

Ю.Н.Баранчиков, И.В.Ермолаев

## ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ-МИНЕРОВ

### 1. Введение

Основные экологические группировки растительноядных насекомых (листогрызы, минеры, галлообразователи, ксилофаги, конофаги и т.д.) выделяются по типу питания и приуроченности развития к определенным органам или группам тканей растения-хозяина. Выбирая кормовое растение, фитофаг одновременно выбирает определенную экологическую ситуацию с достаточно специфическим диапазоном изменчивости абиотических и биотических факторов среды. Расхождение по таким векторам экологических ниш как органы растения, влечет за собой не только шлейф дальнейших морфологических и физиологических адаптаций, совершенно необходимых для обитания в специфической среде, но и сложный комплекс механизмов взаимодействий между членами всех трофических уровней консорции. До настоящего времени дискутируется вопрос об основном факторе становления пищевой специализации насекомого-фитофага: предпочтение авторов разделяются между кормовым растением и комплексом организмов третьего трофического уровня (Vermaux, Graham, 1988).

При всей неполноте и фрагментарности наших современных знаний принадлежность фитофага к той или иной экологической группировке в ряде случаев уже сейчас позволяет заранее предсказать его реакцию на изменение экологической ситуации (Mattson et al., 1988; Larsson, 1989; Baranchikov et al., 1991; Price et al., 1994). К сожалению, последние классификации факторов и типов динамики численности популяций лесных насекомых в недостаточной степени учитывают специфику экологических групп фитофагов (Исаев и др., 1984; Берриман, 1990). Начатая нами публикация серии обзоров по факторам динамики популяций основных экологических групп фитотрофных насекомых позволит в той или иной мере заполнить информационный пробел для выполнения этой задачи.

## 2. Общая характеристика минеров

### 2.1. Минеры как экологическая группа

Биологические исследования, связанные с насекомыми-минерами, представляют собой сравнительно молодое направление современной энтомологии. Крупные энциклопедические работы, проведенные по этой группе в середине двадцатого века в Северной Америке (Needham et al., 1928) и в Европе (Герасимов, 1952; Hering, 1951; 1957; Fulmek, 1962), создали основу для последующих экологических исследований.

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

Различают облигатных и факультативных минеров (Hering, 1951). К первой группе относят насекомых, полное личиночное развитие которых проходит внутри тканей растения. Ко второй - насекомых, развивающихся в минах лишь на протяжении некоторых личиночных возрастов. Однако, во всех случаях первые личиночные возраста минеров обязательно проходят внутри растительных тканей.

Узкая трофическая специализация этой экологической группы привела к морфологическим изменениям личиночных стадий. Тело личинок большинства минеров оказалось уплощено в дорзо-вентральном направлении; ноги частично или полностью редуцированы; тип головы - прогнатический (Герасимова, 1952).

Минеры, являясь эндофагами, менее чувствительны к экстремальным флуктуациям абиотических факторов по сравнению со свободноживущими фитофагами. Питание внутри растительных тканей обеспечивает относительно постоянный режим влажности. Транспирация растения защищает минера от экстремально высоких, а хорошая теплопроводность тканей - от экстремально низких температур. В умеренных широтах это позволяет минерам, в отличие от свободноживущих насекомых, питаться на вечнозеленных растениях в течение зимних месяцев (Faeth, 1991).

### 2.2. Таксономическая приуроченность минеров

Минирование растительной ткани, содержащей хлорофилл, как способ питания насекомых-фитофагов, возникал в течение эволюции неоднократно и обнаружен у представителей отрядов Coleoptera, Diptera, Lepidoptera и Hymenoptera (Needham et al., 1928; Powell, 1980; Hespeneide, 1991).

Большинство экологических работ по минерам выполнено на представителях семейств отряда Lepidoptera: Cosmopterygidae (Mopper et al., 1984; Simberloff, Stiling, 1987), Gelechiidae (Gross, 1988; Gross, Price, 1988), Gracillariidae (Белова, 1985; Сулханов, 1995; Martin, 1956; Miller, 1973; Askew, Shaw, 1979), Heliozelidae (Hileman, Lieto, 1981; Maier, 1988), Incurvariidae (Wallace, 1970; Mazanec, Justin, 1986), Lyonetiidae (Notley, 1956; Shorey, Anderson, 1960), Coleophoridae (Eidmann, 1965) и Nepticulidae (Payne et al., 1971). В общей сложности минируют листья растений представители 34 семейств чешуекрылых (Auerbach et al., 1995).

Минеры из отряда Coleoptera сконцентрированы в четырех семействах: Vuprestidae (подсемейство Trachyinae), Chrysomelidae (отдельные трибы подсемейства Hispinae), Curculionidae и Attelabidae (Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Staines, 1989). Двухкрылые-минеры растений известны в семействах Agromyzidae (Шадрина, Горбунов, 1995; McNeil, Quiring, 1983; Quiring, McNeil, 1984a; 1984b; 1987), Anthomyiidae (Godfray, 1986), Drosophilidae (Collinge, Louda, 1989a) и Ephydriidae (Stiling et al., 1984). Более 100 видов, минирующих листья, обнаружено в отряде Hymenoptera. Большинство из них - представители семейства Tenthredinidae (Smith, 1976).

### 2.3. Фауна минирующих насекомых

Точных данных, отражающих видовой состав мировой фауны насекомых-минеров, не существует. Приблизительные оценки экспертов останавливаются на цифре в 10000 видов (Faeth, 1991).

Исследования фауны минеров определенных территорий достаточно ограничены. Наиболее полные данные по фауне этой экологической группы известны из Великобритании (Godfray, 1985). Здесь обнаружено около 700 видов насекомых, из которых 57% составляют представители отряда Diptera, 33% - Lepidoptera, 8% - Coleoptera и 3% Hymenoptera. Фауна минирующих насекомых на растениях Киргизии и сопредельных территорий состоит более чем из 500 видов (Довнар-Запольский, 1969).

Данные по фауне минеров в различных регионах России отрывочны и нуждаются в дополнительных проверках. Исследование фауны минирующих насекомых на среднем Урале, проведенное А.Г. Трусевич (1982), выявило 49 видов насекомых. Доминантами среди минеров региона являются представители Lepidoptera (61.3%), на долю Diptera и Hymenoptera приходится по 16.3%, а Coleoptera - 6.1%.

Данные по фауне минеров Сибири основаны на работах В.Н. Томиловой (1973; 1974). В сводке по фауне Сибири и соседних регионов указано 312 видов этой экологической группы (Довнар-Запольский, Томилова, 1978). Из них 46.8 % фауны занимают пред-

ставители Lepidoptera, 32.0% - Diptera, 13.5% - Coleoptera и 7.7% - Hymenoptera. Чешуекрылые представлены 21 семейством. Наиболее многочисленными являются семейства Stigmellidae (43 вида), Lithocolletidae (21 вид), Gracilariidae (15 видов), Coleophoridae (13 видов), Урономеутиды (7 видов), Eriocraniidae (6 видов). Семейства Tischeriidae, Gelechiidae, Noctuidae представлены 5, Incurvariidae - 4, Lyonetidae, Phyllocnistidae, Leucopteridae, Pyralidae - 3, Bucculatricidae, Elachistidae, Tortricidae - 2, Plutellidae, Cosmopterygidae, Zygaenidae, Lyscaenidae - 1 видом. В фауне двукрылых доминирующее положение занимают семейства Agromyzidae (88 видов) и Anthomyiidae (7 видов). Кроме того, встречаются представители семейств Tephritidae (3 вида), Ephydridae и Drosophilidae (по 1 виду). Жесткокрылые-минеры объединяют четыре семейства: Curculionidae (27 видов), Chrysomelidae (11 видов), Attelabidae (3 вида) и Vuprestidae (1 вид). Среди перепончатокрылых известны минеры из Blasticotomidae (1 вид) и Tenthredinidae (23 вида) (Довнар-Запольский, Томилова, 1978).

Представленный список далеко не полон, поскольку не включает виды, встреченные и описанные после 1978 года. Например, - листовничную чехлоноску *Coleophora maturella* Pleshanov (Плешанов, 1982).

#### 2.4. Экономическое значение минеров

В литературе имеются данные по динамике популяций приблизительно 1000 видов листовых минеров (Auerbach et al., 1995). Из них примерно 25% были отмечены при высоких, эруптивных плотностях (более 1 мины на лист). Для некоторых видов известны 100 и 1000 кратные увеличения численности как, например, для минера листьев дуба *Quercus nigra* - *Cameraria* sp. (Lepidoptera, Gracillariidae) (Faeth, Simberloff, 1981). Плотность *C. hamadryadella* Clemens на дубе *Q. alba* может изменяться от менее чем 0.1 до более чем 40 гусениц на 1 лист (Connor, Beck, 1993; Connor et al., 1994).

Массовое размножение минеров может охватывать значительные территории и приводить к существенному повреждению фотосинтетического аппарата растений. Так, в 1963-1965 годах очагами минера Фризе *Oscerostoma friesei* Svensson были охвачены 10 тысяч гектаров сосновых лесов Читинской области и 2 тысячи гектаров Бурятии (Позмогова, 1972). Хвойные минеры рода *Coleotechnites* (Lepidoptera, Gelechiidae) полностью дефолировали 2400 га сосновых лесов в национальном парке Есемит (США) в конце пятидесятых годов (Struble, 1972) и несколько больше - в Канаде в конце сороковых (Stark, 1959). Увеличение плотности видов *Eriocrania* sp. (Lepidoptera, Eriocraniidae) в 1979 году в Норвегии привело к 80-90 % дефолиации березы *Betula pubescens* (Koronen, 1981).

Минеры могут наносить существенные локальные повреждения. Минирующий пилильщик *Messa betuleti* Klug. может повреждать до 80% фотосинтетического аппарата деревьев-хозяев (Вержущий, 1981), минирующая моль-малютка *Stigmella malella* Stt. (Nepticulidae) в Грузии поражала до 90% листьев яблоней (Чегелишвили, 1982). Известны случаи полной дефолиации отдельных экземпляров растений (Петренко, 1965; Notley, 1948; 1956; Condrashoff, 1964). Некоторые минеры, обладая сильными челюстями, могут перегрызать жилки листа, нарушая транспорт соков и вызывая отмирание значительной части листовой пластинки. Так ведет себя, например, змейковая моль *Lyonetia clerckella* (Довнар-Запольский, 1969). Самки минирующей мухи *Liriomyza congesta* Becker. при дополнительном питании прокалывают яйцекладом листья гороха и питаются выступающим соком, приводя к потере тургора ассимиляционных органов (Шадрина, Горбунов, 1995).

Повреждения ассимиляционного аппарата растения отрицательно сказывается на его приростах. Так, минер *Perthida glyphora* (Lepidoptera, Incurvariidae) уменьшал прирост эвкалиптов в Австралии до 64-83% (Mazanec, 1974). Минер Фризе в условиях Бурятии приводил к 80-процентному снижению приростов древесины сосны (Болдаруев, 1972; Позмогова, 1972). Увеличение плотности заселения лиственницы *Larix sibirica* Ledeb. лиственничной чехлоносской *Coleophora sibiricella* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) отрицательно влияло на длину образующихся ауксибластов и общее количество заложённых на них почек (Ермолаев, Ермолаева, данный сборник). Кроме того, лиственничные чехлоноски существенно снижают и прирост ствола лиственниц. Так, розовая дефолиация древостоев *Larix laricina* на 80% привела к снижению прироста на 52%, а последовательная двукратная дефолиация деревьев сначала на 60, а затем на 70% привела к потерям прироста в 48 и 70% соответственно (Benoit, Blais, 1988).

Интересно, что последствия частичной дефолиации растений минирующими насекомыми могут существенно отличаться от таковых, нанесённых насекомыми-листогрызами. Это касается, в частности, изменений в интенсивности фотосинтеза повреждённых листьев. В таблице 1 мы суммировали результаты большого числа работ на эту тему. Хотя механизм реализации этих различий до сих пор не ясен, в последнее время появились некоторые эмпирические данные о их функциональных причинах. Оказалось, что интенсивность и направленность изменений фотосинтеза у повреждённого листа зависят от места нанесения повреждения. При этом, изъятие верхушки листа или его половинны увеличивают интенсивность фотосинтеза, в то время как высеки из внутренней части пластинки - достоверно уменьшают (Morrison, Reekie, 1995). Авторы указанной публикации не интерполи-

ровали свои результаты на какую-либо природную ситуацию. Нам же представляется, что они убедительно объясняют причину различий между грызущими (повреждающими периферию листа) и минирующими насекомыми по воздействию на интенсивность фотосинтеза (табл. 1).

Таблица 1

Изменение интенсивности фотосинтеза при повреждении листьев растений насекомыми двух экологических групп (по Welter, 1989; с дополнениями)

| Группа     | Всего работ | Изменение фотосинтеза (число работ [%])* |        |        |        |
|------------|-------------|--|--------|--------|--------|
|            |             | +  | -      | 0      | разное |
| Минеры     | 8           | 1 (13)                                   | 6 (74) | 1 (13) | 0 (0)  |
| Листогрызы | 31          | 20 (65)                                  | 4 (13) | 5 (16) | 2 (6)  |

\*Примечание: при нанесении повреждения интенсивность фотосинтеза листа увеличивалась (+), уменьшалась (-), оставалась без изменений (0), либо наблюдались как +, так и - реакции в зависимости от периода повреждения (разное)

Многие минирующие насекомые активно вредят плантационным и сельскохозяйственным культурам. Например, минеры *Promecotheca coeruleipennis* и *P. cuningi* на кокосе *Cocus nucifera* (Taylor, 1937; Dharmadhikari et al., 1977), *Coelaenomenodera elaeidis* на оливковой пальме *Elaeis guineensis* (Bernon, Graves, 1979), *Assectella* sp. и *Phytobia* серае на луке (Довнар-Запольский, 1969), *Liriomyza congesta* Becker на горохе (Шадрина, Горбунов, 1995).

### 3. Биоценоотические механизмы динамики популяций насекомых-минеров

#### 3.1. Специфические особенности, связанные с минированием

##### 3.1.1. Топические особенности

Являясь эндофагами растительных тканей, минеры имеют узкую трофическую специализацию. Согласно работе Д.П. Довнар-Запольского (1969), свыше 90% минирующих насекомых заселяют виды одного ботанического рода и могут быть классифицированы как узкие олигофаги (Баранчиков, 1987). Примерно 9% видов группы про-

ходят развитие на двух-трех родственных ботанических родах и относятся к широким олигофагам. Число настоящих полифагов ничтожно мало. Схожее соотношение было продемонстрировано на примере минеров-филлофагов как деревьев Великобритании (Claridge, Wilson, 1982), так и различных видов дубов в штате Калифорния, США (Opler, 1974).

В зависимости от приуроченности мин к разным органам растения-хозяина различают листовых, стеблевых и плодовых минеров.

Подавляющее число минеров повреждают листья растений. По характеру повреждения тканей листа выделяют четыре типа мин: двусторонние, верхнесторонние, нижнесторонние и эпидермальные (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. Глубина и форма листовой мины сильно варьируют в зависимости от видовой принадлежности филлофага.

Стеблевые и плодовые мины редки. Первые известны по находкам на черешках листьев и стеблях травянистых растений. Вторые - на частях плодов растений, содержащих хлорофилл.

Четкая приуроченность минирующих насекомых к определенным тканям конкретного вида растения-хозяина, наряду с видовой специфичностью формы проделанной мины и положением в ней экскрементов насекомого, часто дают точные диагностические признаки для определения видовой принадлежности владельца мины (Довнар-Запольский, 1969).

### 3.1.2. Особенности обитания в мине

Обитание в мине теоретически может существенно понизить смертность личинок минера от неблагоприятных факторов внешней среды, таких как температура, сухость и ультрафиолетовая радиация. К сожалению, в литературе имеется крайне мало примеров этому.

Даже незначительное укрытие способно существенно изменить микроклимат для филлофага. В классических опытах В.Веллингтона с пихтовой листоверткой *Choristoneura fumiferana* (Tortricidae) было показано, что температура и влажность воздуха внутри трубки, сворачиваемой гусеницей из хвоинок пихты, могли отличаться от аналогичных параметров снаружи на 6°C и почти на 50% соответственно (Wellington, 1950). При максимуме дневной температуры поверхность листа дуба *Q. macrocarpa* нагревалась до 29°C; при этом температура

внутри мины моли *Cameraria hamadryadella* (Gracillariidae) устойчиво была на 1 градус ниже (Connor, Tavener, 1997). Только благодаря наклону игл сосны имелась разница в 6,4°C между температурами воздуха и внутри мины хвойной моли *Coleotechnites milleri* из Gelechiidae (Henson, Shepherd, 1952).

К обескураживающим результатам привели эксперименты по изменению гидротермического режима в крупных миных молей *Cameraria* на листьях дуба (Connor, Tavener, 1997). Авторы проследили за выживаемостью гусениц и плодовитостью бабочек из мин с взрезанной поверхностью и из мин, дополнительно покрытых слоем воска. Ни один из конечных показателей развития не отличался от контроля - гусениц в нетронутых миных. По-видимому, для поддержания оптимального гидротермического режима в данном случае было достаточно слоя эпидермиса, пусть и взрезанного, который предохранял личинку от движения воздуха.

Множество открытоживущих филлофагов не питаются под прямыми солнечными лучами, избегая негативного влияния ультрафиолетового излучения (Dowd, 1993). Известно, что ультрафиолет стимулирует фотохимические реакции, изменяющие кормовую ценность растительных тканей (McCloud, Berenbaum, 1994 и др.). Гусеницы *Macrolepidoptera* регулируют поток получаемой ими радиации путем переползания в тень или питания ночью. Специальные исследования показали, что лишённые возможности покинуть свое местообитание, минеры, тем не менее, надежно защищены от излишков ультрафиолета. Слой эпидермиса над поверхностными миными личинок одного вида жука и двух видов молей на листьях дуба задерживал до 95% излучения с длиной волны от 280 до 400 нм (Connor, Tavener, 1997).

### 3.1.3. Трофические особенности

Развитие минирующих насекомых проходит значительно быстрее, чем у свободноживущих филлофагов, поскольку минеры не используют в пищу трудно перевариваемые ткани листа: его эпидермис, кутикулу и ткани сосудистых пучков (Герасимов, 1952). На ряде видов продемонстрировано активное избегание личинками минеров мест локализации вторичных соединений в растительных тканях. Например, гусеницы младших возрастов лиственничной чехлоноски при сооружении мины не перегрызают ни один из трех смоляных каналов хвоинки лиственницы (Баранчиков, 1983). Гусеницы бабочки *Perthida glyphoba* (Lepidoptera, Incurvariidae) также прокладывают мины лишь в тканях с низким содержанием защитных веществ (Mazanec, 1987). При выборе личинками минеров оптимальных тканей для минирования достигается селективный компромисс между питательной ценностью



тканей и разнообразным комплексом химических и физических факторов, ингибирующих питание и развитие. Хорошим примером служит личинка мухи *Phytomyza ilicicola* (Agromyzidae), выедающая мину в палисадном мезофилле листьев, где отсутствуют физические преграды для питания, такие как волокна, проводящие пучки и кристаллы оксалата кальция. Однако, обладая повышенным содержанием белков и оптимальной влажностью, эти ткани одновременно содержат и самую высокую концентрацию вторичных соединений - сапонинов (Kimmer, Potter, 1987). Аналогичным образом ведут себя и личинки чешуекрылых-минеров листьев дуба в северной Флориде (Faeth et al., 1981a). При сооружении мины личинки только одного из 18 видов явно избегали слоев листа с повышенным содержанием таннинов.

При обилии сравнительных исследований энергетики питания открытоживущих гусениц чешуекрылых (обзор см. Баранчиков, 1987) в литературе имеется лишь одна попытка определить эффективность питания личинок минеров. Было показано, что эффективность использования потребленного корма на прирост тела у гусениц 3 видов молей рода *Tischeria* (Tischeriidae), минирующих листья дуба, приблизительно в 1.5 раза выше эффективности питания листогрызущих гусениц 6 видов чешуекрылых, выкармливаемых на этих же листьях: 24% против 10% (Connor, Tavener, 1997).

### 3.2. Поведение самок минеров во время яйцекладки

Многие минеры-филлофаги на фазе имаго не питаются (Faeth, 1991), а выбор самками места откладки яиц часто напрямую определяют выживаемость и плодовитость потомства. При поиске кормового объекта минеры, как и многие другие насекомые-фитофаги, ориентируются на определенные инфохемики (Vet, Dicke, 1992), выделяемые растением-хозяином. Исследования, проведенные в штате Вирджиния (США), показали, что минер *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera, Gracillariidae) чаще заселяет виды дубов подрода *Lepidobalanus*: *Quercus alba* и *Q. robur*, чем дубы подрода *Erythrobalanus*: *Q. rubra* и *Q. benderi*. Самки избегали откладывать яйца на представителей второго подрода, несмотря на то, что гусеницы успешно проходили развитие на всех перечисленных видах дубов (Connor, 1991).

Экологическая неоднородность древесных растений определяет специфику выбора различных частей крон яйцекладущими самками минирующих насекомых (Баранчиков, 1983). На дереве-хозяине минеры могут предпочитать верхние (Nielsen, Ejlersen, 1978; Auerbach, 1991) или, наоборот, нижние части кроны (Collenge, Louda, 1988a; James, Pritchard, 1988). Существуют примеры равномерного заселения всей кроны растения (Phillipsop, Thompson, 1983). Предпочтение различных

частей кроны может быть связано с особенностями солнечного освещения (Bultman, Faeth, 1988; Collinge, Louda, 1988a; 1989). При этом затененные растения могут повреждаться больше, чем растения на свету (Collinge, Louda, 1988b).

Самки минеров выбирают для яйцекладки листья определенного возраста. Требования к возрасту листа часто видоспецифичны. Например, самки *Phyllonorycter tremuloidella* Braun (Lepidoptera, Gracillariidae) и *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera, Cosmopterigidae) предпочитают молодые листья растений (Auerbach, 1991; Auerbach et al., 1995). Бабочки *Caloptilia pulverea* Kum. (Lepidoptera, Gracillariidae) выбирают верхушечные молодые листья подроста японской ольхи *Alnus japonica* (Ермолаев, 1979а). Среди минеров, встречающихся на дубах *Quercus falcata*, *Q. nigra* и *Q. hemisphaerica* в штате Флорида США, 4 из 18 видов питаются только на молодых листьях (Faeth et al., 1981а). При этом, *Eriocraniella* sp. и *Dyseriocrania* sp. (Lepidoptera, Eriocraniidae) встречаются только на растущих весенних листьях. Напротив, Р. Фини (Feeny, 1970) отмечал, что 23 из 26 минеров листьев дуба *Q. robur* в Англии питаются в конце лета, несмотря на высокую концентрацию танинов в листьях растения. Существуют виды, которые используют для своего развития как старые, так и молодые листья. Например, *Lithocolletis quercus* (Lepidoptera, Gracillariidae) (Auerbach, Simberloff, 1989).

Выбор листа при яйцекладке может зависеть от размеров его пластинки. В ряде случаев площадь листа определяет степень выживания личинок минеров и плодовитость имаго (Godfray, 1986; Bultman, Faeth, 1986а). Однако собственно для выбора листа эта характеристика часто не является основополагающей. Так, градации площади листа объясняли лишь 8-20% изменчивости плотности откладки яиц у *Phyllonorycter tremuloidella* (Lepidoptera, Gracillariidae) и 13% изменчивости у *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera, Cosmopterigidae) (Auerbach et al., 1995).

Ряд видов минеров-филлофагов предпочитают выбирать для откладки яиц неповрежденные листья (Faeth, 1986; Hespeneheide, 1991), избегая тем самым возможного проявления антибиоза растения-хозяина (West, 1985) или привлечения паразитов (Faeth, 1990b). Обратная тенденция отмечена у листовничной чехлоноски *Coleophora sibiricella* Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) (Ермолаев, данный сборник).

Гусеницы минеров-филлофагов при вылуплении из яйца не выходят на поверхность листа, а вгрызаются в него, пробуравливая основание яйца (Герасимов, 1952; Корицева, 1990), поэтому поведение яйцекладущих самок определяет пространственное положение их будущего потомства на растении-хозяине. В связи с этим большинство самок минеров откладывают по одному яйцу на лист, что снижает ве-

роятность конкуренции личинок одного вида за кормовой ресурс. Такое поведение известно для самок чешуекрылых *Caloptila monticola* Cum. (Gracillariidae) (Ермолаев, 19796), *Phyllonorycter tremuloidiella* Braun (Gracillariidae) (Auerbach, 1991), *Stilbosis quadricustatella* Cham. (Cosmopterigidae), *Cameraria hamadryadella* Clemens (Gracillariidae) (Auerbach et al., 1995) и *Coleophora sibiricella* Flkv. (Coleophoridae) (Ермолаев, данный сборник). Однако, существуют минеры, откладывающие яйца небольшими группами. При этом личинки из одной кладки обитают в одной и той же мине. В качестве примера можно привести *Pegomya nigritarsis* Zetterstedt. (Diptera, Anthomyiidae) (Godfray, 1986).

Избегание самками минеров листьев с отложенными яйцами своего вида осуществляется, по всей вероятности, маркировкой яиц специфичным инфохемиком. Этот механизм известен для *Agromyza frontella* Rond. (Diptera, Agromyzidae) и имеет глубоко адаптивный смысл, сводя потенциальную конкуренцию между личинками одного вида к минимуму (McNeil, Quiring, 1983). Тем не менее, при больших плотностях заселения минером растения можно наблюдать повторное отложение яйца на “занятый” лист. В этом случае яйца будут расположены на противоположных краях листа и разграничены его средней жилкой (Condrashoff, 1964; Stiling et al., 1987; Auerbach, Simberloff, 1989).

Лист любого растения весьма неоднороден (Баранчиков, 1983), поэтому положение яйца минера на поверхности листа может быть видоспецифично и, вероятно, зависит от физических либо химических ориентиров на поверхности растения. Так, самки *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera, Cosmopterigidae) почти всегда откладывают яйца на верхнюю поверхность листа *Quercus geminata* на соединении средней и главной латеральной жилок (Simberloff, Stiling, 1987). Бабочки *Caloptilia pulverea* Kum. (Gracillariidae) - близ главной жилки нижней поверхности листа японской ольхи *Alnus japonica* (Ермолаев, 1979a). Самки эндемика Израиля - *Lithocolletis quercus* (Lepidoptera, Gracillariidae) предпочитают для откладки яиц нижнюю сторону и дистальную часть листа *Q. calliprinos* (Auerbach, Simberloff, 1989). Самки *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera, Gracillariidae) откладывают яйца на среднюю жилку верхнюю поверхность листа *Q. alba* (Auerbach et al., 1995), а бабочки *Eriocrania sparrmannella* Bosc. (Eriocraniidae) - близ средней жилки в базальной половине листа березы (Козлов, 1988).

Выбирая место для яйца самка не всегда ориентируется на фактор, важный для гусеницы. Например, хвоинка лиственницы, как и других хвойных, растет основанием, поэтому наиболее “старые” ткани расположены у ее дистального конца. Этот участок предпочитается для откладки яиц лиственничными молями рода *Coleophora*. При этом

интересно, что химическая неоднородность хвоинки (Полтавченко, 1974), по-видимому, служит фактором отбора лишь на стадии личинок I и II возрастов. Откладывающие яйца самки ориентируются не на химический, а на физический сигнал - дистальный конец хвоинки как таковой. Яйца помещаются сюда и на обрезанных хвоинках, вне зависимости от действительного возраста тканей (Баранчиков, неопубликованные данные).

### 3.3. Факторы, ограничивающие численность минеров

Факторы, ограничивающие численность минирующих насекомых, условно можно разделить на горизонтальные, т.е. действующие внутри трофического уровня филофагов, и вертикальные, т.е. факторы, оказывающие влияние со стороны иных трофических уровней. Среди первых можно отметить внутривидовую конкуренцию и влияние конкурирующих фитотрофных консортов. Среди вторых - влияние растения-хозяина, патогенных микроорганизмов, хищников и паразитов. Особое значение для динамики популяций минеров имеют абиотические факторы.

#### 3.3.1. Абиотические факторы

Несмотря на то, что прямое действие абиотических факторов на выживание минирующих насекомых оценивалось редко, именно эти факторы оказывают основное регулирующее влияние на динамику численности этой экологической группы в условиях умеренной зоны.

Действие ветров и атмосферных осадков может приводить к гибели минера за счет вскрытия мины. Например, только действие этих факторов приводило к смерти 5% личинок слоника *Rhynchaenus fagi* L. (Coleoptera, Curculionidae) (Pullin, 1985).

Низкие температуры могут значительно снижать численность популяций минирующих насекомых. Так, заморозки вызывали гибель 24 % зимующих куколок *Lithocolletis blancardella* (Lepidoptera, Gracillariidae) в опавших листьях яблони (Pottinger, LeRoux, 1971). Низкие весенние температуры вызывали гибель имаго и яиц тополевой моли-пестрянки *Lithocolletis populifoliella* Tr. в Москве и Подмосковье (Белова, 1985). Ранние заморозки в конце августа 1996 года в предгорьях Кузнецкого Алатау привели к снижению плотности гусениц третьего возраста листовенничной чехлоноски *Coleophora sibiricella* Flkv. почти в 7 раз по сравнению с аналогичным показателем предыдущей генерации (Ермолаев, неопубликованные данные).

Действие низких температур в период откладки яиц оказывает влияние на распределения яиц по кроне дерева, а, следовательно, и на выживание и конечную плодовитость потомства (Wallace, 1970;

Auerbach, Simberloff, 1984; Potter, Redmond, 1989). В частности, засуха 1988 и холодная весна 1989 года в штате Миннесота, США привели к экстремально позднему распусканию почек осины *Populus tremuloides*, в результате чего была значительно снижена плотность моли *Phyllonorycter tremuloidiella* Braun (Gracillariidae). Кроме того, засуха вызвала преждевременное опадение листьев и понизила выживаемость гусениц (Auerbach, 1991).

Действие низких температур может вызывать нарушение синхронизации фаз развития личинок минера с динамикой пригодности кормового ресурса. Так, холодная погода может задерживать яйцекладку и развитие слоника *Rhyacionia fagi* L. (Curculionidae), нарушая естественную синхронизацию между развитием филлофага и листьями его растения-хозяина (Nielson, 1968). В результате младшие возраста минера не могут завершить свое развитие вследствие сильной склеротизации поперечных жилок листа.

С другой стороны, благоприятные абиотические условия могут создать предпосылки для возникновения очагов минеров. Например, засуха в Забайкалье в 1963-1965 годах привела к снижению резистентности сосновых насаждений и создала благоприятные условия для массовых размножений минера Фризе (Позмогова, 1969; 1972). Позднее осеннее опадение листьев дубов подрода *Lepidobalanus* в 1990 году в северной Вирджинии, США оказало положительное влияние на моль *Camergaria hamadryadella* Clemens (Gracillariidae). В результате выживаемость второго поколения филлофага была на порядок выше, чем аналогичный показатель для 1989 года (Connor et al., 1994).

### 3.3.2. Случайные влияния

Причиной смертности яиц минеров может быть их неоплодотворение. Так, исследования популяции *Phyllonorycter tremuloidiella* Braun (Lepidoptera, Gracillariidae) в штате Миннесота, США показали, что неоплодотворенные яйца минера составляли не менее 10% от их общего количества (Auerbach, 1991). В хроническом очаге чехлоноски *Coleophora sibiricella* Flkv. в предгорьях Кузнецкого Алатау, неоплодотворенными оказались 4% яиц, отложенных самками на хвою лиственниц (Ермолаев, неопубликованные данные).

### 3.3.3. Факторы, действующие внутри трофического уровня

#### 3.3.3.1. Внутривидовая конкуренция

Кормовая база микропопуляции минирующего филлофага на индивидууме растения-хозяина ограничена объемом его листовой массы, поэтому увеличение плотности заселения приводит к обострению

внутрикрупнопопуляционной конкуренции между сожителями (Козлов, Коричева, 1989; Quiring, McNeil, 1984b; Stiling et al., 1984; Potter, 1985; Auerbach, Simberloff, 1989; Auerbach, 1991). Конкуренция приводит к увеличению смертности личинок, уменьшению массы куколок (Позмогова, 1969; Белова, 1985; Guppy, 1981; Potter, 1985; Stiling et al., 1984; Bultman, Faeth, 1986b), размеров и плодовитости имаго (Ермолаев, 1996; Schwenke, 1958).

Крайней формой взаимодействия конкурирующих личинок минера является каннибализм (Позмогова, 1969; Condrashoff, 1964; Murai, 1974; Quiring, McNeil 1984b; Auerbach, Simberloff, 1989; Faeth, 1990). Смертность от каннибализма прямо связана с плотностью заселения растения минером (Auerbach, 1991; Auerbach et al., 1995) и оказывает серьезное влияние на снижение его численности. Так, смертность от каннибализма у *Lithocolletis tremuloidiella* Braun (Lepidoptera, Gracillariidae) на американской осине *Populus tremuloides* и *Phyllonorycter ringoniella* Matsumura (Lepidoptera, Lithocolletidae) на яблоне *Malus* sp. достигала 53 и 50% (Martin, 1956; Sekita, Yamada, 1979) соответственно.

Максимальная степень перенаселения кормового объекта может приводить к гибели минера вследствие полного уничтожения паренхимы растения до окончания развития личинок. Этот факт описан на примере взаимодействия минера *Perthida glyphopa* Common (Lepidoptera, Incurvariidae) с эвкалиптом (Wallace, 1970).

### 3.3.3.2. Межвидовая конкуренция

Хотя наличие у насекомых-фитофагов межвидовой конкуренции и оспаривалось рядом ведущих экологов (Lawton, Strong, 1981), в литературе постепенно накапливаются как косвенные, так и прямые свидетельства в пользу этого феномена. Одним из их является пример разделение экологических ниш потенциально конкурирующими видами чешуекрылых-минеров на ряде лиственных пород по различным измерениям (возрасту побегов, листьев, их освещенность и пр.) (Козлов, Коричева, 1990; Kozlov, Koricheva, 1991).

Гибель яиц и личинок минера может происходить как вследствие случайного поедания, так и при повреждении целостности мины свободноживущими филофагами. Этот фактор смертности, вероятно, напрямую зависит от плотности листогрызов (Auerbach, 1991). Кроме того, свободноживущие филофаги могут опосредованно влиять на развитие минеров, вызывая серьезные изменения в содержании первичных и вторичных метаболитов в ассимилирующих тканях растения. Справедливо и обратное утверждение. Так, поврежденная хвоя лиственниц в хроническом очаге чехлоноски *Coleophora sibiricella* Falk. содержит на 20% больше фенольных соединений и в 2.5 раза

больше эфирных масел, чем хвоя контрольных деревьев. В результате гусеницы непарного шелкопряда, обычного филлофага лиственниц в Сибири, в два раза медленнее растут при питании поврежденной минером хвоей (Баранчиков и др., 1991).

### 3.3.4. Факторы, действующие между трофическими уровнями

#### 3.3.4.1. Влияние растения-хозяина на минера

Известно, что повреждение растительной ткани фитофагом вызывает в организме растения антибиотическую реакцию. Последняя проявляется в изменении содержания основных и вторичных метаболитов и носит обычно неспецифичный характер.

Минирующие насекомые, подобно открыто живущим филлофагам, вызывают изменения в биохимических характеристиках растения-хозяина. Рядом авторов были обнаружены корреляции между численностью личинок минеров и содержанием различных метаболитов в поврежденном растении (Баранчиков и др., 1991; Ермолаев, Ермолаева, данный сборник; Faeth et al., 1981a; Stiling et al., 1982; Auerbach, Simberloff, 1988; Marino et al., 1993).

Растение-хозяин может влиять на микропопуляцию минера путем индукции преждевременного сбрасывания минированных листьев. Преждевременное опадение листьев растения-хозяина при взаимодействии с насекомыми-эндофагами характерно не только для минеров (Faeth, 1991; Hespeneheide, 1991), но и для кокцид (Hill, 1980) и галлообразующих тлей (Williams, Whitham, 1986).

Совпадение периода преждевременного опадения листьев растения с определенной фазой развития минера определяет степень негативного влияния растения на популяцию филлофага. Как правило, личинки минера в опавших листьях погибают (Owen, 1978; Askew, Shaw, 1979; Faeth et al., 1981b; Potter, 1985; Bultman, Feath, 1986c; Stiling et al., 1987; Simberloff, Stiling, 1987). Иногда опадение листьев с личинками старших возрастов или куколками может не влиять на смертность насекомого (Hileman, Lieto, 1981; Pritchard, James, 1984; Stiling, Simberloff, 1989) и даже уменьшать смертность куколок минера, выводя филлофага из поля деятельности паразитов (Kahn, Cornell, 1989). С другой стороны, в опавших листьях могут погибать и гусеницы и куколки, как это продемонстрировано на примере тополя и тополевой моли *Lithocolletis populifoliella* Tr. (Gracillariidae) (Турова, данный сборник).

Существование индукции опадения листьев растения-хозяина может приводить к отбору черт насекомых, уменьшающих смертность от этого фактора. Например, увеличение мобильности и сокращение сроков развития у кокцид, питающихся листвой в противоположность

проходящим питание на стеблях растения (Hill, 1980); чередование растения-хозяина у галлообразующих тлей (Williams, Whitham, 1986); ускорение личиночного развития минеров листьев (Герасимов, 1952; Auerbach, Simberloff, 1989). Кроме того, минеры при заселении могут выбирать листья растения, не предрасположенные к раннему опадению (Faeth, 1990a; Stiling et al., 1991).

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

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

Вероятность преждевременного опадения листа растения варьирует между деревьями (Auerbach, Simberloff, 1989; Faeth, 1991) и напрямую зависит от фенологического времени нанесения повреждения. Так, механическое повреждение листьев ивы *S. lasiolepis*, равное по размерам минам *Phyllonorycter* sp. и сделанное 26 июня, вызывало их раннее опадение, в то время как аналогичные повреждения в более поздние сроки не приводили к увеличению опадения листьев (Peczler, Price, 1993). Кроме того, преждевременное опадение листьев может быть связано со степенью их повреждения. Например, увеличение плотности заселения листьев дуба *Quercus geminata* минером *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera, Cosmopterigidae) приводило к увеличению вероятности их опадения (Simberloff, Stiling, 1987). Аналогичная картина продемонстрирована на примере дуба *Q. calliprinos* и чешуекрылого *Lithocolletis quercus* (Gracillariidae) (Auerbach, Simberloff, 1989).

#### 3.3.4.2. Патогенные микроорганизмы

Повышенная влажность и относительная стабильность температурного режима внутри мины создают предпосылки для успешного заражения ее обитателя патогенными грибами и бактериями (Faeth,



1991). Тем не менее, свидетельства таких случаев редки (Герасимов, 1932; Auerbach et al., 1995). Объяснения, по всей вероятности, кроются в двух причинах. С одной стороны, насекомое, образуя мину в тканях растения-хозяина, содержащих хлорофилл, изолирует себя от патогенов, используя естественную защиту самого растения. Кроме того, некоторые минирующие насекомые не дают повода для развития патогенов, удаляя из мин экскременты, как это делают, например, гусеницы рода *Cosmopteryx* (Герасимов, 1952). С другой стороны, поврежденные растительной тканью могут индуцировать повышение содержания в ней таннинов и других фенолов, обладающих бактерицидными и фунгицидными свойствами (Rhoades, 1978; Uritani, 1978; Swain, 1979). Известны случаи достоверного снижения смертности минера от патогенов на искусственно поврежденных листьях (Faeth, 1986).

Нам известны лишь несколько публикаций, где содержатся сведения о смертности минеров от болезней. Практически в каждой из них заражение личинки патогеном происходило вне мины: на стадии выхода из яйца, как у минера кофе *Perileucoptera coffeella* (Lepidoptera, Lyonetiidae), либо на стадии открыто живущих гусениц старших возрастов, как у минера хлопка *Bucculatrix thurberiella* (Lepidoptera, Bucculatricidae) (Villacorta, 1983; Bell, Romine, 1982). Окукливание елового и пихтового минеров из рода *Epinotia* (Lepidoptera, Tortricidae) на земле приводило к значительной смертности их куколок от патогенов (Munster-Swendsen, 1991).

В последнее время увеличился интерес к эндофитным грибам растений и, в частности, к их возможному воздействию на фитотрофных насекомых (Carroll, 1988). Хотя и было зарегистрировано негативное воздействие эндофитных грибов на ряд видов насекомых, живущих в растительных тканях, в частности, галлообразователей (Butin, 1992 и др.), исследования на минерах продемонстрировали индифферентное либо положительное влияние грибов на обитателей мин (Preszler et al., 1996; Faeth, Harmon, 1997).

### 3.3.4.3. Хищники

Видовой состав хищников минирующих насекомых изучен слабо. Среди беспозвоночных наиболее известны представители ос (Krombein, 1967), паразитических перепончатокрылых (Faeth, 1991), муравьев (Позмогова, 1969; Feath, 1980; 1991), клопов (Осипова, 1992), жуков - жужелиц (Pottinger, LeRoux, 1971) и стафилинов (Осипова, 1992), уховертков (Mazanec, 1987), а также пауков и клещей (Pottinger, LeRoux, 1971). Среди позвоночных главенствующее положение занимают представители семейства воробьинообразных (Белова, 1985; Pullin, 1985; Connor, 1991).

Хищники оказывают слабое регулирующее влияние на популяции минеров. Например, увеличение плотности поселения *Stilbosis quadricostatella* Cham. (Lepidoptera, Cosmopterigidae) слабо сказалось на интенсивности нападения его хищников (Stiling et al., 1991; Mopper, Simberloff, 1995). Влияние хищников на гусениц *Cameraria hamadryadella* Clemens (Lepidoptera, Gracilariidae) было обратно пропорционально плотности филофага (Connor, Beck, 1993).

Роль хищников как регуляторов минеров может расти при малых плотностях фитофага. Так, гибель от хищников в популяции минера *Eriocraniella* sp. на дубе *Quercus nigra* при исключении муравьев составил только 4%, тогда как на контрольных деревьях этот показатель составил от 25 до 42% (Faeth, 1980).

Наибольшее значение среди хищников минеров имеют насекомоядные птицы. Известно, что синицы могут ежедневно потреблять пищу, равную по массе их телу. Например, для московки *Parus ater* этот показатель равен 114% от их веса (Gibb, Betts, 1963). В рамках такого потребления переключение синиц на минирующих насекомых, обладающих сравнительно малыми размерами, может приводить к существенному снижению их численности. Теоретические расчеты демонстрируют, что при среднем весе, например, большой синицы, равном 20 грамм, одна особь должна потреблять до 8-9 тысяч личинок и куколок минеров рода *Lithocolletis* (Lepidoptera, Lithocolletidae) (Itamies, Ojanen, 1977). Интенсивность нападения синиц на минеров не зависит от степени опушенности листьев растения-хозяина (Heads, Lawton, 1983b).

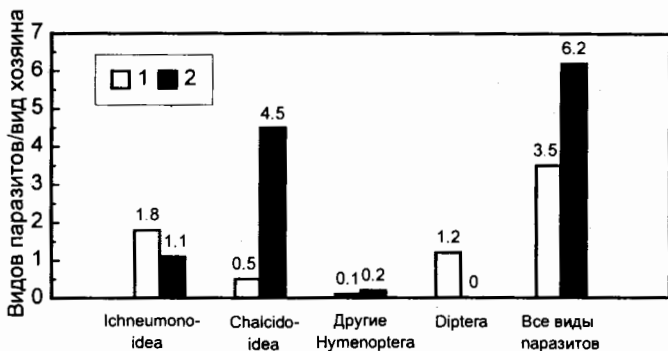


Рис. 1. Среднее богатство паразитофауны открыто живущих (1) и минирующих (2) насекомых отдельно по таксономическим группам паразитов и в сумме (модифицировано по данным Hawkins, 1994).

Хищничество птиц на различных видах минеров ограничено определенными временными рамками, что, по всей вероятности, связано с периодическим появлением более предпочитаемого корма. Так, синицы охотятся на *Ergarmonia conicolana* Neyl. в период с октября по январь (Gibb, 1958), а на виды рода *Lithocolletis*, живущих на дубах, - только во время зимних месяцев (Szocs, 1959).

Влияние птиц на численность минера может значительно варьировать между годами и местообитаниями и зависит от плотности популяции фитофага. Нападение синиц *P. major* и *P. montanus* на минеров рода *Lithocolletis* наблюдали лишь при наличии по крайней мере 10% минированных листьев (Itamies, Ojanen, 1977). При этом уровень хищничества положительно коррелировал с плотностью жертв. Зимняя смертность листовенничной чехлоноски *Coleophora laricella* Hbn. (Coleophoridae), связанная с хищничеством птиц, в разных частях ареала минера составляла от 23.5% (Sloan, Coppel, 1968) до 50 (Eidmann, 1965) и даже 75 % (Webb, 1953). Для хронического очага листовенничной чехлоноски *C. sibiricella* Flkv. в предгорьях Кузнецкого Алатау данный показатель для генерации 1995-1996 годов составлял  $20.8 \pm 2.1\%$  ( $n=52$ ) и не зависел от плотности заселения листовенниц филлофагом (Ермолаев, неопубликованные данные).

#### 3.3.4.4. Паразиты

Минеры обладают самой богатой фауной энтомопаразитов из всех экологических групп насекомых. Проанализировав данные из работ по 470 видам открыто живущих и 200 видам минирующих филлофагов планеты, Б. Хаукинс (Hawkins, 1994) заключил, что среднее богатство видов паразитов на минерах почти в два раза превышает таковое у открытоживущих насекомых (рис. 1). Плотность паразитов значительно меняется в региональных фаунах. В частности, на каждый вид минера в Великобритании приходится в среднем по 10 видов паразитов (Askew, 1980; Hawkins, Lawton, 1987). Структура паразитарного энтомокомплекса минеров также весьма специфична: в нем абсолютно доминируют хальциды и полностью отсутствуют представители семейства двукрылых (рис. 1). Паразитарные консорции отдельных видов минеров часто сильно перекрываются (Askew, Shaw, 1986; Hawkins et al., 1990; 1992).

В состав комплекса паразитов входят как коинобионты, так и идиобионты (Askew, Shaw, 1986). К первой группе относят паразитов с высоким репродуктивным потенциалом и узким диапазоном хозяев. При этом паразиты заражают ранние стадии хозяина, позволяя ему продолжить свое развитие. Ко второй группе относят паразитов с низким репродуктивным потенциалом и широким диапазоном хозяев. В этом случае паразиты заражают поздние стадии развития минера, сра-

зу убивая хозяина. По данным Б.А. Хавкинса (Hawkins, 1990) до 82% фауны паразитов минеров составляют идиобионты, причем это значение схоже для разных территорий.

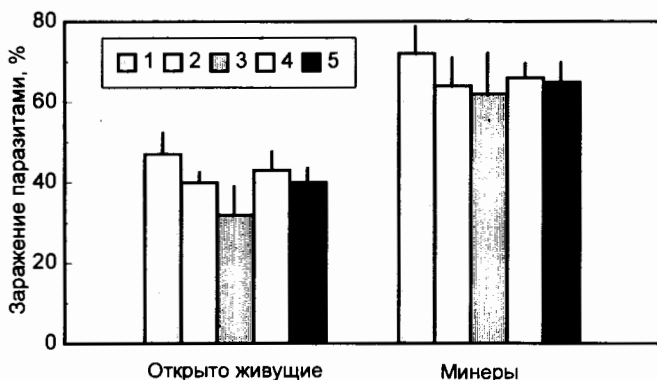


Рис. 2. Средние уровни паразитизма среди открыто живущих и минирующих насекомых на разных группах растений: 1 - однодольные; 2 - травы; 3 - кустарники; 4 - деревья; 5 - среднее по группе (модифицировано по данным Hawkins, 1994).

При поиске хозяина паразиты могут использовать как химические (Hawkins, 1988), так и акустические сигналы (Sugimoto et al., 1988), исходящие от минера. Кроме того, при обнаружении жертвы паразиты могут воспользоваться химической информацией, испускаемой поврежденным растением-хозяином (Faeth, 1986).

Паразиты минирующих насекомых могут оказывать существенное регулирующее влияние на хозяев. При этом, по Хаукинсу (Hawkins, 1994), средний уровень паразитизма в популяциях минеров в среднем выше, чем в популяциях открыто живущих фитофагов вне зависимости от жизненной формы растения-хозяина (рис. 2). Эти данные несколько противоречат предположению о роли минирующего образа жизни в защите от паразитов, однако, в цитированной работе автор сознательно использовал самые высокие из указанных в литературе значений паразитирования.

В ряде исследований было показано отсутствие зависимости между уровнем паразитизма и плотностью жертв. Последнее известно на примере минеров *Phyllonorycter ringoniella* (Sekita, Yamada, 1979), *P. tremuloidiella* (Lepidoptera, Gracillariidae) (Auerbach, 1991), *Phytemyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae) (Heads, Lawton, 1983a). Заражение паразитами *Cameraria hamadryadella* Clemens (Lepidoptera,

Gracillariidae) не зависит от плотности хозяина в годы с низкой численностью и обратно зависит от плотности в годы с высокой численностью минера (Connog, Beck, 1993). Наблюдения за основным паразитом этого филлофага - *Closterocerus tricinctus* (сем. Eulophidae) при эруптивных плотностях минера показали, что смертность

Таблица 2

Зависимость паразитирования гусениц от плотности популяций в разных экологических группах чешуекрылых, виды (%)

| Группа                              | Зависимость |          |             |
|-------------------------------------|-------------|----------|-------------|
|                                     | Прямая      | Обратная | Отсутствует |
| 1                                   | 2           | 3        | 4           |
| Скрыто живущие (в основном, минеры) | 4 (30.8)    | 3 (23.1) | 6 (46.2)    |
| Открыто живущие                     | 6 (17.1)    | 7 (20.0) | 22 (62.9)   |

от этого паразита обратно зависима от плотности хозяина (Connog, Cargain, 1994). Обратная зависимость между смертностью от паразитов и плотностью минера была продемонстрирована на примерах минеров *Pegomya nigritarsis* (Diptera, Anthomyiidae) (Godfray, 1986), видов рода *Eriocrania* (Lepidoptera, Eriocraniidae) (Koricheva, 1994), *Lithocolletis populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) (Сулханов, 1995), а также на представителях рода *Coleophora* (Lepidoptera, Coleophoridae): *C. laricella* (Jagsch, 1973), *C. dahurica* (Плешанов, 1982), *C. sibiricella* (Ермолаев, Баранчиков, 1998).

Мы свели в таблицу 2 данные из известных нам 27 публикаций по паразитированию гусениц 48 видов чешуекрылых в зависимости от плотности их популяций. Из таблицы видно, что случаи полной независимости паразитирования от плотности хозяев встречаются одинаково часто как среди минеров, так и среди открыто живущих гусениц ( $\chi^2 = 1.12$ ;  $P_{(2+3):4} > 0.2$ ). Обратная зависимость паразитирования от плотности встречается в обеих группах чешуекрылых с одинаковой частотой, а вот прямая зависимость несколько чаще встречается у минеров. Впрочем, мы не нашли достоверных различий между экологическими группами при сравнении распределения видов чешуекрылых по всем трем градациям паразитизма и плотности ( $\chi^2 = 1.16$ ;  $P_{2:3:4} > 0.5$ ). Специальный анализ 34 работ, посвященных взаимосвязи представителей третьего трофического уровня с минерами показал, что при низких плотностях филлофагов смертность от хищничества и паразитизма была зависима от плотности только в 36% случаев (Auerbach et al.,

1995). При этом паразитизм был всегда независим от плотности жертв при высокой численности минера.

В отдельных, достаточно редких случаях, источником личиночной смертности минеров может служить дополнительное питание на них имаго паразитов (Askew, Shaw, 1979; Connog, Beck, 1993). Влияние этого фактора обычно незначительно. Например, при вторичном питании паразитов погибало только 0.3% всех гусениц *P. tremuloidiella* (Lepidoptera, Gracillariidae) (Auerbach, 1991). Получить подобные данные крайне трудно и обычно этот фактор не учитывается.

#### 4. Заключение

Минирование листьев - одно из путей потребления листовой частью насекомых-филлофагами. Мина защищает своего обитателя от негативных факторов внешней среды: иссушения и ультрафиолетовой радиации, а сооружение ее во вполне определенных слоях пластинки листа позволяет избежать воздействия вторичных соединений кормового растения и повысить эффективность питания личинки минера. С другой стороны, обитание внутри мины и крайне низкая мобильность повышает вероятность гибели от крайне резких колебаний абиотических факторов и от индуцированного антибиоза растения, обуславливает мелкие размеры и пониженную плодовитость. Патогены не играют никакой роли в смертности минирующих насекомых. Одновременно минеры обладают самой богатой фауной паразитов и, в среднем, более высоким уровнем паразитирования в сравнении с открытоживущими филлофагами. Четкое регулирующее (зависимое от плотности) воздействие на минеров оказывает индуцируемый антибиоз кормового растения. Воздействие паразитов и хищников с одинаковой частотой может как зависеть так и не зависеть от плотности минирования.

#### Литература

Баранчиков Ю.Н. // Роль взаимоотношений растение-насекомое в динамике численности лесных вредителей. - Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1983. - С. 48-71.

Баранчиков Ю.Н. Трофическая специализация чешуекрылых. - Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987. - 171 с.

Баранчиков Ю.Н., Сафронова Л.В., Рыжкова Т.С., Кудашова Ф.Н. // Экология. - 1991. - № 6. - С. 56-62.

Белова Н.К. // Экология и защита леса. Взаимодействие компонентов лесных экосистем. - Л.: ЛТА, 1985. - С. 89-93.

Болдаруев В.О. // Зоологические проблемы Сибири. Материалы IV совещания зоологов Сибири. - Новосибирск: Наука, 1972. - С. 51-52.

Берриман А.А. Защита леса от насекомых-вредителей. - М.: Агропромиздат, 1990. - 287 с.

Вержущий Б.Н. Растительоядные насекомые в экосистемах Восточной Сибири. - Новосибирск: Наука, 1981. - 304 с.

Герасимов А.М. // Изв. Ленинградского ин-та борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства, 1932. - Т. III. - С. 197-248.

Герасимов А.М. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Том I, Выпуск 2. Гусеницы. Часть I. - Л.: ЗИН АН СССР, 1952. - 339 с.

Довнар-Запольский Д.П. Минирующие насекомые на растениях Киргизии и сопредельных территорий. - Фрунзе: Илим, 1969. - 149 с.

Довнар-Запольский Д.П., Томилова В.Н. // Насекомые Восточной Сибири. Межвузовский сборник. - Иркутск: Иркутский ГУ, 1978. - С. 20-52.

Ермолаев В.П. // Наземные членистоногие Дальнего Востока. - Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979а. - С. 23-27.

Ермолаев В.П. // Наземные членистоногие Дальнего Востока. - Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979б. - С. 28-31.

Ермолаев И.В. // Экология и проблемы защиты окружающей среды. Тез. докл. 3 Всероссийской студенческой конф., Красноярск, 5-7 мая 1996 г. - Красноярск: КГУ, 1996. - С. 21.

Ермолаев И.В., Баранчиков Ю.Н. // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Материалы Всероссийской конференции, Курган, 14-16 апреля 1998 г. - Курган: КГУ, 1998. - С. 135-136.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В. Динамика численности лесных насекомых. - Новосибирск: Наука, 1984. - 223 с.

Козлов М.В. // Вестн. зоологии. - 1988. - № 4. - С. 86.

Козлов М.В., Коричева Ю.Г. // Вестник ЛГУ. Сер. 3. - 1989. - Вып. 1. - С. 8-19.

Козлов М.В., Коричева Ю.Г. // Вестник ЛГУ. Сер. 3. - 1990. - Вып. 2. - С. 11-18.

Коричева Ю.Г. // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. - Л.: ЗИН АН СССР, 1990 (1991). - С. 63-65.

Осипова А.С. // Экология и защита леса. Межвузовский сборник научных трудов. - СПб: СПТЛА, 1992. - С. 75-77.

Петренко Е.С. Насекомые-вредители лесов Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1965. - 150 с.

Плешанов А.С. Насекомые - дефолианты лиственных лесов Восточной Сибири. - Новосибирск: Наука, 1982. - 209 с.

Позмогова З.Н. // Главнейшие вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья. - Улан-Удэ: Бурят. ин-т естест. наук, 1969. - С. 53-147.

Позмогова З.Н. // Зоологические проблемы Сибири. Материалы IV совещания зоологов Сибири. - Новосибирск: Наука, 1972. - С. 167-168.

Полтавченко Ю.А. Эфирные масла хвойных деревьев Прибайкалья и генезис монотерпенов: Автореф. канд. дисс. - Иркутск. - 1974. - 24 с.

Сулханов А.В. // Зоолог. журн. - 1995. - Т. 74, вып. 6. - С. 93-101.

Томилова В.Н. // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. - Иркутск: Иркутский ГУ, 1973. - С. 3-31.

Томилова В.Н. // Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. - Иркутск: Иркутский ГУ, 1974. - С. 253-259.

Трусевич А.Г. // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. - Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. - С. 146-151.

Шадрина Н.Ф., Горбунов Н.Н. // Сиб. экол. ж. - 1995. - № 5. - С. 462-465.

Чагелишвили Н.Д. // Энтомол.обозр. - 1982. - Т. 51, вып. 4. - С. 721-726.

Askew R.R. // J. Anim. Ecol. - 1980. - V. 49. - P. 817-829.

Askew R.R., Shaw M.R. // Zool. J. Linn. Soc. London. - 1979. - V. 67. - P. 31-49.

Askew R.R., Shaw M.R. // Insect Parasitoids. J. Waage, D. Greathead (eds.). - London: Acad. Press, 1986. - P. 225-264.

Auerbach M.J. // Ecology. - 1991. - V. 72. - P. 1599-1608.

Auerbach M.J., Simberloff D. // Ecol. Entomol. - 1984. - V. 9. - P. 361-367.

Auerbach M.J., Simberloff D. // Oikos. - 1988. - V. 52. - P. 41-50.

Auerbach M.J., Simberloff D. // Ecol. Entomol. - 1989. - V. 14. - P. 131-140.

Auerbach M.J., Connor E.F., Mopper S. // Population Dynamics. New Approaches and Synthesis. N. Cappuccino, P. Price (ed.). - New York: Academic Press, 1995. - P. 83-110.

Baranchikov Yu.N., Mattson W.J., Hain F.P., Payne T.L. (Eds.). Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees. - Radnor, PA: USDA FS NEFES, 1991. (Gen.Tech. Rep. NE-153). - 400 p.

Bell M.R., Romine C.L. // J.Econom.Entomol. - 1982. - V.75. - P.1140-1142.

Bernays E.A., Graham R.F. // Ecology. - 1988. - V. 69. - P.886-892.

Bernon G., Graves R.C. // Environ. Entomol. - 1979. - V. 8. - P. 108-112.

Bultman T.L., Faeth S.H. // Oikos. - 1986a. - V. 46. - P. 311-316.



- Bultman T.L., Faeth S. H. // *Southwest Nat.* - 1986b. - V. 31. - P. 201-206.
- Bultman T.L., Faeth S.H. // *Oecologia.* - 1986c. - V. 64. - P. 117-120.
- Bultman T.L., Faeth S.H. // *Ecol. Entomol.* - 1988. - V. 13. - P. 131-142.
- Benoit P., Blais R. // *The Forestry Chronicle.* - 1988. - June. - P.190-192.
- Carroll G. // *Ecology.* - 1988. - V.69. - P.2-9.
- Claridge M.F., Wilson M.R. // *Ecol. Entomol.* - 1982. - V. 7. - P. 19-30.
- Collinge S.K., Louda S.M. // *Ann. Entomol. Soc. Am.* - 1988a. - V. 81. - P. 733-741.
- Collinge S.K., Louda S.M. // *Oecologia.* - 1988b. - V. 75. - P. 559-566.
- Collinge S.K., Louda S.M. // *J. Kans. Entomol. Soc.* - 1989. - V. 62. - P. 1-10.
- Condrashoff S.F. // *Can. Entomol.* - 1964. - V. 96. - P. 857-874.
- Connor E.F. // *Ecol. Entomol.* - 1991. - V. 16. - P. 315-322.
- Connor E.F., Adams-Manson R.J., Carr T.G., Beck M.W. // *Ecol. Entomol.* - 1994. - V. 19. - P. 111-120.
- Connor E.F., Beck M.W. // *Oikos.* - 1993. - V. 66. - P. 515-525.
- Connor E.F., Cargain M.J. // *Ecol. Entomol.* - 1994. - V. 19. - P. 327-334.
- Connor E.F., Tavener M.P. // *Oikos.* - 1997. - V.79. - P.6-25.
- Dowd P.F. // *Entomol. Exp. Appl.* - 1993. - V.69. - P.5-11.
- Dharmadhikari P.R., Perera P.A.C.R., Hassen T.M.F. // *Entomophaga.* - 1977. - V. 22. - P. 3-18.
- Eidmann H.H. // *Stud. forest. Suec.* - 1965. - 32. - 226 s.
- Faeth S.H. // *Ecol. Entomol.* - 1980. - V. 5. - P. 111-114.
- Faeth S.H. // *Ecology.* - 1986. - V. 67. - P. 479-494.
- Faeth S.H. // *J. Anim. Ecol.* - 1990a. - V. 59. - P. 569-586.
- Faeth S.H. // *Entomol. exp. appl.* - 1990b - V. 57. - P. 57-63.
- Faeth S.H. // *Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees.* Baranchikov et al. (Eds.). - U.S. Dep. Agric. For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-153, 1991. - P. 219-239.
- Faeth S.H., Simberloff D. // *Ecology.* - 1981. - V. 62. - P. 620-624.
- Faeth S.H., Mopper S., Simberloff D. // *Oikos.* - 1981a - V. 37. - P. 238-251.
- Faeth S.H., Connor E.F., Simberloff D. // *Am. Natur.* - 1981b. - V. 117. - P. 409-415.
- Feeny P. // *Ecology.* - 1970. - V. 51. - P. 565-581.
- Fulmek L. *Parasitinsecten der Blattminierer Europas.* - The Hague: Junk. 1962. - 203 p.
- Gaylord E.S., Preszler R.W., Boecklen W.J. // *Oecologia.* - 1996. - V.105. - P.336-342.

- Gibb J.A. // *J. Animal. Ecol.* - 1958. - V. 27. - P. 375-396.
- Gibb J.A., Betts M.M. // *J. Animal. Ecol.* - 1963. - V. 32. - P. 489-533.
- Godfray H.C.J. // *Oikos.* - 1985. - V. 45. - P. 17-25.
- Godfray H.C.J. // *Ecol. Entomol.* - 1986. - V. 11. - P. 75-81.
- Gross P. // *Ann. Entomol. Soc. Am.* - 1988. - V. 79. - P. 48-55.
- Gross P., Price P.W. // *Ecology.* - 1988. - V. 69. - P. 1506-1516.
- Guppy J.C. // *Can. Entomol.* - 1981. - V. 113. - P. 593-600.
- Hawkins B.A. // *Ecol. Entomol.* - 1988. - V. 13. - P. 301-308.
- Hawkins B.A. // *J. Anim. Ecol.* - 1990. - V. 59. - P. 57-72.
- Hawkins B.A. *Pattern and process in host-parasitoid interactions.* - Cambridge: University Press, 1994. - 190 p.
- Hawkins B.A., Lawton J.H. // *Nature.* - 1987. - V. 326. - P. 788-790.
- Hawkins B.A., Askew R.R., Shaw M.R. // *Ecol. Entomol.* - 1990. - V. 15. - P. 275-280.
- Hawkins B.A., Shaw M.R., Askew R.R. // *Amer. Nat.* - 1992. - V. 139. - P. 58-79.
- Heads P.A., Lawton J. H. // *Oikos.* - 1983a. - V. 40. - P. 267-276.
- Heads P.A., Lawton J. H. // *Oikos.* - 1983b. - V. 41. - P. 161-164.
- Henson W.R., Shepherd R.F. // *Can.J.Zool.* - 1952. - V.30. - P.144-153.
- Hering E.M. *Biology of the Leaf Miners.* - The Hague: Junk, 1951. - 520 p.
- Hering E.M. *Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa.* - The Hague: Junk, 1957. - 1185 p.
- Hespenheide H.A. // *Annu. Rev. Entomol.* - 1991. - V. 36. - P. 535-560.
- Hileman D.R., Lieto L.F. // *Am. Midl. Nat.* - 1981. - V. 106. - P. 180-188.
- Hill M.G. // *Ecol. Entomol.* - 1980. - V. 5. - P. 345-352.
- Itamies J., Ojanen M. // *Ann. Zool. Fennici.* - 1977. - V. 14. - P. 235-241.
- Jagsch A. // *Z. angew. Ent.* - 1973. - 73. - S. 1-42.
- James R., Pritchard I.M. // *J. Nat. Hist.* - 1988. - V. 22. - P. 395-402.
- Kahn D.M., Cornell H.V. // *Ecology.* - 1989. - V. 70. - P. 1219-1226.
- Kimmer T.W., Potter D.A. // *Oecologia.* - 1987. - V.71. - P.548-551.
- Koponen S. // *Notulae Entomologicae.* - 1981. - V. 61. - P. 41-44.
- Koricheva J. // *Acta Ecologica.* - 1994. - V. 15. - P. 365-378.
- Kozlov M.V., Koricheva J.G. // *Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees.* Baranchikov Yu.N. et al. (Eds.). - Radnor, PA: USDA FS NEFES, 1991. (Gen.Tech.Rep. NE-153). - P.240-255.
- Krombein K.V. *Trap-Nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests, and Associates.* - Washington, DC: Smithsonian, 1967. - 570 p.
- Larsson S. // *Oikos.* - 1989. - V.56(2). - P.277-288.
- Lawton J.H., Strong D.R. // *Amer.Nat.* - 1981. - V.118. - P.317-338
- Maier C.T. // *J. Econ. Entomol.* - 1988. - V. 81. - P. 497-500.

- Marino P.C., Cornell H.V., Kahn D.H. // *J. Anim. Ecol.* - 1993. - V. 62. - P. 503-510.
- Martin J.L. // *Can. Entomol.* - 1956. - V. 88. - P. 155-168.
- Mattson W.J., Lawrence R.K., Haack R.A., Herms D.A., Charles P.J. // *Mechanism of woody plant defenses against insects.* Mattson et al. (Eds.). - New York: Springer Verlag, 1988. - P.3-38.
- Mazanec Z. // *Aust. For.* - 1974. - V. 37. - P. 42-52.
- Mazanec Z. // *J. Aust. Entomol. Soc.* - 1987. - V. 27. - P. 303-308.
- Mazanec Z., Justin M.J. // *J. Aust. Entomol. Soc.* - 1986. - V. 26. - P. 149-159.
- McCloud E.S., Berenbaum M.R. // *J.Chem.Ecol.* - 1994. - V.20. - P.525-539.
- McNeil J.N., Quiring D.T. // *Environ. Entomol.* - 1983. - V. 12. - P. 990-992.
- Miller P.F. // *J. Nat. Hist.* - 1973. - V. 7. - P. 391-409.
- Mopper S., Simberloff D. // *Ecology.* - 1995. - V. 76. - P. 1233-1241.
- Mopper S., Faeth S.H., Boecklen W. J., Simberloff D.S. // *Ecol. Entomol.* - 1984. - V. 9. - P. 169-177.
- Morrison K.D., Reekie E.G. // *Journal of Ecology.* - 1995. - V.83. - P.759-767.
- Munster-Swendsen M. // *Ecol. Entomol.* - 1991. - V. 16. - P. 211-219.
- Murai M. // *Res. Popul. Ecol. (Kyoto).* - 1974. - V. 16. - P. 80-111.
- Needham J.G., Frost S.W., Tothill B.H. *Leaf-Mining Insects.* - Baltimore, MD: Williams & Wilkins, 1928. - 351 p.
- Nielsen B.O. // *Nat. Jutl.* - 1968. - V. 14. - P. 99-125.
- Nielsen B.O., Ejlersen A. // *Ecol. Entomol.* - 1978. - V. 2. - P. 293-299.
- Notley F.B. // *Bull. Entomol. Res.* - 1948. - V. 39. - P. 399-416.
- Notley F.B. // *Bull. Entomol. Res.* - 1956. - V. 46. - P. 899-912.
- Opler P.A. // *Am. Sci.* - 1974. - V. 62. - P. 67-73.
- Owen D.F. // *Oikos.* - 1978. - V. 31. - P. 268-271.
- Payne J.A., Tedders W.L., Gentry C.R. // *J. Econ. Entomol.* - 1971. - V. 64. - P. 92-93.
- Phillipson J., Thompson D.J. // *Ecol. Entomol.* - 1983. - V. 8. - P. 315-330.
- Potter D.A. // *Oecologia.* - 1985. - V. 66. - P. 499-505.
- Potter D.A., Redmond C.T. // *Oecologia.* - 1989. - V. 81. - P. 192-197.
- Pottinger R.P., LeRoux E.J. // *Mem. Entomol. Soc. Can.* - 1971. - № 77. - 437 p.
- Powell J.A. // *Annu. Rev. Entomol.* - 1980. - V. 25. - P. 133-159.
- Preszler R.W., Price P.W. // *Ecol. Entomol.* - 1993. - V. 18. - P. 150-154.
- Preszler R.W., Gaylord E.S., Boecklen W.J. // *Oecologia.* - 1996. - V.108. - P.159-166.

- Price P.W., Mattson W.J., Baranchikov Yu.N. (Eds.). The ecology and evolution of gall-forming insects. - St.Paul, MI: USDA Forest Service, NCFES, 1994. (Gen.Tec.Rep. NC-174). - 222 p.
- Pritchard I.M., James R. // *Oecologia*. - 1984. - V. 64. - P.132-139.
- Pullin A.S. // *J. Biol. Educ.* - 1985. - V. 19. - P. 152-156.
- Quiring D.T., McNeil J.N. // *Can. Entomol.* - 1984a. - V. 116. - P. 1385-1391.
- Quiring D.T., McNeil J.N. // *Can. J. Zool.* - 1984b. - V. 62. - P. 421-427.
- Quiring D.T., McNeil J.N. // *Oecologia*. - 1987. - V. 73. - P. 7-15.
- Rhoades M.J.C. // *Biochemistry of Wounded Plant Tissues* (ed. by G. Kahl). - New York: Walter de Gruyter & Co, 1978. - P. 242-286.
- Schwenke W. // *Beitr. Ent.* - 1958. - 8. - S. 241-290.
- Sekita N., Yamada M. // *Appl. Entomol. Zool.* - 1979. - V. 14. - P. 137-148.
- Shorey H.H., Anderson L.D. // *J. Econ. Entomol.* - 1960. - V. 53. - P. 1119-1122.
- Simberloff D., Stiling P. // *Ecology*. - 1987. - V. 68. - P. 1647-1657.
- Sloan N.F., Coppel H.C. // *J. Econ. Entom.* - 1968. - V. 61. - P. 1067-1070.
- Smith D.R. // *Entomol. Scand.* - 1976. - V. 7. - P. 253-260.
- Staines C.L.Jr. // *Insecta Mundi*. - 1989. - V. 3. - P. 41-56.
- Stark R.W. // *Can. J. Zool.* - 1954. - V. 37. - P. 917-943.
- Stiling P., Simberloff D. // *Oikos*. - 1989. - V. 55. - P. 43-49.
- Stiling P.D., Brodbeck B.V., Strong D.R. // *Ecol. Entomol.* - 1982. - V. 7. - P. 447-452.
- Stiling P.D., Brodbeck B.V., Strong D.R. // *Ecology*. - 1984. - V. 65. - P. 660-662.
- Stiling P.D., Simberloff D., Anderson L.C. // *Oecologia*. - 1987. - V. 74. - P. 102-105.
- Stiling P., Simberloff D., Brodbeck B.V. // *Oecologia*. - 1991. - V. 88. - P. 367-370.
- Struble G.R., Biology, ecology, and control of the lodgepole needle miner. USDA Technical Bull. - 1972. - N 1458. - 25 p.
- Sugimoto T., Shimono Y., Hata Y., Nakai A., Yahara M. // *Appl. Entomol. Zool.* - 1988. - V. 23. - P. 113-121.
- Swain T. // *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. G. A. Rosenthal, D.H. Janzen (ed.). - New York: Acad. Press, 1979. - P. 657-682.
- Szocs J. // *Aquila*. - 1959. - V. 65. - P. 82-84.
- Taylor T.H.C. The Biological Control of an Insect in Fiji. An Account of the Coconut Leaf-Mining Beetle and Its Parasite Complex. - London: Imperial Inst. Entomol, 1937. - 239 p.
- Uritani I. // *Progress in Phytochemistry*. - 1978. - V. 5. - P. 29-63.

- Vet L.E.M., Dicke M. // Annu. Rev. Entomol. - 1992. - V. 37. - P. 141-172.
- Villacorta A. // Entomophaga. - 1983. - V. 28. - P.179-184.
- Wallace M.M. // Aust. J. Zool. - 1970. - V. 18. - P. 91-104.
- Webb F.E. An ecological study of the larch casebearer *Coleophora laricella* Hbn. (Lepidoptera: Coleophoridae). Ph. D. thesis, University of Michigan, Ann Arbor. - 1953. - 210 p.
- Wellington W.G.// Sci.Agr. - 1950. - V.30. - P.209-234.
- Welter S.C. // Insect Plant Interactions. Vol. 1 (E.A.Bernays, ed.). - Boca Raton: CRC Press, 1989. - P. 135-150.
- West C. // Ecol. Entomol. - 1985. - V. 10. - P. 111-120.
- Williams A.G., Whitham T. G. // Ecology. - 1986. - V. 67. - P. 1619-1627.