, мина защищает её обитателя от паразитоидов, хищников и патогенов (Needham et al., 1928; Hering, 1951). Согласно второй, мина является убежищем минёра от неблагоприятных эффектов действия ультрафиолета и высыхания (Connor, Taverner, 1997). Подтверждением этого тезиса является тот факт, что минёры активно восстанавливают поврежденную мину. Так, при повреждении мины дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae) гусеница стягивает края образованного отверстия нитью паутины (Санина, 1949). Через 5–7 мин сеть уплотняется и отверстие затягивается. Особенности строения мины влияют на микроклимат в ней (Pincebourde, Casas, 2006a, b). Считается, что влажность воздуха в мине относительно стабильна, и тем самым снижается риск гибели личинок от высыхания (Strong et al., 1984). Кроме того, температура в мине отличается от температуры вне листа. Исследование *Cameraria hamadryadella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) на дубах *Quercus alba* и *Q. macrocarpa* (Connor, Taverner, 1997) показало, что температура внутри мины более чем на 1°C ниже, чем на ее поверхности. Таким образом, мина обеспечивает экологический буфер для проявления экстремальных температур на поверхности листа. Авторы предположили, что подобный механизм может создавать своего рода “парниковый эффект” для видов, развивающихся осенью. Кроме того, минёры защищены от прямого и косвенного влияния ультрафиолета. Экспериментальные исследования показали, что более 95% всех волн ультрафиолетового спектра поглощается эпидермисом мины (Connor, Taverner, 1997). Согласно третьей гипотезе, минёры питаются только определенным типом ткани и тем самым могут избегать как внешних (трихомы, воск), так и внутренних защит в виде вторичных компонентов растения-хозяина (Feeny, 1970; Cornell, 1989).

Согласно мнению экспертов (Герасимов, 1932; Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997), минирующие насекомые, по сравнению со свободноживущими филлофагами, имеют ряд преимуществ: 1) более короткие жизненные циклы; 2) микроклиматические условия, спасающие от высыхания; 3) защита от прямого и косвенного влияния ультрафиолета; 4) избегание защиты растения-хозяина вследствие высокой эффективности питания; 5) низкая степень поражения инфекционными заболеваниями. Недостатками

такого образа жизни являются: 1) небольшие размеры тела и низкая плодовитость; 2) низкая мобильность и, как следствие, высокая смертность от паразитов; 3) высокая смертность при преждевременном опадании листьев.

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

Динамика численности чешуекрылого-минёра, как и любого другого биологического объекта, может быть рассмотрена как результат реализации биотического потенциала его популяций в условиях конкретных биоценозов. У минирующих чешуекрылых известны колебания плотности заселения более чем в 5000 раз. Например, перепады плотности минёра *Cameraria hamadryadella* составляют от 0.004 до 22.8 мин на лист (Connor, Beck, 1993).

Цель обзора — исследовать поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении.

### ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ ПРИ ПИТАНИИ

Большинство чешуекрылых-минёров — высокоспециализированные фитофаги. Так, значительное число представителей р. *Phyllonorycter* Hübner, 1822 (Gracillariidae) являются узкими специалистами одного рода или даже одного вида растений (Lopez-Vaamonde et al., 2003). Специализация видов идет и по жизненной форме (дерево—куст—трава) и месту минирования (верхняя или нижняя сторона листа). Например, нижнесторонняя минирующая яблонная моль *Ph. pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) может откладывать яйца на листья вишни, сливы и груши, но при этом все гусеницы, развивающиеся не на яблоне, погибают (Верещагина и др., 1968). Самки *Paraclemensia acerifoliella* (Fitch, 1854) (Incurvariidae) могут откладывать яйца на листья *Acer nigrum*, *A. saccharum* и *A. rubrum* (Ross, 1962). Развитие гусеницы до имаго известно только на первых двух видах кленов. Дубовая одноцветная моль *Tischeria ekeblasella* (Bjerkander, 1795)

(Tischeriidae) на Кавказе предпочитает заселять восточный дуб (*Quercus macranthera*), значительно реже грузинский (*Q. petraea* subsp. *iberica*) и крайне редко — араксинский дуб (*Q. robur* var. *araxina*) (Мирзоян, 1977). Представители *Eriocrania* spp. (Eriocraniidae) предпочитают березу *Betula pubescens*, тогда как *Coleophora serratella* (Linnaeus, 1761) (Coleophoridae) — *B. pendula* (Valladares, Hartley, 1994).

В некоторых случаях по комплексу минёров можно определить даже вид растения. Так, два доминирующих и филогенетически близких вида дуба из Японии *Quercus crispula* и *Q. dentata*, а также их гибриды легко идентифицируются как по морфологическим особенностям, так и по комплексу представителей р. *Phyllonorycter* (Ishida et al., 2003).

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

В зависимости от расположения мин на разных органах растения-хозяина различают листовых, стеблевых и плодовых минёров. Подавляющее число минёров повреждают листья цветковых растений. Небольшое число видов минируют хвою голосеменных растений. Например, в Неарктике 28 видов Lepidoptera питается на хвойных растениях: *Picea* spp., *Abies* spp., *Tsuga canadensis*, *Larix* spp., *Juniperus* spp., *Thuja occidentalis* (Freeman, 1967). По характеру повреждения тканей листа выделяют четыре типа мин: двусторонние, верхнесторонние, нижнесторонние и эпидермальные (Hering, 1951; Герасимов, 1952). К первому типу относят мины с полностью съеденной паренхимой листа и ограниченные нетронутым верхним и нижним эпидермисом. В случае выборочного повреждения палисадной или губчатой паренхимы мины классифицируют, соответственно, как верхне- или нижнесторонние. При повреждении только эпидермиса листа мину относят к эпидермальным. Стеблевые и плодовые

мины редки. Первые известны по находкам на черешках листьев и стеблях травянистых растений. Вторые — на частях плодов растений, содержащих хлорофилл. Например, гусеницы *Argyresthia loricella* Kearfott, 1908 (Argyresthiidae) минируют зеленые ауксисласты лиственниц Северной Америки (Eidt, Sippell, 1961). Гусеницы *Spulerina corticicolla* Kumata, 1964 (Gracillariidae) образуют мину длиной от 15 до 30 см под эпидермисом молодых побегов *Abies sachalinensis*, *Pinus strobus*, *P. parviflora* и *Larix leptolepis* (Pinaceae) (Kumata, 1964). Моль-малютка *Ectoedemia sericopeza* (Zeller, 1839) (Nepticulidae) минирует крылатки плодов клена (Гусев, 1984).

Размер мины и плотность заселения листа связаны с характеристиками кормового растения. На примере *Eriocrania semipurpurella* Stephens, 1835 (Eriocraniidae) показано, что площадь мины положительно и достоверно связана с площадью листа березы (Белов, Белова, 2003). Количество мин платановой моли *Phyllonorycter platani* на листе *Platanus orientalis* может достигать 170 шт. (Авакян, 1953), а моли-малютки *Stigmella malella* (Stainton, 1854) на листе яблони — до 200 шт. (Холченков, 1973). Форма мины одного и того же вида чешуекрылого-минёра зависит от особенностей жилкования листа, расположения мины на листе, а также от наличия мин по соседству (Жижилашвили, 1952).

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

Трофические предпочтения гусениц чешуекрылых-минёров из семейств Gracillariidae, Epipyropidae и Phyllocnistidae могут меняться с возрастом. Это связано с наличием у этих видов гиперметаморфоза (Герасимов, 1952). Для гусениц младших возрастов характерно плоское тело с развитыми сегментами груди без грудных и брюшных ног, прогнатический тип постановки головы. Гусеницы старших возрастов имеют цилиндрическую форму тела с грудными и брюшными ногами и гипогнатической головой. Морфологические адаптации гусениц связаны с разными стратегиями питания: если гусеницы младших возрастов сосут сок растения (plasmophaga), то гусеницы старших возрастов питаются тканями листа (histophaga) (Герасимов, 1952). Предполагается, что гиперметаморфоз позволяет гусеницам занимать различные пищевые ниши и оптимизировать их пищевые потребности (Body et al., 2015). Если гусеницы

младших возрастов большинства видов формируют нитевидные эпидермальные мины, то питание гусениц старших возрастов охватывает разные слои паренхимы внутри листа. Так, гусеница *Acrocercops transecta* Meyrick, 1931 (Gracillariidae) первых двух возрастов делает узкую линейную мину в верхнем эпидермисе, гусеница третьего возраста формирует в верхнем эпидермисе плоскую мину в виде пятна, гусеница четвертого и пятого возраста выедает столбчатую и губчатую паренхиму и формирует широкую пятнообразную мину (Aoyama, Ohshima, 2019).

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

В целом развитие минирующих насекомых проходит значительно быстрее, чем у свободноживущих филлофагов, поскольку минёры не используют в пищу трудно перевариваемые ткани листа (Герасимов, 1932, 1952). Так, большинство минёров избегает питаться жилками листа (Scheirs et al., 2001; Almeida-Cortez, Melo-de-Pinna, 2006), а поедает его высококачественные ткани (Yamazaki, 2010). Так, гусеницы многих видов чешуекрылых-минёров сначала предпочитают питаться в губчатой, а затем в столбчатой паренхиме (Reavey, Gaston, 1991). Например, гусеницы минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966 (Yponomeutidae) выедают всю внутреннюю часть хвоинки сосны, оставляя лишь гиподерму и эпидермис. Нетронутыми остаются и смоляные каналы. В случае перегрызания смоляных каналов мина заливается смолой, и гусеница погибает (Позмогова, 1969).

По всей вероятности, эффективность питания гусениц минёров высока. Так, эффективность использования потребленного корма на прирост тела у гусениц трех минёров *Tischeria quercitella* Clemens, 1863, *T. purinosella* Chambers, 1875, *T. badiella* Chambers, 1875 (Tischeriidae), питающихся на дубе *Quercus alba*, была в 2 раза выше, чем у шести видов свободноживущих чешуекрылых, выкармливаемых на этих же листьях: 24% против 10% (Connor, Tavener, 1997).

Следует отметить, что у отдельных видов минёров развитие гусениц может быть весьма продолжительным. Так, гусеница моновольгильного

эндемика Израиля *Phyllonorycter uercus* (Amsel & Hering, 1931) (Gracillariidae) может развиваться в листьях дуба *Quercus calliprinos* до 10.5 мес. (Auerbach, Simberloff, 1989). Гусеница доминантного однолетнего монофага *Q. emoryi* в Центральной Аризоне — *Cameraria* sp. — развивается также около 11 мес. (Faeth, 1990). Развитие гусеницы *Coptotriche japoniella* Puplesis & Diškus, 2003 (Tischeriidae) на листьях вечнозеленого дерева *Eurya japonica* (Theaceae) продолжается (включая диапаузу) около 9 мес. (Oishi, Sato, 2007). Кроме того, развитие одного из поколений минёра в течение сезона может существенно отличаться от предыдущих. Моль-пестрянка *Ph. crataegella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) в Коннектикуте дает три генерации в год (Maier, 1984). При этом если на полное развитие первого и второго поколения моли требовалось от 1.25 до 2 мес., то развитие третьего поколения, включая зимовку, продолжается 9 мес.

Насекомые-минёры питаются специфичными тканями и тем самым избегают защитных механизмов растений (Feeny 1970; Cornell, 1989). Так, минёр *Perthida glyphopa* Common, 1969 (Incurvariidae) ограничивает свое питание тканями листа с низким содержанием защитных веществ (Mazanec, 1983). Только 1 из 18 видов листовых минёров на дубах Северной Флориды избегал питаться тканями листа, содержащими танин (Faeth et al., 1981). Анализ растений семейства миртовые (Myrtaceae) из Юго-Восточной Австралии показал, что виды, имеющие в своей консорции минёров, обладают достоверно более высокой концентрацией фенолов в листьях, чем виды растений, экологически не связанные с минёрами (Sinclair, Hughes, 2008). Авторы предположили, что минёры, выбирая растения, богатые фенолом, могут защищаться от ультрафиолета и/или снижать конкуренцию со стороны других фитофагов.

## ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ ПРИ РАССЕЛЕНИИ

У большинства видов чешуекрылых-минёров бабочки не нуждаются в дополнительном питании. При этом вся жизнь имаго происходит за счет пластических компонентов жирового тела, накопленных на стадии гусеницы. Так, 30 бабочек обоих полов *Acrocercops amurensis* Kuznetsov, 1960 (Gracillariidae) изолировали в бязевом мешке на ветке дуба (Кузнецов, 1960). Спустя месяц все особи оказались живы.

Вследствие малых размеров чешуекрылых-минёров их самостоятельная лётная активность не высока и ограничена сотнями метров. Так, бабочки южной можжевельной моли *Gelechia senticetella* (Staudinger, 1859) (Gelechiidae) хорошо отлавливаются на световые ловушки на расстоянии до 100 м от мест обитания (Корнилов, 1990).

По сравнению со свободноживущими филлофагами, минёры имеют небольшой размер тела и невысокую плодовитость (Connor, Taverner, 1997). Например, количество яиц у *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Gracillariidae) может составлять до 152 шт. (Trimble, 1986). Самка *Paraclemensia acerifoliella* с длиной тела 6.5 мм имела в яйчниках 123 яйца, самка с длиной тела всего 4.7 мм — только 90 яиц (Ross, 1962).

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

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

### Особенности распределения в биотопе

Структура и характеристики насаждения оказывают значительное влияние на распределение чешуекрылого-минёра в биотопе. Так, амурская минирующая моль *Acrocercops amurensis* встречается в 10 ботанических ассоциациях с участием дуба монгольского *Quercus mongolica* (Кузнецов, 1960). При этом максимальные плотности минёра наблюдали в вейниково-разнотравных дубравных лиственничниках с полнотой 0.5–0.7, а минимальные — в дубравно-редкотравных сосновых борах с полнотой 0.2–0.3. Более поздние исследования этого вида минёра (Малахова, Умнова, 1980) показали, что процент поврежденных молью листьев в леспедцевом дубняке был в 2.5 раза выше, чем в лещинном. Несмотря на то, что моль-пестрянка *Parornix ermolaevi* Kuznetsov, 1979 (Gracillariidae) биологически связана с разными представителями семейства березовые (Betulaceae), на юге Дальнего Востока вид предпочитает питаться лещиной разнolistной (*Corylus heterophylla*) в разреженных лещинно-леспедцевых дубняках (Ермолаев, 1981). Моль-пестрянка *Cameraria nipponica* Kumata, 1963 (Gracillariidae) повреждает листья клена *Acer pseudosieboldianum* преимущественно в дубово-широколиственных лесах (Ермолаев, 1979a).

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

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

Ряд видов минёров предпочитает заселять опушечные деревья. Например, минёры *Phyllonorycter japonica* (Kumata, 1963) и *Caloptilia monticola* (Kumata, 1966) (Gracillariidae)

размножаются в массе на опушках дубовых (Ермолаев, 1979а) и кленовых лесов (Ермолаев, 1979б) соответственно.

*Особенности распределения  
на растении-хозяине*

Выбор самки чешуекрылого-минёра при яйцекладке зависит от истории взаимоотношений и уровня адаптаций к кормовому растению. При наличии альтернативы самки предпочитают растения, на которых выживаемость новой генерации будет максимальной. Так, при выборе из десяти альтернативных растений сем. Solanaceae (шесть видов культурных и четыре диких вида) самки томатной минирующей моли *Tuta absoluta* (Meurick, 1917) (Gelechiidae) предпочитали откладывать яйца на томат *Solanum lycopersicum* (Silva et al., 2021). При этом смертность генерации минёра на этом растении была одной из самых низких.

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

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

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

Древесные растения обладают индивидуальной изменчивостью. Например, листья дуба

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

Самка чешуекрылого-минёра при откладке яиц имеет свои видоспецифичные предпочтения внутри кроны дерева-хозяина. Так, чехлоноски *Coleophora serratella* предпочитает повреждать верхнюю часть кроны березы *Betula papyrifera* (Bryant, Raske, 1975). Плотность минёра *Phyllonorycter pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) (Gracillariidae) на яблоне увеличивается в направлении с верхнего яруса кроны к нижнему (Опаренко, 1975). Исследование распределения минёра *Coleotechnites* sp. (Gelechiidae) по кроне сосны *Pinus jeffreyi* показало, что самки для откладки предпочитают верхний ярус дерева (Unruh, Luck, 1982). Анализ очагов *Epinotia meritana* Heinrich, 1923 (Tortricidae) в штате Калифорния в 1965 г. выявил, что наибольшие повреждения минёр наносит в центральной и нижней части крон пихт *Abies magnifica* и *A. concolor* (Struble, 1968). Осинковая моль-пестрянка *Phyllonorycter apparella* в лесах Западной Сибири предпочитает откладывать яйца в средней части кроны дерева-хозяина (Криволицкая, 1962). Моль *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (Gracillariidae) преимущественно заселяет нижнюю часть кроны *Populus tremuloides* (Condrashoff, 1964). Одноцветная моль *Tischeria ekebladella* (Bjerkander, 1795) предпочитает нижний ярус подроста дуба (Санина, 1949; Баганич, 1964; Евстафьев, 1981). В большинстве случаев фактор, определяющий особенности распределения минёра по кроне дерева, остается неизвестным.

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

Во-первых, поведение бабочек может быть связано с влиянием абиотических факторов. Так, роль освещенности можно показать на примере двух молей-пестрянок дуба монгольского *Quercus*

*mongolica*. Если *Acrocercops amurensis* предпочитает листья с верхней части кроны, то *Phyllonorycter cretata* (Kumata, 1957) (Gracillariidae) повреждает преимущественно подрост и листья из нижнего яруса (Ермолаев, 1977). Высокие плотности ильмовой кривоусой моли *Bucculatrix ulmicola* Kuznetsov, 1962 (Bucculatricidae) отмечены с восточной и южной экспозиции дерева-хозяина (Мирзоян, 1977). Минёр *Ph. japonica* откладывает яйца преимущественно на затененные листья лещины, особенно у подножья гор (Ермолаев, 1979a). Освещенность верхних и средних частей дерева-хозяина определяет их предпочтение яйцекладущими самками восточной кленовой моли *Caloptilia monticola* (Ермолаев, 1979b). Самки сиреневой моли *Gracillaria syringella* выбирают для откладки яиц затененные листья (Лазарева и др., 1985; Коричева, 1990).

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

Во-вторых, поведение бабочек может зависеть от возраста листьев растения-хозяина. Так, самки *Caloptilia pulverea* Kumata, 1966 (Gracillariidae) отдают предпочтение верхушечным молодым листьям подроста ольхи японской *Alnus japonica* (Ермолаев, 1979a). Среди 18 видов минёров, встречающихся на дубах *Quercus falcata*, *Q. nigra* и *Q. hemisphaerica* в штате Флорида США, 4 вида питаются только на молодых листьях (Faeth et al., 1981). При этом *Eriocraniella* sp. и *Dyseriocrania* sp. (Eriocraniidae) встречаются только на растущих весенних листьях. Ореховая моль-пестрянка *Phyllonorycter juglandicola* (Kuznetsov, 1975) (Gracillariidae) повреждает нижний ярус леса, особенно молодые деревья (Шерниязова, 1984). Самки *Coptodisca negligens* Braun, 1920 (Heliozelidae) предпочитают откладывать яйца на нижнюю сторону молодых листьев клюквы *Vaccinium macrocarpon* (Maier, 1988). Самки *Ph. apparella* в США предпочитают откладывать яйца на подрост (до 5 м) *Populus tremuloides* (Auerbach et al., 1995). Сиреневая моль *Gracillaria syringella* интенсивнее заселяла молодые деревья ясеня (*Fraxinus* sp.), чем старые (Kiziroglu, 1976). Два бивольтинных вида минёров *Acrocercops*

sp. и *Neurobathra strigifinitella* (Clemens, 1860) (Gracillariidae) питаются только молодыми вторичными листьями дуба *Q. nigra* (Auerbach, Simberloff, 1984). При этом плотность первого поколения молей положительно и достоверно коррелировала с вторичной продукцией листьев. Распределение мин липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kimura, 1963) (Gracillariidae) на листьях порослевых побегов липового пня имело достоверные отличия от аналогичного распределения на листьях дерева (Kozlov, Koricheva, 1991).

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

#### Особенности распределения на листе

При выходе из яйца гусеницы чешуекрылых-минёров не выходят на поверхность листа, а вгрызаются в него, пробуравливая основание яйца (Герасимов, 1952), поэтому поведение яйцекладущих самок определяет пространственное положение их будущего потомства на растении-хозяине. Большинство минёров откладывают по одному яйцу на лист, что снижает вероятность конкуренции гусениц одного вида за кормовой ресурс. Такое поведение известно, например, для *Paraclemensia acerifoliella* (Ross, 1962), *Caloptilia monticola* (Ермолаев, 1979b), *Phyllonorycter apparella* (Auerbach, 1991), *Stilbosis quadricustatella* и *Cameraria hamadryadella* (Auerbach et al., 1995). У небольшого числа групповых минёров гусеницы расходятся в mine в разные стороны. Так, моль *Eriocrania cicatricella* (Zetterstedt, 1839) (Eriocraniidae) предпочитает одновременно откладывать на лист по два-три яйца (Кутенкова, 1999). При этом гусеницы младших возрастов проделывают общую мину, задевая друг друга боками, среднего — располагаются веером, касаясь только задними концами тела, старшего — расходятся по всей mine и живут самостоятельно. Другой вариант взаимодействий между гусеницами, живущими в одной mine, известен у *Acrocercops brongniardella*. Здесь гусеница первого возраста индивидуально выедает мину, затем ходы гусениц (от 2 до 9 шт. на одном листе) объединяются в общую узкую камеру, из которой каждая гусеница делает свой самостоятельный ход (Санина, 1949).

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

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

кутикулы и эпидермиса; 3) внутренняя структура листа (Reavey, Gaston, 1991).

Лист любого растения экологически неоднороден. Например, верхняя и нижняя поверхность листа может различаться формой кутикулы (Juniper, Jeffree, 1983), ее толщиной (Metcalf, Chalk, 1979), наличием эпикутикулярного воска (Juniper, Jeffree, 1983) и химическим составом (Stránský et al., 1967). При этом кутикула обычно толще на верхней поверхности, на нижней больше воска (Metcalf, Chalk, 1979; Juniper, Jeffree, 1983). Кроме того, нижняя поверхность листьев более влажная и холодная (Willmer, 1982, 1986), поскольку в большинстве случаев на ней находятся клетки устьиц.

Особенности строения верхней и нижней поверхности листа растения-хозяина оказывают влияние на предпочтение самок чешуекрылых-минёров при яйцекладке. Так, из 227 видов чешуекрылых-минёров Англии (представители 12 семейств с преобладанием Nepticulidae (88 видов), Gracillariidae (85 видов) и Coleophoridae (21 вид)) 21% откладывают яйца только на верхней поверхности листа, 73% — только на нижней, 6% — на обеих сторонах (Reavey, Gaston, 1991). При этом на нижнюю сторону листьев достоверно чаще откладывают яйца виды, питающиеся на деревьях, чем виды, питающиеся на траве. Следует отметить, что с изменением плотности заселения растения-хозяина предпочтения минёра к верхней или нижней стороне листа могут меняться. Например, при высоких плотностях платановая моль *Phyllonorycter platani* начинает откладывать яйца с верхней стороны листа (Авакян, 1953).

Толщина кутикулы может определять для самок возможность яйцекладки чешуекрылого-минёра. Так, самки *Acrocercops brongniardella* могут откладывать яйца только на молодые несформированные листья дуба (Завада, 1987). То же отмечено для представителей р. *Eiocrania* Zeller, 1851 (Кутенкова, 1999). Это связано с необходимостью подготовки будущего места яйцекладки: самка делает полость для яйца, утрамбовывая ткани листа стилетом.

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

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

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

Выбор самкой при яйцекладке уже поврежденного или неповрежденного листа, по-видимому, видоспецифичен. Так, самки *Stilbosis juvantis* (Hodges, 1964) (Cosmopterigidae) предпочитают откладывать яйца на неповрежденные листья *Quercus emoryi* (Faeth, 1985). В кроне дуба *Q. emoryi* самки

минёров предпочитали неповрежденные листья искусственно подрезанным (Faeth, 1986). Известны случаи предпочтения минёром уже поврежденных свободноживущими филофагами участков ассимиляционного аппарата. Так, гусеницы младших возрастов *Pulicalvaria piceaella* (Kearfott, 1903) (Gelechiidae) предпочитают минировать хвою в местах питания свободноживущих филофагов (McLeod, 1966): *Zeiraphera* sp., *Epinotia nanana* (Treitschke, 1835), *Griselda radicans* (Heinrich, 1923), *Choristoneura fumiferana* (Clemens, 1865) и *Dioryctria albitella* (Denis & Schiffermuller, 1775). При этом мины появляются либо близ поврежденного места, либо в частично поврежденной хвое, отмечены также отдельные случаи питания в мертвой хвое.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзоре исследовано поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении.

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

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

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

## 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

- Авакян Г.Д., 1953. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr.), как новый вредитель в условиях Армении // Изв. АН Арм. ССР. Биол. и сельхоз. науки. Т. VI. № 1. С. 89–94.
- Баганич М.И., 1964. Экологические особенности распространения дубовой одноцветной моли (*Tischeria complanella* Hb.) в дубравах Закарпатья // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат. Ужгород: Закарпат. филиал Всесоюз. энтомол. об-ва. С. 6–7.
- Батиашвили И.Д., 1965. Вредители континентальных и субтропических плодовых культур. Тбилиси: Изд-во “Ганатлеба”. 334 с.
- Белов Д.А., Белова Н.К., 2003. Некоторые биологические особенности малоизвестных насекомых-минёров в условиях города // Лесн. вестн. № 2. С. 101–105.
- Болотникова В.В., Курбыко Л.М., Юшкевич Р.К., 1979. К биологии и экологии минирующих молей, повреждающих плодовые насаждения в Белоруссии // Фауна и экология насекомых Белоруссии. Минск: Наука и техника. С. 13–22.
- Вережанина В.В., Вережанин Б.В., Савов Д.И., 1968. Минирующие моли *Lithocolletis corylifoliella* Haw. и *L. pyrifoliella* Grsm. (Lepidoptera, Gracillariidae), вредящие плодовым культурам в Молдавии // Зоол. журн. Т. 47. № 3. С. 387–394.
- Герасимов А.М., 1932. Моли-минёры. I. Средне-Азиатские *Lithocolletis*. (С введением по биологии молей-минёров вообще) // Извест. Ленингр. ин-та борьбы с вредителями в сельск. и лесн. хоз-ве. Вып. 3. С. 197–248.
- Герасимов А.М., 1952. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. Т. I. Вып. 2. Ч. I. Л.: ЗИН АН СССР. 339 с.
- Гусев В.И., 1984. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть. 472 с.
- Довнар-Запольский Д.П., 1969. Минирующие насекомые на растениях Киргизии и сопредельных территорий. Фрунзе: Илим. 149 с.
- Евстафьев И.Л., 1981. К эколого-фаунистической характеристике листогрызущих насекомых лесов горного Крыма // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними. М.: ВНИИЛМ. С. 65–66.
- Ермолаев В.П., 1977. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 70. Фауна насекомых Дальнего Востока (сб. статей). Л.: ЗИН АН СССР. С. 98–116.
- Ермолаев В.П., 1979а. К изучению молей-минёров семейства Gracillariidae (Lepidoptera) юга Дальнего Востока // Наземные членистоногие Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточ. научн. центр АН СССР. С. 23–27.
- Ермолаев В.П., 1979б. *Caloptilia monticola* Kum. (Lepidoptera, Gracillariidae) — новый вредитель клена (*Acer*) на юге Приморского края // Наземные членистоногие Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточ. научн. центр АН СССР. С. 28–31.
- Ермолаев В.П., 1981. К фауне минирующих молей-пестрянок Lepidoptera, Gracillariidae юга Дальнего Востока // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. Владивосток: Дальневосточ. научн. центр АН СССР. С. 37–41.
- Жижилашвили Т.И., 1952. Материалы к биологии платановой моли *Lithocolletis platani* Stgr. // Сообщ. АН Грузин. ССР. Т. 13. № 8. С. 469–476.
- Жиренко Н.Г., 2010. Использование параметров листового опада в исследованиях, связанных с вредоносностью некоторых листогрызущих чешуекрылых (Lepidoptera) // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых. Борисоглебск: Борисоглеб. гос. пед. ин-т. С. 126–127.
- Завада Н.М., 1987. Широкоминирующая моль-пестрянка — опасный вредитель дубовых насаждений // Защита агролесомелиоративных насаждений и степных лесов от вредителей и болезней. Сб. науч. тр. Вып. 3. № 92. Волгоград: ВНИИ агролесомелиорации. С. 115–121.
- Козлов М.В., 1988. Биология *Eriocrania sparrmannella* Bosc. (Lepidoptera, Eriocraniidae) // Вестн. зоологии. № 4. С. 86.
- Коричева Ю.Г., 1990. Роль освещенности в выборе самкой сиреневой моли *Caloptilia syringella* (Lepidoptera, Gracillariidae) места для откладки яиц // Зоол. журн. Т. 69. № 9. С. 151–154.
- Корнилов В.П., 1990. К биологии южной можжевельной моли // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. Мат-лы X съезда ВЭО. 11–15 сентября 1989 г. Л.: ЗИН АН СССР. С. 61–63.
- Криволицкая Г.О., 1962. Осинная минирующая моль (*Lithocolletis apparella* H. — S.) в лесах Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. Вып. 8. С. 180–188.
- Кузнецов В.И., 1960. Биология и стацальное распределение амурской минирующей моли — *Acrocercops amurensis* Vl. Kuznetsov sp.n. (Lepidoptera, Lithocolletidae) — серьезного вредителя монгольского дуба // Зоол. журн. Т. 39. № 6. С. 858–865.
- Кузнецов В.И., 1999. Семейство Gracillariidae (Lithocolletidae) — моли-пестрянки // Насекомые и клещи. Вредители сельскохозяйственных культур. Т. III. Чешуекрылые. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 9–45.
- Куропатова М.С., 1964. О массовом размножении дубовой одноцветной моли (*Tischeria complanella* Hb.)

- в лесах Закарпатья // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат. Ужгород: Закарпат. филиал Рос. энтомол. об-ва. С. 47–48.
- Кутенкова Н.Н., 1999. Биология и экология березовых минирующих молей сем. Eriocraniidae (Lepidoptera) // Энтомол. обозр. Т. 78. № 1. С. 132–137.
- Лазарева А.И., Огородникова В.И., Трусевич А.Г., 1985. Биология сиреневой моли в городских зеленых насаждениях Урала // Передовые приемы агротехники городов. М.: Академ. коммун. хоз-ва им. К.Д. Памфилова. С. 37–42.
- Малахова В.П., Умнова З.В., 1980. Амурская минирующая моль (*Acrocercops amurensis* Vl. Kuznetsov sp.n.) – вредитель дуба монгольского в условиях юга Приморского края // Защита растений в сельском и лесном хозяйствах Дальнего Востока. Уссурийск: Приморск. сельскохоз. ин-т. С. 67–69.
- Мирзоян С.А., 1977. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван: Айастан. 453 с.
- Мирзоян С.А., Саркисян Р.А., 1967. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr., Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с ней в Армянской ССР // Мат-лы сессии Закавказск. совета науч.-иссл. работ по защите растений. Ереван: НИИ защиты растений. С. 308–310.
- 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 – *Ocnerostoma 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., 1971. Минёр Фризе – массовый вредитель сосны в Забайкалье // Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск: Красноярский рабочий. С. 111–113.
- Полежаев В.Г., 1934. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) // Зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 485–505.
- Полежаев В.Г., 1939а. Новые данные по экологии тополевой моли *Lithocolletis populifoliella* Fabr. // Вопр. экологии и биоценологии. Вып. 4. С. 281–289.
- Полежаев В.Г., 1939б. Соотношение кладки яиц и размера листа у сиреневой моли (*Gracilaria syringella* Fabr.) // Вопр. экологии и биоценологии. Вып. 4. С. 289–295.
- 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.
- Холченков В.А., 1973. Минирующие моли и меры борьбы с ними в садах Крыма (методические рекомендации). Ялта: Никитский бот. сад. 21 с.
- Шерниязова Р.М., 1984. Моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae), обитающие на древесно-кустарниковых растениях на южном склоне Гиссарского хребта и Гиссарской долины // Изв. АН Таджикск. ССР. Отд. биол. наук. № 4. С. 33–37.
- Almeida-Cortez J.S., Melo-de-Pinna G.F.A., 2006. Morphology and anatomy of a leaf mine in *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae) in a fragment of Brazilian Atlantic Forest // Brazilian J. Biol. V. 66. P. 759–763.
- Aoyama H., Ohshima I., 2019. Changing leaf geometry provides a refuge from a parasitoid for a leaf miner // Zool. Sci. V. 36. P. 31–37.
- 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., 1984. Responses of leaf miners to atypical leaf production // Ecol. Entomol. V. 9. P. 361–367.
- Auerbach M., Simberloff D., 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth // Ecol. Entomol. V. 14. P. 131–140.
- Ayabe Y., Tuda M., Mochizuki A., 2008. Benefits of repeated mine trackings by a parasitoid when the host leaf-miner has a fortuitous feeding pattern // Anim. Behav. V. 76. P. 1795–1803.
- 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.
- Body M., Burlat V., Giron D., 2015. Hypermetamorphosis in a leaf-miner allows insects to cope with a confined nutritional space // Arthropod–Plant Interact. V. 9. P. 75–84.
- Boyd M.A., Berner L.T., Foster A.C., Goetz S.J., Rogers B.M., et al., 2021. Historic declines in growth portend trembling aspen death during a contemporary leaf miner outbreak in Alaska // Ecosphere. V. 12. № 6. Art. E03569.
- Bryant D.G., Raske A.G., 1975. Defoliation of white birch by the birch casebearer, *Coleophora fuscedinella*

- (Lepidoptera: Coleophoridae) // Can. Entomol. V. 107. P. 217–223.
- 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., 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.
- Cornell H.V., 1989. Endophage–ectophage rations and plant defense // Evol. Ecol. V. 3. P. 64–76.
- 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. P. 203–270.
- Eidt D.C., Sippell W.L., 1961. The life history, parasites, and economic status of the larch shoot moth, *Argyresthia laricella* Kft. (Lepidoptera, Yponomeutidae), and comparisons with *A. laevigatella* H.-S. // Can. Entomol. V. 93. P. 7–24.
- Faeth S.H., 1985. Host leaf selection by leaf miners: Interactions among three trophic levels // Ecology. V. 66. № 3. P. 870–875.
- 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., 1990. Structural damage to oak leaves alters natural attack on a leafminer // Entomol. Exp. et Appl. V. 57. P. 57–63.
- 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., Mopper S., Simberloff D., 1981. 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., 1981. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities // Ecology. V. 62. № 3. P. 620–624.
- 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.
- Freeman T.N., 1967. Annotated keys to some Nearctic leaf-mining Lepidoptera on conifers // Can. Entomol. V. 99. P. 419–435.
- Gaston K.J., Reavey D., Valladares G.R., 1991. Changes in feeding habit as caterpillars grow // Ecol. Entomol. V. 16. P. 339–344.
- Goane L., Valladares G., Willink E., 2008. Preference and performance of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) on three citrus hosts: laboratory and field assessment // Environ. Entomol. V. 37. № 4. P. 1025–1034.
- Green T.A., Prokopy R.J., 1991. Oviposition behavior of the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae) // J. New York Entomol. Soc. V. 99. № 4. P. 654–663.
- Hawkins B.A., Cornell H.V., Hochberg M.E., 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations // Ecology. V. 78. P. 2145–2152.
- 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: W. Junk. 1185 p.
- Hespenheide H.A., 1991. Bionomics of leaf-mining insects // Ann. Rev. Entomol. V. 36. P. 535–560.
- Ishida T.A., Hattori K., Sato H., Kimura M.T., 2003. Differentiation and hybridization between *Quercus crispula* and *Q. dentata* (Fagaceae): Insights from morphological traits, amplified fragment length polymorphism markers, and leafminer composition // Am. J. Bot. V. 90. № 5. P. 769–776.
- Juniper B.E., Jeffree C.E., 1983. Plant Surfaces. L.: Edward Arnold. 93 p.
- Katô M., 1985. The adaptive significance of leaf-mining pattern as an anti-parasitoid strategy: A theoretical study // Res. Popul. Ecol. V. 27. P. 265–275.
- Kitamura M., Nakamura T., Hattori K., Ishida T.A., Shibata S., et al., 2007. Among-thee variation in leaf traits and herbivore attacks in a deciduous oak, *Quercus dentata* // Scand. J. For. Res. V. 22. P. 211–218.
- Kiziroglu I., 1976. Zur Kenntnis der Fliedermotte, *Gracilaria syringella* (F.) (Lepid., Gracillariidae). 3. Ökologia,

- Gradologie und Bekämpfung // Z. Angew. Entomol. Bd. 81. S. 163–187.
- Kozlov M.V., Koricheva Y.G., 1991. The within-tree distribution of caterpillar mines // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. Gen. Tech. Rep. NE-153. Radnor: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. P. 240–255.
- Kumata T., 1964. Description of a new stem-miner of coniferous trees from Japan (Lepidoptera: Gracillariidae) // Insecta Matsumurana. V. 27. P. 31–34.
- Labandeira C.C., 2002. The history of associations between plants and animals // Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach / Eds Herrera C.M., Pellmyr O. Oxford: Blackwell Science. P. 26–74.
- Lindquist O.H., Bowser R.L., 1966. A biological study of the leaf miner, *Chrysopeleia ostryaella* Chambers (Lepidoptera: Cosmopterigidae), on ironwood in Ontario // Can. Entomol. V. 98. P. 252–258.
- Liu W.-H., Dai X.-H., Xu J.-S., 2015. Influence of leaf-mining insects on their host plants: A review // Collectanea Botanica. V. 34. Art. e005.
- Lopez-Vaamonde C., Godfray C.J., Cook J.M., 2003. Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths // Evolution. V. 57. № 8. P. 1804–1821.
- 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., 1988. Life cycle of *Coptodisca negligens* (Lepidoptera: Heliozelidae) on cranberry // J. Econom. Entomol. V. 81. № 2. P. 497–500.
- Mazanec Z., 1983. The immature stages and life history of the jarrah leaf miner (*Perthida glyphoba*) Common (Lepidoptera: Incurvariidae) // J. Austral. Entomol. Soc. V. 22. P. 101–108.
- McLeod J.M., 1966. Notes on the biology of a spruce needle-miner, *Pulicalvaria piceaella* (Kearfott) (Lepidoptera: Gelechiidae) // Can. Entomol. V. 98. P. 225–236.
- Metcalfe C.R., Chalk L., 1979. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject // Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed. V. 1. Oxford: Oxford Univ. Press. 276 p.
- 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.
- 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., Yokota T., Teramoto N., Sato H., 2006. Japanese oak silkmoth feeding preference for and performance on upper-crown and lower-crown leaves // Entomol. Sci. V. 9. P. 161–169.
- 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.
- Preszler R.W., Price P.W., 1995. A test plant-vigor, plant-stress, and plant-genotype effects on leaf-miner oviposition and performance // Oikos. V. 74. P. 485–492.
- Reavey D., Gaston K.J., 1991. The importance of leaf structure in oviposition by leaf-mining microlepidoptera // Oikos. V. 61. P. 19–28.
- Ross D.A., 1962. Bionomics of the maple leaf cutter, *Paraclemensia acerifoliella* (Fitch), (Lepidoptera: Incurvariidae) // Can. Entomol. V. 94. P. 1053–1063.
- Rozefelds A.C., 1988. Insect leaf miners from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia // Alcheringa. V. 12. P. 1–6.
- Rozefelds A.C., Sobbe I., 1987. Problematic insect leaf mines from the Upper Triassic Ipswich coal measures of southeastern Queensland, Australia // Alcheringa. V. 11. P. 51–57.
- Scheirs J., Bruyn L., de, Verhagen R., 2001. Nutritional benefits of the leaf-mining behaviour of two grass miners: Test of the selective feeding hypothesis // Ecol. Entomol. V. 26. P. 509–516.
- 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.
- Silva G.A., Queiroz E.A., Arcanjo L.P., Lopes M.C., Araújo T.A., et al., 2021. Biological performance and oviposition preference of tomato pinworm *Tuta absoluta* when offered a range of Solanaceous host plant // Sci. Rep. V. 11. Art. 1153.
- Simberloff D.S., Stiling P., 1987. Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth // Ecology. V. 68. P. 1647–1657.
- Sinclair R.J., Hughes L., 2008. Leaf-mining in the Myrtaceae // Ecol. Entomol. V. 33. P. 623–630.
- Sinclair R.J., Hughes L., 2010. Leaf miners: the hidden herbivores // Austral. Ecol. V. 35. P. 300–313.
- Stiling P.D., Simberloff D., Anderson L.C., 1987. Non-random distribution patterns of leaf miners on oak trees // Oecologia. V. 73. P. 116–119.
- Still G.N., Wong H.R., 1973. Life history and habits of a leaf miner, *Cameraria macrocarpae*, on bud oak in Manitoba (Lepidoptera, Gracillariidae) // Can. Entomol. V. 105. P. 239–244.
- Stránský K., Streibl M., Herout V., 1967. On natural waxes. VI. Distributions of wax hydrocarbons in plants at different evolutionary levels // Collect. Czech. Chem. Commun. V. 32. P. 3213–3220.

- Strong D.R., Lawton J.H., Soutwood T.R.E.*, 1984. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Cambridge: Harvard Univ. Press. 313 p.
- Struble G.R.*, 1968. Infestations and biology of the white-fir needle miner in California red fir // *J. Econom. Entomol.* V. 61. № 4. P. 1093–1097.
- Trimble R.M.*, 1986. Effect of temperature on oviposition and egg development in the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // *Can. Entomol.* V. 118. P. 781–787.
- Unruh T.R., Luck R.F.*, 1982. Comparison of two sampling methods for the jeffrey pine needle miner, *Coleotechnites* sp. (Lepidoptera: Gelechiidae) in Southern California // *Can. Entomol.* V. 114. P. 605–615.
- 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.
- Vet L.E.M., Dicke M.*, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context // *Ann. Rev. Entomol.* V. 37. P. 141–172.
- Willmer P.G.*, 1982. Microclimate and the environmental physiology of insects // *Adv. Insect Physiol.* V. 16. P. 1–57.
- Willmer P.G.*, 1986. Microclimatic effects on insects at the plant surface // *Insects and the Plant Surface* / Eds Juniper B.E., Southwood T.R.E. L.: Edward Arnold. P. 65–80.
- Yamazaki K.*, 2010. Leaf mines as visual defensive signals to herbivores // *Oikos.* V. 119. P. 796–801.
- 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.

## The behaviour of lepidopteran miners while feeding and dispersing

I. V. Ermolaev

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

The trophic specialization of lepidopteran miners is associated with the life form (tree–bush–grass) and place of mining (upper or lower side of the leaf) of the host plant. Narrow specialization of miners at the level of plant genera determines the high efficiency of food consumption. The small size of miners limits the potential fertility of the species (compared to other lepidopterans) and the independent migratory activity of adults. The oviposition of one egg predominates. This behaviour of females ensures maximum distribution of offspring in space and reduces intraspecific competition of caterpillars.