

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»
Институт леса им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего
образования «Сибирский федеральный университет»

На правах рукописи



КИРИЧЕНКО Наталья Ивановна

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНВАЗИЙ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ
МОЛЕЙ-ПЕСТРЯНОК (LEPIDOPTERA: GRACILLARIIDAE)
В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

03.02.08 – Экология (биология) (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор наук (естественные науки) (D.Sc.),
почетный профессор (Emeritus Professor)
Рок Алан (Roques Alain)

Красноярск – 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. Инвазии растительноядных насекомых и подходы к их изучению	18
1.1. Инвазии насекомых и роль трофического фактора при расширении ареалов видов	18
1.2. Современные интегративные подходы к изучению видового разнообразия, трофических связей и инвазий растительноядных насекомых	25
1.3. Грациллярииды: разнообразие, вредоносность, история изучения в азиатской части России	30
ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований	43
2.1. Введение	43
2.2. Объекты исследований	44
2.3. Регионы, методы сборов и идентификация грацилляриид по морфологии имаго	48
2.3.1. Регионы исследований	48
2.3.2. Методы сбора и выращивания грацилляриид	55
2.3.3. Идентификация видов.....	62
2.4. Молекулярно-генетическая диагностика грацилляриид	65
2.4.1. ДНК-диагностика и анализ филогенетического родства	65
2.4.2. Выявление новых для науки видов	69
2.4.3. Разработка молекулярно-генетических библиотек грацилляриид	70
2.5. Изучение закономерностей распространения грацилляриид в азиатской части России	73
2.5.1. Анализ региональных таксономических комплексов	73
2.5.2. Хорологический анализ	74
2.5.3. Выявление зоогеографических рубежей	75
2.5.4. Анализ сходства фаун	77
2.6. Изучение трофических связей грацилляриид	78
2.6.1. Определение растений-хозяев	78
2.6.2. Анализ трофических связей на макрорегиональном уровне	81

2.6.3. Разработка электронного аннотированного каталога минирующих насекомых Сибири на основе трофических связей видов	83
2.7. Анализ закономерностей освоения интродуцированных древесных растений местными насекомыми-филлофагами в ботанических садах Азии и Европы	86
2.7.1. Ботанические сады, охваченные исследованиями	86
2.7.2. Учеты освоения растений-интродуцентов дендрофильными насекомыми	88
2.7.3. Анализ роли различных факторов при освоении растений-интродуцентов	91
2.8. Анализ формирования современного ареала грацилляриид (на примере липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i>)	94
2.8.1. Установление границ ареала вида в Сибири	94
2.8.2. Филогенетический анализ	96
2.8.3. Оценка освоения новых кормовых растений	100
2.9. Ретроспективный анализ инвазии липовой моли-пестрянки в Палеарктике	100
2.9.1. Реконструкция истории ареала вида на основе анализа вековых гербарных коллекций	100
2.9.2. Молекулярно-генетический анализ архивных образцов липовой моли-пестрянки (с применением секвенирования нового поколения)	107
2.10. Анализ закономерностей инвазионного процесса грацилляриид	108
2.10.1. Анализ закономерностей и сценариев инвазий	108
2.10.2. Подходы к раннему выявлению потенциально вредоносных и инвазионных насекомых, ассоциированных с древесными растениями	109
2.11. Заключение	110
ГЛАВА 3. Молекулярно-генетическая диагностика и разработка ДНК-библиотек грацилляриид азиатской части России	111
3.1. Введение	111
3.2. Филогенетические связи грацилляриид: внутри- и межвидовые генетические различия	112
3.3. Молекулярно-генетическая диагностика видов грацилляриид	117
3.4. Обнаружение новых для науки видов грацилляриид	126

3.4.1. Моль-пестрянка <i>Micrurapteryx caraganella</i> – «новый» вид, вредящий карагане в азиатской части России	128
3.4.2. Моль-пестрянка <i>Phyllonorycter ivani</i> – новый вид на карагане в Сибири	133
3.4.3. Моль-пестрянка <i>Phyllocnistis verae</i> – новый вид на свидине в Сибири	136
3.5. Молекулярно-генетические библиотеки грацилляриид	140
3.6. Заключение	144
ГЛАВА 4. Фауна, таксономические комплексы и закономерности распространения грацилляриид в азиатской части России	146
4.1. Введение	146
4.2. Таксономическое разнообразие и структура региональных комплексов грацилляриид	146
4.2.1. Видовое разнообразие грацилляриид: анализ региональных находок	146
4.2.2. Структура региональных комплексов грацилляриид	157
4.3. Хорологический анализ и закономерности распространения грацилляриид в азиатской части России	162
4.4. Сходство региональных фаун грацилляриид в азиатской части России	172
4.5. Зоогеографические рубежи распространения грацилляриид	177
4.6. Сходство фаун грацилляриид азиатской части России и прилегающих территорий	182
4.7. Заключение	186
ГЛАВА 5. Трофические связи и хозяйственное значение дендрофильных грацилляриид в азиатской части России	189
5.1. Введение	189
5.2. Широта трофической специализации грацилляриид	190
5.3. Трофические связи грацилляриид с древесными растениями в Сибири и на российском Дальнем Востоке	194
5.4. Макрорегиональные особенности трофических связей грацилляриид ...	205
5.5. Хозяйственно значимые виды грацилляриид: степень вредоносности и заселяемые биотопы	213
5.6. Электронный каталог минирующих насекомых и характерных повреждений листьев древесных растений в Сибири	226
5.7. Заключение	233

ГЛАВА 6. Закономерности освоения интродуцированных древесных растений комплексом местных минирующих насекомых (на примере исследований в ботанических садах и дендрариях)	235
6.1. Введение	235
6.2. Интенсивность освоения интродуцированных древесных растений местными скрыто- и открытоживущими насекомыми-филлофагами	236
6.3. Освоение интродуцированных древесных растений местными минирующими насекомыми с разной степенью трофической специализации	240
6.4. Роль филогенетического родства интродуцированных древесных растений с местной арборифлорой при их освоении минирующими насекомыми	242
6.5. Роль географического происхождения, давности интродукции и широты введения в культуру чужеродных древесных растений при их освоении местными минирующими насекомыми	251
6.6. Заключение	257
ГЛАВА 7. Филогеографический подход к анализу современных ареалов инвазионных видов грацилляриид (на примере липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i>)	259
7.1. Введение	259
7.2. Границы распространения <i>Ph. issikii</i> в Сибири	260
7.3. Филогеография <i>Ph. issikii</i> в Палеарктике и возможные регионы-доноры инвазионных популяций	263
7.4. Расширение трофических связей липовой моли-пестрянки при инвазии	274
7.5. Обнаружение потенциально нового криптического вида из рода <i>Phyllonorycter</i> на липах в Восточной Азии	279
7.6. Заключение	285
ГЛАВА 8. Ретроспективный анализ ареалов и поиск ранних свидетельств инвазий грацилляриид с применением исторических гербарных коллекций (на примере липовой моли-пестрянки <i>Phyllonorycter issikii</i>)	287
8.1. Введение	287
8.2. Географическое происхождение гербарных образцов лип и обнаружение типичных мин молей-пестрянок.....	287

8.3. Идентификация исторических образцов липовых молей-пестрянок.....	293
8.3.1. Морфологическая диагностика архивных образцов липовых молей и их мин в исторических гербариях.....	293
8.3.2. Идентификация образцов липовых молей вековой давности с применением секвенирования нового поколения.....	298
8.4. Исторический ареал и реконструкция инвазии <i>Ph. issikii</i> в Палеарктике.....	302
8.4.1. Филогеографический анализ исторического ареала вида.....	302
8.4.2. Реконструкция ареала <i>Ph. issikii</i> в Восточной Азии	308
8.4.3. Реконструкция инвазии <i>Ph. issikii</i> на западе Палеарктики	320
8.5. Заключение	326
ГЛАВА 9. Закономерности инвазионного процесса у дендрофильных грацилляриид в азиатской части России	329
9.1. Введение	329
9.2. Таксономический состав, регионы-доноры и географические пути распространения инвазионных грацилляриид	329
9.3. Сценарии инвазий и формирования новых трофических связей грацилляриид с древесными растениями в азиатской части России.....	341
9.4. Подходы к раннему выявлению потенциально вредоносных и инвазионных видов насекомых-дендрофагов: концепция дозорных насаждений	348
9.5. Заключение	355
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	358
ВЫВОДЫ	363
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	365
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	366
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	420

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Инвазии – вторжения чужеродных видов организмов, в том числе насекомых, на территории, где они ранее отсутствовали, – проблема мирового масштаба (Pimentel et al., 2001; Kenis et al., 2007; Roques, 2010; Aukema et al., 2011; Seebens et al., 2018). Открытость границ между странами, растущие темпы импорта и экспорта растительной продукции, посадочного материала, с которыми чаще всего происходит непреднамеренный завоз фитотрофных насекомых, создают предпосылки к стиранию географических барьеров для многих видов (Масляков, Ижевский, 2011; Liebhold et al., 2012, 2018). Расширяющие свои ареалы насекомые нередко приобретают статус вредителей именно в регионах инвазии, тогда как на своей родине это привычные фоновые виды (Баранчиков и др., 2011; Sweeney et al., 2012, 2020; Kenis et al., 2013). Более того, некоторые виды насекомых получают формальное описание только после их экспансии и нанесения значительного вреда растениям, и минирующие насекомые, или минеры, среди них не исключение (van Nieukerken et al., 2012; Korotyaev, 2016).

Моли-пестрянки, или грациллярииды (Lepidoptera, Gracillariidae), – одно из наиболее богатых видами семейств минирующих насекомых в Палеарктике, где его представители заселяют широкий спектр видов древесных растений (J. De Prins, W. De Prins, 2019). Их гусеницы минируют листья (выедают паренхиму, оставляя нетронутым эпидермис), реже – молодые побеги и плоды растений (Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997). Такие насекомые имеют миниатюрные размеры и при низкой численности не оказывают заметного воздействия на растения (Connor, Taverner, 1997). Тем не менее некоторые виды способны к массовым размножениям, имеющим экономические последствия (Argov, Rössler, 1996; Chagas et al., 2001). В последнее время интерес к насекомым этой группы значительно возрос в связи с расселением ряда ее представителей по обширным территориям и нанесением вреда древесным растениям в лесных и созданных человеком экосистемах (парках, садах, дендрариях, лесопитомниках) (Кузнецов, 1999; Salleo et al., 2003; Lopez-Vaamonde, 2010; Kirichenko et al., 2017a, 2018a). Среди недавних примеров – инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata), восточноазиатского вредителя липы, в настоящее время известного во многих частях Палеарктики (Šefrová, 2002).

Несмотря на достаточно хорошую изученность грацилляриид в европейской части России (Кузнецов, 1999; Аникин и др., 2016; Барышникова, 2019; J. De Prins, W. De Prins, 2019), в азиатской части страны, особенно в Сибири, фауна, трофические связи с древесными растениями, ареалы и изменение их границ в результате инвазий видов исследованы крайне слабо. Проведение фаунистических исследований на обширных территориях требует привлечения современных методов, в частности, молекулярно-генетической диагностики – ДНК-баркодинга. Последний позволяет не только эффективно решать задачи таксономической идентификации (Lees et al., 2013; Ratnasingham, Hebert, 2013; Huemer et al., 2016), обнаруживать новые для науки виды (Brito et al., 2012; Kirichenko et al., 2015; Huemer et al., 2016), но и проводить филогеографические исследования, направленные на анализ инвазионных процессов и выявление регионов-доноров видов-вселенцев (Valade et al., 2009; Kirichenko et al., 2017b; Tóth, Lakatos, 2018). Отсутствие молекулярно-генетических наработок по фауне североазиатских грацилляриид осложняло проведение таких работ.

Ботанические сады и дендрарии, в которых представлен широкий спектр древесных растений иноземного происхождения и местных минирующих насекомых, перешедших с произрастающих в соседстве аборигенных растений на новые для них кормовые объекты, – уникальные живые лаборатории для изучения формирования новых трофических связей и выявления факторов, способствующих этому процессу (Kenis et al., 2009). В отличие от следов воздействий других групп насекомых-филлофагов, повреждения минеров обнаруживаются на протяжении всего вегетационного сезона, а мины и их обитатели могут быть использованы для идентификации таксонов и установления их вклада в повреждаемость растений. Точная видовая диагностика, подробные сведения о фауне регионов, трофических связях (в особенности с чужеродными древесными растениями), ареалах видов насекомых важны для решения вопросов экологии инвазий вредителей. При изучении инвазионных процессов дендрофильных насекомых нередко выявляется дефицит таких знаний (Aukema et al., 2010; van Nieukerken et al., 2012; Li et al., 2017). Без них невозможна разработка методов раннего выявления потенциально вредоносных видов и предупреждения их инвазий.

Степень разработанности темы. Слабая изученность семейства грацилляриид азиатской части России ранее не позволяла проанализировать их региональные видовые комплексы, исследовать закономерности распространения, трофические связи с древесными растениями, отследить проникновение чужеродных молей-пестрянок в этот макрорегион. На территории Сибири и российского Дальнего Востока (РДВ) фауна и инвазионные процессы грацилляриид никогда ранее не изучались с применением современных молекулярно-генетических подходов.

Недостаточно изучены факторы, способствующие расширению трофических ниш и переходу минирующих насекомых с аборигенных на чужеродные (интродуцированные) виды древесных растений. В Сибири и на РДВ не исследовались процессы становления новых трофических связей, охватывающих отдельное семейство или всю группу минирующих насекомых и значительный спектр интродуцированных видов древесных растений.

Для инвазионных видов молей-пестрянок, известных на территории азиатской части России, ранее не проводились комплексные исследования с использованием материалов исторических гербарных коллекций и привлечением современных методов молекулярной генетики с целью реконструкции истории их ареалов и установления источников инвазий. Накопленные по инвазиям грацилляриид данные ранее не привлекались для комплексного исследования закономерностей инвазионных процессов этой экологической группы насекомых.

Цель работы: выявить закономерности освоения новых трофических ресурсов и общие тенденции инвазионных процессов у дендрофильных молей-пестрянок в азиатской части России с применением комплексных подходов.

Задачи:

1. Провести ревизию таксономического разнообразия дендрофильных грацилляриид Сибири и РДВ и разработать ДНК-библиотеки для идентификации их видов.
2. Исследовать ареалогическую структуру, зоогеографические рубежи и закономерности распространения грацилляриид в азиатской части России.

3. Изучить трофические связи грацилляриид с древесными растениями и разработать каталог минирующих насекомых Сибири на основе обобщенных данных по их кормовым растениям и характерным повреждениям листьев.
4. Выявить закономерности освоения интродуцированных древесных растений аборигенными минирующими насекомыми в азиатской части России (используя в качестве модельных полигонов ботанические сады и дендрарии).
5. Реконструировать историю ареала и распространения инвазионных грацилляриид на основе комплексного анализа фауны и крупнейших гербарных коллекций с применением современных методов молекулярной генетики (на примере липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*).
6. Проанализировать закономерности инвазионного процесса у дендрофильных грацилляриид – векторы распространения, регионы-доноры и географические пути проникновения инвазионных видов в азиатскую часть России.

Научная новизна. В работе впервые с применением интегративной диагностики – изучения молекулярно-генетических, морфологических и экологических характеристик видов – проведен комплексный анализ фауны грацилляриид азиатской части России. Исследованы трофические связи молей-пестрянок с древесными растениями, выявлены 22 новые для науки трофические ассоциации с древесными растениями в Сибири и на РДВ. Каждый четвертый из 80 видов грацилляриид, обнаруженных в Сибири, – новый для этого макрорегиона. С применением ДНК-баркодинга в Сибири и на РДВ выявлено 6 новых для науки видов дендрофильных грацилляриид, 2 из которых уже получили описание; один вид, дающий вспышки массового размножения, переописан. Впервые на территории азиатской части России с привлечением крупных коллекций древесных растений ботанических садов и дендрариев изучены закономерности освоения чужеродных древесных растений комплексом аборигенных минирующих насекомых и установлены факторы формирования новых трофических связей.

Впервые исследованы закономерности распространения грацилляриид в азиатской части России. Выполнены филогеографические исследования, позволившие на примере модельного вида (липовой моли-пестрянки *Ph. issikii*)

выявить особенности инвазионного процесса грацилляриид с установлением регионов-доноров инвазионных популяций. Впервые для реконструкции истории ареалов и распространения грацилляриид в азиатской части России использованы материалы вековых гербарных коллекций и применен метод секвенирования нового поколения. Показаны роль прямых и ступенчатых (опосредованных) инвазий при распространении чужеродных видов грацилляриид и значимость трофического фактора при реализации инвазий. Внесен существенный вклад в разработку концепции дозорных насаждений – научно обоснованного подхода к раннему выявлению потенциально вредоносных и инвазионных видов дендрофильных насекомых.

Положения, выносимые на защиту:

1. Ревизия фауны с применением молекулярно-генетических подходов указывает на значительное таксономическое разнообразие и широкое распространение дендрофильных грацилляриид в азиатской части России. Созданные ДНК-библиотеки позволяют оперативно и точно определять виды грацилляриид Сибири и РДВ, в том числе по их гусеницам и куколкам, чаще всего обнаруживаемым при расширении ареалов видов.
2. Зоогеографические барьеры долготного распространения грацилляриид на территории азиатской части России более выражены в направлении восток – запад, чем в противоположном направлении, что объясняет значительное отсеивание видов восточного генезиса при переходе от РДВ к Восточной Сибири, с одной стороны, а с другой стороны, позволяет видам западного генезиса проникать глубоко в Сибирь.
3. В азиатской части России аборигенные минирующие насекомые повреждают чужеродные древесные растения в меньшей степени, чем местные древесные растения. Факторами, определяющими освоение новых кормовых объектов аборигенными минерами, являются степень филогенетического родства чужеродных растений с местной арборифлорой и давность их интродукции.
4. Основным донором чужеродных видов грацилляриид для Сибири является европейская часть России. Инвазии грацилляриид в азиатскую часть России происходят вследствие многократного заноса генетически разнородных

популяций с последующей ступенчатой экспансией в соседние регионы. Интродукция растений является основным вектором инвазии грацилляриид, а формирование новых трофических связей с чужеродными растениями – предиктором их инвазионного потенциала.

Теоретическая и практическая значимость работы. Изучение видового разнообразия минирующих грацилляриид, обнаружение новых для науки видов, выявление трофических связей грацилляриид с местными и интродуцированными видами древесных растений, уточнение их ареалов в азиатской части России и прилегающих регионах с применением комплексного подхода (в том числе с вовлечением методов молекулярной генетики) имеют значение для развития интегративной таксономии, филогеографии и экологии.

Выявленные закономерности распространения грацилляриид, специфика регионального фауногенеза и особенности формирования новых трофических ассоциаций аборигенных видов с древесными растениями-интродуцентами в азиатской части России служат теоретической базой для понимания механизмов и прогноза экспансий грацилляриид.

Результаты, полученные с применением исторических гербарных коллекций и современных молекулярно-генетических подходов (секвенирования нового поколения), имеют решающее значение в исследовании распространения эндобионтных насекомых в прошлом, реконструкции путей их инвазий, выявлении регионов-доноров инвазионных видов.

Для практики защиты и карантина растений, а также для образовательного процесса представляют интерес:

- разработанные молекулярно-генетические библиотеки грацилляриид, позволяющие идентифицировать виды семейства по любым жизненным стадиям;
- созданный электронный каталог минирующих насекомых Сибири, включающий очерки о 215 видах и совмещающий функции регулярно обновляемого справочника и определителя по повреждениям листьев;
- результаты апробации подходов к выявлению новых трофических связей и раннему обнаружению инвазионных и потенциально вредоносных насекомых-

дендрофагов на платформе ботанических садов и дендрариев азиатской части России.

Результаты диссертационного исследования использованы при подготовке лекций для студентов Университета Восточной Англии (Норвич, Англия, 2007) и Университета Аризоны (Тусон, США, 2011), при разработке практического курса по использованию ДНК-баркодинга в лесной энтомологии для аспирантов и молодых ученых (Орлеан, Франция, 2018) и курса лекций на английском языке по инвазиям дендрофильных насекомых для магистров СФУ (Красноярск, 2018).

Апробация результатов. Результаты исследований и основные положения, выносимые на защиту, были обсуждены на 78 отечественных и международных совещаниях, конференциях и конгрессах **в России:** на II и III Межрегиональных совещаниях энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2006, 2010), II, VII, VIII и IX Чтениях памяти О.А. Катаева (Санкт-Петербург, 2008, 2013, 2014, 2016), II и IV Международных конференциях ИЮФРО по сохранению генетических ресурсов Сибири (Новосибирск, 2009; Барнаул, 2015), Всероссийских конференциях с международным участием по болезням и вредителям в лесах России (Екатеринбург, 2011) и последствиям инвазий дендрофильных насекомых (Красноярск, 2012), 24-м международном совещании Монреальского процесса по сохранению бореальных лесов (Красноярск, 2014), Международном совещании по молекулярной генетике в практике лесного хозяйства (Москва, 2014), VI Международной конференции по кариосистематике беспозвоночных (Саратов, 2016), Всероссийской конференции с международным участием по мониторингу и биологическим методам контроля вредителей (Москва, 2016), XV съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017), V Международном симпозиуме «Инвазийные виды в Голарктике» (Углич, 2017), XXV Чтениях памяти А.И. Куренцова (Владивосток, 2019) и **за рубежом:** на II Международном симпозиуме по биологическому контролю членистоногих (Швейцария, 2005), конференциях рабочих групп ИЮФРО по насекомым – вредителям леса (Австрия, 2006, 2007; ЮАР, 2008; Германия, 2010; Польша, 2015; Греция, 2017; Турция, 2018; Румыния, 2019) и научном форуме Королевского энтомологического общества (Англия, 2007), XXIII Международном энтомологическом конгрессе (ЮАР, 2008),

Международной конференции по экологии и разнообразию лесных экосистем азиатской части России (Чехия, 2010, 2012), XXIII Всемирном конгрессе ИЮФРО (Южная Корея, 2010), IV совещании по совершенствованию методов анализа фитосанитарного риска PRATIQUE (Нидерланды, 2010), XXII научном форуме Министерства сельского хозяйства США по инвазионным видам (США, 2011), II Всемирном конгрессе по биоразнообразию (Малайзия, 2011), VII, VIII и IX Международных конгрессах по биологическим инвазиям NEOBIOTA (Испания, 2012; Турция, 2014; Люксембург, 2016), XVIII, XIX, XX и XXI Европейских конгрессах по лепидоптерологии (Болгария, 2013; Германия, 2015; Хорватия, 2017; Италия, 2019), I Международном симпозиуме по грацилляриидам (Япония, 2014), ежегодных международных конференциях и семинарах LE STUDIUM (Франция, 2014, 2015, 2017, 2018), Региональном конгрессе ИЮФРО (Китай, 2016), 125-м Юбилейном конгрессе ИЮФРО (Германия, 2017), IX Международной конференции по ДНК-баркодингу (Норвегия, 2019), III Международной конференции по биологическому разнообразию (Армения, 2017), Международных конференциях и совещаниях программы Евросоюза COST Action «Глобальное предупреждение» (Турция, 2015; Сербия, 2016; Германия, 2017; Хорватия, 2018; Швейцария, 2018), совещании рабочей группы Европейского агентства по безопасности пищевых продуктов, EFSA, по оценке рисков инвазий вредоносных насекомых леса в Европе (Италия, 2018), Международной конференции по выявлению и контролю лесных инвазионных видов (Словения, 2019). Весь список конференций, на которых были доложены результаты диссертационной работы, приведен на личной странице автора в интернете: <https://sites.google.com/site/natakirisiterus/kon>.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 30 статей в рецензируемых международных научных изданиях и рецензируемых российских журналах из Перечня ВАК (среди которых 24 работы проиндексированы в научных базах данных Web of Science и Scopus; в 24 статьях из 30 диссертант является первым автором), 1 монография, 3 главы в коллективных монографиях – общим объемом около 50 печатных листов. Разработанный электронный каталог

минирующих насекомых на древесных растениях в Сибири содержит 334 мегабайта графической и около 62 авторских листов текстовой информации.

Личный вклад автора. Диссертация является результатом многолетних (2005–2019 гг.) исследований автора. Диссертант непосредственно участвовал во всех этапах работы – в планировании и проведении исследований в России и за рубежом (включая исследования в ботанических садах и гербарных депозитариях), анализе трофических связей, ареалов, и процессов инвазий, проведении молекулярно-генетических анализов, статистической обработке данных, обобщении результатов, написании статей, монографии и глав в коллективной монографии, подготовке рукописи диссертации. Диссертанту принадлежит ведущая роль в разработке молекулярно-генетических библиотек, создании электронного каталога минирующих насекомых Сибири и апробации подходов к выявлению новых трофических связей и раннему обнаружению инвазионных и потенциально вредоносных насекомых-дендрофагов на платформе ботанических садов и дендрариев в азиатской части России.

Организация исследований. Работа выполнена в рамках базовых научных проектов Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (2005–2019 гг.) (фаунистическая и экологическая части) и научно-исследовательских тем СФУ (2015–2019 гг.) (биогеографическая часть). На разных этапах исследования осуществлялись при поддержке системы грантов Президента РФ (№ МК-7049.2010.4), РФФИ (№ 10-04-09537-моб_з, 11-04-16090-моб_з_рос, 12-04-09531_моб_з, 12-04-31250-мол_а, 15-29-02645-офи_м, 19-04-01029-а), Красноярского краевого фонда науки (2011–2012 гг.) (экология инвазий дендрофильных насекомых), а также в рамках международных программ (COST Action FP1401), 7-й и 6-й рамочных программ Евросоюза – проектов ISEFOR (FP7 2007-201), PRATIQUE (FP7, № 212459), ALARM (FP6, № GOCE-CT-2003-506675) (поиск методов раннего выявления и диагностики инвазионных вредителей леса). Изучение молекулярно-генетических характеристик инвазионных грацилляриид выполнено при прохождении научных стажировок в Национальном французском институте сельскохозяйственных исследований

(INRA, Франция; с начала 2020 г. организация переименована в INRAE) в 2014–2015 гг. и в 2017–2018 гг. Отдельные исследования трофических связей дендрофильных насекомых выполнены в ходе краткосрочных стажировок в Международном центре сельского хозяйства и биологических наук CABI (Швейцария, 2008, 2009), Свободном университете Брюсселя ULB (Бельгия, 2007), Институте патологии и защиты растений при Университете Георга-Августа GAU (Германия, 2006) при поддержке европейских научных фондов (DAAD, SNSF, LE STUDIUM, Égide, CAMPUS FRANCE) и посольства Франции в Москве (программа Bourses doctorales Metchnikov).

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 460 страницах и включает 117 рисунков и 42 таблицы. Работа состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов, списка сокращений, списка литературы (включающего 535 источников, в том числе 323 источника на иностранных языках) и 14 приложений на 41 странице.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному консультанту – доктору наук (D.Sc., естественные науки), почетному профессору (Emeritus Professor) А. Року (A. Roques, INRAE, Орлеан, Франция) за плодотворное сотрудничество и консультации, научным наставникам – к.б.н. Ю.Н. Баранчикову и д.б.н. В.Г. Суховольскому (ИЛ СО РАН, Красноярск) за ценные советы и поддержку, д.с.-х.н. О.В. Тарасовой (СФУ, Красноярск) за привитый еще в студенческие годы интерес к минирующим насекомым, коллегам д-ру М. Кенису (M. Kenis, CABI, Швейцария), д-ру К. Лопесу-Ваамонде (C. Lopez-Vaamonde, INRAE, Франция), д-ру С. Огустен (S. Augustin, INRAE, Франция), д-ру П. Триберти (P. Triberti, Музей естествознания Вероны, Италия), д-ру Ж.-К. Грегуару (J.-C. Grégoire, Свободный университет Брюсселя, Бельгия), д-ру С. Видалю (S. Vidal, Университет Георга-Августа, Германия), д.б.н. М.Г. Пономаренко (ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток), Е.Н. Акулову (Красноярский филиал ФГБУ «ВНИИКР», Красноярск), д.б.н. В.В. Аникину (Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов), д.б.н. В.В. Золотухину (Ульяновский

государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова, Ульяновск), к.б.н. Е.В. Захарову (Канадский центр ДНК-баркодинга, Гуэлфский ун-т, Канада) за сотрудничество в области экологии, таксономии и молекулярной генетики дендрофильных насекомых. Большое спасибо д.б.н. С.В. Барышниковой (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за консультации по таксономии грацилляриид, д.т.н. В.В. Шишову (СФУ, Красноярск) за советы по статистике, К. Зейферту (С. Seifert, Чехия) за консультации по анализу трофических сетей, И.А. Михайловой (ИЛ СО РАН, Красноярск) за помощь в построении карт, В.А. Ильину (СФУ, Красноярск) за техническую помощь в разработке электронного каталога минеров Сибири, Т.И. Алешиной (Красноярск) за техническую помощь при подготовке научных трудов. Отдельное спасибо д.б.н. Д.Л. Мусолину (СПбГЛТУ, Санкт-Петербург), д.б.н. М.А. Томошевич (ЦСБС СО РАН, Новосибирск), д.б.н. О.В. Чураковой, к.б.н. А.А. Кнорре, к.б.н. М.В. Фонти, (СФУ, Красноярск), к.б.н. Л.В. Мухортовой, к.б.н. Л.В. Кривобокову (ИЛ СО РАН, Красноярск), к.б.н. С.В. Гороховой (ГТС ДВО РАН, с. Горонотаежное), д-ру М.-А. Оже-Розенберг (М.-А. Auger-Rozenberg) и другим коллегам из INRAE (Франция) за всестороннюю поддержку. Также благодарю многочисленных отечественных и зарубежных коллег за помощь в организации полевых работ, кураторов научных коллекций музеев и депозитариев в России и за рубежом за содействие в исследованиях.

ГЛАВА 1. Инвазии растительноядных насекомых и подходы к их изучению

1.1. Инвазии насекомых и роль трофического фактора при расширении ареалов видов

Причины и последствия инвазий. Инвазии организмов – вселение новых видов (инвазионных, чужеродных, иноземных видов, или инвайдеров) на территорию, где они ранее отсутствовали (Elton, 2020), – как правило, напрямую или косвенно обусловлены человеческим фактором (Valéry et al., 2008; Pyšek et al., 2009; Nentwig, Josefsson, 2010). Стремление расширить свой ареал является таким же неотъемлемым свойством живых организмов, как и реализация репродуктивного потенциала (Elton, 2020). Вмешательство же в биогеографические процессы – случайное или преднамеренное перемещение видов посредством хозяйственной и торговой деятельности человека – значительно благоприятствует их инвазиям (Elton, 2020; Roques, 2010). Действительно, растущая скорость обмена товарами, растительной продукцией между странами, недостаточный карантинный контроль товаров на границе (а нередко и его отсутствие), а также глобальные изменения, происходящие в окружающей среде (изменение климата), создают очевидные предпосылки стирания географических барьеров для многих видов растительноядных насекомых и их быстрой экспансии (Aukema et al., 2011; Масляков, Ижевский, 2011). Инвазии организмов нередко рассматривают как биологическое загрязнение (Elliott, 2003). Этот тип загрязнения сегодня справедливо считают серьезной угрозой биоразнообразию, экологическому состоянию и экономике регионов (Pimentel et al., 2001; Kovac et al., 2010; Bradshaw et al., 2016; Seebens et al., 2018).

Только в Европе за последнее столетие зафиксировано более 1300 видов членистоногих чужеродного происхождения, ряд которых – серьезные вредители, преимущественно растений (Roques, 2010). Причем около 20 новых чужеродных видов насекомых регистрируется здесь каждый год – это примерно вдвое больше, чем четыре десятилетия назад (Roques, 2010). В США за последние несколько десятилетий в лесах, садах и парках обосновались 460 инвазионных видов насекомых (Aukema et al., 2010). При этом 14 % видов оказывают серьезное

влияние на функционирование местных экосистем, тогда как вопросы о возможной вредоносности и потенциальном воздействии на природные процессы для остальных 86 % остаются неисследованными (Aukema et al., 2010). Большинство чужеродных видов насекомых – выходцы из Восточной Азии (Roques et al., 2010). В последнее время отмечается заметный рост числа случаев инвазий растительноядных насекомых в регионах с умеренным и континентальным климатом (Roques et al., 2010), в том числе и в России (Масляков, Ижевский, 2011).

Процесс инвазии растительноядных насекомых характеризуется четырьмя основными стадиями (Рисунок 1.1). В ходе инвазии происходит: 1) собственно проникновение инвазионного вида на новую территорию; 2) колонизация – адаптация к условиям новой среды (в первую очередь, к климатическим), при возможности – формирование новых трофических связей с аборигенными растениями; 3) обоснование, натурализация – самовоспроизведение, наращивание численности с преодолением биотической устойчивости среды, заметным причинением вреда растениям; 4) распространение по территории (в том числе в соседние регионы/страны) из первичного источника инвазии. Прохождение всех 4 стадий говорит об успешной реализации видом своего инвазионного потенциала (Holmes et al., 2009).

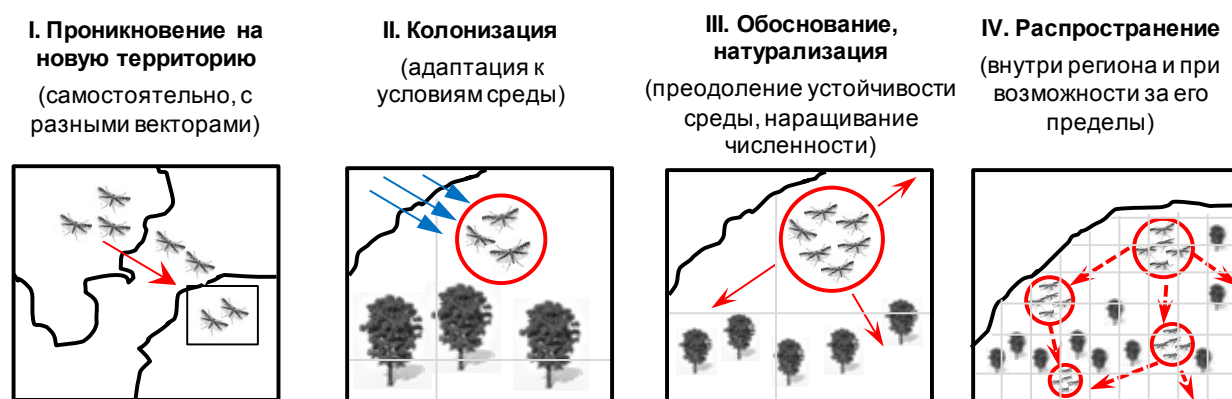


Рисунок 1.1. Схема инвазионного процесса насекомых. Красными стрелками обозначено распространение чужеродного вида, синими – воздействие абиотических факторов (по: Theoharides, Dukes (2007), с изменениями).

Подавляющее большинство инвазионных растительноядных видов насекомых при проникновении на новые территории погибает из-за несоответствия абиотических и биотических условий среды их биологическим и экологическим

требованиям. Тем не менее среди чужеродных растительноядных насекомых существует немало и таких, которые быстро адаптируются к условиям новой экосистемы, к новым кормовым растениям, стремительно наращивают свою численность и продолжают расселяться, а в ряде случаев натурализуются (такие виды принято называть адвентивными) (Масляков, Ижевский, 2011). Существует около 30 гипотез, объясняющих успешность инвазионных видов (Catford et al., 2009). Среди них наиболее эффективной и подтвержденной на многих инвазионных организмах является гипотеза ухода из-под пресса естественных врагов (Enemy Release Hypothesis, ERH) (Keane, Crawley, 2002; Catford et al., 2009). Она предполагает «уход» (освобождение) инвазионных организмов от их естественных врагов, которые контролируют их популяции на родине и от которых инвайдеры «освобождаются» при расселении в новые регионы.

Проникновение чужеродных растительноядных видов насекомых происходит с помощью разных векторов (способов вселения видов): 1) без участия человека – путем саморасселения (разлета, разноса ветром и т. п.); с участием человека – 2) посредством непреднамеренного заноса при интродукции растений-хозяев чужеродных видов, при транспортировке товаров и грузов и т. п.; 3) при сознательной интродукции чужеродных видов насекомых, например, для ведения биологической борьбы (Масляков, Ижевский, 2011).

Известно множество примеров негативного воздействия растительноядных инвазионных насекомых на окружающую среду (Šefrová, 2002; Roques, 2010; Holmes et al., 2009; Aukema et al., 2011; Euge et al., 2017). Их вторжения могут представлять угрозу для любого уровня организации жизни (Lockwood et al., 2013). Инвазионные насекомые могут влиять на местные виды насекомых, конкурируя с ними за кормовой ресурс и территорию. Наиболее конкурентоспособные инвайдеры вследствие их доминирования могут приводить к структурным изменениям в экологических сообществах. Отдельные виды могут нарушать всю цепочку питания в трофической пирамиде, причинять массовые повреждения своим растениям-хозяевам (вплоть до гибели растений на больших территориях) и наносить непоправимый ущерб экосистеме (Lockwood et al., 2013). Значительные изменения в экосистемах могут приводить к непоправимым последствиям в среде (Pimentel, 2005; Aukema et al., 2011; Lockwood et al., 2013).

Роль трофического фактора при инвазиях. Растительноядные насекомые чаще всего переносятся с семенами, плодами, черешками, декоративными горшечными растениями, срезанными цветами, посадочным материалом – саженцами (деревьев, кустарников) и крупномерами (взрослыми деревьями, используемыми для посадок с хозяйственной и декоративной целью). Завоз живых, в т. ч. покоящихся растений считается одним из основных путей интродукции чужеродных вредоносных дендрофильных насекомых в новые регионы (Kenis et al., 2007; Augustin et al., 2012; Liebhold et al., 2012, 2018; Eschen et al., 2015). С растениями и растительной продукцией идет распространение как скрытоживущих насекомых, личиночная стадия которых проходит в тканях растений, так и открытоживущих насекомых – их яиц, мелких личинок и особей, которых сложно обнаружить при карантинном досмотре (Roques et al., 2015).

Занос чужеродных насекомых наиболее вероятен с крупными партиями растительной продукции – в большегрузных машинах, контейнерах, сплошной карантин которых по чисто техническим причинам невозможен (Масляков, Ижевский, 2011). Кроме всего прочего, непреднамеренная интродукция растительноядных насекомых возможна с древесиной и деревянной тарой (Ciesla, 2011). Хотя экспортируемая древесина подлежит фитосанитарной обработке, равно как подлежит таковой и деревянная тара, риск заноса с ними не может быть полностью исключен (Ciesla, 2011).

Активная интродукция растений для благоустройства и озеленения курортного региона, Сочинского побережья в начале текущего столетия, завоз крупномерного посадочного материала из европейских лесопитомников – способствовала проникновению в регион около 30 новых фитотрофных видов членистоногих, многие из которых за короткое время успешно внедрились в среду и проявили себя как серьезные вредители (Карпун, 2019).

Серьезной проблемой может обернуться переключение чужеродных растительноядных насекомых на аборигенные растения (Agosta, 2006). Успех инвазий растительноядных насекомых нередко объясняют их ассоциацией с аборигенными растениями, не имеющими устойчивости к прибывшим инвайдерам. Такое объяснение рассматривается в рамках новой ассоциативной гипотезы (Catford et al., 2009). Существует немало примеров, подтверждающих

ее действенность. Случайная интродукция восточноазиатской самшитовой огневки *Cydalima perspectalis* (Walker) (Lepidoptera: Crambidae) в Сочинский регион со своим растением-хозяином с последующим переключением на эндемичный колхидский самшит с практически фатальным эффектом для растения является одним из таких примеров (Карпун, 2018).

Среди грацилляриид (Lepidoptera: Gracillariidae) показательным примером новой ассоциативной гипотезы является инвазия восточноазиатской липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) в Палеарктике (Kirichenko et al., 2017b). При экспансии вид перешел на новые для него растения – западнопалеарктические виды лип (мелколистную *Tilia cordata*, крупнолистную *T. platyphyllos* и другие), которые оказались неустойчивыми к инвайдерам.

Проблемы определения инвазионных видов и изучения инвазий.

Первоочередная проблема, с которой нередко сталкиваются при выявлении инвазионных организмов, – сложность их таксономической идентификации. Фауна насекомых в связи с ее огромным видовым разнообразием все еще изучена фрагментарно: остаются малоисследованными морфологические диагностические характеристики в некоторых группах насекомых, многие виды все еще не известны науке (Stork, 2018). Корректное установление видовой принадлежности чужеродного вида очень критично для дальнейших исследований биологии, экологии и географии инвазионного вида (в т. ч. установления региона, откуда он мог распространиться), а также для разработки мер по снижению численности (например, поиска агентов биологического контроля в природном ареале инвайдера) и контроля дальнейшего распространения вида.

При идентификации инвазионные виды насекомых нередко ошибочно относят к другим видам. Чужеродного восточноазиатского короеда – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae) более 10 лет в Сибири ошибочно относили к аборигенному виду – пальцеходному лубоеду *Xylechinus pilosus* (Ratzeburg), представителю того же семейства, что и полиграф (цит. по: Баранчиков и др., 2011). Лишь дополнительные исследования морфологии позволили различить виды и установить виновника возникновения очагов массового размножения и гибели сибирских пихт (Баранчиков и др., 2011).

Проблема некорректной идентификации наиболее остро стоит у насекомых миниатюрных размеров (такowymi являются, например, минирующие насекомые), виды которых могут иметь внешнее сходство (Kirichenko et al., 2018a). Восточноазиатский вязовый минирующий долгоносик *Orchestes steppensis* Korotyaev (Coleoptera: Curculionidae) после его экспансии в Северную Америку был дважды неверно идентифицирован. Сначала он был определен как голарктический вид – минирующий долгоносик *O. testaceus* Müller (местный для Северной Америки), затем – как европейский *O. alni* (Linnaeus) (Anderson et al. 2007), прежде чем был признан новым для науки видом (Korotyaev, 2016). Березовый минирующий пилильщик *Profenusa thomsoni* (Konow) был также дважды ошибочно идентифицирован в Северной Америке. Сначала его отнесли к местному виду *Profenusa alumnata* Benson (Benson 1959), а затем к другому инвазионному пилильщику – *Fenusa pumila* Leach, прибывшему в Северную Америку из Европы (Digweed et al. 2009).

Более того, некоторые чужеродные виды растительноядных насекомых становятся известными науке только после их экспансии и нанесения значительного вреда растениям. Среди минирующих насекомых известно несколько таких примеров. Каштановая минирующая моль, или охридский минер *Cameraria ohridella* Deschka, Dimić (Lepidoptera: Gracillariidae), была выявлена и формально описана как новый вид в 1986 г., буквально в начале широкомасштабной инвазии вида в Европе (Deschka, Dimić 1986; Šefrová, 2002). Два других вида – виноградная минирующая моль *Antispila oinophylla* van Nieukerken & Wagner (Lepidoptera, Heliozelidae) и вязовый минирующий долгоносик *Orchestes steppensis* Korotyaev (Coleoptera: Curculionidae) – стали известными науке после их трансконтинентальных инвазий и нанесения повреждений аборигенным растениям. Североамериканская виноградная минирующая моль была выявлена и описана в 2012 г. после инвазии в Европу, восточноазиатский вязовый минирующий долгоносик – в 2016 г. после инвазии в Канаду (van Nieukerken et al., 2012; Deschka, Dimić, 1986; Korotyaev, 2016).

Другая проблема связана со сложнопредсказуемой экологической пластичностью видов. Насекомые, расширяющие свои ареалы, нередко приобретают репутацию вредителей именно в регионах инвазии, тогда как в своих

природных ареалах это привычные фоновые виды. Численность их популяций в природных ареалах хорошо регулируется естественными врагами (паразитоидами и хищниками), а у их привычных растений-хозяев имеются сформировавшиеся защитные механизмы (Kenis et al., 2013).

Ускользя от действия регулирующих факторов, в новой среде некоторые виды насекомых могут в полной мере проявить свои вредоносные качества. Так, ксилофаг из Восточной Азии, ясеневая узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae), повреждавший в природном ареале только ослабленные ясени, после проникновения в Северную Америку проявил себя как агрессор, способный атаковать и приводить к гибели здоровые деревья (Herms, McCullough, 2014). Уссурийский полиграф *P. proximus*, ныне известный в Сибири как агрессивный вредитель пихты сибирской, в своем природном ареале (на Дальнем Востоке) – незначимый вредитель (Баранчиков и др., 2011). Европейский буковый минирующий долгоносик *Orchestes fagi* (Linnaeus), недавно появившийся в Канаде, приводит там к гибели буковые насаждения (Morris, 1993; Sweeney et al., 2020). В Европе же этот вид, если и встречается при повышенной численности, к гибели деревьев не приводит (Csóka, 2003). Такой феномен – проявление вредоносных качеств у насекомых при их инвазиях – осложняет раннее выявление и прогнозы экспансии чужеродных растительноядных насекомых.

Для чужеродных насекомых нередко проблематичным является установление природного ареала вида, выявление векторов и географических путей экспансии (Масляков, Ижевский, 2011). Вместе с тем такие данные важны для понимания процессов инвазий.

Надежная видовая диагностика, полноценные знания природных ареалов инвазионных организмов, определение регионов-доноров, из которых произошла их экспансия, играют большую роль в понимании особенностей инвазионной экологии видов. При изучении истории инвазий дендрофильных насекомых нередко выявляется дефицит таких знаний. Вместе с тем без них невозможна разработка надежных мер по снижению воздействия инвайдеров на экосистемы (Li et al., 2017; Hajek et al., 2016).

1.2. Современные интегративные подходы к изучению видового разнообразия, трофических связей и инвазий растительноядных насекомых

Применение современных молекулярно-генетических методов. Изучение видового разнообразия организмов на больших территориях сегодня не представляется возможным без привлечения современных подходов, в частности, метода молекулярно-генетической диагностики – ДНК-баркодинга (Jin et al., 2013; Landry et al., 2013, Lees et al., 2013; Lamarre et al., 2016). В основу метода положено использование универсального молекулярно-генетического маркера, позволяющего надежно различать виды. Для членистоногих и насекомых, в частности, в качестве такого маркера используют 5'-фрагмент первой субъединицы митохондриального гена, кодирующего белок цитохром-С-оксидазу COI (COI мтДНК), длиной 658 пар нуклеотидов (Hebert et al., 2003).

С помощью ДНК-баркодинга существенно уточняют региональные фаунистические списки, обнаруживают новые для науки виды (Mutanen et al., 2013; Landry et al., 2013) и выявляют виды-инвайдеры (Lopez-Vaamonde et al., 2018). Актуальность этого метода более чем очевидна, когда объектами исследований выступают неполовозрелые особи – (личинки, куколки), которые чаще всего обнаруживаются на растениях, но, как правило, плохо диагностируются по морфологическим признакам. Применение ДНК-баркодинга позволяет решать вопросы выявления и оперативного определения инвазионных и вредоносных видов (Madden et al., 2019), перехваченных на неполовозрелых стадиях (Armstrong, Ball, 2005). Наконец, установление видовой принадлежности паразитированных и погибших особей, а также особей по их останкам не представляется возможным никаким другим методом, кроме ДНК-баркодинга.

Современная интегративная таксономия, сочетающая различные методы диагностики видов, вне всякого сомнения, важна для фаунистических исследований (Gibson et al., 2012; Wang et al., 2016). Применение ДНК-баркодинга в комплексе этих методов позволяет надежно идентифицировать организмы, выявлять ранее неизвестные науке виды, проводить комплексную ревизию видовых комплексов (Gibson et al., 2012; Wang et al., 2016). Даже в Европе, где фауна грацилляриид изучена подробно и по ней составлено несколько крупных

сводок (Ellis, 2019; J. De Prins, W. De Prins, 2019; Doorenweerd et al., 2014), исследователи все еще продолжают выявлять новые для науки виды благодаря, в первую очередь, ДНК-баркодингу (Laštůvka, Laštůvka, 2014; Laštůvka et al., 2013; Kirichenko et al., 2015; Huemer et al., 2016).

Вместе с тем следует понимать, что определение видов с помощью ДНК-баркодинга возможно лишь в том случае, если в генетических банках для видов ранее уже были наработаны референсные сиквенсы (ДНК-баркоды с надежной идентификацией, подкрепленной морфологической диагностикой). При диагностике видов, впервые подвергнутых ДНК-баркодингу, при решении спорных таксономических ситуаций, а также при формальном описании новых таксонов применение классического морфологического подхода необходимо.

П. Хебертом с соавторами было предложено использование ДНК-баркодинга для каталогизации всех видов организмов (Hebert et al., 2003). Применение этого подхода легло в основу развития научного проекта планетарного значения «Баркодирование всего живого» (Barcode of life) (CBOL, 2019), позднее переименованного в «Международное баркодирование всего живого» (International Barcode of life) (iBOL, 2019). Стартовавший в 2004 г., этот амбициозный проект объединил усилия ученых из многих стран для создания на базе международной молекулярно-генетической системы BOLD (Barcode of Life Data System)¹ молекулярно-генетических библиотек (библиотек ДНК-баркодов, или ДНК-библиотек) всех видов эукариотических организмов на Земле (Ratnasingham, Hebert, 2007; Hebert et al., 2010; BOLD, 2019). Участниками этого проекта являются более 200 организаций из 50 стран, включая Россию, которая вошла в проект в 2005 г. В 2009 г. к проекту присоединилась франко-российская команда (включая диссертанта) с задачей охарактеризовать фауну грацилляриид азиатской части России (АЧР) и прилегающих регионов с применением молекулярно-генетических подходов.

Молекулярно-генетические библиотеки призваны хранить ДНК-баркоды организмов в качестве референсных баз данных для учета видов на планете

¹Молекулярно-генетическая база BOLD (<http://www.boldsystems.org>) – всемирная база ДНК-баркодов, созданная и поддерживаемая Институтом биоразнообразия Онтарио (Канада), доступная онлайн из любой точки мира для получения справочной информации (определения таксонов по ДНК-баркодам) и размещения на ее платформе молекулярно-генетических библиотек.

и их точной видовой диагностики. Помимо реализации программы по глобальной каталогизации организмов, такие библиотеки также являются ценным ресурсом для быстрой и точной диагностики видов, расширяющих свой ареал, в том числе карантинных организмов – лесных, сельскохозяйственных и лесопарковых вредителей (Armstrong, Ball, 2005; Hodgetts et al., 2016).

Создание ДНК-библиотек инвазионных видов с получением генетических характеристик различных географических популяций важно для филогеографических исследований – изучения закономерностей распространения организмов через анализ генетических особенностей их популяций, что имеет большое значение для изучения инвазионных процессов. Анализ филогеографии насекомых позволяет уточнять их ареалы (Mayer et al., 2015), выявлять регионы-доноры инвазионных популяций и прояснять маршруты экспансий видов (Valade et al., 2009; Kirichenko et al., 2017b; Tóth, Lakatos, 2018). Учитывая вышесказанное, разработка и пополнение молекулярно-генетических библиотек имеет неоспоримую стратегическую важность как с фундаментальной, так и с практической точек зрения.

Изучение процессов формирования новых трофических связей насекомых с древесными растениями в ботанических садах. Знания растений, на которых проходят свое развитие насекомые, необходимы для понимания биологии, экологии и коэволюционных связей фитофагов с их кормовыми объектами (Jermy, 1984; Faeth, 1991; Yokoyama, 1995; Lopez-Vaamonde et al., 2003, 2006; Sinclair, Hughes, 2010; Bruce, 2014; Liu et al., 2015; Dai et al., 2018). Они также важны для выявления потенциально вредоносных и инвазионных организмов, прибывших вместе или вслед за своими кормовыми растениями при интродукции последних в ботанические сады, дендрарии или для озеленения населенных пунктов (McMaugh, 2005; Kollár, 2009; Bella, 2014; см. также обзор Kirichenko et al., 2018a). Более того, осведомленность о спектре кормовых растений насекомых является обязательным требованием при оценке фитосанитарного риска распространения значимых вредителей (Follett, Neven, 2006; Кириченко и др., 2008).

Между тем такие знания получить нелегко. Для этого требуется проведение прямых наблюдений в природе – документирование фактов питания и развития

насекомых на кормовых объектах (Tiple et al., 2011) или выполнение лабораторных экспериментов по оценке способности насекомых развиваться на спектре потенциально возможных кормовых растений (Kirichenko et al., 2008, 2009; Djimmy et al., 2016). Так была осуществлена серия экспериментальных выращиваний гусениц сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov (Lepidoptera: Lasiocampidae), опасного вредителя хвойных растений в Северной Азии, в карантинных условиях на спектре видов хвойных, произрастающих в Европе (Kirichenko et al., 2008, 2009, 2011). Эти исследования позволили убедиться в способности вредителя развиваться на ряде европейских хвойных, а также североамериканской псевдотсуге, ввезенной в Европу для создания лесоплантаций, и, соответственно, существующей угрозе инвазии вида в регионы произрастания его новых кормовых растений (Kirichenko et al., 2011; Кириченко и др., 2008).

В силу скрытого образа жизни и сложностей выращивания минирующих насекомых в лаборатории установление их трофических связей возможно лишь по обнаружению преимагинальных стадий – личинок и/или куколок в минах на листьях растений (Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997). Подобный сбор материала, хотя и ограничивает охват группы, имеет очевидное преимущество при изучении трофических связей видов в сравнении с классическим отловом свободноживущих взрослых особей, по которым оценить трофические связи насекомых невозможно. С целью учета всех возможных трофических связей минирующих насекомых с древесными растениями универсальными платформами для исследований являются ботанические сады и дендрарии, в которых собран широкий спектр различных видов растений.

Древесные растения, интродуцированные в дендрарии или ботанические сады из разных флористических регионов и произрастающие в соседстве с аборигенной арборифлорой, – уникальные объекты для исследования становлений новых трофических ассоциаций «дерево – насекомое», тестирования гипотез, связанных с освоением местными видами насекомых новых кормовых объектов, изучения предпосылок инвазий (Кириченко и др., 2009а, 2009б; Britton et al., 2010; Kirichenko et al., 2013; Roques et al., 2015; Kirichenko, Kenis, 2016).

Исследования закономерностей освоения чужеродных растений местными членистоногими, проведенные не на отдельных видах насекомых, а с вовлечением

целых экологических групп, имеют высокую ценность, так как позволяют понять, что движет организмами, обладающими теми или иными экологическими свойствами, при колонизации новых кормовых объектов (Andow, Imura, 1994; Sugiura, 2010). В отличие от других экологических групп, скрытоживущие минирующие насекомые, которые обитают внутри листовых пластинок, – наиболее подходящий объект для таких исследований. Их характерные повреждения – мины – обнаруживаются на листьях в течение всего вегетационного сезона (Hering, 1951). Морфология мин и найденных в них личинок и куколок (в том числе остающихся после линьки личиночных шкурок) могут использоваться для определения видов минеров (в том числе и с применением традиционного или молекулярно-генетического подхода), что является важным при оценке вклада отдельных таксонов минеров в освоение кормовых объектов.

Применение вековых гербариев для анализа исторических ареалов растительноядных инвайдеров. Хранящиеся в гербарных коллекциях образцы растений, собранные из разных биогеографических регионов за столетия, – важный источник флористической и ботанической информации (Скворцов, 1977). Вместе с тем такие образцы могут служить ценным ресурсом данных о биоразнообразии растительноядных организмов, их трофических связях, реакциях на глобальные изменения, происходящие в среде, а также о ранних ареалах отдельных видов насекомых и расширении границ их обитания (Abbott et al., 1999; Lees et al., 2011).

Роль гербарных коллекций в изучении распространения чужеродных фитотрофных видов членистоногих долгое время была недооценена (Lees et al., 2011; Staats et al., 2013; Antunes, Schamp, 2017; Meineke et al., 2018). Несмотря на то, что в гербарные коллекции рекомендовано помещать целые образцы растений (Скворцов, 1977), следы жизнедеятельности минирующих насекомых – мины, полости в тканях листьев, зрительно не нарушающие целостность листовой пластинки, – могут оставаться незамеченными при сборах образцов в гербарий. Более того, при массовых размножениях таких насекомых нахождение целых листьев может быть крайне затруднительным, и в коллекцию могут попадать образцы со значительным минированием. Такие образцы представляют особый

интерес, так как помимо географии минирующих видов они могут давать представление об их численности в прошлом.

Особи минирующих насекомых могут быть обнаружены в минах на гербаризированных листьях по прошествии многих десятилетий (Abbott et al., 1999; Lees et al., 2011). Такие образцы насекомых могут использоваться для таксономических, филогенетических, филогеографических исследований, а также решения современных вопросов экологии инвазий. Хотя с течением времени ДНК исторических образцов претерпевает деградацию, развитие методов молекулярной генетики открывает большие возможности для работы с этим ценным историческим материалом (Thomsen et al., 2009; Lees et al., 2011). Ультраточувствительный молекулярно-генетический метод – секвенирования нового поколения (СНП) – мощный современный инструмент для таксономической диагностики исторических биологических образцов (Prosser et al., 2016). Его использование позволяет получать максимально информативный пул генетических данных в сравнении с тем, который нарабатывается с использованием классического ДНК-баркодирования, чувствительного к качеству и количеству первичного генетического материала (Staats et al., 2013; Bilodeau et al., 2016).

Данные, полученные при изучении гербарных коллекций, и применение современных молекулярно-генетических подходов к анализу останков организмов, найденных в гербарных образцах, могут принести значительный вклад в изучение инвазионных ареалов эндобионтных членистоногих.

1.3. Грациллярииды: разнообразие, вредоносность, история изучения в азиатской части России

Видовое разнообразие и хозяйственная значимость. Моли-пестрянки, или грациллярииды (Lepidoptera: Gracillariidae), – крупное по числу видов семейство мелких молей², имеющих всесветное распространение (Кузнецов, 1981, 1999). Они встречаются повсеместно (кроме засушливых и арктических регионов) (Кузнецов, 1999). Многие виды – с хохолком из волосовидных приподнятых чешуй

²Бабочки от 4 до 20 мм в размахе крыльев.

на голове, спинка и передние крылья часто пестрого окраса (Рисунок 1.2А, Б). Эти характеристики легли в основу русского названия семейства – моли-пестрянки.

Бабочки грацилляриид ведут сумеречный и ночной образ жизни, в дневное время они малоактивны, прячутся в трещинах коры деревьев (Рисунок 1.2Б). Гусеницы молей-пестрянок ведут скрытый образ жизни – минируют листья (Рисунок 1.2Б–Г), т. е. выедают ткани листьев и живут внутри выгрызенных полостей (мин) на протяжении всей личиночной стадии развития или же ее части, одиночно, реже в группах (Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997). Гусеницы единичных видов минируют черешки, молодые побеги или плоды растений.

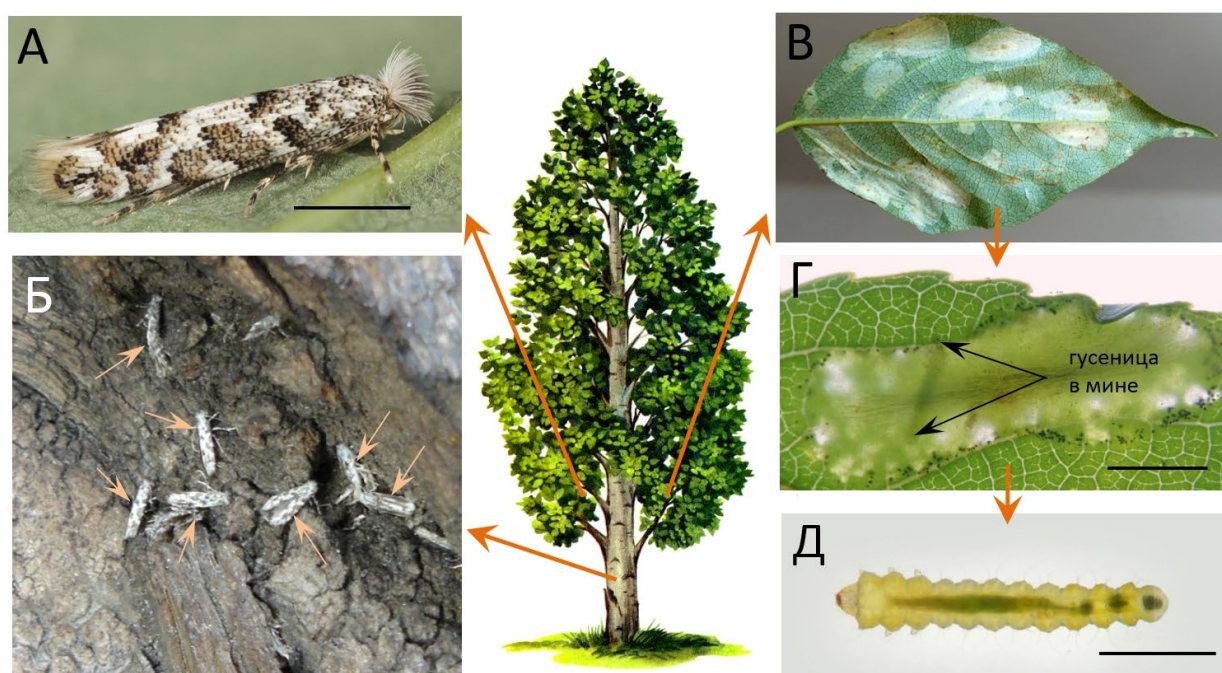


Рисунок 1.2. Тополевая моль-пестрянка *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) на тополе *Populus* sp. А–Б – имаго; В – лист с минами (беловатые овальные пятна); Г – питающаяся гусеница в мине; Д – гусеница из мины. Масштаб: А, Д – 1 мм; Г – 5 мм (рисунок тополя заимствован с сайта <https://pickimage.ru>; фото А – Р. Buchner (Leriforum, 2020); фото Б–Д – Н.И. Кириченко)

В мире известно около 2000 видов грацилляриид из 109 родов (J. De Prins, W. De Prins, 2019). На основе молекулярно-генетического анализа выделено 8 подсемейств молей: Acrocercopinae Kawahara & Ohshima, Gracillariinae Stainton, Lithocolletinae Stainton, Marmarinae Kawahara & Ohshima, Oecophyllembiinae Réal & Balachowsky, Ornixolinae Kuznetzov & Baryshnikova, Parornichinae Kawahara & Ohshima, Phyllocnistinae Herrich-Schäffer (Kawahara et al., 2017)

(Рисунок 1.3А). Виды подсемейств различаются также по морфологии и типам повреждений, оставляемых гусеницами на растениях (Kawahara et al., 2017).

В Палеарктике (биогеографическом регионе, охватывающем Европу, Азию на севере от Гималаев, а также часть Северной Африки) насчитывается около 600 видов 58 родов из 8 указанных выше подсемейств (J. De Prins, W. De Prins, 2019) (Рисунок 1.3Б). Фауна и трофические связи грацилляриид наиболее исследованы на западе – в Европе, включая европейскую часть России (ЕЧР), и на востоке – в Японии (см. сводку видов в J. De Prins, W. De Prins, 2019). Значительное число указанных для Палеарктики видов известно из этих регионов.



Рисунок 1.3. Филогенетическое дерево, отображающее родство подсемейств грацилляриид (на основе анализа 22 генов 96 видов) (А) (по: Kawahara et al., 2017), и схематическая карта мира с указанием Палеарктики (отмечена темной заливкой) (Б) (заимствовано с Wikimedia Commons (2020), с изменениями)

Грациллярииды при низкой численности не оказывают заметного воздействия на растения. Тем не менее некоторые виды способны размножаться в массе и наносить растениям заметный вред (Salleo et al., 2003).

Среди молей-пестрянок известно немало садовых и лесопарковых вредителей (Кузнецов, 1999). Отдельные виды значительно повреждают декоративные древесные растения в городах. Например, каштановая минирующая моль *Cameraria ohridella* – вредитель каштана конского в Европе (в том числе ЕЧР), тополевая моль-пестрянка *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) – вредитель тополей, в частности, бальзамического и его гибридов в ЕЧР и во многих городах Сибири (Рисунок 1.4А, Б, Д, Е).

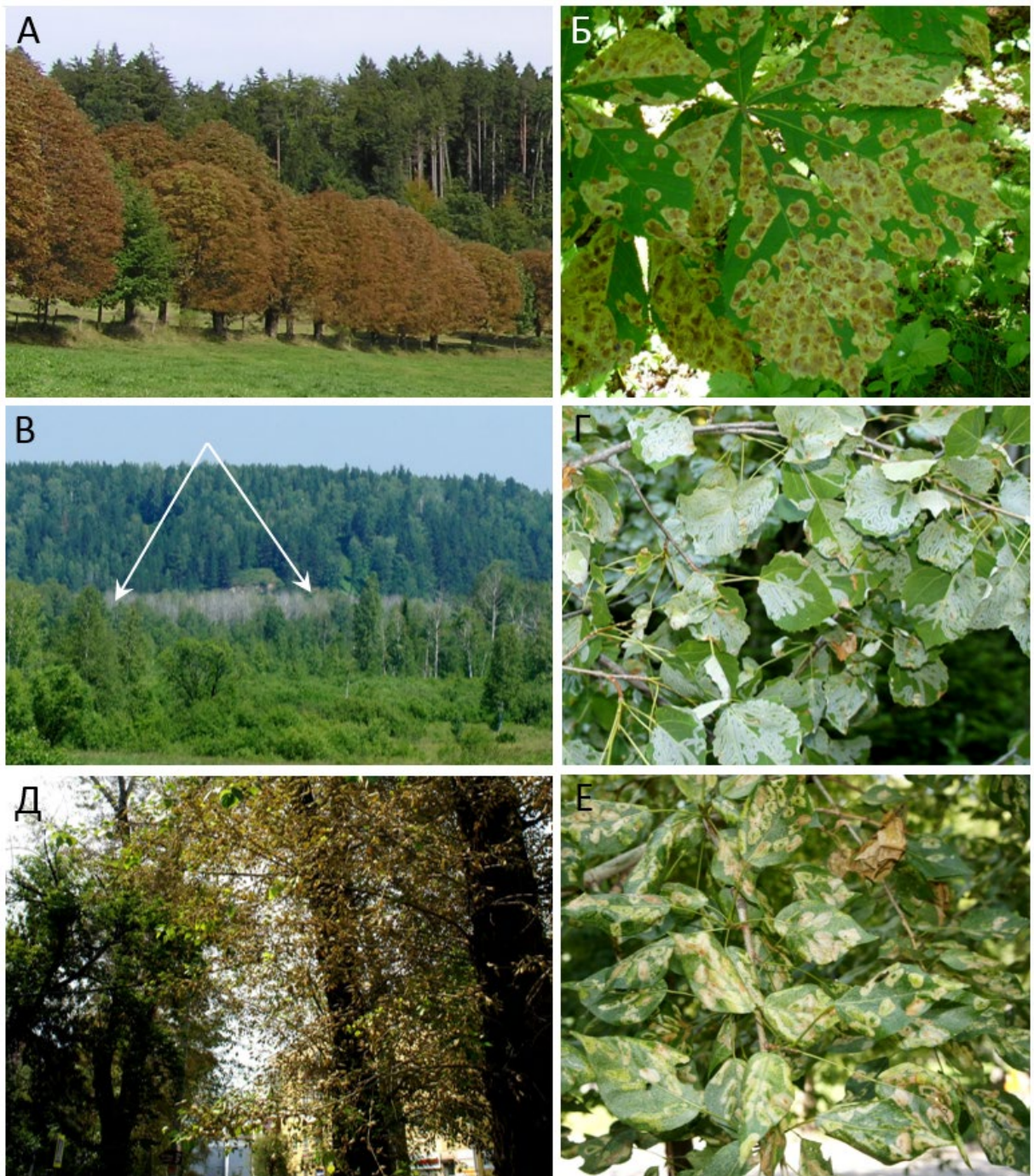


Рисунок 1.4. Вспышки массового размножения дендрофильных грацилляриид (А, В, Д) и поврежденные листья со множественными минами (Б, Г, Е). А–Б – массовые повреждения каштана конского *Aesculus hippocastanum* каштановой минирующей молью *Cameraria ohridella* в лесополосе в Швейцарии (Делемон); В–Г – усыхание природных осинников *Populus tremula* в хроническом очаге (отмечен стрелками) осиновой моли-пестрянки *Phyllocnistis labyrinthella* на юге Красноярского края; Д–Е – разряжение крон тополей секции бальзамические в результате усыхания и опадения поврежденных листьев в очаге массового размножения тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* в одном из внутренних дворов жилого массива в Новосибирске (фото: А – С. Péré; Б–Е – Н.И. Кириченко)

Другие виды вредят в лесах (см. обзор Kirichenko et al., 2018a). Среди последних, к примеру, осиновая моль-пестрянка *Phyllocnistis labyrinthella* (Vjerkander) – вид, известный своими хроническими очагами в осинниках в Сибири (Рисунок 1.4В, Г).

Некоторые представители семейства Gracillariidae способны резко снижать урожай плодовых (в особенности семечковых и косточковых розоцветных культур в садах) и ряда сельскохозяйственных растений (Кузнецов, 1999). Среди них – плодовая моль-пестрянка *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius). Массовые повреждения листвы с последующим снижением урожая яблок были отмечены в Забайкалье (Колмакова, 1962), Западной Европе (Blommers, Vaal, 1995).

За последние десятилетия отмечают тенденцию учащения случаев инвазий грацилляриид – расширения их природных, часто небольших ареалов, и их стремительного распространения на новые территории (см. обзор Kirichenko et al., 2018a). Многие виды молей-пестрянок, которые в начале прошлого века не проявляли себя в качестве вредителей, в настоящее время стали таковыми (Кузнецов, 1999).

Отдельные виды, в частности, представители родов *Cameraria*, *Phyllocnistis*, *Phyllonorycter*, известны своими стремительными инвазиями и массовыми повреждениями древесных растений в природных и искусственных (созданных человеком) экосистемах (см. обзор Kirichenko et al., 2018a).

Вышеупомянутый охридский минер *Cameraria ohridella* – вид, который ранее имел ограниченный европейский ареал, – за последние 3–4 десятилетия распространился по всей Европе, атаковав конский каштан *Aesculus hippocastanum* (Šefrová et al., 2003; Valade et al., 2009). Относительно недавно этот вид проник и в ЕЧР (Голосова и др., 2008), где продолжает распространение в центральные регионы с нанесением значительных повреждений каштану конскому в урбоэкосистемах (Anikin, 2019).

Плодовая моль-пестрянка *Ph. blancardella* проникла из Европы в Северную Америку в первой половине XX века, где поныне известна как садовый вредитель (Maier et al., 2001). Цитрусовая моль-пестрянка *Phyllocnistis citrella* Stainton из Юго-Восточной Азии распространилась практически по всему земному шару,

где выращивают цитрусовые, которым она причиняет существенные повреждения, вплоть до потери урожая (САВІ, 2019).

Другой инвайдер – липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata) – за последние десятилетия распространился по большей части Палеарктики (Šefrová, 2002; Ермолаев, 2014) и проник в Сибирь несмотря на то, что липа здесь имеет дискретный ареал (Kirichenko et al., 2017b). На протяжении современного ареала липовая моль-пестрянка заметно вредит липам в городах и лесах. В западной части России вредитель влияет на продуктивные характеристики липовых лесов – ценнейших медоносных объектов (Ермолаев, Зорин, 2011).

В связи с участвовавшими инвазиями и вредоносностью грацилляриид на древесных растениях интерес к ним в последнее время значительно возрос. В России известно немало хозяйственно важных видов молей-пестрянок (Кузнецов, 1999). Кроме того, грациллярииды – наиболее представленное по числу инвазионных видов семейство среди чешуекрылых (Lepidoptera) в России. Из 22 видов инвазионных чешуекрылых, проникших в ЕЧР, 36 % (8 видов) – грациллярииды (Масляков, Ижевский, 2011).

Особенности обитания в mine и влияние на растение-хозяина. Листовые мины – это полости, образуемые гусеницами в листовых пластинках при повреждении хлорофиллоносных тканей без нарушения целостности покровов листа. Они имеют характерную форму – туннелевидную, пятновидную или смешанную (туннелевидно-пятновидную) (Hering, 1951) (Рисунок 1.5А–Г). У молей-пестрянок из рода *Phyllonorycter* мины к концу развития гусениц приобретают характерную складчатость (Рисунок 1.5Б).

По типу поврежденной ткани листовой пластики выделяют эпидермальные и паренхимные мины (в последнем случае они бывают верхнесторонними, нижнесторонними или двухсторонними) (Рисунок 1.5а–г). Эпидермальные мины прокладываются гусеницами в верхнем или нижнем эпидермисе листа (нередко задевая прилегающий слой клеток паренхимы), верхнесторонние мины выедаются в столбчатой, нижнесторонние – в губчатой паренхиме (Рисунок 1.5а–в). В двухсторонних минах съедаются все слои паренхимы и остается только эпидермис (Рисунок 1.5г).

При подъемах численности представителей рода *Phyllonorycter* на одном листе может насчитываться до 35 мин, как, например, в переуплотненных популяциях липовой моли-пестрянки (Ермолаев, Рублева, 2017).

Форма мин и их положение в тканях листьев могут служить диагностическими признаками таксонов грацилляриид (чаще на уровне рода). Эти признаки могут использоваться в том числе и для отличия мин грацилляриид от таковых других групп минирующих насекомых – прочих представителей чешуекрылых (Lepidoptera), а также жуков (Coleoptera), перепончатокрылых (Hymenoptera) и двукрылых (Diptera) (Hering, 1951).

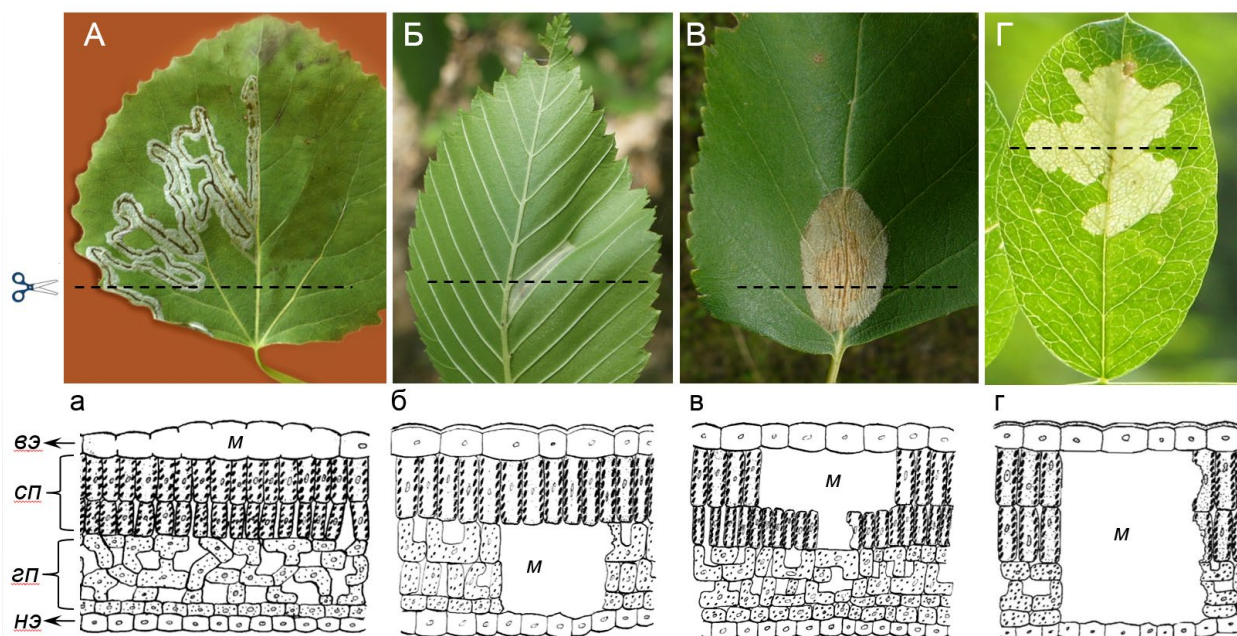


Рисунок 1.5. Характерные типы повреждений (мин), оставляемых гусеницами грацилляриид на листьях растений. А – туннелевидная эпидермальная мина моли-пестрянки *Phyllocnistis labyrinthella* (Bjerkander) на осине *Populus tremula*, Б – пятновидная нижнесторонняя складчатая мина *Phyllonorycter agilella* (Zeller) на вязе *Ulmus laevis*; Г – пятновидная верхнесторонняя мина *Ph. corylifoliella* (Hübner) на березе *Betula pendula*; Д – пятновидная двухсторонняя мина *Micrurapteryx caraganella* (Hering) на карагане *Caragana arborescens*; а–г – схематичные рисунки поперечного разреза листа в области залегания мины (место разреза указано пунктирной линией на фото А–Г). Обозначения: м – мина, вэ, нэ – верхний и нижний эпидермис, сп, гп – столбчатая и губчатая паренхима (фото А–Г: Н.И. Кириченко, рисунки а–г заимствованы из: Е.М. Hering (1951))

Моли-пестрянки являются чаще всего облигатными (постоянными), реже – факультативными минерами (Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997). У первых гусеницы обитают в минах на протяжении всей личиночной стадии развития. Гусеницы факультативных видов минеров минируют только в начале развития, затем покидают мины, строят на листьях своеобразные убежища (сворачивают кончик листа в трубочку или конус и т. п.) и в них скелетируют, т. е. выгрызают ткани листа, не затрагивая жилок. За период развития гусеницы облигатных минеров могут создавать до нескольких убежищ на листьях, каждый раз повреждая все большую их площадь (Hering, 1951).

Грацилляриииды трофически связаны преимущественно с древесными растениями. Они чаще всего они обитают на растениях одного вида или одного рода (Hering, 1951). Наибольшее число видов молей-пестрянок известно на древесных растениях из семейств буковых (Fagaceae), розоцветных (Rosaceae), бобовых (Fabaceae), ивовых (Salicaceae), кленовых (Sapindaceae), березовых (Betulaceae) (J. De Prins, W. De Prins, 2019). Особенности мин и трофические связи грациллярииид делают эту экологическую группу минирующих молей удобным объектом для различных экологических исследований.

В умеренных широтах моли-пестрянки дают 1–2 поколения за сезон с зимовкой на стадии куколки или имаго (Кузнецов, 1999), тогда как в тропиках и субтропиках развитие молей-пестрянок не останавливается и отдельные виды, например, цитрусовая моль-пестрянка *Phyllocnistis citrella*, могут развиваться в 7–10 поколениях в год (цит. по: Кузнецов, Сексяева, 1994).

Благодаря скрытому образу жизни минирующие насекомые, включая грациллярииид, менее чувствительны к факторам внешней среды (Sinclair, Hughes, 2010). Листовая мина представляет собой физический барьер, защищающий личинок минеров от воздействия абиотических факторов (ультрафиолетового излучения, ветра, дождя) (Connor, Taverner, 1997; Sinclair, Hughes, 2010). Питание внутри листовых пластинок обеспечивает относительно постоянный режим влажности (Faeth, 1991), транспирация растения защищает личинок от экстремально высоких, а хорошая теплопроводность тканей – от экстремально низких температур (Faeth, 1991). Питаясь в тканях растений, личинки минеров способны избегать защитных «барьеров» растений и избирательно потреблять

ткани, содержащие меньше целлюлозы и вторичных химических соединений (таких как фенолы, терпеноиды и алкалоиды) (Faeth, 1991; Oszmiański et al., 2015). Это может способствовать быстрому росту и развитию гусениц минеров по сравнению с таковыми открытоживущих растительноядных насекомых (Connor, Taverner, 1997), благоприятствуя прохождению до нескольких поколений в год. Обитание в минах защищает минирующих насекомых от аэрополлютантов (Баранчиков, Ермолаев, 1998), инсектицидов и других химических препаратов, применяемых для борьбы с вредоносными видами (Connor, Taverner, 1997).

При подъемах численности минирующие насекомые в целом и грациллярииды в частности оказывают негативное влияние на здоровье растений (Liu et al., 2015). При значительном минировании уменьшается площадь листовой поверхности, участвующая в фотосинтезе, нарушается водный баланс, что приводит к замедлению роста, преждевременному опадению листьев (Proctor et al., 1982; Fujiie, 1982; Raimondo et al., 2003). Некоторые авторы рассматривают последнее как ответную реакцию растения-хозяина на значительные повреждения минирующими насекомыми (Faeth, 1991). Совпадение периода преждевременного опадения листьев растения с определенной фазой развития насекомого определяет степень негативного влияния растения на популяцию филлофага (Zvereva, Kozlov, 2014). Вместе с тем ранее опадение листьев может вызывать целый каскад негативных эффектов для самого растения – ухудшение его роста, уменьшение и ранее опадение плодов (в отдельных случаях с полной потерей урожая, например, у плодовых деревьев) (Reissig et al., 1982; Wagner et al., 2008). Минирование листьев после покидания мин их владельцами открывает ворота для других повреждающих агентов – различных фитопатогенов, вызывающих заболевания растений (Chagas et al., 2001; Graham et al., 2004; Percival et al., 2014).

Минирующие насекомые могут давать перманентные вспышки массового размножения (длящиеся годами) как в природных условиях (Sweeney et al., 2012, 2020), так и в садах и плантациях плодовых деревьев (Argov, Rössler, 1996) и в урбоэкосистемах (Тарасова и др., 2004). В населенных пунктах регулярные подъемы численности и массовое минирование листьев негативно влияют на эстетическую и экологическую ценность зеленых насаждений (Freise, Heitland, 2004).

Грациллярииды в искусственных зеленых насаждениях. Важным средообразующим фактором для растительноядных насекомых, в том числе грацилляриид, являются городские зеленые насаждения, парки, ботанические сады и дендрарии, которые формируются на основе растений, интродуцированных из разных географических регионов, а также растений местного происхождения (Kirichenko, Kenis, 2016; Moricca et al., 2018). В Сибири, где спектр растений местной арборифлоры, используемой в зеленом строительстве, ограничен, интродукция растений имеет большое значение в решении задач озеленения (Коропачинский, Встовская, 2012).

В ботанических садах и дендрариях, как правило, представлены коллекции видов древесных растений из разных ботанико-флористических регионов, при этом нередко интродуценты соседствуют с близкородственными местными видами растений (Коропачинский и др., 2013). В таком соседстве интродуценты имеют все шансы получить комплекс вредителей от аборигенных родственников (Kenis et al., 2007; Branco et al., 2015). Ряд этих организмов может причинять значительный ущерб растениям-интродуцентам, ослабляя их, снижая продуктивность, продолжительность жизни, декоративные качества и в некоторых случаях приводя растения к гибели (Кириченко и др., 2011; Tomoshevich et al., 2013). В свою очередь, древесные растения-интродуценты – потенциальный источник новых растительноядных видов-вредителей (Ижевский, 1998), которые могут быть занесены в среду непреднамеренно с их растением-хозяином (Коропачинский и др., 2013). Случайно привнесенные вместе с растением или пришедшие вслед за ним, они могут представлять опасность как для своих хозяев, так и для аборигенных растений, с которыми могут установить трофические связи (Liebhold et al., 2012).

История изучения грацилляриид в азиатской части России. В АЧР фауна и экология грацилляриид исследованы отрывочно, в особенности в Сибири – регионе, занимающем почти половину территории страны.

В АЧР работы по минирующим насекомым известны с начала прошлого века. В отдельных работах по микрочешуекрылым исследователи упоминали о находках видов грацилляриид в Сибири (Caradja, 1920). Некоторые сведения

о фауне микрочешуекрылых, в том числе и отдельных молей-пестрянок, приводятся в работах по Омской обл. (Лавров, 1927), Новосибирской обл. (Митлюченко, 1946, 1951; Черепанов, Криволицкая, 1960; Криволицкая, 1961, 1962; Тибатина, Строганова, 1966; Тибатина, 1972, 1974), Кемеровской обл. (Баранник, 1981), Красноярскому краю (Яновский, 1996, 2003а, 2003б, 2003в; Тарасова, Санина, 2004; Тарасова и др., 2004), Иркутской обл. и Респ. Бурятия (Флоров, 1948; Томилова, 1958, 1962, 1973, 1977; Довнар-Запольский, Томилова, 1978), Забайкальскому краю (Будашкин, Костюк, 1994). Для Кемеровской обл. приводились сведения о трофических связях грацилляриид и вредности (Баранник, 1981). Некоторые сведения о грацилляриидах, селящихся на березах, ивах и тополях в сибирских регионах, приводились в аннотированных списках и определителях, составленных В.М. Яновским (1996, 2003а, 2003б, 2003в). Список из 11 видов грацилляриид с указаниями их трофических связей с древесными растениями и относительной численности в городских насаждениях Красноярска был приведен в работах О.В. Тарасовой с соавторами (Тарасова, Санина, 2004; Тарасова и др., 2004). В ряде работ были даны сведения по биологии видов (Флоров, 1948; Тарасова и др., 2004) и приведена характеристика мин (Томилова, 1958, 1962, 1973, 1977; Довнар-Запольский, Томилова, 1978).

В работе по минирующим насекомым Восточной Сибири обобщены сведения (преимущественно на основе материалов из Иркутской обл. и Бурятии) о видовом составе, распространении и кормовых растениях грацилляриид (Довнар-Запольский, Томилова, 1978). До недавнего времени эта работа была единственной сводкой по минирующим грацилляриидам и всем другим представителям минирующих насекомых в Сибири. Отрывочная информация по грацилляриидам и их кормовым растениям в Сибири была приведена также в научно-справочной литературе и определителях (Гусев, Римский-Корсаков, 1951; Вредители леса, 1955; Гусев, 1984, 1989, 1990; Кузнецов, Барышникова, 1998; Кузнецов, 1999).

До недавнего времени на территории Сибири в совокупности было известно 55 видов Gracillariidae (Барышникова, 2008; Baryshnikova, 2014; см. также обзор Кириченко и др., 2019а). Стоит отметить, что около половины всех видов из ранних списков грацилляриид (т. е. 24 из 55 видов) были указаны для Сибири

по данным из Иркутской обл. и Бурятии (Барышникова, 2008) из работ В.Н. Томиловой и Д.П. Довнара-Запольского (Томилова, 1958, 1962, 1973, 1977; Довнар-Запольский, Томилова, 1978). Таким образом, до недавнего времени Восточная Сибирь была наиболее изученной в плане видового разнообразия грацилляриид и их связей с древесными растениями территории. Все виды (за исключением двух) до их находок в Сибири были известны из ЕЧР и российского Дальнего Востока (РДВ). За все время из Сибири было описано всего 2 новых для науки вида грацилляриид – *Phyllonorycter sibirica* Kuznetsov & Baryshnikova (Kuznetsov & Baryshnikova, 2001) и *Parornix altaica* Noreika & Bidzilya (Bidzilya et al., 2006).

В отличие от Сибири, на РДВ по литературным данным было известно 132 вида грацилляриид, развивающихся на древесных растениях из 31 семейства (Caradja 1920; Кузнецов, 1960, 1979а, 1979б, 1981, 1999; Кузнецов, Барышникова 1998; Ермолаев, 1977, 1979а, 1979б, 1981а, 1981б, 1981в, 1982, 1984, 1986а, 1986б, 1987а, 1987б, 1987в, 1987г, 1987д, 1988, 1993; Норейка, 1997; Барышникова, Дубатолов, 2007, 2016; Барышникова, 2008, 2016). Перечисленные исследователи в общей сложности описали 33 новых для науки вида из этого региона (т.е. 25 % всех грацилляриид РДВ) и нашли здесь десятки видов молей-пестрянок, ранее описанных Т. Куматой в Японии (Kumata, 1963а, 1963б, 1982, 1983).

Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России и его недавнее переиздание явились крупными сводками, уточнившими современные названия и распространение грацилляриид в Сибири и на РДВ (Барышникова, 2008, 2019). Сведения о находках грацилляриид в сибирских регионах в Каталоге в существенной степени базируются на данных предшественников и современных сведениях, полученных диссертантом с соавторами (Акулов и др., 2018; Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а; Князев и др., 2018; Kirichenko et al., 2017а, 2019а).

Если по фауне грацилляриид и их трофическим связям в ранней литературе хотя бы имелись отрывочные данные, изучению экологии вредоносных видов в Сибири и на РДВ были посвящены считанные работы. Чаще всего исследования сводились к указанию на вспышки массового размножения дендрофильных грацилляриид. Так, в работе Д.Н. Флорова (1948) сообщалось о массовом повреждении тополей тополевой молью-пестрянкой *Phyllonorycter populifoliella*

в Иркутске. В.Д. Колмакова (1962) отмечала значительные повреждения яблонь молью-пестрянкой *Phyllonorycter blancardella* в Бурятии. В.И. Кузнецов (1960) указывал на очаги массового размножения широкоминирующей амурской моли *Acrocercops amurensis* на монгольском дубе *Quercus mongolica* и стациональное распределение вредителя в Амурской обл. А.П. Баранник (1981) упоминала о значительных повреждениях осин *Populus tremula* осиновой молью-пестрянкой *Phyllocnistis labyrinthella* в Кемеровской обл. О.В. Тарасова с соавторами (2004) исследовали в насаждениях Красноярска фенологию, динамику численности тополевой моли-пестрянки и анализировали экологические стратегии бабочек при откладке яиц на листьях. Тезисно говорилось о появлении инвазионной липовой моли-пестрянки в Тюменской обл. в 2006 г. (Гниненко, Козлова, 2006) и о выявлении дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* на дубах в посадках Омска (Чурсина и др., 2016). Специальных исследований, посвященных инвазионным процессам грацилляриид в АЧР, до сих пор не проводилось.

Анализ литературных источников указывает на слабую изученность фауны, кормовых растений и ареалов грацилляриид в азиатской части России. Фундаментальные вопросы экологии инвазий молей-пестрянок в этой части страны в литературе ранее также рассмотрены не были. Вместе с тем учащение случаев инвазий грацилляриид (расширение их природных, часто небольших ареалов с нанесением заметного вреда древесным растениям в искусственных и природных экосистемах, расширение трофических ниш молей-пестрянок) диктуют необходимость заниматься этими вопросами. Применение комплексных подходов, базирующихся на современных молекулярно-генетических методах, а также различных экологических приемов и вовлечение в работу нетривиальных платформ исследований (ботанических садов, дендрариев, архивных гербарных материалов) открывают большие возможности для изучения закономерностей инвазий эндобионтных насекомых.

В главе процитированы источники, которые вошли в список работ по теме диссертации: Kirichenko et al., 2008, 2009, 2011.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований

2.1. Введение

Проведение исследований, направленных на изучение таксономических комплексов, закономерностей распространения видов, освоения кормовых объектов и формирования новых трофических связей, тенденций инвазионных процессов грацилляриид подразумевает сбор большого разнопланового материала и анализ данных с применением комплексных подходов. В зависимости от задач на разных этапах работы использовались разные подходы и их сочетания.

Для исследования фаунистического состава грацилляриид, предполагающего сбор образцов в природе, получение в лабораторных условиях взрослых особей молей, препарирование образцов, использовали классические энтомологические подходы. Видовую диагностику грацилляриид осуществляли с применением морфологического и молекулярно-генетического (ДНК-баркодинга) подходов. Последний также позволял осуществлять определение видов минеров по их гусеницам и куколкам – стадиям, плохо поддающимся морфологической идентификации. Молекулярно-генетический подход использовали для изучения внутри- и межвидовой генетической варибельности видов, составления ДНК-библиотек, анализа инвазионных процессов грацилляриид. Дополнительно учитывали трофические связи молей для характеристики видов.

Типизацию ареалов, определение зоогеографических рубежей, анализ сходства региональных видовых комплексов грацилляриид осуществляли с применением различных эколого-географических методов. Трофические связи грацилляриид устанавливали с помощью подхода, подразумевающего прямое документирование развития гусениц в минах на листьях растений в природных условиях. Эти данные послужили для выявления вредоносных видов и каталогизации всей группы минирующих насекомых по характерным повреждениям на листьях древесных растений. Для изучения закономерностей освоения новых для минирующих насекомых кормовых объектов (чужеродных видов древесных растений) в качестве экспериментальной платформы использовали коллекции растений азиатских и европейских ботанических садов с проведением сравнительных анализов заселения и видового разнообразия

минирующих насекомых в парах близкородственных растений (абориген – интродуцент), выполненных на крупных выборках с учетом различных факторов (трофической специализации минеров, происхождения растений-интродуцентов, степени их родства с местной арборифлорой, давности интродукции в регион и широты использования в озеленении и т. д.).

Для изучения инвазионных процессов проводили филогеографический анализ с установлением регионов – источников инвазионных грацилляриид. Для установления исторических ареалов грацилляриид и поиска ранних свидетельств их расширения в работу привлекали мировые исторические гербарные коллекции. Повреждения на листьях (мины) исследовали морфологическим путем, гусениц и куколок молей, полученных из мин на гербарных образцах, анализировали с использованием секвенирования нового поколения.

Описанию этих и других использованных методических приемов и подходов к получению и обработке данных уделено значительное внимание для обоснования их соответствия задачам исследований, а при необходимости – воспроизведения.

2.2. Объекты исследований

Основной объект исследований – моли-пестрянки, или грациллярииды. Они занимали центральное место и на протяжении большей части работы изучались целиком (т. е. все виды молей-пестрянок АЧР, развивающиеся на древесных и на травянистых растениях; главы 3–5). Далее при рассмотрении вопросов становления трофических связей и инвазий основное внимание было уделено дендрофильным видам грацилляриид как наиболее значимым (составляющим 92 % всей фауны грацилляриид АЧР; главы 6–9).

При анализе факторов формирования новых трофических связей с чужеродными видами древесных растений (т. е. древесными растениями-интродуцентами, происходящими из разных биогеографических зон) дендрофильные грациллярииды рассматривались как наиболее репрезентативная группа (как по видовому разнообразию, так и по численности отдельных видов) в совокупности с представителями других минирующих насекомых из отрядов *Lepidoptera* (бабочки), *Diptera* (мухи), *Coleoptera* (жуки) и *Hymenoptera* (перепончатокрылые).

Инвазионные процессы исследовались на примере модельного вида молей-пестрянок – липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*. Закономерности инвазий рассмотрены при обобщении данных по инвазионным дендрофильным грацилляриидам мира.

Грациллярииды. Краткая характеристика семейства и анализ вредоносности его представителей приведен в главе 1 (см. раздел 1.1). Стоит добавить, что рисунок передних крыльев бабочек, строение генитальных аппаратов самцов и самок – важные диагностические признаки видов семейства (Кузнецов, 1981). У куколок последний брюшной сегмент формирует кремастер – утолщение, имеющее различную степень развития, форму и скульптуру, снабженное шипиками. На основе морфологии кремастера разработана диагностическая система куколок грацилляриид Европы (Gregor, Patočka, 2001).

Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963)³ – вид с относительно подробно изученной биологией (Kumata, 1963a; Šefrová, 2002) (Рисунок 2.1А–Ж). Бабочка с размахом крыльев 5–6 мм, с характерным рисунком переднего крыла – продольной зигзаговидной черной перевязью (Рисунок 2.1Ж). Окраска крыла ржаво-серая у бабочек первой генерации, более темная – у второй генерации. Гениталии самцов асимметричны – левая вальва узкая, правая – широкая, вздутая. В АЧР это единственный вид со вздутой правой вальвой, обитающий на липах *Tilia* spp. (Malvaceae).

Моль развивается в 1–2, реже в 3 поколениях за сезон. Бабочки летают с середины апреля до сентября – октября, зимуют в трещинах коры, неровностях и пустотах стен построек. Гусеницы минируют листья лип. Мины преимущественно на нижней стороне листа; в начале – в виде туннеля в эпидермисе, по мере развития гусеницы приобретают овальную форму (с «поглощением» первоначального туннеля) (Рисунок 2.1А–В). Молодые и взрослые гусеницы отличаются по окраске и строению (Рисунок 2.1Г–Д). Окукливание в мине в прозрачном коконе (Рисунок 2.1Г). Вид способен повышать численность, имеет хозяйственное значение как лесопарковый вредитель.

³Описание вида см. в работе Т. Kumata (1963a).

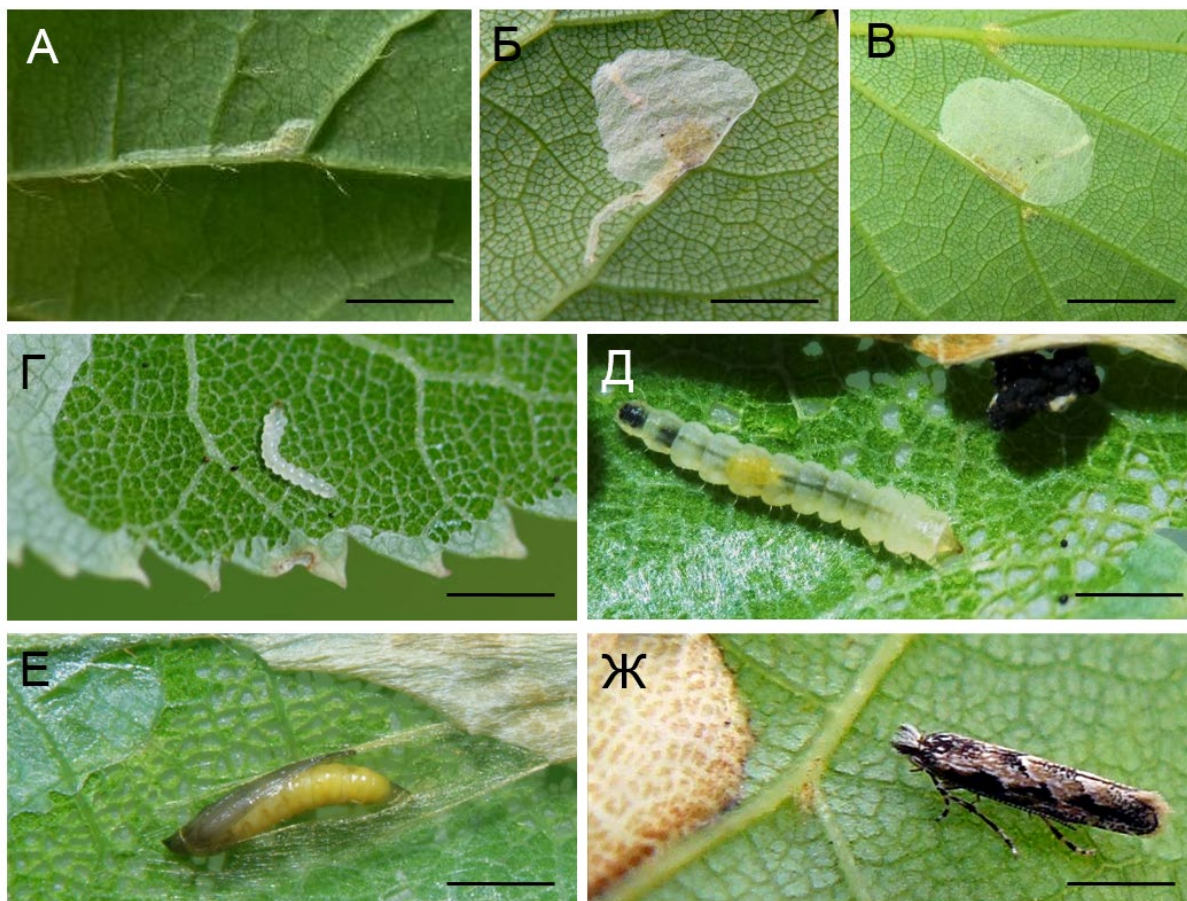


Рисунок 2.1. Биология липовой моли-пестрянки на липе мелколистной *Tilia cordata*. ЦСБС СО РАН, Новосибирск, 2009 г. А – молодая туннелевидная мина в эпидермисе; Б–В – плоские пятновидные мины в паренхиме; Г–Д вскрытая мина с молодой (Г) и взрослой (Д) гусеницей; Е – куколка; Ж – отродившаяся бабочка. Масштаб: А – 1,5 мм; Б–В – 3 мм; Г, Е–Ж – 2 мм; Д – 1 мм (по: Кириченко, 2013)

Вид описан из Японии с о. Хоккайдо (Kumata, 1963), несколькими годами позднее был выявлен на территории России (в Приморском крае) (Ермолаев, 1977) и в Респ. Корея (Kumata et al., 1983). Сегодня встречается в Палеарктике практически повсеместно, где произрастает липа (Kirichenko et al., 2017b). Среди грацилляриид этот вид представляет любопытнейший случай инвазии, произошедшей стремительно и охватившей обширную территорию Палеарктики (Kirichenko et al., 2017b) с проникновением *Ph. issikii* в отдаленные реликтовые липовые рощи в Сибири (Кириченко и др., 2013; 2019a).

Минирующие насекомые (или минеры). Насекомые, ведущие минирующий образ жизни, объединяют представителей четырех отрядов. Наибольшее видовое разнообразие минеров отмечено среди представителей Lepidoptera (самое большое

– в семействе грацилляриид), за которым следуют Diptera, Coleoptera и Нуменоптера (Hering, 1951). В Европе насчитывается более 2000 видов листовых минеров (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019; Edmunds et al., 2019). Для АЧР точных оценок нет. Минирующие насекомые по своему внешнему виду разнообразны, имеют разные сезонные циклы и трофические связи. Важной чертой, объединяющей их в одну экологическую группу, является характерный образ жизни личинок, минирование – выгрызание полостей разной формы и размера в тканях листьев (Рисунок 2.2).

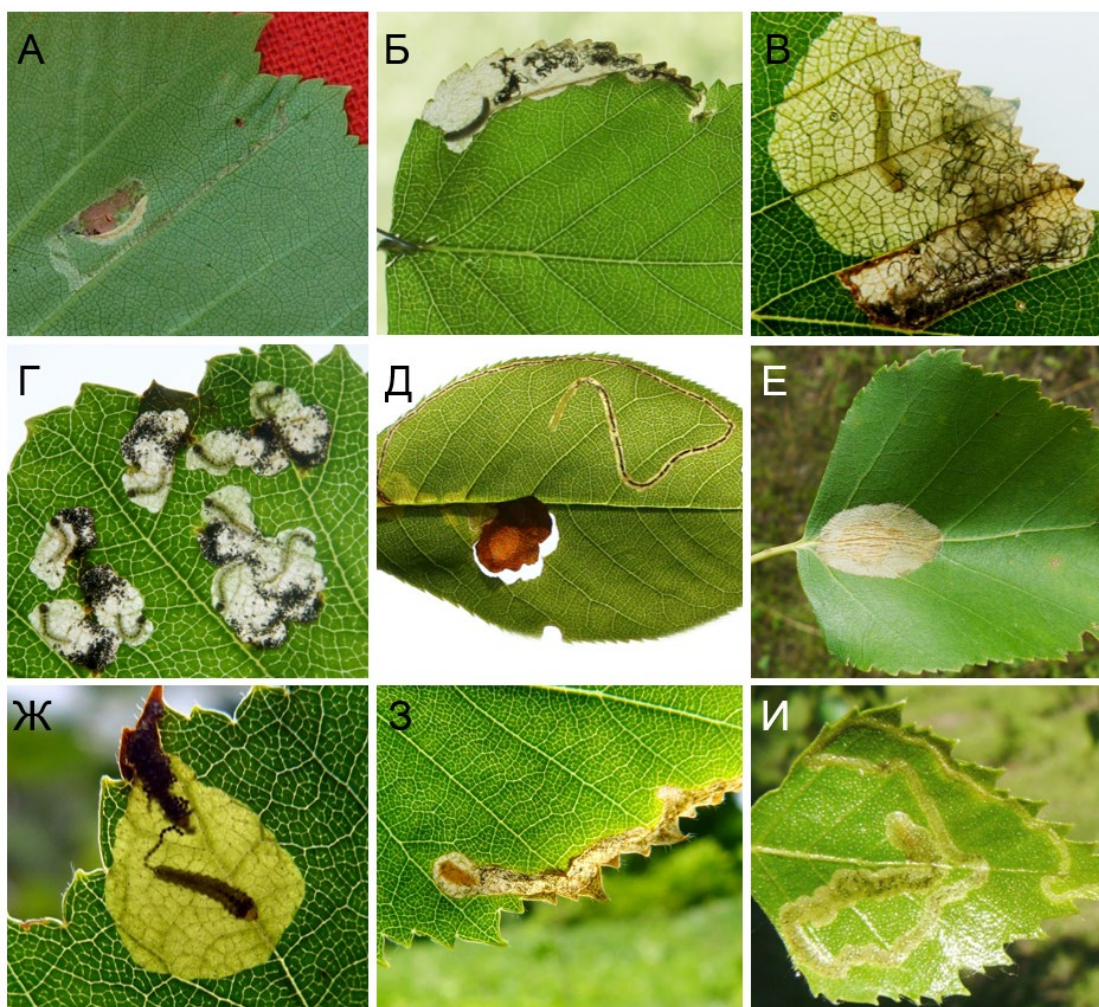


Рисунок 2.2. Листовые мины насекомых из разных отрядов. LEPIDOPTERA: А – *Caloptilia betulicola* (Hering), Б – *Eriocrania sangii* (Wood), В – *E. semipurpurella* (Stephens), Г – *Incurvaria pectinea* (Haworth), Д – *Lyonetia clerkella* Linnaeus, Е – *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner); НУМЕНОПТЕРА: Ж – *Fenusa pumila* Leach; СОЛЕОПТЕРА: З – *Orchestes rusci* (Herbst); ДИПТЕРА: И – *Agromyza alnibetulae* Hendel. Во всех случаях кормовое растение – береза повислая, *Betula pendula*, кроме Д – *Prunus padus*; Красноярск, Академгородок, июнь – июль 2013 г. (по: Кириченко и др., 2017, с изменениями)

Морфология мин и трофическая специализация служат важными характеристиками при диагностике таксонов минеров по повреждениям, оставленным на листьях растений (Hering, 1951, 1957; Гусев, Римский-Корсаков, 1951; Csóka, 2003; Ellis, 2019; Edmunds et al., 2019; Кириченко, 2020), что позволяет использовать эту группу насекомых в качестве удобного модельного объекта при проведении различных экологических исследований.

2.3. Регионы, методы сборов и идентификация грацилляриид по морфологии имаго

2.3.1. Регионы исследований

Изучение состава фауны грацилляриид, их распространения и трофических связей осуществлялось на территории АЧР – в Сибири и на российском Дальнем Востоке (РДВ). В работе придерживались принятой системы выделения макрорегионов – Сибири (региона, простирающегося восточнее Уральских гор по Западно-Сибирской низменности и горам Южной Сибири и по Средне-сибирскому плоскогорью и горным хребтам на северо-востоке Сибири) и РДВ (территории к востоку от Якутии и Забайкальского края, ранее Читинской обл.) (Атлас мира, 1990), традиционно используемой в энтомологических определителях и сводках (Определитель насекомых..., 1978, 1997, 2005; Аннотированный каталог чешуекрылых..., 2016). В отличие от современного отнесения регионов Сибири и РДВ к федеральным округам, где в составе Дальневосточного федерального округа помимо территории Дальнего Востока (включающего Чукотский АО, Магаданскую обл., Корякский АО, Хабаровский край, Еврейскую АО, Амурскую обл., Приморский край, п-ов Камчатка, о. Сахалин и другие острова) указывается территория Восточной Сибири (республик Бурятия, Якутия и Забайкальского края) (Указ Президента Российской Федерации..., 2000), в работе Восточная Сибирь рассмотрена в рамках традиционной трактовки Сибири (объединяющей территорию Западной и Восточной Сибири) (Атлас мира, 1990).

Сибирь – крупный регион в АЧР, простирающийся от Уральских гор до Якутии и Забайкальского края включительно; на севере омывается Северным Ледовитым океаном (Атлас мира, 1990). Южная и юго-восточная границы

Западной и Восточной Сибири являются государственными границами Российской Федерации с Казахстаном, Монголией и Китаем (Атлас мира, 1990). Сибирь расположена в умеренном и субарктическом природных поясах. Географическое положение Сибири внутри Азиатского материка в значительной мере определяет климатические условия региона (Бикбулатова, 2011). Регион исследования в целом характеризуется континентальным климатом с резкими колебаниями температур в течение года, с холодной длительной зимой (5–7 месяцев) и жарким относительно коротким летом (2–3 месяца) (Средняя Сибирь..., 1964). Средняя температура января – от -16°C на юге до -48°C в Якутии, где находится один из полюсов холода Северного полушария. Средняя температура июля – от $+5^{\circ}\text{C}$ на севере до $+23^{\circ}\text{C}$ на юге. Максимальные дневные температуры летом могут достигать $+35^{\circ}\text{C}$. Распределение годового количества осадков по территории Сибири варьирует значительно (Погода и климат, 2019). Основная масса осадков выпадает летом: в северных регионах до 350 мм в год, в западных частях таежной зоны – около 600 мм. На территории Новосибирска и Красноярска, где проводились наиболее регулярные исследования, среднегодовое количество осадков, как правило, не превышает 500 мм в год (Климат Красноярска, 1982; Лучицкая и др., 2014). Наибольшее количество осадков выпадает в наветренных частях горных районов – до 1000 мм в год, в горах Алтая – до 2000 мм в год (Средняя Сибирь..., 1964). Большинство рек Сибири относится к бассейну Северного Ледовитого океана, наиболее крупными из них являются Обь, Иртыш, Енисей, Лена. На территории Сибири много озер, включая Байкал – самое глубокое озеро в мире.

РДВ – территория страны к востоку от Якутии и Забайкальского края, на востоке омывается Тихим океаном, на юге граничит с Китаем и КНДР, на юго-востоке – с Японией, на северо-востоке в Беринговом проливе – с США. В отношении климата РДВ – контрастный регион: на севере господствует арктический климат, на юге – в Приморском крае, частично в Хабаровской обл., Еврейской АО и на Сахалине – муссонный. В Амурской обл. отмечается континентальный климат. Значимые различия климата РДВ обусловлены преобладанием муссонного климата на юге и морского на севере, являющихся результатом взаимодействия Тихого океана с сушей Северной Азии.

На РДВ существенное влияние на климат также оказывает горный рельеф континентальной части и островов. Средняя температура января на юге Приморского края, где проводилась наибольшая часть исследований, – около $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Погода и климат, 2019). Лето здесь жаркое, влажное со средней температурой июля $+18\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Погода и климат, 2019). В отдельных районах РДВ летом регистрировалась температура до $+35\text{ }^{\circ}\text{C}$. В летние и зимние периоды на побережье господствуют циклоны и проливные дожди, нередко тайфуны. Влажность воздуха увеличивается в градиенте от севера к югу: от 200 мм на севере до 900 мм в Приморском крае (Бикбулатова, 2011). Рекордный максимум осадков (534 мм за месяц) отмечен во Владивостоке в августе 2019 г. (Погода и климат, 2019). В Приморском крае летом часты густые туманы, обуславливающие затяжной морозящий дождь. На юге Приморского края относительная влажность воздуха может составлять $>90\%$, усиливая ощущение холода зимой и жары летом. Наибольшее количество осадков выпадает летом, вызывая разливы рек, подтопления населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий.

По Сибири и РДВ вместе взятым проходит более 7000 км (75 %) пути Транссибирской железнодорожной магистрали (общая протяженность полотна 9288,2 км) (Сакульева, Матвеева, 2015).

В Сибири сбор грацилляриид проводили в июне – августе 2005–2019 гг. в 14 административных регионах: Тюменской обл., Ханты-Мансийском АО, Томской, Омской, Новосибирской и Кемеровской областях, Алтайском крае, Респ. Алтай, Красноярском крае, республиках Хакасия и Тыва, Иркутской обл., Респ. Бурятия, Забайкальском крае. Посещали преимущественно южные точки регионов (в совокупности 50 точек сбора) вдоль Транссибирской ж.-д. магистрали, на протяжении 4200 км ее пути (Рисунок 2.3). Это позволило провести полевые сборы в удаленных пунктах в относительно короткий промежуток времени в течение сезона с учетом фенологии видов семейства.

На РДВ полевые исследования осуществлялись в июле 2010–2017 гг. в 4 административных районах: Амурской обл., Хабаровском и Приморском краях и Сахалинской обл. (о. Сахалин) (Рисунок 2.4). Сбор насекомых проводился в 12 точках в различных экосистемах (Рисунок 2.4).

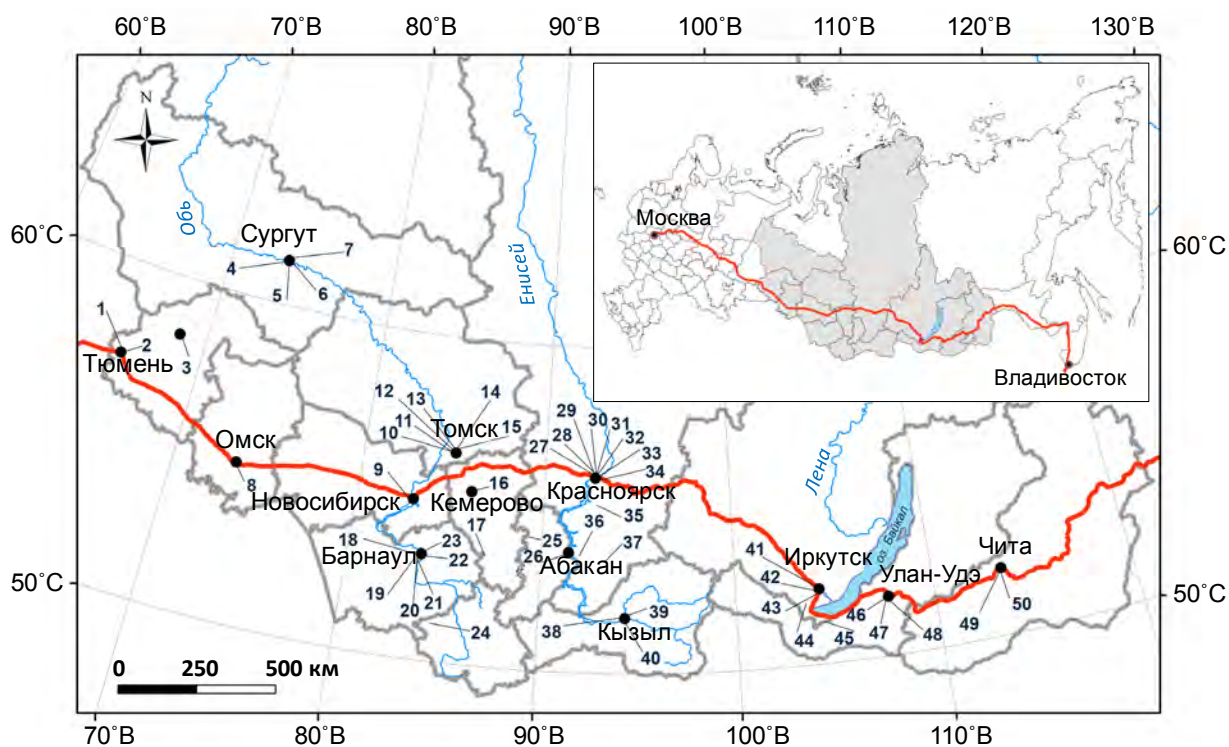


Рисунок 2.3. Регионы исследования в Сибири (во врезке отмечены серым цветом). Большими черными кружками обозначены центральные населенные пункты регионов. Красной линией показана Транссибирская магистраль. Точки сборов (1–50): 1–2 – Тюменская обл. (Тюмень: 1 – Затюменский парк, 2 – сквер Пацко, 3 – Тобольск (парк Ермака); 4–7 – ХМАО (Сургут: 4 – парк Хранителей Сургута, 5 – парк Энергетиков, 6 – Сургутский гос. ун-т, 7 – парк Кедровый лог); 8 – Омская обл. (Омск: парк Победы); 9 – Новосибирская обл. (Новосибирск: ЦСБС СО РАН); 10–15 – Томская обл. (Томск: 10 – Сибирский бот. сад ТГУ, 11 – загородный участок СБС ТГУ, 12 – Лагерный сад, 13 – Томский гос. ун-т, 14 – аллея по ул. Герцена, 15 – с. Курлэк, научный стационар «Кедр»); 16–17 – Кемеровская обл. (16 – Кемерово, парк Антошка; 17 – с. Кузедеево, липовая роща); 18–23 – Алтайский край (Барнаул: 18 – Изумрудный парк, 19 – парк Целинников, 20 – проспект Красноармейский, 21 – дендрарий НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко, 22 – Змеиный тракт, ленточный сосновый бор, 23 – Южно-Сибирский ботанический сад Алтайского гос. ун-та); 24 – Респ. Алтай, с. Камлак, Горно-Алтайский бот. сад; 25–26 – Респ. Хакасия (с. Черное озеро, стационар ИЛ СО РАН; 26 – Абакан, Центральный парк культуры и отдыха); 27–34 – Красноярский край (Красноярск: 27 – дендрарий Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 28 – Академгородок, 29 – проспект Свободный, 30 – микрорайон Удачный, 31 – ЦПКиО им. М. Горького, 32 – биологическая станция «Караульная», СибГУ им. М.Ф. Решетнева; 33 – дачный массив Боровое, 34 – ст. Тростенцово), 35 – Сосновоборск, 36 – Минусинск, 37 – предгорье Западного Саяна (окрестности пос. Танзыбей); 38–40 – Респ. Тыва (Кызыл: 38 – Национальный парк, 39 – дворовые насаждения, 40 – Бот. сад Тувинского гос. ун-та), 41–44 – Иркутская обл. (Иркутск: 41 – Бот. сад Иркутского гос. ун-та, 42 – ул. К. Маркса, 43 – Листвянка, Байкальская астрофизическая обсерватория; 44 – Шелехов: Комсомольский бульвар), 45–48 – Респ. Бурятия (45 – горы Хамар-Дабан; 46–48 – Улан-Удэ: 46 – парк Мемориал Победы, 47 – ул. Смолина, 48 – автовокзал), 49–50 – Забайкальский край (Чита: 49 – парк Победы, 50 – ж.-д. р-н) (по: Кириченко и др., 2019а)

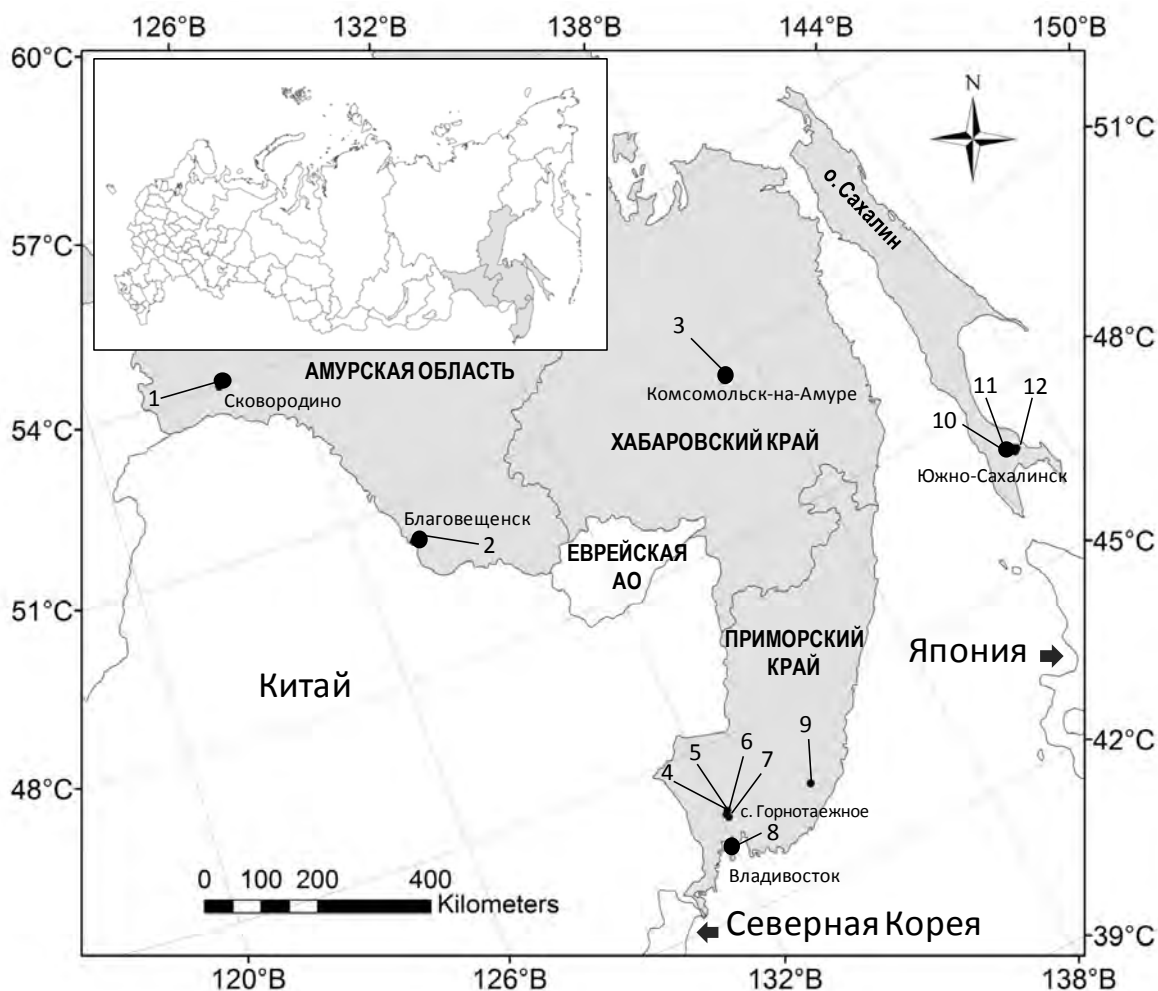


Рисунок 2.4. Регионы исследования на российском Дальнем Востоке (отмечены серым цветом). Большими черными кружками обозначены центральные населенные пункты регионов; цифрами 1–12 – точки сбора материала: 1–2 – Амурская обл. (1 – Сковородино, посадки рядом с ж.-д. станцией; 2 – Благовещенск, парк Дружбы); 3 – Хабаровский край, Комсомольск-на-Амуре, аллея в центральной части города; 4–9 – Приморский край (4 – с. Горнотаежное, Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова (ГТС) ДВО РАН, дендрарий, 5 – там же, лес, 6 – дер. Глуховка, лес, 7 – дер. Раковка, лес, 8 – Владивосток, Академгородок, лесопарковая зона, 9 – горы Сихотэ-Алинь, национальный парк «Зов Тигра»); 10–12 – Сахалинская обл., о. Сахалин (10 – Южно-Сахалинск, Ботанический сад ДВО РАН Сахалинский филиал, 11 – там же, Парк Гагарина, 12 – Сусунайский хребет, перевал «Верблюд») (по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

Для охвата разных групп грацилляриид в Сибири и на РДВ материал собирали в искусственных экосистемах – 11 ботанических садах, дендрариях и 23 парках центральных городов административных регионов (Таблица 2.1, Рисунок 2.5), в которых произрастает широкий спектр местных и интродуцированных видов древесных растений.

Таблица 2.1. Парки и ботанические сады Сибири и РДВ – основные полигоны полевых сборов грацилляриид в 2005–2019 гг. (составлено по: Кириченко, 2019а; Kirichenko et al., 2019а)

№	Местонахождение, регион	Обследованные парки и ботанические сады	Месяц и год сборов
1	Тюменская обл., Тюмень	Затюменский парк	VI.2013, VI.2015
2	Там же, Тобольск	Сквер Пацко	VI.2013, VI.2015
3		Парк Ермака	VI.2015
4	ХМАО, Сургут	Парк Хранителей Сургута	VII.2017
5		Парк Энергетиков	VII.2017
6		Парк Кедровый лог	VII.2017
7	Омская обл., Омск	Парк Победы	VI.2013, VII.2015
8	Новосибирская обл., Новосибирск	<i>Центральный сибирский бот. сад СО РАН</i>	VI–VIII.2008–2018
9	Томская обл., Томск	<i>Сиб. бот. сад Томского гос. ун-та</i>	VII.2009, VI.2017
10		Лагерный сад	VII.2009, VI.2017
11	Там же, с. Курлёк	Научный стационар «Кедр»	VI.2017
12	Кемеровская обл., Кемерово	Парк Антошка	VI.2013
13	Алтайский край, Барнаул	Изумрудный парк	VI.2012, VI.2017
14		Парк Целинников	VI.2012, VI.2017
15		<i>Дендрарий НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко</i>	VI.2012
16		<i>Южно-Сибирский бот. сад Алтайского гос. ун-та</i>	VI.2012
17	Респ. Алтай, с. Камлак	<i>Горно-Алтайский бот. сад</i>	VI.2012
18	Респ. Хакасия, Абакан	ЦПКиО им. М. Горького	VI.2016
19		Научная станция «Черное озеро» ИЛ СО РАН	VIII.2015, VII.2017, VII–VIII.2019
20		<i>Дендрарий ИЛ СО РАН</i>	VI.2005–VIII.2019
21	Красноярский край, Красноярск	Центральный парк культуры и отдыха им. М. Горького	VII.2015
22		Биологическая станция «Караульная»	VII.2012–VII.2018
23		<i>Бот. сад В.М. Крутовского</i>	VII.2012, VII.2019
24	Респ. Тыва, Кызыл	Национальный парк	VII.2016
25		<i>Бот. сад Тувинского гос. ун-та</i>	VII.2016
26	Иркутская обл., Иркутск	<i>Бот. сад Иркутского гос. ун-та</i>	VII.2015, VII.2017
27	Респ. Бурятия, Улан-Удэ	Парк Мемориал Победы	VII.2015, VII.2017
28	Забайкальский край, Чита	Парк Победы	VII.2015, VII.2017
29	Амурская обл., Благовещенск	Парк Дружбы	VI.2016
30	Хабаровский край, Комсомольск-на-Амуре	Силинский парк	VII.2010
31	Приморский край, с. Горнотаежное	<i>Дендрарий Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова (ГТС) ДВО РАН</i>	VII.2010, VII.2013, VII.2014, VII.2016
32	Приморский край	Национальный парк «Зов Тигра»	VII.2010
33	Сахалинская обл., Южно-Сахалинск	<i>Бот. сад ДВО РАН Сахалинский филиал</i>	VII.2017
34		Парк Гагарина	VII.2017



Рисунок 2.5. Некоторые ботанические сады и парки, вовлеченные в исследования в Сибири и на РДВ в 2005–2019 гг. А – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН; Б – парк Победы, Омск; В–Г – Ботанический сад В.М. Крутовского, Красноярск; Д – Южно-Сибирский бот. сад Алтайского гос. ун-та; Е – Горно-Алтайский ботанический сад, с. Камлак; Ж – парк Кедровый лог, Сургут; З – Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова (ГТС) ДВО РАН, с. Горнотаежное (Приморский край) (по: Kirichenko et al., 2019a; Akulov et al., 2019, с изменениями)

Грацилляриид собирали также во дворовых и уличных насаждениях, представленных посадками местных интродуцированных видов древесных растений. В Новосибирской обл., Алтайском и Красноярском краях, Иркутской обл. также посещали прилегающие к населенным пунктам лесные массивы, в которых обследовали характерные виды растений местной арборифлоры. Дополнительно сборы минирующих насекомых проводили в ходе комплексных экспедиций в горах (560–1500 м н. у. м.): в Приморском крае – в горах Сихотэ-Алинь (2010 г.), в Горном Алтае – на Северо-Чуйском хребте (2012 г.), в Иркутской обл. – на горном хребте Хамар-Дабан (2016 г.), в Красноярском крае – на Западном Саяне (2017 г.), на о. Сахалин – на Сусунайском хребте (2017 г.).

В Сибири наиболее регулярные сборы материала (2 раза в сезон в течение 15-летнего периода) осуществлялись в Новосибирской обл. и Красноярском крае. Прочие регионы посещались 1–2 раза за период исследований. Северный регион (ХМАО – Югра) был вовлечен в сборы однократно в 2017 г. (Таблица 2.1). На РДВ наиболее регулярные исследования были проведены в дендрарии Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова (ГТС) ДВО РАН, Приморский край (Таблица 2.1). Сборы в прочих регионах, в том числе на о. Сахалин, были выполнены однократно.

2.3.2. Методы сбора и выращивания грацилляриид

Сбор мин и грацилляриид на преимагинальных стадиях. Грацилляриид собирали чаще всего на стадии гусеницы, реже куколки непосредственно из листовых мин с древесных растений, имеющих распространение в АЧР. Для поиска мин следовали подходам, описанным в монографиях Э.М. Херинга (Hering, 1951, 1957) и наших методических работах (Кириченко, 2014; Kirichenko, Csóka, 2017; Matsiakh et al., 2017; Kirichenko et al., 2017c). В совокупности для поиска мин в АЧР было осмотрено около 7000 растений, относящихся к 261 виду, 23 семействам (подробнее см. раздел 2.6.1). На растениях осматривали по 100–1000 листьев с верхней и нижней стороны на нижних ветвях деревьев со всех сторон света, а также молодые побеги (в частности, на ивах). Кустарники и травянистые растения осматривали полностью. В качестве исключения при массовом лете бабочки грацилляриид отдельных видов (преимущественно

представителей рода *Phyllonorycter*) были собраны с листьев, ветвей и стволов растений, подвергавшихся осмотру при сборе минированных листьев.

Гусениц и куколок собирали из листовых мин. По краю эпидермиса, покрывающего мину, делали минимальный надрез, через который вынимали особей молей. Для получения серий грацилляриид делали выборки гусениц и/или куколок тех или иных видов из листовых мин с одного и того же растения и одного локалитета. Гусениц и куколок (преимущественно живых) помещали в герметично закрывающиеся микропробирки объемом 1,5 мл (Axugen, USA) одиночно или сериями. В качестве фиксатора для обеспечения сохранности ДНК использовали 95%-й раствор спирта, которым заполняли пробирки до верхней границы. Высокая концентрация спирта обуславливает хорошую сохранность ДНК в образцах за счет быстрого обезвоживания организма и денатурации белков (Doorenweerd, Veentjes, 2012). Пробирки с насекомыми маркировали (Голуб и др., 2012). На этикетках указывали всю необходимую биогеографическую информацию (род или вид моли, кормовое растение – растение, с которого были собраны листья с минами, место, дату сбора, сборщика, полевой номер). Пробирки помещали в штативы согласно региону и году сбора материала и хранили в вертикальном положении в холодильнике при температуре $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Рисунок 2.6).

Получение имаго в лабораторных условиях. Мины с гусеницами и куколками видов, требовавших подтверждения определения по морфологии имаго (а также с целью описания новых для науки видов), содержали до выхода бабочек в чашках Петри (90 мм в диаметре) в инсектарии при постоянных условиях (температура $22\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$, влажность 65 %, фотопериод 18:6 ч) (Hering, 1951; Ohshima, 2005, 2012). Для содержания гусениц и поддержания жизнеспособности листьев следовали методическому приему И. Ошимы: по обе стороны от черешка на расстоянии 1–2 см (в зависимости от площади листа и расположения мины) ножницами отсекали часть листовой пластинки с целью обеспечения доступа к черешку в случае его изначально короткого размера (Ohshima, 2005, 2012). Черешки оборачивали полоской влаговпитывающей бумажной салфетки (1,5×5,0 см) и умеренно пропитывали 2%-м сахарным раствором для обеспечения питания листьев. Черешки увлажняли 2–3 раза в неделю.



Рисунок 2.6. Коллекция образцов (личинки и куколки) минирующих насекомых, хранящихся в 95%-м спиртовом растворе, которые были собраны за период исследований в Сибири, на РДВ и в прилегающих регионах и странах. А – хранение образцов в холодильной камере; Б–В – штативы с пробирками; В – пробирки с образцами (фото Н.И. Кириченко)

При сборе листьев (в особенности крупных) с минами, внутри которых уже на момент сбора находились куколки, мины вырезали ножницами, отступая от края мины на 0,5–1,0 см, и помещали в чашки Петри; мелкие листья укладывали в чашки целиком (Рисунок 2.7).

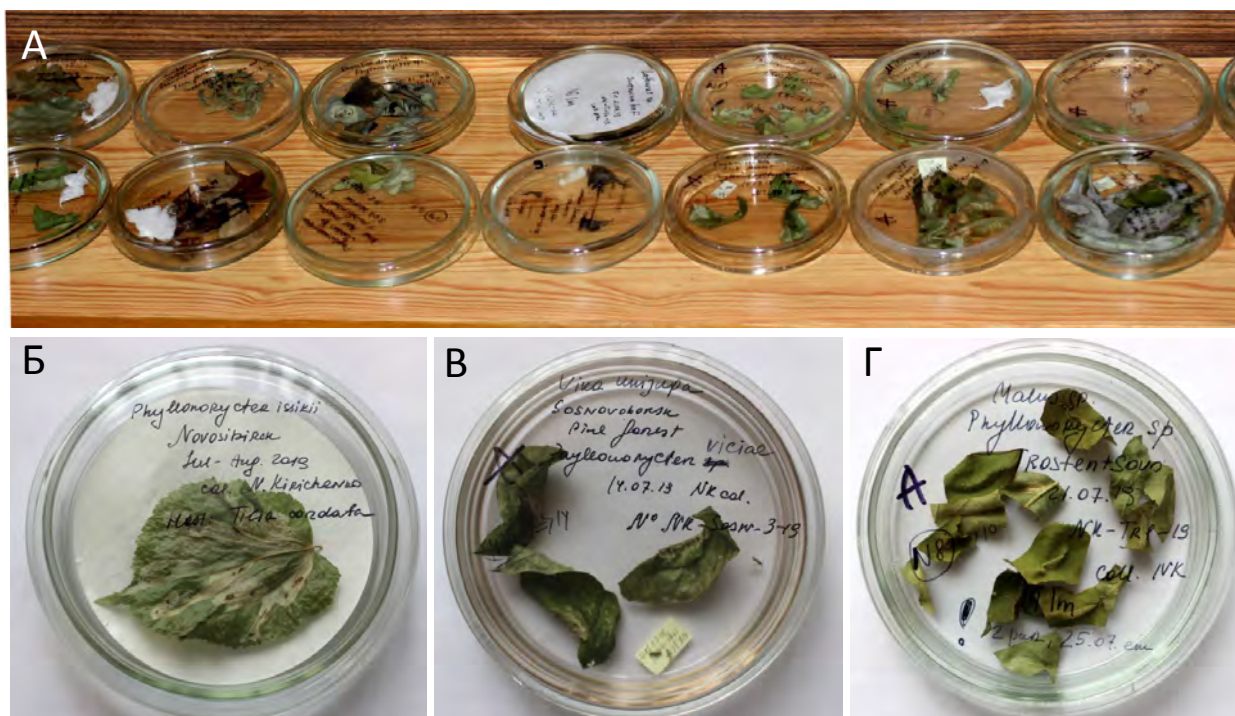


Рисунок 2.7. Содержание гусениц последних возрастов и куколок в чашках Петри в инсектарии для получения имаго. А – чашки с минами и насекомыми; Б–В – некрупные листья с минами, содержащими куколок, уложенные в чашки целиком; Г – вырезанные из листьев мины с куколками (фото Н.И. Кириченко)

Влажность в чашках поддерживали с помощью увлажненного ватного тампона, прикрепленного к внутренней стороне крышки чашки. Чашки с минами содержали в затенении и проверяли 2–3 раза в неделю для контроля влажности и документирования появления имаго. Отродившихся бабочек обездвиживали парами этилацетата, накалывали на минутии, расправляли, подсушивали, этикетировали и монтировали в сухие коллекции. При массовом отрождении бабочек часть материала также фиксировали в 95%-м растворе спирта.

В совокупности за период исследований было собрано около 7 тыс. особей грацилляриид на преимагинальных стадиях, получено в лаборатории и собрано в природе в совокупности около 2 тыс. бабочек. Гусеницы, куколки и часть собранных бабочек (около 4 тыс. экземпляров) хранятся в спиртовом растворе, прочие экземпляры бабочек помещены в сухие коллекции. Все образцы имеют уникальные номера (начинаются с НК), которые связывают спиртовые коллекции гусениц и куколок (или их ДНК-ваучеры), а также выведенных из мин бабочек с гербарными образцами.

Сбор бабочек грацилляриид в природе. В Красноярском крае и в Респ. Хакасия бабочки грацилляриид отдельных видов дополнительно отлавливались на световые источники (бытовые осветительные приборы с лампой накаливания [100 Вт], люминесцентной лампой [20 Вт] и ртутной лампой РДВ 250 Вт Е40). В качестве экрана использовали белое полотно размером 200×200 см. Бабочек отлавливали в период с 22:00 до 3:00. Пойманные экземпляры фиксировали в парах этилацетата. По возможности бабочек расправляли и накалывали сразу после отлова во избежание затвердевания крыловой мускулатуры. В противном случае бабочек помещали в пластиковые контейнеры в слой ваты до момента их расправления. Смонтированные образцы помещали в энтомологические коллекции (Рисунок 2.8).

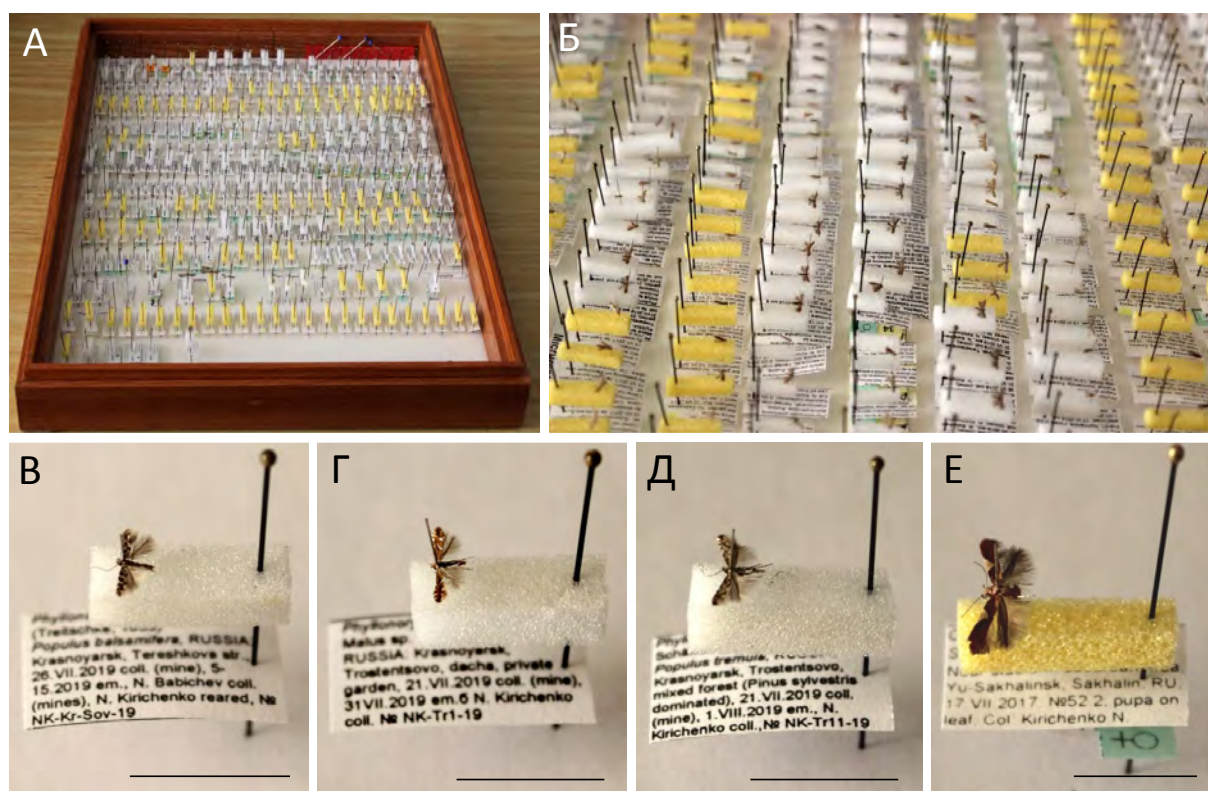


Рисунок 2.8. Коллекция с расправленными и накалотыми на энтомологические булавки (минуции) микромолями. А – энтомологическая коробка с этикетированными образцами; Б – фрагмент поля коробки с накалотыми образцами; В–Е – отдельные образцы: В – *Phyllonorycter populifoliella*, кормовое растение *Populus balsamifera*, Красноярск, 5–15.VIII.2019 (отрождение бабочки); Г – *Phyllonorycter* sp., *Malus* sp., Красноярск, Тростенцово, 31.VII.2019; Д – *Phyllonorycter apparella*, *Populus tremula*, Красноярск, Тростенцово, 1.VIII.2019; Е – *Caloptilia gloriosa*, *Salix rorida*, о. Сахалин, Южно-Сахалинск, 17.VII.2017. Масштаб: В–Е – 10 мм (фото Н.И. Кириченко)

Создание аннотированной гербарной коллекции. Листья с минами грацилляриид (часто с содержащимися в них гусеницами и/или куколками) помещали в аннотированную гербарную коллекцию. Вскрытые мины заклеивали узкой полоской прозрачной самоклеящейся ленты для предотвращения высыпания из них содержимого (экскрементов, личиночных шкурок, которые могут нести дополнительные диагностические признаки и служить потенциальным материалом для ДНК-баркодинга) при сушке листьев. Для сушки листья с минами помещали в газеты под умеренный пресс. Листья некоторых растений (тополей, ив, отдельных розоцветных), имеющие тенденцию темнеть при сушке в гербарном прессе, проглаживали умеренно горячим утюгом в 4–5 подходов (давая листьям возможность остыть между подходами) для ускорения процесса сушки.

Подробное описание этапов подготовки гербарных коллекций – сушки, монтирования и хранения гербарных образцов с повреждениями минирующих насекомых – приведено в работе Кириченко (2014).

Образцы размещены на хранение в альбомах, которые организованы по годам и регионам сборов (Рисунок 2.9). Внутри альбомов образцы хранятся согласно роду растения. Каждый образец снабжен необходимой биогеографической информацией (Рисунок 2.9). В обязательном порядке на этикетках указан номер, связывающий гербарный образец с образцами (гусеницами или куколками), хранящимися в спирте, а также с образцами выведенных из мин бабочек и генитальными препаратами.

В результате многолетних сборов в АЧР составлена аннотированная гербарная коллекция, включающая более 10 тыс. экземпляров листьев с характерными минами (и нередко с гусеницами и куколками минеров внутри мин), которая служит важным материалом для решения различных научных и образовательных задач.

Фотосъемка. В природе и лаборатории листья с минами и их обитателей фотографировали с помощью цифровой камеры SONY Nex-3. Мины исследовали под биноклем ZEISS Stemi Dv4 при увеличении $\times 40$ и фотографировали в отраженном свете (для запечатлевания внешних характеристик мин) и в проходящем свете (для отображения содержимого мин).

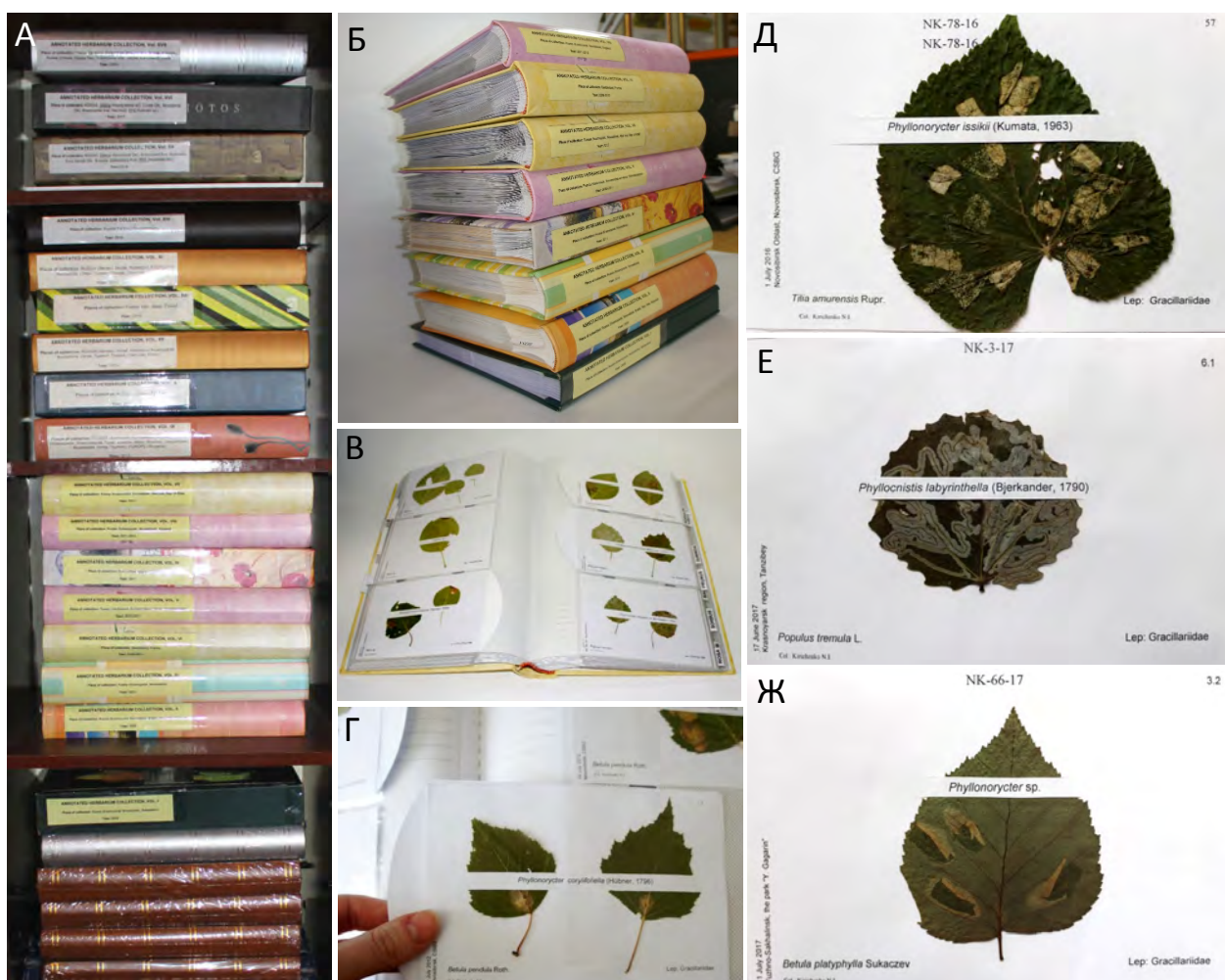


Рисунок 2.9. Аннотированная многотомная гербарная коллекция с повреждениями (минами) минирующих насекомых, составленная по сборам из Сибири, российского Дальнего Востока и прилегающих регионов и стран. А–Б – альбомы с образцами; В–Г – размещение гербарных образцов в альбомах согласно роду растения; Д–Ж – образцы: Д – лист липы амурской *Tilia amurensis* с минами *Phyllonorycter issikii*, Новосибирск, 1.VII.2016; Е – лист осины *Populus tremula* с минами *Phyllocnistis labyrinthella*, Красноярский край, п. Танзыбей, 17.VI.2017; Ж – лист березы *Betula platyphylla* с минами *Phyllonorycter* sp., о. Сахалин, Южно-Сахалинск, 11.VII.2017 (фото Н.И. Кириченко)

Расправленных бабочек снимали цифровой камерой Leica DMS1000, совмещенной с микроскопом Leica DMS1000B (Германия). Генитальные препараты фотографировали под микроскопом Olympus CX21 совмещенной с микроскопом цифровой камерой Canon 650D. Фотографии редактировали в программе Adobe Photoshop®CS2 (v.9).

2.3.3. Идентификация видовая

Определение видов грацилляриид осуществляли по рисунку передних крыльев (примеры см. Рисунок 2.10) и строению генитальных аппаратов самцов и самок бабочек. Для определений использовали диагностические ключи (Kumata, 1963a, 1963b; Определитель насекомых европейской части СССР, 1978, 1997, Кузнецов, 1981; Kuroko, 1982; Определитель насекомых Дальнего Востока СССР, 1997; Норе́йка, 1997; Насекомые и клещи..., 1999; Kumata et al., 2013). Принимали во внимание вид кормового растения, на котором развивались моли в природе, что служило важной дополнительной информацией при диагностике видов.

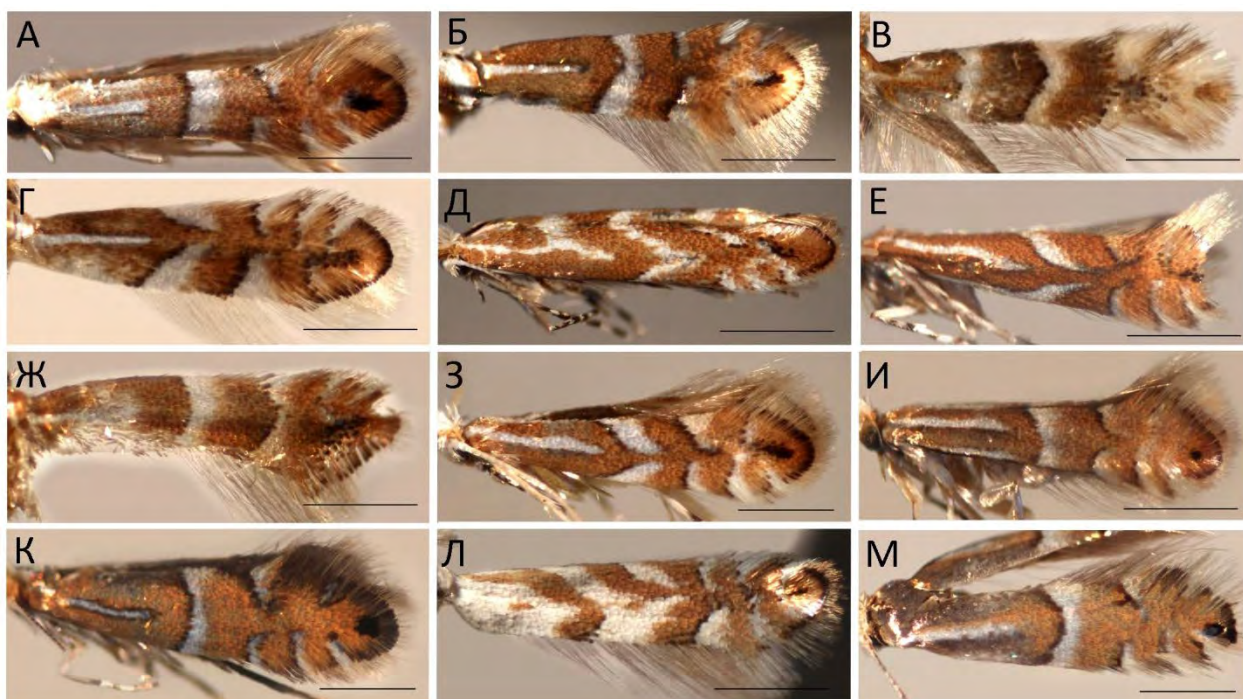


Рисунок 2.10. Рисунок переднего крыла некоторых грацилляриид с РДВ (примеры). А – *Ph. caraganella*, растение *Caragana fruticosa*, образец № NK-184-16-9А; Б – *Ph. cavella*, *Betula dahurica*, 111.1; В – *Ph. reduncata*, *Lonicera maackii*, 55.3; Г – *Ph. cretata*, *Quercus mongolica*, NK-85-17-4; Д – *Ph. issikii*, *T. mandshurica*, NK596; Е – *Ph. ringoniella*, *Malus mandshurica*, NK-179-16-1А; Ж – *Ph. japonica*, *Corylus mandshurica*, 36.2; З – *Ph. jozanae*, *Crataegus* sp., 44.1; И – *Ph. similis*, *Quercus dentata*, 42.1; К – *Ph. kisoensis*, *Alnus hirsuta*, 45.1; Л – *Ph. pastorella*, *Salix* sp., 49.1; М – *Ph. ulmifoliella*, 37.1. Регионы сборов: А – Приморский край, окрестности дер. Раковка, 27.VII.2016; Б, В, Д–М – там же, с. Горнотаежное, 16.VII.2013 (Д), 22–25.VII.2016 (Б, Е–М); Г – о. Сахалин, Южно-Сахалинск, 12.VII.2017. Масштаб: 1 мм (по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

Для бабочек были изготовлены постоянные препараты гениталий на стеклах в эупарале по стандартной методике (Robinson, 1976). Брюшки бабочек подвергали кратковременному нагреву в водном растворе едкого калия (KOH), под микроскопом генитальные структуры отделяли от брюшка (у самок оставляли в брюшке), отмывали и проводили их через батарею спиртов (50, 75 и 95%-е спиртовые растворы). При необходимости генитальные препараты окрашивали в водном растворе хлоразола черного, Chlorazol Black E (Acros Organics, Бельгия). Генитальные препараты, снабженные этикетками, хранятся в вертикальном положении; для многих из них получены фотоизображения (Рисунок 2.11).

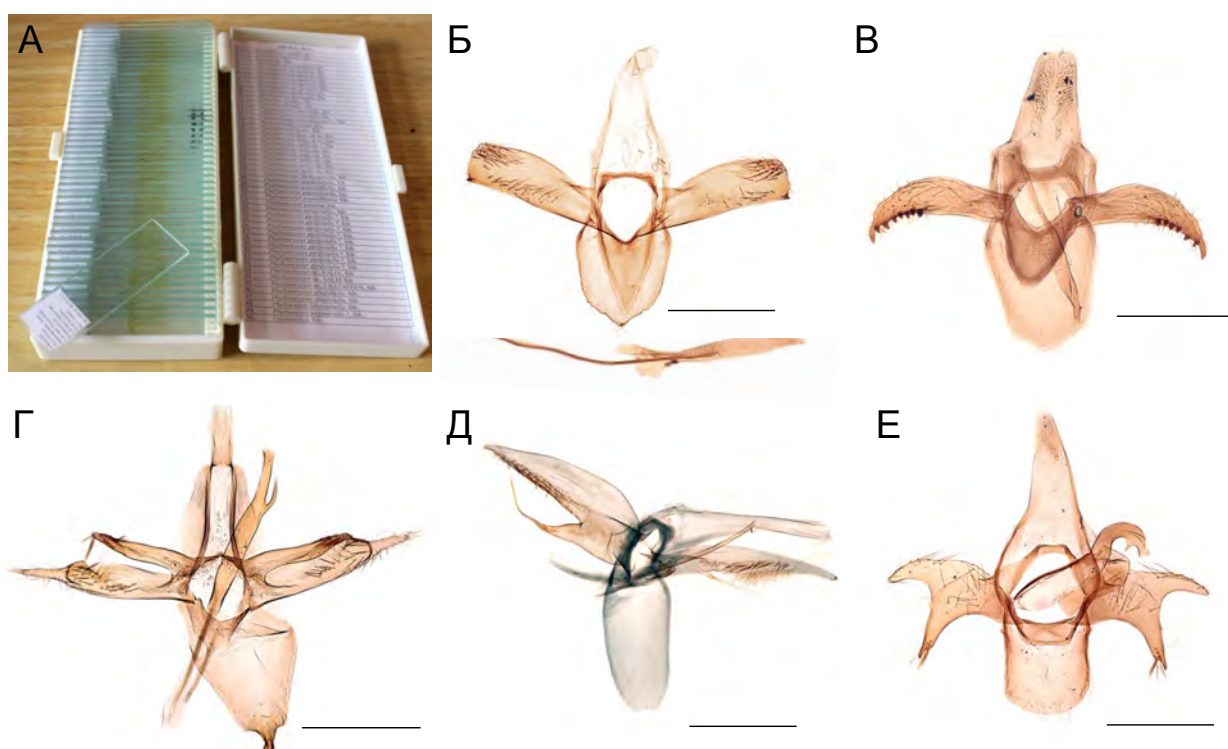


Рисунок 2.11. Генитальные препараты грацилляриид. А – этикетированные препараты; Б–И – примеры генитальных структур молей: Б – *Ph. populifoliella*, генитальный препарат [NK-561-1-male]; В – *Phyllonorycter cavella*, [11-2016-male]; Г – *Ph. pseudojezoniella*, [20Pps-2016-male]; Д – *Ph. japonica*, [4-2016-male]; Е – *Ph. reduncata*, [23Pr-2016-male]. Регионы сборов: Б – Амурский край, Благовещенск, 27.VI.2016; В–Е – Приморский край, с. Горнотаежное, ГТС ДВО РАН, 22–26.VII.2016. Масштаб: Б–З – 200 мкм; А – 350 мкм (по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

Подавляющее большинство видов молей-пестрянок были подвергнуты ДНК-баркодированию (см. раздел 2.4 и Приложение 1). При сборах грацилляриид

на стадиях гусеницы ДНК-баркодирование являлось основным методом диагностики видов, поскольку установление видов по морфологии гусениц у грацилляриид невозможно. Для таксонов неясной видовой принадлежности были проанализированы близкие виды (Приложение 2).

Составление фаунистических списков грацилляриид Сибири и РДВ.

Списки видов грацилляриид Сибири и РДВ составлены на основе оригинальных сборов и данных из публикаций (Кузнецов, 1960, 1979а, 1979б, 1981, 1999; Томилова, 1958, 1962, 1973, 1977; Ермолаев, 1977, 1979а, 1979б, 1981а, 1981б, 1981в, 1982, 1984, 1986а, 1986б, 1987а, 1987б, 1987в, 1987г, 1987д, 1988, 1993; Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Баранник, 1981; Норейка, 1997; Яновский, 1996, 2003а, 2003б, 2003в; Кузнецов, Сексяева, 1994; Кузнецов, Барышникова, 1998, 2001; Тарасова и др., 2004; Барышникова, Дубатолов, 2007, 2016; Барышникова, 2008, 2016; Дубатолов, 2013; Varyshnikova, 2014; Аникин и др., 2016; Чурсина и др., 2016; Huemer et al., 2017; Князев и др., 2018). Список прочих 360 проработанных литературных источников приведен по ссылке (<http://leafminerssiberia.ru/index.php/2011-11-10-02-02-13.html>). В анализ была включена литература, опубликованная до ноября 2019 г.

Видовые списки даны в таблицах (Приложения 3, 4). Состав подсемейств грацилляриид приведен в соответствии с классификацией Kawahara et al. (2017). Из известных классификаций грацилляриид (Кузнецов, Стекольников, 1987; Kawahara et al., 2011; Regier et al., 2013; De Prins et al., 2019) данная классификация, основанная на комплексном подходе – совокупном анализе морфологических, экологических и молекулярно-генетических характеристик (анализе фрагментов 22 генов для 96 видов семейства), представляется наиболее надежной.

Депозитарии образцов. Экземпляры насекомых и листья с минами хранятся в коллекции лаборатории лесной зоологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (ИЛ) (Красноярск), отдельные образцы – в коллекции Музея естествознания Вероны (МЕВ) (Верона, Италия), ваучерные экземпляры и образцы ДНК грацилляриид – в коллекции лаборатории лесной зоологии Французского национального института сельскохозяйственных исследований (ИНРА) (Орлеан, Франция).

2.4. Молекулярно-генетическая диагностика грацилляриид

2.4.1. ДНК-диагностика и анализ филогенетического родства

Выделение ДНК и проведение реакций. Для получения диагностических молекулярно-генетических характеристик грацилляриид фаунистические сборы, выполненные в АЧР и прилегающих регионах (Европе и Зарубежной Азии, которые были вовлечены в исследования для сравнения), были подвергнуты ДНК-баркодингу – современному молекулярно-диагностическому методу, позволяющему устанавливать таксономическую принадлежность организмов по коротким генетическим маркерам в ДНК (Hebert et al., 2003). Секвенировали фрагменты митохондриального гена COI (COI мтДНК, 658 п. н.) (Folmer et al., 1994), используемого для молекулярно-генетической идентификации таксонов членистоногих (Hebert et al., 2003).

В совокупности анализу было подвергнуто 1015 особей грацилляриид. Около 70 % были представлены неполовозрелыми стадиями (гусеницами и куколками, диагностика которых морфологическим путем проблематична или невозможна ввиду неизученности или невыраженности видовых признаков). Прочие 30 % особей находились на стадии имаго (получены преимущественно при выращивании гусениц старших возрастов и куколок из мин).

ДНК выделяли из тел насекомых, используя набор реагентов XS kit, Macherey-Nagel (Германия) и следуя протоколу производителя. Мелких гусениц (менее 3 мм в длину) и куколок (в связи с высоким содержанием хитина) размалывали для получения достаточного количества ДНК. При работе с более крупными гусеницами (> 3 мм в длину) сохраняли 1/2 передней части тела в качестве ваучеров (с их последующим хранением в 95%-м спиртовом растворе). У свежесобранных бабочек ДНК выделяли из задней пары ног, у прочих экземпляров – из брюшка. Для сохранения генитального аппарата брюшко помещали в буферный раствор на 2 ч с периодическим встряхиванием; размягченное брюшко аккуратно накалывали тонкой иглой по бокам для обеспечения лучшего доступа протеиназы К к тканям. При дальнейшей работе с лизатом следовали протоколу производителя XS kit, Macherey-Nagel (Германия).

Аmplификацию проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием стандартных праймеров LCO (5' GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G 3') и HCO (5' TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA 3') в термоциклере 9800 Fast Thermal Cycler (Applied Biosystems – Foster City, США) (Рисунок 2.12А, Б), следуя общепринятой методике (Folmer et al., 1994). Ампликоны анализировали в 1%-м агарозном геле с помощью электрофореза – метода, основанного на разной скорости движения фрагментов ДНК разной длины в агарозном геле под действием внешнего электрического поля (Von Lucotte, Vaneux, 1993). Процедуру проводили в аппарате RunOne (EmbiTec, США) (Рисунок 2.12В, Г).

В качестве форезного буфера использовали 1× раствор ТАЕ (трис-ацетатный буфер). Гель с разгонкой ампликонов помещали в водный раствор бромида этидия (EtBr) в концентрации 0,5 мкг/мл на 30 мин (Lee et al., 2012), затем визуализировали в источнике ультрафиолетового света (длина волны 312 нм). Об успешном амплифицировании судили по интенсивности полос ампликонов при прохождении ультрафиолета и их размеру при сравнении с коммерческими фрагментами ДНК известной длины «DNA ladder».

Ампликоны очищали с помощью набора PCR Clean-up kit Macherey-Nagel (Германия). Секвенирование проводили по методу Сэнгера с использованием набора Abi Prism® Big Dye® Terminator 3.1 (Рисунок 2.12Д, Е) в ходе 25 термических циклов (10 с при 96 °С, 5 с при 50 °С, 4 мин при 60 °С). Секвенированные продукты осаждали 40 мин при максимальной скорости (14 680 об./мин) в центрифуге Eppendorf 5424 (Германия) (Рисунок 2.12Ж).

ДНК-баркодинг 725 образцов грацилляриид осуществляли в лаборатории лесной зоологии Французского национального института сельскохозяйственных исследований (INRA, Орлеан, Франция). Все образцы секвенировали в прямом и обратном направлениях для получения комплементарных последовательностей. Нуклеотидные последовательности анализировали с помощью секвенатора Applied Biosystems® 3100 (Applied Biosystems® Sanger, США) (Рисунок 2.123). Образцы прочих 95 минирующих насекомых секвенировали в Канадском центре ДНК-баркодинга при Гуэлфском университете (Канада), следуя стандартному протоколу (Ivanova et al., 2006).

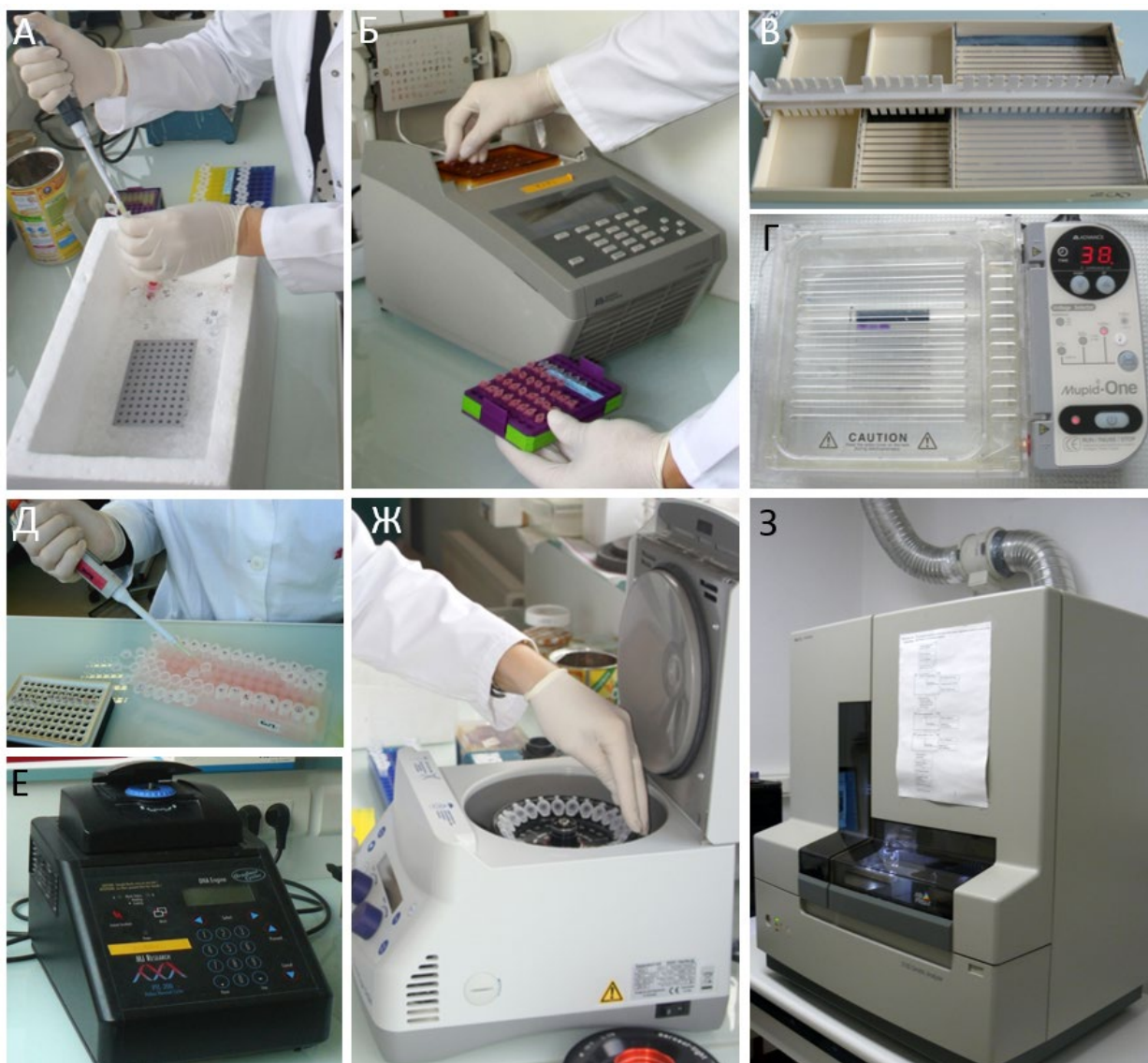


Рисунок 2.12. Молекулярно-генетический анализ минерующих насекомых, лаборатория лесной зоологии Французского национального института сельскохозяйственных исследований (ИНРА, Орлеан, Франция). А–Б – проведение реакции амплификации; В – подготовка 1,5%-го геля для электрофореза; Г – разгонка ампликонов в геле с помощью электрофореза; Д–Е – проведение реакции секвенирования; Ж – осаждение продукта секвенирования с помощью центрифугирования; З – анализ нуклеотидных последовательностей в секвенаторе (фото Н.И. Кириченко)

Электрофорограммы проверяли и редактировали в программе CodonCode Aligner V.3.7.1 (CodonCode Corporation). Результирующие сиквенсы выравняли в программе BioEdit 7.1.7 (Hall, 1999). Полученные сиквенсы не содержали псевдогенов и стоп-кодонов.

Установление видовой принадлежности образцов по их ДНК-баркодам.

Определение видовой принадлежности образцов по их ДНК-баркодам осуществляли в генетической базе BOLD (The Barcode of Life Data System) (Ratnasingham, Hebert, 2007). Эта активно развивающаяся база данных к настоящему времени хранит ДНК-баркоды почти 22 тыс. особей грацилляриид и имеет доступ к хранилищу ДНК-баркодов в генбанке NCBI (NCBI, 2019). Полученные сиквенсы сравнивали с референсными с помощью алгоритма расчета генетических дистанций между видами на платформе BOLD. Об отнесении грацилляриид к тому или иному виду судили также по принадлежности ДНК-баркодов образцов к BIN (Barcode Index Number) – уникальным числовым кодам (аналогам видов), присваиваемым каждому образцу генетической базой BOLD (Ratnasingham, Hebert, 2013). При необходимости для поиска гомологов секвенированные последовательности сравнивали с пулом данных генбанка NCBI (NCBI, 2019) с применением компьютерного алгоритма BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) (Altschul et al., 1990).

Для образцов (все были представлены гусеницами), которые не удалось определить до вида по их ДНК-баркодам (в связи с отсутствием референсных сиквенсов в BOLD или возможной новизной таксона), определяли соседей – виды с наименьшей генетической дистанцией по отношению к анализируемому образцу. Грацилляриид с неясной видовой принадлежностью относили к оперативным таксономическим единицам (OTE), обозначенным в работе sp. 1, sp. 2 и т. д.

Анализ филогенетического родства грацилляриид. Филогенетическое дерево, иллюстрирующее родство грацилляриид, собранных в Сибири и на РДВ, строили для всех секвенированных видов. Рассчитывали диапазон (min – max) внутривидовой (между особями из разных географических популяций одного вида) и межвидовой (между видами внутри каждого из подсемейств) генетической variability. Определяли величину наименьших различий между максимальной внутривидовой генетической variability и минимальной межвидовой генетической variability – ДНК-баркодинговый люфт (barcoding gap), выраженное наличие которого свидетельствует в пользу надежной детерминации видов (Meier et al., 2008).

Все деревья строили с помощью метода максимального правдоподобия (Maximum likelihood) с применением модели Кимура (Kimura 2-parameter Model) и бутстрэп-метода (Bootstrap Method) с реализацией 1000–2500 итераций. Для укоренения деревьев использовали сиквенсы различных минирующих молей, полученные при секвенировании по тем же, что и для грацилляриид, протоколам. Данные анализировали в программе MEGA 7.0.26 (Kumar et al., 2016).

2.4.2. Выявление новых для науки видов

Установление новых для науки видов грацилляриид из сборов в АЧР базировалось на применении комплексного подхода, сочетающего изучение генетических, морфологических и экологических характеристик видов. Для новых видов получали и оценивали молекулярно-генетические характеристики (внутри- и межвидовые генетические дистанции по гену COI мтДНК), исследовали морфологические характеристики бабочек (особенности рисунка передних крыльев и строения генитальных аппаратов самцов и самок), выясняли особенности биологии – определяли виды растений, на которых проходят развитие гусеницы, а также характеристики мины (Приложения 5–10).

В проблемных случаях, например, при детерминации видов рода *Phyllocnistis*, для подтверждения новизны таксонов и установления видовых различий в анализ вовлекали дополнительные гены – ядерный гистон 3 (H3) и ген рибосомальной ДНК 28S. Эти более консервативные, чем COI мтДНК, гены используются в качестве диагностических маркеров при работе с трудными таксономическими комплексами насекомых (Lopez-Vaamonde et al., 2001). Для секвенирования гена гистона 3 (длина фрагмента 328 п. н.) использовали праймеры H3F (5' ATG GCT CGT ACC AAG CAG ACG GC '3) и H3R (5' ATA TCC TTG GGC ATG ATG GTG AC '3) (Colgan et al., 1998), для секвенирования гена 28S рДНК (940 п. н.) – праймеры D1F (5' ACC CGC TGA ATT TAA GCA TAT '3) и D3R (5' TAG TTC ACC ATCTTT CGG GTC '3) (Kirichenko et al., 2016). Амплификацию проводили в ходе 40 термических циклов: 1 мин при 94 °С, 1 мин при 45 °С, 1 мин при 65 °С (для гена гистона 3) и 30 следующих циклов: 45 с при 94 °С, 50 с при 57 °С, 1 мин при 72 °С (для 28S) (Lopez-Vaamonde et al., 2001).

Для исключения влияния эндосимбиотических организмов на проявление высоких межвидовых генетических различий у видов рода *Phyllocnistis* проводили тест на наличие фрагментов генома бактерий родов *Wolbachia* и *Rickettsia* (Rickettsiaceae) в геномах молей. У случайно отобранных 14 образцов свидиновых молей рода *Phyllocnistis*, представленных разными географическими популяциями (из Сибири, Китая, Японии), которые предварительно подвергались ДНК-баркодингу, амплифицировали 2 гена вольбахий и риккетсий – *wsp* и *fbpA*. ПЦР проводилась по стандартным протоколам (Baldo et al., 2006; Kodandaramaiah et al., 2013) с использованием 3 наборов праймеров: (1) *wsp*specF (5' CAT ACC TAT TCG AAG GGA TAG 3'), *wsp*specR (5' AGC TTC GAG TGA AAC CAA TTC 3') для амплификации фрагмента гена *wsp* (438 п. н.); (2) *wsp*81F (5' TGG TCCA ATAA GTGA TGA AGA AAC 3'), *wsp*691R (5' AAA ATT AAA CGC TAC TCCA 3') для амплификации фрагмента гена *wsp* (600 п. н.); (3) *fbpA*-F1 (5' GCT GCT CCR CTT GGY WTG AT 3'), *fbpA*-R1 (5' CCR CCA GAR AAA AYY ACT AT TC 3 ') для амплификации гена *fbpA* (429 п. н.).

Для разделения фрагментов ДНК по их длине и, соответственно, для диагностики фрагментов генов бактерий в геноме хозяина осуществляли электрофорез (см. раздел 2.4.1). После экспозиции в водном растворе бромида этидия (EtBr) гель с разгонкой ампликонов визуализировали в источнике ультрафиолетового света и фотографировали с использованием системы изображений IP-010.SD (Vilber Lourmat, Франция). Присутствие амплифицированного трансгенного элемента в геле служило свидетельством инфицирования образца моли бактериями рода *Wolbachia* или родственными видами паразитов сем. Rickettsiaceae.

Молекулярно-генетические анализы выполнены во Французском национальном сельскохозяйственном институте (INRA, Орлеан, Франция).

2.4.3. Разработка молекулярно-генетических библиотек грацилляриид

Результаты молекулярно-генетической диагностики грацилляриид АЧР с наработкой большого пула генетических данных (> 1000 ДНК-баркодов) послужили основой для создания референсных молекулярно-генетических библиотек (синоним – ДНК-библиотеки) (Кириченко и др., 2019б).

Молекулярно-генетические библиотеки представляют собой электронные базы данных, хранящие ДНК-баркоды – фрагменты гена COI мтДНК, прочитанные с помощью праймеров LCO1490 и HC02198, и оригинальные электроферограммы (при необходимости – секвенированные фрагменты прочих генов), биогеографическую информацию секвенированного образца, карту места сбора полевых образцов, фотоматериал (фотографии биотопа и ваучера – образца, ткани которого использовались для ДНК-анализа).

Разработка библиотек (и их последующее хранение) выполнялась на платформе международной генетической базы BOLD (Barcode of Life Database, <http://www.boldsystems.org>) – современном прогрессивно развивающемся ресурсе с большим числом функциональных возможностей и встроенными алгоритмами анализа молекулярно-генетических данных (Ratnasingham, Hebert, 2007). Библиотека, содержащая профили ваучеров, создавалась согласно пользовательской инструкции BOLD (BOLD Handbook..., 2020). Каждой библиотеке присваивалось название с кратким описанием решаемых задач. В библиотеках создавались профили для планируемого числа образцов. Сбор необходимых данных для заполнения профилей был синхронизирован с этапами отбора образцов, пробоподготовки и секвенирования (Рисунок 2.13).

При отборе образцов для ДНК-баркодинга в созданный профиль ваучера в генетической базе BOLD вносили таксономические данные вида (при невозможности его диагностирования указывался род), информацию о месте, времени, методе сбора, виде кормового растения с указанием идентификационного номера и места хранения ваучера. Координаты сборов переводили в десятичные величины для построения карты при оформлении профиля.

На этапе пробоподготовки (до момента отбора фрагментов тканей для выделения ДНК) проводилась макрофотосъемка ваучера (Рисунок 2.13) с акцентом на морфологические характеристики образца и указанием размерной шкалы. Полученные фотоснимки, включая сделанные ранее в биотопе сбора образца, размещали в соответствующий профиль. Фотосъемку в природе и лаборатории проводили с использованием различных подходов (см. раздел 2.3.2).

После ДНК-баркодирования проанализированные сиквенсы и оригинальные электроферогаммы размещали в соответствующие профили. На этом же этапе уточняли таксономию вида (по результатам ДНК-баркодинга) и при необходимости вносили исправления в профили.



Рисунок 2.13. Принцип организации работы при составлении молекулярно-генетических библиотек на базе генетической платформы BOLD, <http://www.boldsystems.org> (составлено Н.И. Кириченко)

После публикации молекулярно-генетических данных в открытой печати молекулярно-генетические библиотеки, хранящие эти данные, регистрировали в генбанке (NCBI, 2019) с получением адреса DOI и предоставлением открытого доступа всем интернет-пользователям.

2.5. Изучение закономерностей распространения грацилляриид в азиатской части России

2.5.1. Анализ региональных таксономических комплексов

Для подтверждения новизны региональных находок грацилляриид в оригинальных сборах, выполненных в регионах АЧР в 2005–2019 гг., анализировали сведения о распространении представителей семейства, полученные из литературных источников (Кузнецов, 1960, 1979а, 1979б, 1981, 1999; Томилова, 1962, 1973; Ермолаев 1977, 1979а, 1979б, 1981а, 1981б, 1981в, 1982, 1984, 1986а, 1986б, 1987а, 1987б, 1987в, 1987г, 1988, 1993; Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Баранник, 1981; Норейка, 1997; Яновский, 1996, 2003а; Кузнецов, Барышникова, 1998, 2001; Тарасова и др., 2004; Барышникова, Дубатолов, 2007, 2016; Барышникова, 2008, 2016; Дубатолов, 2013; Baryshnikova, 2014; Аникин и др., 2016; Чурсина и др., 2016; Князев и др., 2018). Виды из оригинальных сборов, сведения о распространении которых для отдельных регионов Сибири или РДВ в литературе отсутствовали, считали для анализируемого региона региональными находками.

Аналогичным образом устанавливали новизну собранных видов грацилляриид для Сибири, РДВ и для страны в целом. При анализе порегиональных данных по видовому разнообразию грацилляриид территориальная разбивка Сибири и РДВ была принята в соответствии с административным делением на субъекты РФ – области, края, республики и автономные округа (Конституция Российской Федерации, 2001).

Данные представляли в виде матриц по распространению грацилляриид в административных регионах Сибири и РДВ, в которых отмечали: 1) новые для регионов виды, установленные по оригинальным сборам, 2) виды, известные из литературных источников, нахождение которых в регионах было подтверждено выполненными сборами, и 3) виды, известные в регионах исключительно по литературе. Полученные матрицы послужили основой для анализа региональных таксономических комплексов грацилляриид – оценки таксономического разнообразия грацилляриид в регионах и оценки степени изученности региональных фаун.

2.5.2. Хорологический анализ

Ареалы грацилляриид характеризовали по долготным и широтным составляющим, в соответствии с принципами и терминами, предложенными в работах А.Ф. Емельянова (1974), К.Б. Городкова (1984, 1992) и М.Г. Сергеева (1986). Источником информации для классификации ареалов грацилляриид в АЧР послужили собственные данные автора о распространении видов, а также современные региональные фаунистические сводки по грацилляриидам (Барышникова, 2008, 2016; J. De Prins, W. De Prins, 2019). Компильтивный список глобального распространения грацилляриид, встречающихся в АЧР, см. в Приложении 11.

Выделяли следующие долготные группы ареалов: 1) СК – субкосмополитическую (включает виды, имеющие распространение в трех и более биогеографических зонах); 2) ПИ – палеаркто-индомалайскую (включает виды, распространенные в 2 биогеографических зонах – Палеарктической, включающей большую часть Евразии и Северной Африки, и Индомалайской, или Ориентальной, включающей Южную и Юго-Восточную Азию); 3) Г – голарктическую (в ее состав входят виды, распространенные в пределах Голарктики – биогеографического региона, охватывающего большую часть Северного полушария); 4) СА – сиби́ро-американскую (включает виды, имеющие распространение в Сибири и в Северной Америке); 5) ТрЕА – трансевразиатскую (включает виды, распространенные по всей Евразии); 6) ЗЦП – западно-центральнопалеарктическую (учитывает виды, широко распространенные от берегов Атлантического океана, проникающие в Северную Африку и заходящие в Сибирь вплоть до восточных границ Забайкалья и Якутии); 7) ЕС – евро-сибирскую (включает виды, представленные в Европе и проникающие на восток до восточных границ Забайкалья и Якутии); 8) ЦП – центральнопалеарктическую (виды этой группы имеют распространение в Центральной Палеарктике – в Западной и Восточной Сибири, с возможным проникновением в Среднюю Азию); 9) ЦВП – центрально-восточнопалеарктическую (включает виды, распространенные на Востоке Палеарктики, на западе – до Уральских гор); 10) ВП – восточнопалеарктическую (виды этой группы распространены от Забайкалья до берегов Тихого океана); 11) ВА – восточноазиатскую (в отличие

от видов восточнопалеарктической группы, виды данной группы проникают в теплые широты азиатского континента – заходят в Индомалайскую зону). Виды – условные эндемики Сибири и РДВ, ареалы которых известны по единичным точкам, как правило, на юге макрорегионов, относили к С – сибирской и ДВ – дальневосточной группам ареалов соответственно.

По широтной составляющей выделяли следующие группы ареалов: 1) арктобореальную (включает виды, распространенные в бореальной зоне, приуроченные к высокогорным местообитаниям); 2) арктотемператную (включает виды, распространенные от тундры до лесостепи, с проникновением в горы); 3) бореальную (объединяет виды, распространенные в зоне бореальных лесов и проникающие в лесостепь); 4) температную (сюда входят виды, распространенные в умеренной зоне Палеарктики – бореальной и лесостепной зонах); 5) температно-субтропическую (включает виды, распространенные от зоны бореальных лесов до субтропических); 6) суббореальную (учитывает виды, распространенные в сибирской подтайге и лесостепи с проникновением в горы, до зоны широколиственных лесов); 7) суббореально-субтропическую (включает виды, распространенные в лесостепи с проникновением в зону субтропиков); 8) субтропико-тропическую (объединяет виды, распространенные в субтропиках с заходом в тропическую зону; в качестве исключения в эту группу выделен один вид – *Aristaea bathracma* (Meugick), встречающийся в АЧР на травянистых растениях) и 9) полизональную (включает виды, распространенные в нескольких широтных зонах – от лесотундры до тропиков и толерантные к широкому диапазону температур и влажности).

Долготные группы ареалов грацилляриид анализировали в градиенте запад – восток (и при условном ранжировании ареалов от масштабных, покрывающих несколько биогеографических зон, к региональным), широтные – с севера на юг.

2.5.3. Выявление зоогеографических рубежей

Анализ регионального сходства фаун грацилляриид проводили только для тех регионов Сибири и РДВ, для которых имеются наиболее полные сведения о богатстве фауны этой группы. Из анализа исключали все северные сибирские и дальневосточные регионы выше 56° с. ш. в связи с отрывочными сведениями

о региональном составе фауны грацилляриид или же в связи с их отсутствием. Смежные регионы, имеющие географическую и биоценотическую близость, для анализа объединяли в одну группу. Таким образом, в Сибири видовой состав грацилляриид анализировали для следующих регионов или групп регионов: 1) Омской обл. (ОмО), 2) Новосибирской, Кемеровской обл. и Алтайского края вместе взятых (группа регионов условно обозначена как НовО), 3) Красноярского края и Респ. Хакасия (КрК), 4) Иркутской обл. (ИркО), 5) Респ. Бурятия и Забайкальского края (ЗабК). На РДВ в анализ были включены: 1) Амурская обл., 2) Хабаровский край, 3) Приморский край и 4) Сахалинская обл. (о. Сахалин).

Для анализа региональных фаун рассчитывали матрицы сходства регионов по видовому составу грацилляриид с использованием коэффициентов Чекановского – Съёренса (K_s) и Кульчинского (K_k): $K_s=2 \times C / (A+B)$, $K_k=C / 2 \times (1/A+1/B)$, где C – число видов, общих для сравниваемых списков; A , B – число видов в каждом списке (Песенко, 1982; Magurran, 2004). Коэффициент Чекановского – Съёренса является эквивалентной мерой сходства, коэффициент Кульчинского относят к неэквивалентным мерам сходства с усредненными мерами включения, менее чувствительным к различиям в объеме выборок. Оба коэффициента принимают значение в диапазоне от 0 до 1. Полученные матрицы сходства регионов, рассчитанные с использованием этих коэффициентов, анализировали с помощью кластерного анализа с применением метода ближайшего соседа (Single-linkage clustering) (P. Legendre, L. Legendre, 1998) и многомерного шкалирования с использованием стандартной конфигурации Гуттмана – Линго (standard Guttman – Lingoes) (Дэйвисон, 1988). При проведении кластеризации порегиональных выборок, полученных на основе расчета коэффициентов Чекановского – Съёренса и Кульчинского, сравниваемые регионы ранжировали в соответствии с их географическим положением (с запада на восток).

Для установления зоогеографических рубежей в АЧР проведена оценка потери в составе региональных фаун грацилляриид западных видов и внедрения в их состав видов восточного генеза. Данные анализировали в 2 вариантах: с запада на восток и с востока на запад. Из анализа исключали виды, ареалы которых в АЧР изучены крайне слабо. Среди них новые для науки виды, описанные по находкам из Красноярского края (*Phyllonorycter ivani* Kirichenko,

Triberti, Lopez-Vaamonde, *Phyllocnistis verae* Kirichenko, Triberti, Lopez-Vaamonde), а также вид восточного происхождения, известный по недавней единичной находке на юге этого региона (*Phyllocnistis gracilistylella* Kobayashi, Jinbo, Hirowatari).

Оценку рубежей смены фаун проводили согласно общепринятой методике (Стебаев, Сергеев, 1983; Сергеев, 1988). Для каждого из 2 градиентов (запад – восток и восток – запад) рассчитывалась эффективность рубежей, выраженная отношением числа видов, ареалы которых не пересекают рубеж при продвижении в том или ином направлении, к числу видов, встречающихся по ту же сторону рубежа (в %). Мощность рубежа выражалась числом видов, не пересекающих этот рубеж. Результаты отображали на схемах, на которых с помощью стрелок отмечали эффективность рубежей (угол наклона стрелки равен эффективности рубежа) в градиенте запад – восток и восток – запад, выполненных в графическом приложении Microsoft Office Publisher 2007.

2.5.4. Анализ сходства фаун

Для оценки сходства фауны грацилляриид Сибири и РДВ проводили сравнительный анализ с фауной соседних регионов или стран. Тестировали предположение о том, что (1) фауна сем. Gracillariidae Сибири ближе к таковой ЕЧР, чем к фауне грацилляриид РДВ, и что (2) фауна грацилляриид РДВ имеет большее сходство с таковой Японии в сравнении с видовым составом грацилляриид Сибири и ЕЧР вместе взятых.

В качестве внешних территорий, с которыми сравнивали фауну грацилляриид Сибири, были взяты соседние макрорегионы – ЕЧР и РДВ. Первый, представленный в большей степени данными по фауне грацилляриид из Европейского Центрального и Средне-Волжского регионов страны, имеет более схожие природные условия с Сибирью, тогда так условия РДВ (особенно южных территорий Приморского края, наиболее изученных) с сибирскими контрастируют. Видовой список грацилляриид РДВ сравнивали с таковым Японии и фаунистическими списками грацилляриид Сибири и ЕЧР. Включение в сравнительный анализ фауны грацилляриид РДВ данных по Японии обосновывается географической близостью этих регионов (и, как следствие, сходством климатических условий соседствующих территорий),

а также изученностью фауны грацилляриид Японии в сравнении с другими восточноазиатскими странами (северо-восточным Китаем и Северной Кореей), граничащими с РДВ. В отличие от Китая и КНДР, где сведения о фауне грацилляриид отрывочные (Китай) или практически отсутствуют (КНДР), фауна грацилляриид Японии – наиболее изученная в Восточной Азии и к настоящему времени насчитывает 236 видов (J. De Prins, W. De Prins, 2019). Видовое разнообразие грацилляриид РДВ сравнивали с таковым в Сибири и ЕЧР вместе взятым (учитывая их значительное (> 50 %) сходство).

Для анализа использовали скомпилированные фаунистические списки грацилляриид Сибири и РДВ (см. раздел 2.3.3). Сведения по видовому составу фауны грацилляриид ЕЧР и Японии были получены из ранее опубликованных сводок (Kumata, 1963a; Барышникова, 2008, 2016; Liu et al. 2018; J. De Prins, W. De Prins, 2019), включая наши недавние работы (Аникин и др., 2016; Князев и др., 2018; Акулов и др., 2018; Kirichenko et al., 2018b).

Фаунистические списки сравнивали с помощью коэффициента сходства Кульчинского; сходства фаун отображали на диаграмме Эйлера – Венна (Magurran, 2004). Расчеты проводили в приложении STATISTICA 12.6 (Stat Soft. Inc., USA).

2.6. Изучение трофических связей грацилляриид

2.6.1. Определение растений-хозяев

Выявление кормовых связей грацилляриид осуществлялось по результатам сборов гусениц и куколок из листовых мин на древесных и травянистых растениях в Сибири и на РДВ. Это являлось прямым доказательством возможности развития грацилляриид на тех или иных видах растений в изучаемых регионах.

В Сибири и на РДВ поиск мин с особями молей осуществляли преимущественно на древесных растениях (пример листовых мин см. в Приложении 12). Дополнительно при исследовании трофических комплексов гусеницы и/или куколки отдельных видов молей-пестрянок были также собраны в листовых минах на травянистых растениях сем. Fabaceae. Обследованию подвергались покрытосеменные и голосеменные растения. В исследованиях в Сибири в совокупности они были представлены 137 видами из 47 родов,

20 семейств (Adoxaceae, Berberidaceae, Betulaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Cornaceae, Cupressaceae, Elaeagnaceae, Ericaceae, Fabaceae, Fagaceae, Grossulariaceae, Malvaceae, Oleaceae, Pinaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Salicaceae, Sapindaceae, Ulmaceae) и 16 порядков. Растения этих семейств имеют естественное распространение в Сибири и используются для озеленения населенных пунктов (Коропачинский, Встовская, 2012). Исключения составляют представители 9 родов: *Euonymus* (Celastraceae), *Cytisus* (Fabaceae), *Fraxinus* и *Syringa* (Oleaceae), *Amelanchier*, *Physocarpus*, *Prunus*, *Pyrus* (Rosaceae), *Acer* (Sapindaceae), имеющие чужеродное для Сибири происхождение и не имеющие таксономических связей с сибирской арборифлорой на уровне рода, а также чужеродные растения *Acer* (Sapindaceae), *Fraxinus* и *Syringa* (Oleaceae), не имеющие родства с местными для Сибири растениями на уровне соответствующих семейств.

На РДВ обследовали растения из 124 видов, 50 родов, 23 семейств (Adoxaceae, Araliaceae, Berberidaceae, Betulaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Cornaceae, Cupressaceae, Elaeagnaceae, Ericaceae, Fabaceae, Fagaceae, Grossulariaceae, Juglandaceae, Malvaceae, Oleaceae, Pinaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Salicaceae, Sapindaceae, Ulmaceae, Vitaceae) и 17 порядков, составляющих местную флору РДВ (Коропачинский, Встовская, 2012), кроме *Amelanchier* (чужеродный род для РДВ).

Видовую принадлежность местных и чужеродных древесных растений, произрастающих в ботанических садах в Сибири и на РДВ, устанавливали согласно архивным реестрам посадок с подтверждением видовой принадлежности образцов ботаниками и дендрологами соответствующих ботанических садов и дендрариев. При необходимости обращались к определительным таблицам (Коропачинский, Встовская, 2012; Флора СССР, 1936; Флора Сибири, 1988а, 1988б, 1994).

Сведения о трофической специализации грацилляриид уточняли по литературным источникам (Гусев, Римский-Корсаков, 1951; Вредители леса, 1955; Томилова, 1962, 1973; Kumata, 1963а; Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Баранник, 1981; Гусев, 1984, 1989, 1990; Норейка, 1997; Яновский, 1996, 2003а, 2003б; Кузнецов, Барышникова, 1998; Тарасова и др., 2004; Барышникова, 2008, 2016; Дубатолов, 2013; Baryshnikova, 2014; Аникин и др., 2016; Kim, Byun 2017; Князев и др., 2018) и по научным электронным ресурсам по минирующим насекомым (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Edmunds, 2019; Ellis, 2019).

На основе оригинальных данных и сведений из литературы был составлен компилятивный список кормовых растений грацилляриид АЧР (Приложение 11). Отдельно для Сибири и РДВ рассчитывали долю видов грацилляриид, развивающихся на растениях тех или иных семейств и порядков, от всего числа видов молей макрорегиональной фауны; проанализированы семейства растений, служащих кормом для наибольшего числа видов грацилляриид.

По трофической специализации грацилляриид разделяли на 3 группы: монофаги (развиваются на растениях одного вида или одного ботанического рода), олигофаги (на растениях одного семейства) и полифаги (на растениях из разных семейств и порядков) (Hering, 1951). Новые трофические связи грацилляриид с неместными видами древесных растений, установленные в ходе полевых сборов в Сибири и на РДВ, даны в виде таблиц с указанием вида моли, установившей новую трофическую ассоциацию, вида нового кормового растения, места и даты находки, естественного региона произрастания растения и списка привычных для данного вида моли кормовых растений в Сибири или на РДВ соответственно.

Дополнительно в Сибири и на РДВ фиксировали случаи повышения численности минирующих грацилляриид по достижению степени повреждения (дефолиации) растений: средней (25–49 % поврежденных листьев на деревьях, в нашем случае – листьев с минами), сильной (50–75 %), сплошной (> 75 %) (Приказ..., 2017). Оценка базировалась на осмотре минимум 20 экземпляров растений в пункте изучения. О степени повреждения растений судили исходя из соотношения поврежденных и целых листьев при осмотре 4 ветвей на уровне 2 м от основания ствола дерева с 4 сторон света. Кустарники и молодые деревца высотой до 2 м обследовались полностью.

Дополнительно анализировали литературные источники для поиска сведений о вредоносных и инвазивных видах грацилляриид в Сибири и на РДВ (список работ см. в разделе 2.3.3), в том числе видах, имеющих распространение в Сибири и на РДВ и известных в качестве вредителей и инвайдеров за пределами этих макрорегионов (Вредители леса, 1955; Верещагина и др., 1968; Кузнецов, 1999; Maier et al., 2001; Šefrová, 2001, 2002, 2003; Šefrová, Laštůvka, 2005; Крюкова, 2004; Noreika, Smaliukas, 2005; Гниненко, Козлова, 2006; Бондаренко, 2008; Селиховкин,

2010; Селиховкин и др., 2012; Крыжановский, 2013; Агрэкологический атлас России и сопредельных стран..., 2019).

2.6.2. Анализ трофических связей на макрорегиональном уровне

Для грацилляриид, имеющих распространение в Сибири и на РДВ, были построены и проанализированы трофические матрицы по видовому составу грацилляриид и таксонам кормовых растений с условной кодировкой: 1 – есть трофическая связь, 0 – нет трофической связи. На основе анализов трофических матриц строили диаграммы трофических взаимодействий с указанием кормовых растений (их родов и семейств) на нижнем уровне и видов грацилляриид на верхнем уровне, с оптимизацией (ранжированием) – автоматическим подбором размещения таксонов растений и насекомых на соответствующих уровнях с минимальным наложением связей. Рассчитывали усредненный показатель широты трофической специализации (ШТС) (Generality) отдельно для Сибири и РДВ, который принимал значение 1 и выше (1 – высокая степень специализации по отношению к кормовому объекту, > 1 – тенденция к генерализации). ШТС отдельно анализировали для семейств растений (Rosaceae, Betulaceae, Salicaceae, Fabaceae), с которыми у грацилляриид отмечаются наиболее комплексные трофические связи. Сравнение регионов по ШТС с учетом как всех трофических взаимодействий грацилляриид, так и отдельно их связей с растениями вышеуказанных семейств осуществляли с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни (Mann, Whitney, 1947) с пороговым уровнем значимости $p < 0,05$. Построение диаграмм и сравнительный анализ осуществлялись с применением языка программирования R 3.6.1 (GNU GPL v2, R Core Team, USA) (Ihaka, Gentleman, 1996).

Для оценки полноты освоенности грацилляриидами арборифлоры Сибири и РДВ был проведен комплексный анализ таксономического состава арборифлоры этих 2 макрорегионов с учетом всех местных и, по возможности, интродуцированных видов древесных растений, а также проанализированы трофические взаимодействия с ними у грацилляриид. С этой целью для Сибири и РДВ был скомпилирован максимально полный список древесных растений,

имеющих распространение в этих макрорегионах (Коропачинский, Встовская, 2012). Учитывали как покрытосеменные, так и голосеменные растения. Принимались во внимание роды и семейства растений с жизненными формами кустарник и дерево. Полукустарники, кустарнички и одревесневающие лианы в расчет не брались, за редким исключением тех, на которых грациллярииды в Сибири и на РДВ встречаются: полукустарник *Vaccinium* (Сибирь, РДВ), одревесневающие лианы *Schisandra*, *Vitis* и *Wisteria* (РДВ). Также не брались в расчет травянистые растения, что вызвано незначительной представленностью на них молей-пестрянок и их малой изученностью на травянистых растениях в АЧР в целом. Для Сибири и РДВ строили круговые диаграммы, включающие все роды древесных растений, известных в местной арборифлоре, с учетом трофических связей грацилляриид. Случаи ксенофагии – редкого явления случайного минирования листьев филогенетически дальних растений, – как правило, заканчивающиеся гибелью минеров (Hering, 1951), учтены не были (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019). Рассчитывали долю (в %) родов и семейств древесных растений, с которыми у грацилляриид в Сибири или на РДВ трофические связи установлены, от таксономического богатства макрорегиональной арборифлоры, предварительно исключив из расчетов древесные растения, с которыми у грацилляриид трофических связей нет (или науке они пока неизвестны).

Сибирь и РДВ сравнивали по степени населенности местной арборифлоры грацилляриидами, принимая во внимание жизненную форму растений (кустарник, дерево). Анализ данных проводили в 2 вариантах – с учетом всех родов древесных растений, освоенных грацилляриидами в макрорегионах (вариант расчета I), и с учетом родов растений, являющихся общими для Сибири и РДВ (вариант расчета II). В каждом варианте оценивали значимость взаимодействия анализируемых факторов. Расчеты проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA) (Боровиков, 2003).

Рассчитывали средневзвешенные значения для категориальных признаков – освоенность местной арборифлоры грацилляриидами, наличие трофических связей у грацилляриид с растениями жизненных форм кустарник и дерево в Сибири и на РДВ, учитывая все роды древесных растений в макрорегионах и принимая

во внимание только общие для макрорегионов роды древесных растений. На основании полученных величин строили диаграммы с доверительными интервалами, $p < 0,05$. Исследованные признаки изменяются в диапазоне от 0 (нет освоенных древесных растений) до 1 (все древесные растения макрорегиональной арборифлоры освоены); жизненные формы древесных растений – от 0 (только кустарники) до 1 (только деревья). Для каждого случая рассчитывались лямбда Уилкса и критерий Фишера (F) (Боровиков, 2003). Расчеты осуществляли в программном приложении STATISTICA 12.6 (Stat Soft. Inc., USA).

2.6.3. Разработка электронного аннотированного каталога минирующих насекомых Сибири на основе трофических связей видов

Основой для разработки электронного аннотированного каталога минирующих насекомых послужили многочисленные полевые исследования, выполненные в Сибири в 2005–2019 гг. и охватившие всю экологическую группу минирующих насекомых (минирующих представителей из четырех отрядов – Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera), по которым были составлены сводки для Сибири (Акулов и др., 2018; Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а). С целью уточнения сведений о распространении минирующих насекомых в Сибири и за ее пределами, трофических связях, особенностях развития, фенологии было проработано более 300 литературных источников (список источников см. Кириченко, 2020).

Разработанный электронный ресурс совмещает функцию регулярно обновляемого справочника – обобщает сведения о биологии, экологии, географии, данные о вреде и инвазиях для 215 видов минирующих насекомых и обеспечивает быстрый и точный поиск таксонов минирующих насекомых для их предварительной диагностики по типу повреждения (минам) и трофическим связям с древесными растениями в Сибири. Для входа на сайт (<http://leafminerssiberia.ru/>) требуется авторизация на главной странице с использованием временного логина: visitor-LM и пароля: jFFjrL. В меню содержится 8 разделов: «Главная», «Новости», «Введение», «Растения», «Минеры», «Литература», «Контакты», «Карта сайта» с информацией по каждому разделу (Рисунок 2.14). Помимо вертикальных связей

для входа в соответствующие разделы через функционал меню, для основных разделов – «Новости», «Введение», «Растения» и «Минеры» – разработаны горизонтальные соединения (Рисунок 2.14). Последнее требовалось для организации материалов сайта в качестве определителя и справочного пособия.

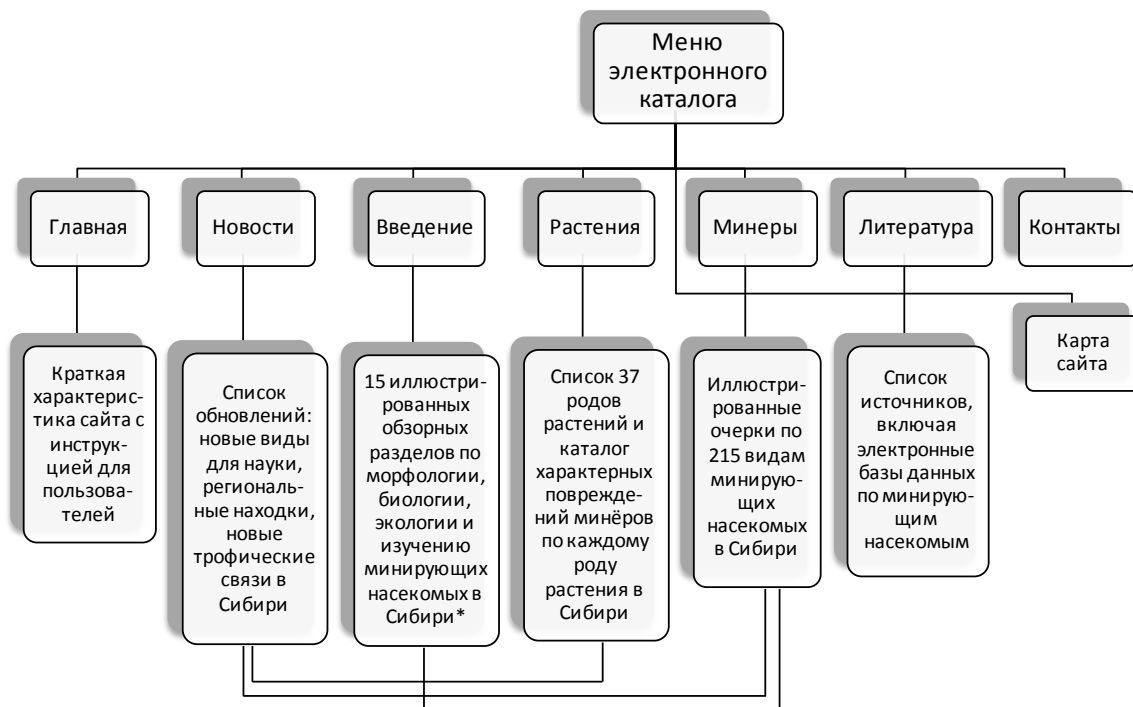


Рисунок 2.14. Блок-схема устройства электронного аннотированного каталога минирующих насекомых Сибири. *Обзорные разделы во «Введении»: 1) Фауна минирующих насекомых (Lepidoptera, Diptera, Coleoptera, Hymenoptera); 2) Трофическая специализация; 3) Расположение мин на разных органах растений; 4) Место откладки яиц; 5) Продолжительность пребывания в мине; 6) Положение мин на поверхности листьев; 7) Залегание мин в тканях листьев; 8) Форма мин; 9) Экскременты; 10) Отверстия в минах; 11) Личинки; 12) Куколки; 13) Хозяйственное значение минеров; 14) Из истории изучения минеров в Европе и России; 15) Сбор, обработка и хранение материала (по: Кириченко, 2020)

Разделы «Растения» и «Минеры» выполнены в виде программных каталогов с перекрестными ссылками. По роду растения из списка в разделе «Растения» и каталогу иллюстраций повреждений можно установить искомым таксон минера, кликнув на соответствующую ссылку, которая откроет содержание профиля вида из раздела «Минеры». Для пояснения диагностических характеристик мин, особенностей фенологии и т. п. раздел «Минеры» имеет связь с соответствующими разделами во «Введении», где даны все определения и характеристики.

В свою очередь, обзорные разделы во «Введении» имеют ссылки на раздел «Минеры» для иллюстрации тех или иных примеров минирующих представителей в Сибири. Раздел «Новости» имеет связи с разделами «Введение», «Растения» и «Минеры», что позволяет отслеживать недавние обновления – локального (сведения о новых находках видов минеров в сибирских регионах, новых трофических связях в Сибири) и глобального характера (таксономические изменения – переописания видов, синонимизацию, описание новых для науки видов из Сибири и т. п.).

Номенклатура насекомых составлена в соответствии с последними сведениями во всемирных базах данных и каталогах (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019; Барышникова, 2008, 2016). Электронный каталог проиллюстрирован оригинальным фотоматериалом (более 1000 макроснимков мин, личинок и куколок, сделанных в природе и при микроскопировании в лаборатории). Общий объем сайта составляет 334 мегабайта графической информации и около 62 авторских листов текстовой информации.

Для создания сайта использовалась модульная архитектура веб-сервера Apache2, обеспечивающая гибкость настройки программного обеспечения, и открытые форматы представления данных и протоколов передачи (APACHE, 2019). Для интеграции материалов энциклопедии в единое информационное пространство использована технология клиент-сервер, обеспечивающая масштабируемость, надежность и безопасность функционирования (Коржов, 2019). Электронный ресурс зарегистрирован в АО «Региональный Сетевой Информационный Центр» – на портале крупнейшего в России провайдера и регистратора доменных имен (RU-CENTER, 2019). Для поддержки DNS размещаемого домена в RU-CENTER приобретена услуга клиентской поддержки DNS и настроено перенаправление трафика в дата-центр СФУ, на выделенном сервере которого размещены для хранения все материалы энциклопедии. Размещение сайта на виртуальном сервере дает следующие преимущества: сайт имеет уникальный IP-адрес с возможностью самостоятельного управления настройками; веб-сервис не ограничен потреблением мощностей сервера и не пострадает в случае вирусной атаки на другой онлайн-ресурс, хранящийся на сервере организации.

Сайт управляется с помощью системы CMS Joomla (IBM Developer, 2019). Все материалы электронной энциклопедии являются объектами авторского права разработчика (Н.И. Кириченко) и организаций, в которых разрабатывался электронный ресурс (ИЛ СО РАН и СФУ). Системное управление сайтом выполняется при технической поддержке кафедры информационных технологий и математического моделирования СФУ.

2.7. Анализ закономерностей освоения интродуцированных древесных растений местными насекомыми-филлофагами в ботанических садах Азии и Европы

2.7.1. Ботанические сады, охваченные исследованиями

Исследования закономерностей освоения чужеродных (интродуцированных) древесных растений комплексом местных филлофагов проводили в 6 ботанических садах и дендрариях АЧР в 2008–2010 и 2013 г. (Таблица 2.2).

Наиболее подробные исследования были выполнены на базе Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (Новосибирск). Основанный в 1946 г., это крупнейший интродукционный центр за Уралом, в котором на площади около 1000 га произрастает 566 видов, подвидов и культурных сортов древесных растений, происходящих из различных биогеографических регионов (Коропачинский, Встовская, 2012).

Ботанический сад расположен в лесопарковой зоне. Коллекции растений, в которых также имеются представители сибирской арборифлоры, здесь сформированы в виде биогрупп по таксономическому родству, что делает этот сад уникальным полигоном для изучения становления новых трофических связей насекомых и исследования предпосылок их инвазий.

Для исключения воздействия географического фактора исследования проводили в сравнительном аспекте: оценивали заселение растений-интродуцентов комплексом местных насекомых в Азии и Европе. Последняя в работе была представлена коллекциями древесных растений 2 крупных ботанических садов Швейцарии (Таблица 2.2).

Таблица 2.2. Азиатские и европейские ботанические сады, вовлеченные в исследования: сроки учетов, виды и модельные пары древесных растений и экологические группы насекомых (Kirichenko et al., 2013, с изменениями)

№	Ботанические сады	Расположение (широта; долгота)	Месяц, год	Число видов растений: местных неместных	Число модельных пар растений	Группы насекомых ¹	
Россия (азиатская часть)							
1	Дендрарий ИЛ СО РАН, Красноярск	55°59'11N; 92°45'54E	VI.2009	3 5	5	М	
			VIII.2009	4 7	7	М, Г	
2	Стационар «Погорельский бор» ИЛ СО РАН, Красноярск	56°22'06N; 92°57'10E	VI.2009	5 5	7	М	
			VIII.2009	2 5	4	М, Г	
3	Биологическая станция «Караульная», Красноярск	55°58'06N; 92°37'00E	VI.2009	3 3	3	М	
4	Сибирский бот. сад Томского гос. ун-та, Томск	56°27'14N; 84°59'43E	VI.2009	7 10	10	М	
5	* ЦСБС СО РАН, Новосибирск	54°49'10N; 83°06'10E	VI.2009	10 26	26	М	
			VIII.2009	13 29	29	М, Г	
			VIII.2013	34 116	—**	М	
6	* Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН, с. Горнотаежное	43°41'21N; 132°09'22E	VII.2010	24 27	27	М, Г	
Швейцария							
7	Ботанический сад Женевы, Женева	46°13'36N; 6°08'48E	IX.2008	6 7	7	М	
			VI.2009	9 9	9	М, Г	
			IX.2009	8 12	12	М	
8	* Ботанический сад Обон, Обон	46°30'41N; 6°22'03E	IX.2008	17 33	33	М	
			VI.2009	18 50	50	М, Г	
			IX.2009	19 52	52	М	
ИТОГО²:		Сибирь	VI.2009	16 51	51	М	
			VIII.2009	14 40	40	М, Г	
			VII.2010	24 27	—**	М	
			РДВ	VII.2010	24 27	27	М
			Швейцария	IX.2008	25 40	40	М
				VI.2009	21 59	59	М, Г
				IX.2009	25 61	64	М

*Крупнейшие ботанические сады Сибири, РДВ и Швейцарии по числу видов древесных растений. ¹М – минирующие насекомые, Г – грызущие насекомые. ²ИТОГО: сумма числа исследованных видов растений, рассчитанная для Сибири, РДВ и Швейцарии, меньше величины прямого суммирования данных в столбце в связи с тем, что одни и те же виды растений, вовлеченные в исследования в разных ботанических садах, учитывались как 1 вид. **В 2013 г. в ЦСБС работу в модельных парах растений не проводили в связи с решением задач, не требовавших формирования таких пар.

Сроки учетов в сибирских, дальневосточных и швейцарских ботанических садах соответствовали периоду развития видов весенне-летнего и летнего фенологических комплексов насекомых-филлофагов и видов, развивающихся в 2 поколениях за сезон (сроки учетов см. в Таблице 2.2). Это позволяло охватить наблюдениями как можно большее число видов насекомых и застать развивающихся в минах особей минеров для определения их видов.

В Швейцарии сборы были проведены также в середине октября (Таблица 2.2), что соответствовало окончанию второй генерации ряда видов минеров и нахождению в минах особей минеров осеннего фенологического комплекса.

2.7.2. Учеты освоения растений-интродуцентов дендрофильными насекомыми

В совокупности в ботанических садах были исследованы древесные растения 209 видов, относящиеся к 19 родам и 12 семействам: *Acer* (Sapindaceae), *Betula*, *Corylus* (Betulaceae), *Crataegus*, *Malus*, *Prunus*, *Rosa*, *Sorbus* (Rosaceae), *Cornus* (Cornaceae), *Euonymus* (Celastraceae), *Fraxinus* (Oleaceae), *Fagus*, *Quercus* (Fagaceae), *Juglans* (Juglandaceae), *Lonicera* (Caprifoliaceae), *Populus*, *Salix* (Salicaceae), *Tilia* (Malvaceae), *Viburnum* (Adoxaceae). Число местных и неместных видов, изученных в регионах, составило 16 и 46 видов в Сибири, 24 и 27 видов на РДВ и 27 и 69 видов в Швейцарии соответственно. Каждый вид растения был представлен выборкой из 3 деревьев или кустарников, за исключением случаев, когда в ботаническом саду вид растения был представлен одним экземпляром. Растения-интродуценты относились к тем же родам, что и представители местной арборифлоры. В ботанических садах АЧР растения-интродуценты имели европейское, североамериканское или азиатское происхождение (кроме растений, имеющих естественное распространение в Сибири или на РДВ – их выделяли в 4-ю, контрольную, группу). В Швейцарии растения-интродуценты имели североамериканское и восточноазиатское происхождение; контролем служили европейские виды растений. Неместные и местные растения одного рода произрастали в исследованных ботанических садах в радиусе 10–300 м.

Растения формировали в модельные пары растение-абориген – растение-интродуцент (здесь и ниже абориген – интродуцент) согласно их филогенетическому родству (принадлежности к одному роду, подроду, секции)

и конституции (форме и размеру) листьев. Число модельных пар отдельно для каждого ботанического сада и в сумме для каждого региона указано в Таблице 2.5. Список видов растений в модельных парах приведен для всех изученных ботанических садов в Приложении 13. При наличии нескольких видов местных и интродуцированных видов растений модельные пары формировали случайным образом. В отдельном ботаническом саду неместные виды растений использовали в модельных парах 1 раз; местные виды растений в некоторых случаях (например, при недостатке местных видов для формирования разных пар) использовали в модельных парах несколько раз. В последнем случае местные виды растений были всегда представлены разными деревьями (или кустарниками) и, по возможности, разными подвидами или сортами во избежание псевдовыборки. С этой же целью каждый раз, когда проводили учеты в ботанических садах (в разные месяцы, разные годы), формировали новые экспериментальные пары растений (с новым экземпляром местного вида растения).

В ЦСБС (Новосибирск) помимо растений-интродуцентов, имеющих филогенетические связи с местной арборифлорой на уровне рода и/или семейства, в работу были включены растения, не имеющие родства с региональной арборифлорой (ни на уровне рода, ни на уровне семейства) (Kirichenko, Kenis, 2016). Работа проводилась 8–16 августа 2013 г. Исследованию были подвергнуты растения 150 видов из 43 родов и 19 семейств: 34 местных вида растений и 116 видов растений-интродуцентов (Таблица 2.5, Приложение 14). По возможности виды были представлены выборками (по 3 дерева или кустарника каждого вида).

Исследования закономерностей освоения интродуцированных древесных растений были выполнены на комплексах местных скрытоживущих (минирующих) насекомых из 4 отрядов: Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera (все ботанические сады и все годы исследований) (Таблица 2.5). Дополнительно в 2009 и 2010 г. для сравнительной оценки в исследования была вовлечена группа открытоживущих (грызущих) насекомых.

В одном и том же ботаническом саду в одни сроки на местных и интродуцированных растениях осматривали по 500–1000 листьев (в зависимости от их размера) в нижней части кроны деревьев со всех сторон света. Небольшие

кустарники, до 1,5 м в высоту, обследовали целиком. Подсчитывали число листьев с минами и оценивали видовой состав минеров. Листья, на которых обнаруживали несколько мин, оставленных 1 видом минера, были учтены 1 раз; листья, на которых были обнаружены мины 2 или более видов, были учтены 2 или более раз.

Видовую принадлежность минеров устанавливали по морфологии мин, личинок и куколок, найденных в минах. В проблематичных случаях виды определяли с помощью ДНК-баркодинга (по особям, находившимся на преимагинальных стадиях в минах) или же по морфологии имаго, полученных при выведении из мин. Консультации по видовой диагностике минирующих насекомых разных таксономических групп были получены у специалистов: по Gracillariidae – у П. Триберти (P. Triberti, Италия), по Nepticulidae и Tischeriidae – у Э. ван Ньюкеркена (Erik J. van Nieukerken, Нидерланды), по Coleophoridae – у В.В. Аникина (Россия), по Tenthredinidae – у Э. Альтенхофера (E. Altenhofer, Австрия), по Curgulionidae – у С.А. Кривец и А.Б. Коротяева (Россия).

Листья, на которых проводили учет повреждений минирующих насекомых, осматривали также с целью оценки степени повреждения грызущими членистоногими (учитывались механические повреждения с выеденной в той или иной степени листовой пластинкой). По степени повреждения осмотренные листья относили к 5 категориям дефолиации: 1) отсутствует 0–5 % поверхности листовой пластинки, 2) 6–25 %, 3) 26–50 %; 4) 51–75 %, 5) 76–100 %. Листья с уровнем повреждения 0–5 % условно считали как категорию без повреждений, учитывая тот факт, что большинство листьев в этой категории не несли повреждений грызущими насекомыми, а минимальные повреждения сложно было отнести к погрызам. Повреждения, нанесенные скелетирующими и сосущими членистоногими (повреждения, при которых эпидермальный слой остается нетронутым), в расчет не брались. Установить видовую принадлежность листогрызущих членистоногих не представлялось возможным, поскольку в моменты учетов в большинстве случаев особи листогрызов на листьях отсутствовали.

Полученные данные использовали для оценки освоения растений минирующими насекомыми, которое выражалось долей листьев с минами в исследованной выборке (в %), и видовой разнообразия минеров (выраженного числом видов, определенных в соответствующих выборках на листьях растений).

Данные по повреждению листьев листогрызущими членистоногими использовали для расчета средневзвешенного уровня дефолиации, усредняя их для каждой категории дефолиации (для категории 1) – 0 %, 2) – 15 %, 3) – 37,5 %, 4) – 62,5 %, 5) – 87,5 %) и учитывая число листьев каждой категории на модельном дереве.

2.7.3. Анализ роли различных факторов при освоении растений-интродуцентов

Составление модельных пар растений с учетом филогенетического родства позволяет минимизировать ошибки при проведении сравнительных анализов данных (Руšek, Richardson, 2007). Вместе с тем, учитывая тот факт, что в коллекциях исследованных ботанических садов неместных видов растений было представлено больше, чем аборигенных видов, статистический анализ данных базировали на использовании в качестве выборок видов древесных растений. Основными статистическими методами анализа данных являлись: обобщенная линейная модель (GLM), однофакторный дисперсионный анализ ANOVA с применением теста Тьюки HSD для разного объема выборок и непараметрический критерий Уилкоксона (Вилкоксона) для связанных выборок (во всех случаях пороговый уровень достоверности $p < 0,05$).

Базы данных с несколькими зависимыми факторами анализировали с применением GLM – статистического метода, который, в отличие от линейных регрессионных моделей, позволяет рассматривать наряду с количественными качественными признаки, а также не предполагает равенство дисперсий и аддитивность эффектов (Смирнов, Дунин-Барковский, 1969; Madsen, Thyregod, 2011). Данные с одним группирующим фактором и одной независимой переменной анализировали с помощью ANOVA. Альтернативно данные анализировали с помощью критерия Уилкоксона, который позволяет сравнивать парные независимые наблюдения с учетом небольших выборок (Wilcoxon, 1945). Для GLM и ANOVA данные по повреждению интродуцированных и местных растений анализировали отдельно, при этом учеты по одному и тому же виду растения (что касается в основном местных видов растений) в одном ботаническом саду предварительно усредняли. При использовании критерия Уилкоксона оценки

различий проводили между двумя зависимыми выборками, предварительно усредняя данные для растений-интродуцентов и аборигенов в модельных парах.

Результаты отображали на графиках для модельных пар растений интродуцент – абориген таким образом, что каждая точка представляла одну пару растений. Точки выше биссектрисы указывали на более выраженную степень повреждения растений-интродуцентов, ниже биссектрисы – аборигенных растений в изученных парах растений. Для других случаев строили графики с усредненными значениями по тому или иному признаку (\pm стандартная ошибка).

Исследовали влияние на степень освоения растений-интродуцентов и видовое разнообразие насекомых-филлофагов следующих факторов:

(1) *Происхождение растений (интродуцированные vs. аборигенные растения)*. Для анализа использовали данные учетов, полученные на модельных парах растений из всех вовлеченных ботанических садов (Сибири, РДВ и в Швейцарии) за период 2008–2010 гг. (Таблица 2.5). С помощью GLM анализировали фактор «происхождение растений» (интродуцированный vs. аборигенный вид растения) – его влияние на степень освоения растений местным комплексом открытоживущих (минирующих) и скрытоживущих (листогрызущих) насекомых. Независимой переменной выступал вид растения (интродуцент, абориген), зависимыми – ботанический сад, регион исследования и регион происхождения растения. Анализ проводили отдельно для исследуемых скрыто- и открытоживущих в 2 вариантах: отдельно для Азии (Сибирь, РДВ) и Европы (Швейцария) и совместно для всех регионов.

(2) *География растений (естественный ареал)*. Этот и нижеследующие анализы базировались исключительно на данных по комплексу местных минирующих насекомых в Сибири (преимущественно в бот. саду – ЦСБС). Анализировали данные по освоению и видовому составу минеров на растениях-интродуцентах, имеющих природное распространение в Европе, Восточной Азии и Северной Америке. Анализ проводили с помощью ANOVA, в котором независимыми переменными являлись освоение и видовой состав минирующих насекомых, группирующим фактором – регион происхождения.

(3) *Давность интродукции растений*. При учете давности интродукции растений использовали архивные данные ЦСБС по году интродукции растений

тех или иных видов в ботанический сад. Рассматривался период интродукции растений в ботанический сад, равный 36 годам (с 1964 по 2000 г.). Именно за этот период имеются репрезентативные данные по испытанию разных неместных видов растений в интродукционном центре. Анализировали данные по освоению растений-интродуцентов минирующими насекомыми и их видовому составу для 4 девятилетних периодов: 1964–1972, 1973–1981, 1982–1990 и 1991–2000 гг. Предварительная детерминация временных периодов была оценена с использованием дискриминантного анализа, который показал надежность выделения указанных периодов. Данные анализировали с помощью ANOVA, в котором независимыми переменными являлись освоение и видовой состав минирующих насекомых, группирующим фактором – период интродукции.

(4) *Широта введения чужеродных растений в культуру (или частота посадок в интродукционном центре)*. Растения-интродуценты анализировались в 4 группах в соответствии с частотой их посадки за пределами ЦСБС в городе и окрестностях Новосибирска: 0) не обнаружен за пределами бот. сада; 1) встречается иногда за пределами бот. сада (в < 10 % из 22 парков и других зеленых зон в пределах города Новосибирска); 2) встречается за пределами бот. сада регулярно (то есть в 10–50 % парков и других зеленых зон Новосибирска); 3) встречается очень часто за пределами бот. сада (в > 50 % парков и других зеленых зон города) (Томошевич, Банаев, 2011; Томошевич, 2015; М. Томошевич, личное общение). Данные анализировали с помощью ANOVA; независимыми переменными являлись освоение и видовой состав минирующих насекомых, группирующим фактором – частота посадки.

(5) *Филогенетическое родство растений*. Оценивали видовой состав минирующих насекомых на растениях-интродуцентах, имеющих разную степень филогенетического (таксономического) родства с представителями сибирской арборифлоры. Учитывали следующие градации родства интродуцированных растений: 0) нет родства (на уровне порядка), есть родство на уровне: 1) порядка, 2) семейства, 3) рода с местными растениями Сибири. Зависимость числа видов минирующих насекомых от степени филогенетического родства растений-интродуцентов оценивали с помощью корреляции Пирсона R ($p < 0,05$). Данные анализировали для отдельных таксонов растений в зависимости от степени

их филогенетического родства с сибирской арборифлорой. Различия видового разнообразия минирующих насекомых на растениях разных таксономических категорий оценивали с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни. Оценивали относительный вклад таксонов минирующих насекомых (отрядов, семейств, родов) в освоение интродуцированных растений. Контролем во всех случаях служила группа местных видов растений.

(6) *Широта трофической специализации насекомых.* Для анализа использовали данные учетов, полученные на модельных парах растений в ботанических садах Сибири за период 2008–2010 гг. В модельных парах близкородственных растений проведена оценка освоения местных и неместных видов растений минирующими насекомыми, имеющими разную степень трофической специализации: моно-, олиго- и полифагами. Модельные пары сравнивали с помощью критерия Уилкоксона для связанных выборок ($p < 0,05$).

Данные анализировали в программе STATISTICA 12.6 (Stat Soft. Inc., США).

2.8. Анализ формирования современного ареала грацилляриид (на примере липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*)

2.8.1. Установление границ ареала вида в Сибири

Регионы и методы учета. Исследования проводились в 8 административных регионах Сибири, где липа встречается в природе и/или в искусственных посадках (Таблица 2.3). Липы осматривали в природных рощицах в Кемеровской обл. (в окрестностях п. Кузедеево) и Алтайском крае (в пригороде Барнаула на лесных участках вдоль Змеиногорского тракта), а также в искусственных насаждениях – парках и скверах крупных населенных пунктов всех вовлеченных в исследования административных регионов (Таблица 2.3).

Осматривали липы 4 видов – *Tilia sibirica*, *T. cordata*, *T. mandshurica* и *T. americana* (Таблица 2.3). Считается, что природные липняки в Сибири сформированы реликтовым видом *T. sibirica* (Буторина, Нащокин, 1958; Хлонов, 1965), который отличают от липы мелколистной *T. cordata* по ряду морфологических характеристик листьев и пестиков (Хлонов, 1965).

Некоторые рассматривают *T. sibirica* как синоним *T. cordata* (Коропачинский, Встовская, 2012). Два других вида лип – *T. mandshurica*, *T. americana* – интродуценты в Сибири, происходят из Восточной Азии и Северной Америки соответственно.

Таблица 2.3. Пункты обследования липовых насаждений в Сибири в 2008–2018 гг. (по: Kirichenko et al., 2017b, с изменениями)

№	Город	Пункт исследования	Месяц, год	Вид липы
1	Тюмень	ЦПКиО	VI.2013	<i>Tilia cordata</i>
		сквер Пацко	VI.2013	<i>T. cordata</i>
2	Омск	парк Победы	VI.2014, VII.2015	<i>T. cordata</i>
		пригород	VIII.2018	<i>T. cordata</i>
3	Томск	Сибирский бот. сад Томского гос. ун-та	VI.2009, VI.2017	<i>T. cordata</i>
4	Новосибирск	Академгородок, лесопарк	VIII.2008	<i>T. cordata</i>
		ЦСБС СО РАН	VII.2009–VII.2017	<i>T. cordata</i> , <i>T. sibirica</i> , <i>T. mandshurica</i>
5	Кемеровская обл., с. Кузедеево	природная реликтовая липовая роща	VI.2013	<i>T. sibirica</i>
6	Барнаул	НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко	VI.2012	<i>T. cordata</i> , <i>T. americana</i>
		Змеиногорский тракт, природные липы, лес	VI.2017	<i>T. cordata</i>
7	Красноярск	Академгородок, липовая аллея	VI.2008–IX.2018	<i>T. cordata</i>
8	Иркутск	Бот. сад Иркутского гос. ун-та	VII.2015	<i>T. cordata</i>

Для документирования распространения *Ph. issikii* в Сибири проводили поиск мин на листьях лип. В каждом пункте исследования осматривали по 10–50 модельных деревьев лип, средних для исследованных насаждений (высота дерева 7–13 м, диаметр ствола 12–18 см на уровне 1,5 м от подстилки). Внимание уделяли листьям в нижней части кроны, учитывая предпочтения моли откладывать яйца на нижних затененных ветвях (Šefrová, 2002).

На деревьях осматривали по 500 листьев в нижней части кроны со всех сторон света. О присутствии липовой моли-пестрянки в регионе судили по находкам мин на листьях лип и исследованию морфологии куколок

и выведенных из мин бабочек. Строение кремастера куколок и генитального аппарата самцов *Ph. issikii* значительно отличается в сравнении с прочими видами рода *Phyllonorycter* (Kumata, 1963a). Для самцов были подготовлены постоянные препараты генитальных аппаратов в эупарале по стандартной методике (Robinson, 1976) (см. также раздел 2.3.3).

На деревьях подсчитывали число листьев с минами. Относительное освоение листьев рассчитывали на 100 листьев и выражали в %. Полученные данные усредняли для каждого пункта исследования. Степень повреждения оценивали по шкале: А – слабая (1–24 %), Б – средняя (25–49 %), В – сильная (50–75 %), Г – сплошная (> 75 %) (Приказ..., 2017).

2.8.2. Филогенетический анализ

Регионы и методы сбора. Исследования осуществляли в современном ареале *Ph. issikii* в Палеарктике, в регионах распространения лип *Tilia* spp. – кормовых растений моли. Для изучения генетического полиморфизма популяций *Ph. issikii* было собрано 377 образцов (гусениц, куколок, бабочек) в 65 географических точках 16 стран в мае – октябре 2009–2017 гг. (Рисунок 2.15).

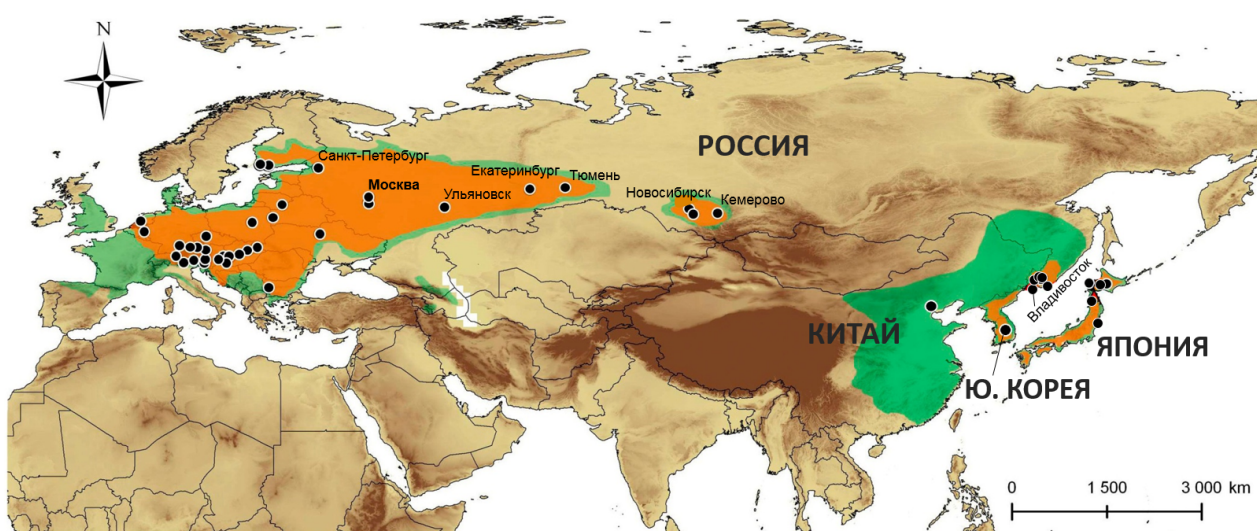


Рисунок 2.15. Регион сбора образцов (гусениц, куколок, бабочек) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в Палеарктике. Ареал *Ph. issikii* закрашен оранжевым цветом, ареал кормового растения – липы (*Tilia* spp.) – зеленым. Места сборов насекомых отмечены черными точками (по: Kirichenko et al., 2017b)

В Восточной Азии (РДВ, Япония, Ю. Корея, Китай), предположительном естественном ареале *Ph. issikii*, был собран 131 образец. В России (в ЕЧР и Сибири) и в странах Европы: Австрии, Болгарии, Венгрии, Германии, Италии, Литве, Нидерландах, Польше, России (ЕЧР), Словении, Украине, Финляндии, Чехии – регионах инвазии – 246 образцов (Таблица 2.4).

Таблица 2.4. Число образцов, собранных в современном ареале *Phyllonorycter issikii* на разных видах лип (по: Kirichenko et al., 2017b)

№	Страна	Число		Кормовое растение ² [число образцов липовой моли]
		точек сбора	образцов моли ¹	
Природный ареал				
1	Япония	4	43	<i>T. maximowicziana</i> [25], <i>T. japonica</i> [18]
2	Россия (РДВ)	4	82	<i>T. amurensis</i> [10], <i>T. mandshurica</i> [56], <i>T. taquetii</i> [12], <i>Tilia</i> sp. [4]
3	Ю. Корея	1	5	<i>T. mandshurica</i> [5]
4	Китай	1	1	<i>T. mongolica</i> [1]
Всего		10	131	
Регион инвазии				
5	Австрия	14	30	<i>T. platyphyllos</i> [7], <i>T. cordata</i> [4], НКР [19]
6	Болгария	1	22	<i>T. cordata</i> [20], <i>Tilia</i> sp. [2]
7	Чехия	1	1	<i>T. platyphyllos</i> [1]
8	Финляндия	3	17	<i>T. cordata</i> [13], НКР [4]
9	Германия	4	4	НКР [4]
10	Венгрия	11	21	<i>T. cordata</i> [17], <i>T. platyphyllos</i> [4]
11	Италия	2	2	НКР [2]
12	Литва	1	4	<i>T. platyphyllos</i> [3], НКР [1]
13	Нидерланды	2	2	<i>T. cordata</i> [1], <i>Tilia</i> sp. [1]
14	Польша	2	4	<i>Tilia</i> sp. [4]
15	Россия (ЕЧР, Сибирь)	11	120	<i>T. amurensis</i> [9], <i>T. cordata</i> [83], <i>T. dasystyla</i> [11], <i>T. sibirica</i> [17]
16	Словения	2	6	<i>T. cordata</i> [4], <i>Tilia</i> sp. [1], НКР [1]
17	Украина	1	13	<i>T. cordata</i> [13]
Всего		55	246	
Итого		65	377	<i>T. cordata</i> [155], <i>T. mandshurica</i> [61], <i>T. maximowicziana</i> [25], <i>T. amurensis</i> [19], <i>T. japonica</i> [17], <i>T. sibirica</i> [17], <i>T. platyphyllos</i> [15], <i>Tilia</i> sp. [13], <i>T. taquetii</i> [12], <i>T. dasystyla</i> [11], <i>T. mongolica</i> [1], НКР [31]

¹Образцы *Phyllonorycter* были представлены гусеницами, куколками и бабочками.

²Кормовые растения известны только для особей моли, собранных из мин; НКР – неизвестное кормовое растение (при сборе бабочек в поле).

Материал собирали в ботанических садах, парках и липовых насаждениях населенных пунктов, а также в лесах. В каждой точке осматривалось 5–30 лип. Чтобы избежать сборов особей липовой моли одной генетической линии (появившихся из яиц одной самки), с одного дерева собиралось, по возможности, по одной особи (гусеницы, куколки) насекомого. Сбор образцов в реликтовой липовой роще около с. Кузедеево (Кемеровская обл.) был выполнен в рамках программы долгосрочного мониторинга рощи (Kirichenko et al., 2017b). Биогеографические данные (включая координаты сбора) всех исследованных образцов приведены в работе Kirichenko et al. (2017b).

Гусениц и куколок собирали в минах на листьях следующих видов лип: *T. mandshurica*, *T. maximowicziana*, *T. amurensis*, *T. japonica*, *T. taquetii* и *T. mongolica* (в природном ареале насекомого), *T. cordata*, *T. sibirica*, *T. platyphyllos* и *T. dasystyla* (в регионах инвазии) (Таблица 2.4). Бабочки были наколоты на минуции и помещены на хранение в сухие коллекции. Особей липовой моли, находившихся на преимагинальных стадиях, хранили в 95%-м растворе спирта при –20 °С.

Молекулярно-генетический анализ. У 377 особей минирующих *Phyllonorycter* из Палеарктики секвенировали участок гена COI мтДНК, 658 п. н. У 49 образцов липовой моли из природного ареала и регионов инвазии, подвергнутых ДНК-баркодингу, дополнительно секвенировали 2 ядерных гена – гистон 3 (328 п. н.) и 28S рДНК (940 п. н.) для уточнения филогенетических связей молей из разных географических популяций.

Подходы к выделению ДНК, амплификации и секвенированию генов COI, гистонов 3 и 28S, а также сведения об оборудовании и программном обеспечении, использованных для секвенирования и обработки полученных нуклеотидных последовательностей, приведены в разделе 2.4.1. Для сравнительных исследований из генбанка NCBI и молекулярно-генетической базы BOLD было заимствовано 45 ДНК-баркодов (Kirichenko et al., 2017b).

Для укоренения генетических деревьев были получены сиквенсы североамериканского вида липовой моли-пестрянки – *Phyllonorycter lucetiella* (Clemens). Образец был получен из Квебека (Канада) с *T. americana* (сборщик J.-F. Landry) и проанализирован по тем же протоколам, что и образцы *Ph. issikii*.

Биоинформатика. Установление видовой принадлежности насекомых по их ДНК-баркодам осуществляли на платформе BOLD (www.barcodinglife.org) с помощью интегрированных аналитических алгоритмов, оценивающих степень родства видов (Ratnasingham, Hebert, 2007). Для построения и анализа филогенетических деревьев использовали алгоритм максимального правдоподобия (maximum likelihood estimation), двухпараметрическую модель Кимуры (Kimura's two parameter model или K2P model) и бутстрэп-метод с 1000–2500 итерациями в программе Mega 7.0 (Kumar et al., 2016). На филогенетических деревьях топологию меток на базальных ветвях считали надежной при значении > 70 .

Построение географических карт, в том числе карт распределения гаплотипов *Ph. issikii* по регионам Палеарктики, осуществлялось в программе ArcGIS 9.3 (ESRI, 2008). Для европейских стран данные по вариабельности гаплотипов *Ph. issikii* были объединены для отдельной страны. В России, учитывая большой размер страны, и в Восточной Азии гаплотипическое разнообразие анализировали отдельно для каждого пункта сбора.

Для получения медианной сети гаплотипов применяли алгоритм парсимонии; построение сети велось в программе TCS v.1.21 с уровнем значимости $p < 0,05$ (Clement et al., 2000). Для оценки гаплотипического разнообразия (по гену COI мтДНК) использовалась программа DnaSP v 5.10.1 (Rozas et al., 2003). Для статистической оценки различий между популяциями липовой моли-пестрянки с востока и запада Палеарктики по гаплотипическому разнообразию использовали U-критерий Манна – Уитни ($p < 0,05$) (Mann, Whitney, 1947). Для определения источников генетической вариабельности (по гену COI мтДНК) в разных географических популяциях *Ph. issikii* проводился дисперсионный анализ молекулярно-генетической изменчивости (AMOVA) (Excoffier et al., 1992). Анализировалась генетическая вариабельность особей из предполагаемого природного ареала (РДВ, Япония, Южная Корея, Китай) и регионов инвазии (Сибирь, ЕЧР, страны Европы). Во внимание принимали 3 источника вариабельности: географическую группу (восток vs. запад Палеарктики), популяции в этой группе, особи в отдельной популяции. Значимость компонентов дисперсии оценивали с помощью генетического алгоритма пермутации с использованием 10 000 итераций. Расчеты проводились в программе Arlequin 3.5.1.

2.8.3. Оценка освоения новых кормовых растений

Исследования осуществляли в дендрарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (ГБС РАН, Москва) в конце июня 2009 г. на 3 видах лип – Максимовича *T. maximowicziana*, мелколистной *T. cordata* и американской *T. americana*, имеющих разное географическое происхождение. Липа Максимовича известна из Восточной Азии (природного ареала липовой моли-пестрянки), где ограниченно встречается в природе на Курилах и в Японии, культивируется в ботанических садах, внесена в Красную книгу РСФСР как вид, находящийся под угрозой исчезновения (Таран, 2019). Липа мелколистная имеет природное распространение в Европе, ЕЧР и Сибири – регионах инвазии *Ph. issikii*. Липа американская – вид, интродуцированный из Северной Америки, материка, куда липовая моль-пестрянка пока еще не проникла. Все липы произрастали в ботаническом саду в одной био группе; деревья разных видов располагались на расстоянии не более 40 м друг от друга.

В био группе лип случайным образом выбиралось по 10 деревьев каждого вида со средними характеристиками для данного насаждения (высота дерева – 10–15 м, диаметр на уровне груди – 12–20 см). На липах в нижней части кроны (на расстоянии 2 м от земли) осматривалось по 300 листьев на 4 ветвях с разных сторон света. На ветвях учитывали листья с минами и без мин. Полученные оценки использовали для расчета степени заселения листьев *Ph. issikii*, выраженного расчетом числа мин на 100 листьев. Повторностью служило дерево. Сравнение показателей осуществляли с помощью U-критерия Манна – Уитни ($p < 0,05$) (Mann, Whitney, 1947) в программе STATISTICA 12.6 (Stat Soft. Inc., США).

2.9. Ретроспективный анализ инвазии липовой моли-пестрянки в Палеарктике

2.9.1. Реконструкция истории ареала вида на основе анализа вековых гербарных коллекций

Депозитарии и география исследования. Для проведения ретроспективного анализа – реконструкции ареала липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* в прошлом

и уточнения истории ее экспансии в Палеарктике – исследовали исторические гербарные образцы листьев лип, собранные на протяжении последних 250 лет и хранящиеся в отечественных и зарубежных депозитариях (Таблица 2.5, Рисунок 2.16). Работа в музейных фондах проводилась в 2016–2019 гг.

Гербарные коллекции Национального музея естественной истории (Париж, Франция), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), Королевских ботанических садов Кью (Лондон, Англия), Музея естествознания (Лейден, Нидерланды), Ботанического сада Женевы (Женева, Швейцария), Музея естествознания Вены (Вена, Австрия) и Британского музея естественной истории (Лондон, Англия) входят в десятку самых крупных в мире.

Помимо ботанических коллекций в исследования были также вовлечены собрания энтомологических подразделений – образцы растений с минами насекомых: гербарная коллекция Э.М. Херинга (основоположник науки о минирующих насекомых, Erich Martin Hering, годы жизни 1893–1967, Германия), которая хранится в Британском музее естественной истории (Лондон), и гербарная коллекция 10-го герцога Ньюкастла и лепидоптеролога Э.Ч. Пелхэма-Клинтон (Edward Charles Pelham-Clinton, годы жизни 1920–1988, Англия), хранящаяся в Национальном музейном центре Шотландии (Эдинбург) (Рисунок 2.16).

Исследовали образцы, собранные в Палеарктике (Таблица 2.5) – регионе, где в настоящее время липовая моль-пестрянка имеет значительное распространение (Kirichenko et al., 2017b). Дополнительно, при наличии в гербарных коллекциях образцов лип из Неарктики⁴ (где липа встречается в природе и в искусственных насаждениях), их также вовлекали в исследования (см. Таблицу 2.5), чтобы убедиться в отсутствии заноса *Ph. issikii* в эту биогеографическую зону в ранние годы.

Учитывая возможность *Ph. issikii* развиваться на многих видах лип (Kumata, 1963; Kirichenko et al., 2017), исследованию подвергали гербарные образцы всех видов из рода *Tilia*, представленных в коллекциях. В совокупности был проанализирован 15691 гербарный лист, хранящий около 1,4 млн листьев лип. Исследования проводились в 2016–2019 гг.

⁴Биогеографический регион, охватывающий Гренландию, почти всю Северную Америку и Мексику.

Таблица 2.5. Отечественные и зарубежные депозитарии, в которых велись исследования исторических гербарных образцов липы, и биогеографические зоны сбора материала (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Депозитарии ¹		Регионы сборов ²
	Код гербария	Название гербарного фонда, город, страна	
Отечественные депозитарии			
1	LECB	Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург (<u>крупнейший гербарий мира</u>)	П, Н
2	MHA	Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва	П, Н
3	MW	Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва	П, Н
4	NS	Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск	П
5	TK	Томский государственный университет, Томск	П, Н
6	VBGI	Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток	П
7	VLA	ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток	П
8	KRF	Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск	П
Зарубежные (европейские) депозитарии			
9	P	Национальный музей естественной истории, Париж (Франция) (<u>крупнейший гербарий мира</u>)	П, Н
10	L	Музей естествознания, Лейден (Нидерланды)	П, Н
11	R	Королевские ботанические сады Кью, Лондон (Великобритания)	П, Н
12	BM	Музей естественной истории, Лондон (Великобритания)	П, Н
13	W	Музей естествознания, Вена (Австрия)	П, Н
14	B	Ботанический музей Свободного университета Берлина (Германия)	П, Н
15	FT	Музей естественной истории университета Флоренции (Италия)	П
16	E	Королевский ботанический сад, Эдинбург (Шотландия)	П, Н
17	G	Ботанический сад Женевы (Швейцария);	П, Н
18	ZT	Ботанический сад университета Цюриха (Швейцария)	П
19	RO	Римский университет Ла Сапиенца, Рим (Италия)	П
20	—	Национальный музейный центр Шотландии, Эдинбург (Шотландия)	П

¹Для России и Европы депозитарии указаны в порядке убывания размеров их фондовых гербарных коллекций. ²Биогеографические зоны сбора образцов: П – Палеарктика (охватывает Европу, Азию к северу от Гималаев, без Аравийского полуострова, а также северную часть Северной Африки), Н – Неарктика (охватывает Гренландию, почти всю Северную Америку и Мексику).



Рисунок 2.16. Крупнейшие гербарные депозитарии. А–Б – Национальный музей естественной истории, Париж; В – Королевские ботанические сады Кью, Лондон; Г – Ботанический сад университета Цюриха, г – гербарный образец (пример); Д – Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург; Е – Музей естествознания, Вена; Ж – гербарная коллекция с минами Э.Ч. Пелхэма-Клинтона, Национальный музейный центр Шотландии, Эдинбург (фото Н.И. Кириченко)

Учет повреждений и отбор образцов. Листья лип из гербарных коллекций осматривали для поиска мин, характерных для представителей рода *Phyllonorycter*, – беловатых овальных пятен (Рисунок 2.17).

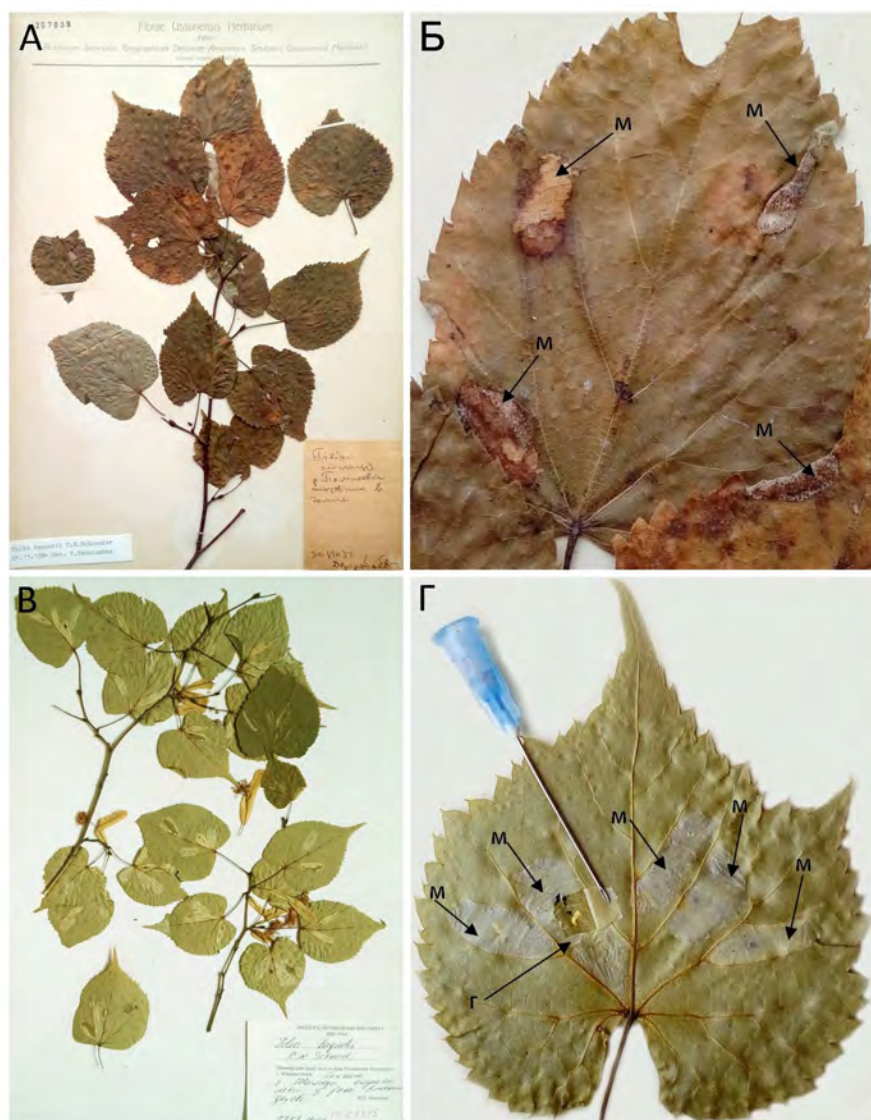


Рисунок 2.17. Гербарные образцы липы амурской *Tilia amurensis* с минами липовой моли-пестрянки, собранные в XX веке на РДВ. А–Б – Приморский край, Хорольский район, еловый лес, 30.VIII.1937, сборщик Д. Воробьев, ID 207839 (из архива коллекции Ботанического сада ДВО РАН, Владивосток); В–Г – Владивосток, бассейн р. Шамора, лес, 17.VII.1992, сборщик В.П. Верхолат, ID 61515 (из архива коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток). Обозначения: м – мины, г – гусеница во вскрытой мине (по: Kirichenko et al., 2019c)

В исследованиях учитывали мины длиной от 5 мм (максимальная длина мин *Ph. issikii* к концу развития достигает 15 мм). Мины таких размеров хорошо видны невооруженным глазом и надежно диагностируются. Мины меньших размеров плохо различимы, поэтому в исследованиях они не учитывались. В проблемных случаях для отнесения повреждения к минированию образцы исследовали под биноклем.

Листья осматривали преимущественно с нижней стороны, куда обычно происходит откладка яиц бабочками *Ph. issikii* и где происходит развитие гусениц в минах (Šefrová, 2002). Засушенные веточки с листьями лип, прикрепленные внешней стороной листьев к подложкам, облегчали инспекцию. При необходимости (и при обязательном согласовании с кураторами коллекций) гербарные образцы отделяли от гербарных листов для осмотра. После изучения образцы прикрепляли к подложке согласно их первоначальному положению.

В работе под гербарным образцом понимается биологический материал (листья лип с веточкой или без), хранящийся на одном гербарном листе (подложке). На гербарных листах подсчитывали общее число листьев липы, число листьев с минами и число мин на листьях. Отмечали наличие вылетных отверстий, по которым судили о выходе имаго. Данные с этикеток при гербарных листах вносили в базу данных: вид липы, условия произрастания (лес, ботанические сады, парки и т. п.), регион, страну и дату сборов гербарных образцов.

По согласованию с кураторами гербарных коллекций мины на засушенных листьях вскрывали для сбора гусениц и куколок (Рисунок 2.18) для дальнейших морфологических и молекулярно-генетических анализов.

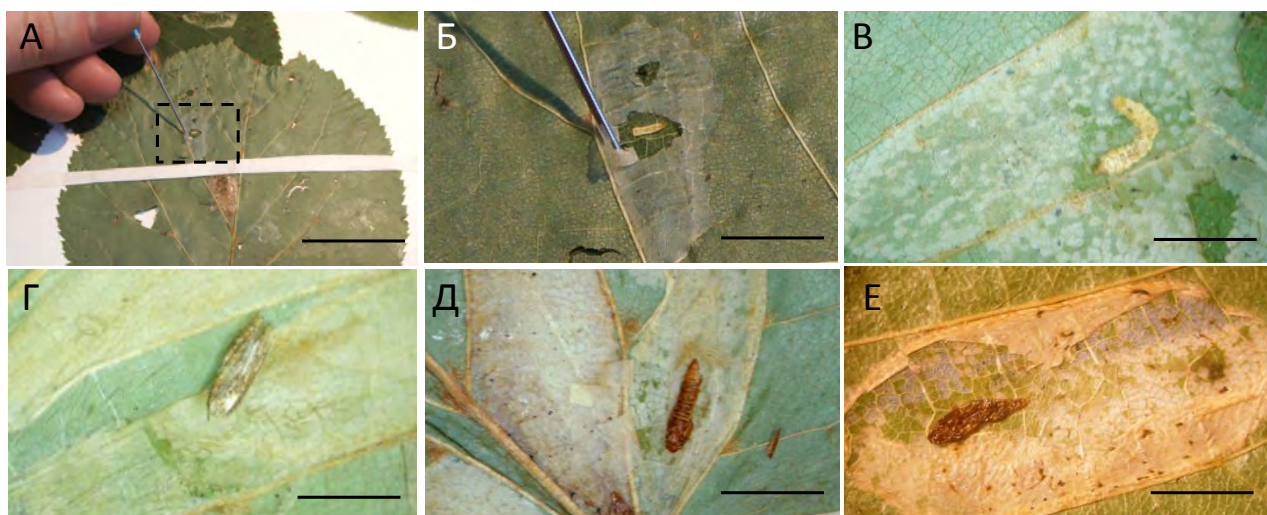


Рисунок 2.18. Сбор исторических образцов гусениц (А–В) и куколок (Г–Е) липовой моли-пестрянки из мин на листьях лип в гербарных коллекциях. Прямоугольником с пунктирной обводной линией (А) отмечена вскрытая мина; эта же мина показана при увеличении (Б). Масштаб: А – 20 мм, Б–В – 6 мм, Г – 4 мм, Д–Е – 5 мм (фото Н.И. Кириченко)

Использовали малоинвазивный подход, гарантирующий сохранность гербарного образца. Иглой шприца делали надрез эпидермиса в области залегания гусеницы или куколки; надрезанный эпидермис приподнимали и тонким пинцетом вынимали из мины гусеницу (или куколку). Эпидермис возвращали в исходное положение, при необходимости фиксировали его каплей поливинилацетатного клея или полоской прозрачной самоклеящейся ленты.

Факты обнаружения в минах гусениц, куколок и их экзувиев документировали. Образцы насекомых этикетировали и помещали индивидуально в стерильные, герметично закрывающиеся пробирки (Axygen, США). Пробирки хранили в темном месте при влажности воздуха не более 30 % и температуре не выше 20 °С для дальнейших анализов.

Морфологическая диагностика исторических образцов мин и липовой моли-пестрянки. Мины, куколки и куколочные экзувии исследовали под биноклем при увеличении $\times 40$. По внешним признакам мины предварительно относили к тем или иным видам липовых молей-пестрянок в Палеарктике и Неарктике. Видовую принадлежность куколок к *Ph. issikii* устанавливали по строению кремастера (Gregor, Patočka, 2001). Типичные мины, в которых не было найдено ни гусениц, ни куколок *Phyllonorycter* (мины с нарушенным эпидермисом и высыпавшимся содержимым, мины с паразитированными гусеницами и куколками, мины с вылетными отверстиями) из локалитетов, где распространение липовой моли-пестрянки было установлено, также относили к *Ph. issikii*. Для подтверждения видовой принадлежности по куколкам получены консультации П. Триберти (P. Triberti, Италия).

Анализ данных. По наличию мин на листьях лип и сроку сборов образцов судили о присутствии *Ph. issikii* в тех или иных регионах в прошлом. Рассчитывали среднее число листьев с минами на гербарный лист и число мин на лист в определенном локалитете. Для оценки степени повреждения исторических образцов молью следовали шкале: слабая степень повреждения (1–24 %), средняя (25–49 %), сильная (50–75 %), сплошная (> 75 %) (Приказ..., 2017). По фактам минирования листьев уточняли трофические связи моли с липами разных видов в прошлом. Регулярные сборы гербарных образцов из одного и того же региона

использовали для расчета относительной степени заселения листьев с целью получения косвенного представления о численности вредителя в прошлом. Данные анализировали в программе STATISTICA 12.6 (Stat Soft. Inc., USA) с применением непараметрического U-критерия Манна – Уитни, позволяющего работать с малыми неравными по размеру выборками (Mann, Whitney, 1947).

Сведения о распространении лип в исследованных регионах были получены из литературных источников (Piggot, 2012; Коропачинский, Встовская, 2012). Точки сборов гербарных образцов переводили в координаты для картографирования исторического ареала липовой моли-пестрянки, используя программное обеспечение ArcGis 9.3.

2.9.2. Молекулярно-генетический анализ архивных образцов липовой моли-пестрянки (с применением секвенирования нового поколения)

Секвенирование нового поколения. Для подтверждения принадлежности исторических образцов гусениц и куколок к *Ph. issikii*, для оценки генетического полиморфизма популяций вида в прошлом и уточнения истории его экспансии в Палеарктике собранных из гербарных образцов насекомых подвергали анализу с применением секвенирования нового поколения (СНП).

Этот ультрачувствительный метод позволяет работать с низкими концентрациями и с разрушенной ДНК (Ronaghi et al., 1996; Illumina, 2012). В отличие от секвенирования по Сэнгеру, при СНП не применяется метод терминации и капиллярный электрофорез. С помощью СНП заданные нуклеотидные последовательности прочитываются путем секвенирования множества коротких участков генов и последующего определения первичной структуры исследуемых генов (Quail et al., 2012). Производительность секвенаторов – приборов, на которых осуществляется СНП, – достигает сотен млрд пар оснований за запуск, что не идет ни в какое сравнение с возможностями самых мощных капиллярных приборов, используемых для классического секвенирования (Pervaiz et al., 2017). На современном этапе значимым недостатком СНП является его дороговизна и рутинная биоинформатическая сборка многочисленных полученных ридов (систематических прочтений) отдельных фрагментов ДНК.

В исторических образцах секвенировали до 15 перекрывающихся фрагментов (в диапазоне 100–300 нуклеотидов) участка гена COI мтДНК (658 п. н.) Праймеры и схема амплификации соответствовали ранее опубликованным (Prosser et al 2016) и адаптированным для платформы Sequel (Pacific Biosciences, технология III поколения, секвенирование одиночных молекул в реальном времени). Секвенирование проводилось в Канадском центре ДНК-баркодинга (Canadian Center for DNA-barcoding) при Гуэлфском университете (Канада). Выбор метода обосновывался высокой точностью и относительно высокой эффективностью (Hebert et al, 2018). Для сборки нуклеотидных контигов множественные фрагменты выравнивали к референсной последовательности в программе Codon Code Aligner V.3.7.1 (CodonCode Corporation).

Видовую принадлежность образцов по их секвенированным нуклеотидным последовательностям устанавливали по поиску гомологов в генетической базе BOLD и NCBI (см. раздел 2.4.1). Для оценки зависимости степени прочтения нуклеотидных последовательностей гена COI из исторических образцов липовой моли-пестрянки от возраста образцов использовали ранговую корреляцию Спирмена R ($p < 0,05$). Для установления новых исторических гаплотипов полученные сиквенсы сравнивали с пулом генетических сиквенсов, ранее наработанных при исследовании 377 особей липовой моли-пестрянки, собранных в современном ареале вида в Палеарктике (см. раздел 2.8.2). Для анализа данных использовали пакеты программ, указанные в разделе 2.8.2.

2.10. Анализ закономерностей инвазионного процесса грацилляриид

2.10.1. Анализ закономерностей и сценариев инвазий

Для выявления закономерностей инвазий проведено обобщение полученных автором данных (Kirichenko et al., 2017b) и сведений по инвазиям молей-пестрянок из литературных источников (Кузнецов, 1981, 1999; Murdoch, 1967; Johnson, Lyon, 1994; Marchesini et al., 2000; Maier, 2001; Šefrová, 2001; Ахатов, Ижевский, 2004; Голосова и др., 2008; Игнатова, 2009; Csóka et al., 2009; Valade et al., 2009; Sinclair, Hughes, 2010; Гниненко и др., 2011; Масляков, Ижевский, 2011; Davis, De Prins, 2011; Ермолаев, 2014; Стрюкова, 2016; Чурсина и др., 2016; CABI, 2019).

Проанализирован таксономический состав инвазионных грацилляриид, их трофические связи и сроки инвазий. По географии видов – их первичным (природным, или нативным) и вторичным ареалам (занятым в ходе расширения области обитания при инвазии) – выделены регионы мира, из которых и в которые происходило распространение чужеродных грацилляриид, и установлены географические пути, которыми чужеродные грациллярииды проникают в Россию и в АЧР. На основании сведений об историях инвазий и трофических связях грацилляриид проанализированы прямые и ступенчатые инвазии грацилляриид (только для России и ее азиатской части).

Основой для разработки сценариев инвазий послужили данные по трофическим связям и распространению чужеродных грацилляриид в АЧР, изложенные в результативных главах диссертации. В основе сценариев инвазий чужеродных молей-пестрянок рассмотрена роль трофического фактора. Здесь же обсуждены и трофические переходы местных видов грацилляриид на чужеродные растения, которые рассматриваются в работе как возможные прогнозные элементы реализации инвазий молей-пестрянок.

В работе придерживались общепринятой трактовки терминов по проблемам инвазий чужеродных организмов (см. работы Valéry et al., 2008; Pyšek et al., 2009; Nentwig, Josefsson, 2010; Масляков, Ижевский, 2011; Elton, 2020).

2.10.2. Подходы к раннему выявлению потенциально вредоносных и инвазионных насекомых, ассоциированных с древесными растениями

Выявленные закономерности инвазионного процесса и результаты исследований становления новых трофических связей местных насекомых с чужеродными растениями в искусственных посадках древесных растений, ботанических садах, дендрариях (см. раздел 2.7) легли в основу апробации концепции дозорных насаждений (Sentinel plantings), которая рассматривает пути эффективного раннего выявления потенциально вредоносных и инвазионных видов насекомых до момента их проникновения в новые экосистемы (Eschen et al., 2019).

2.11. Заключение

Изложенные в главе методические подходы позволили исследовать таксономическое разнообразие грацилляриид в азиатской части России, с применением методов интегративной таксономии выделить и описать новые для науки виды, разработать молекулярно-генетические библиотеки молей-пестрянок Сибири и РДВ для быстрой и точной диагностики видов по их любым стадиям развития. Применение комплексных подходов дало возможность исследовать ареалы и закономерности распространения видов грацилляриид, установить зоогеографические рубежи распространения представителей этой группы в азиатской части России. Вовлечение в работу ботанических садов позволило изучить трофические связи и исследовать закономерности освоения местными видами минирующих насекомых новых для них кормовых объектов – древесных растений-интродуцентов и выделить факторы, способствующие этому процессу. Систематизация многочисленных оригинальных и литературных данных по фауне, ареалам, трофическим связям, вредоносности и инвазионности грацилляриид и прочих групп минирующих насекомых послужила основой для разработки электронного каталога минирующих насекомых Сибири, работающего по принципу справочника-определителя.

Филогеографические исследования, выполненные на примере вредоносной липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* с привлечением материалов вековых гербарных коллекций и современных молекулярно-генетических методов, позволили реконструировать историю инвазии вида в Палеарктике, исследовать возможные пути его расселения и трофические связи при формировании современного ареала моли в этой биогеографической зоне.

Обобщение полученных данных позволило выявить закономерности и очертить сценарии инвазий, а также разработать подходы к раннему выявлению потенциально вредоносных и инвазионных насекомых-дендрофагов.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко, 2014; Kirichenko, Csóka, 2017; Kirichenko et al., 2017c.; Matsiakh et al., 2017.

ГЛАВА 3. Молекулярно-генетическая диагностика и разработка ДНК-библиотек грацилляриид азиатской части России

3.1. Введение

Изучение биологического разнообразия играет важную научную и природоохранную роль (Конвенция..., 2015). Без полноценных знаний состава биологических систем и вариабельности их компонентов невозможна разработка научных основ сохранения и управления биологическими ресурсами, а также обеспечения биобезопасности регионов (Конвенция..., 2015).

Изучение биологического разнообразия, ревизия локальных фаун, оперативное и точное определение видов организмов сегодня сложно представить без применения ультрачувствительных молекулярно-генетических диагностических методов, в частности, ДНК-баркодинга (Шнеер, 2009; Hebert et al., 2003). Этот метод играет неопределимую роль в исследованиях таксономического разнообразия организмов на крупных и плохо изученных территориях (Lamarre et al., 2016).

Исследования фауны грацилляриид в азиатской части России, регионе, который занимает около 2/3 территории страны, и надежная идентификация видов молей по их преимагинальным стадиям стали возможными благодаря преимущественно ДНК-баркодингу.

В главе изложены результаты молекулярно-генетической диагностики грацилляриид, описаны новые для науки виды молей-пестрянок и изучен их генетический полиморфизм. Полученные данные легли в основу разработки ДНК-библиотек грацилляриид азиатской части России, которые, помимо обобщения сведений о таксономическом разнообразии семейства, служат важной референсной базой данных для определения видов молей-пестрянок по их любым стадиям развития. Это первая работа по генетической каталогизации грацилляриид АЧР (а также пионерная работа по изучению молекулярно-генетических характеристик молей данного семейства в России в целом), нацеленная на решение различных задач – связанных как с диагностикой видов на молекулярно-генетическом уровне, так и с изучением филогеографии инвазионных представителей семейства (Кириченко и др., 2019b).

3.2. Филогенетические связи грацилляриид: внутри- и межвидовые генетические различия

ДНК-баркодингу было подвергнуто 1015 особей грацилляриид, собранных в АЧР и прилегающих регионах. Для 70 % случаев, а именно для 710 особей, представленных в работе гусеницами и куколками, ДНК-баркодинг являлся единственным методом видовой идентификации. В проблемных видовых комплексах и в случае находок новых для науки видов ДНК-диагностика была в обязательном порядке дополнена анализом морфологических признаков (рисунка переднего крыла, копулятивных аппаратов самцов и/или самок молей).

С помощью ДНК-баркодинга (маркер – ген COI мтДНК) было определено 57 видов (включая 2 новых формально описанных вида и 1 переописанный вид) и выявлено 13 таксонов с неясной видовой принадлежностью (включая 4 потенциально новых для науки вида), которые были отнесены к оперативным таксономическим единицам (ОТЕ, или OTU – operational taxonomic unit), обозначенным в работе sp. 1, sp. 2 и т. д. (Приложение 1).

На филогенетическом дереве⁵ все виды грацилляриид и ОТЕ безошибочно группировались в кластеры, соответствующие 6 подсемействам: Ascosecorpiinae (род *Sauterina*), Gracillariinae (*Caloptilia*, *Gracillaria*), Lithocolletinae (*Cameraria*, *Chrysaster*, *Phyllonorycter*), Ornixolinae (*Micrurapteryx*, *Parectopa*), Parornichinae (*Callisto*, *Parornix*), Phyllocnistinae (*Phyllocnistis*) (Рисунок 3.1). Два других подсемейства – Marmarinae и Oecophyllembiinae – из современной классификации грацилляриид (Kawahara et al., 2017) в АЧР не представлены.

Диапазон генетической изменчивости (min–max), рассчитанный с применением метода максимального правдоподобия, между видами внутри одного подсемейства⁶ составил: 4,8–15,9 % для Gracillariinae, 3,7–17,2 % для Lithocolletinae, 9,3–16,2 % для Ornixolinae, 7,4–12,3 % для Parornichinae, 5,6–16,1 % для Phyllocnistinae. Близкие значения генетических различий были получены для грацилляриид в Европе, Африке и Америке (De Prins et al., 2013; Laštůvka et al., 2013; Kawahara et al., 2017; Tóth, Lakatos, 2018).

⁵Построено с минимальным числом повторов одних и тех же видов для облегчения визуализации кластеров.

⁶Подсемейство Ascosecorpiinae было представлено в анализах 1 видом и в расчетах не участвовало.

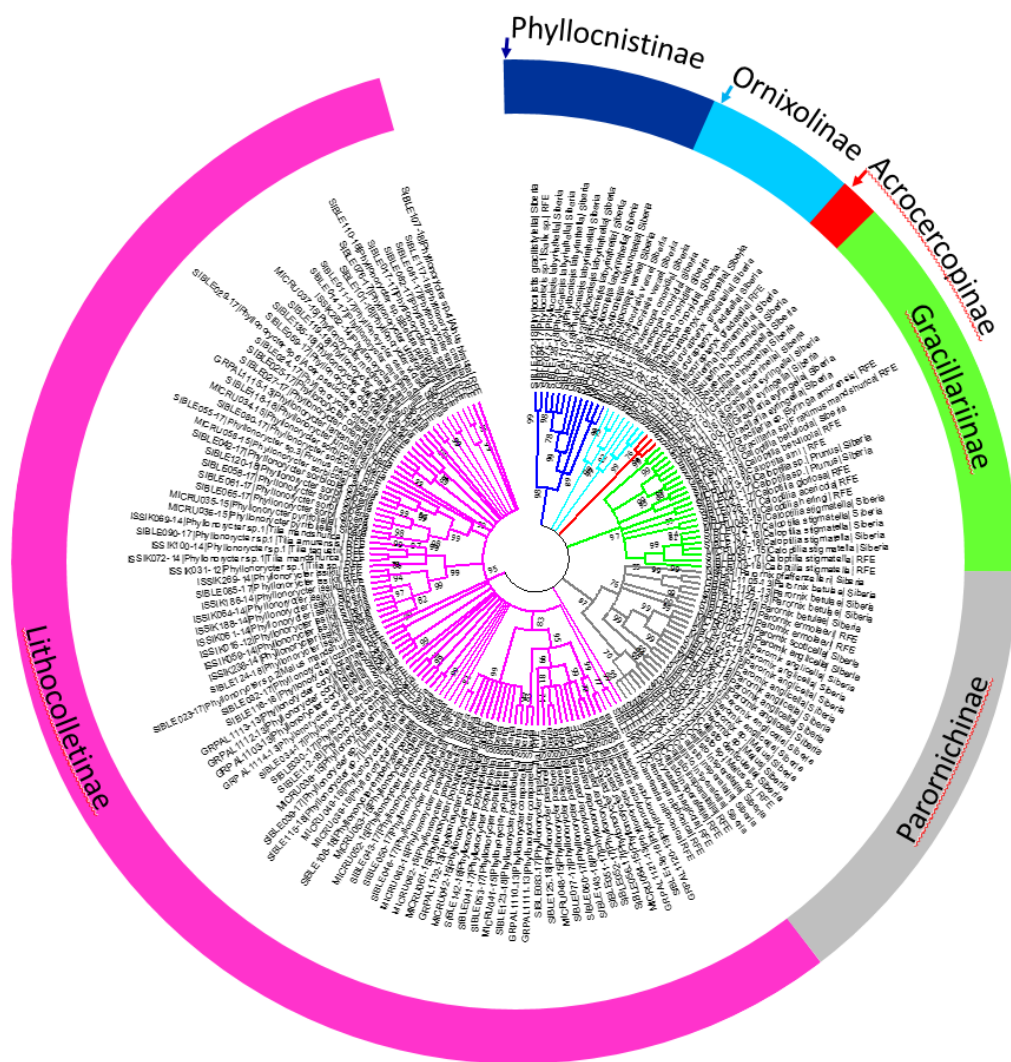


Рисунок 3.1. Филогенетическое дерево грацилляриид из Сибири и РДВ (57 видов и 13 ОТЕ, выборка N = 170 образцов), построенное на основе анализа сиквенсов гена COI мтДНК с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (2000 итераций), $p < 0,05$. *Примечание:* в подписи для каждого образца указаны – номер образца (начинается с SIBLE, MICRU, ISSIK или GRPAL) | вид моли | кормовое растение | регион. Длина ветви отражает степень родства. Ветви разных цветов соответствуют 6 подсемействам (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

Отнесение грацилляриид к указанным подсемействам хорошо согласуется с морфологическими характеристиками бабочек – жилкованием передних крыльев и их рисунком, строением генитальных аппаратов самок и самцов, биологией гусениц (постоянным пребыванием гусениц в минах или сменой минирования на открытый образ жизни и питание в листовых свертках) (Kawahara et al., 2017).

На основе анализа гена COI мтДНК проведена оценка внутри- и межвидовых различий для представителей 8 родов грацилляриид, собранных в Сибири и на РДВ и проанализированных в повторностях (Таблица 3.1).

Таблица 3.1. Внутри- и межвидовые генетические дистанции некоторых грацилляриид, собранных в азиатской части России в 2008–2018 гг., рассчитанные для гена COI мтДНК с применением метода ближайших соседей* (по: Кириченко и др., 2019а, Kirichenko et al., 2019а)

№	Род	Число		Генетическая дистанция, (%) ²			
		ви- дов	повтор- ностей ¹	внутривидовая		межвидовая	
				M±SE	min–max	M±SE	min–max
1	<i>Callisto</i>	2	3	0,25 ± 0,09a	0,02–0,03	9,13 ± 0,19a	8,90–9,30
2	<i>Caloptilia</i>	10	22	0,36 ± 0,12a	0–1,73	10,66 ± 0,36ab	4,83–15,87
3	<i>Cameraria</i>	1	3	0,94 ± 0,48b	0,16–1,14	–	–
4	<i>Gracillaria</i>	2	4	0	0	8,06 ± 0,21a	8,10–8,30
5	<i>Micrurapteryx</i>	2	4	0,10 ± 0,05a	0–0,16	9,41 ± 0,19a	9,30–9,55
6	<i>Parectopa</i>	1	5	0,38 ± 0,10a	0–0,79	–	–
7	<i>Phyllocnistis</i>	5	12	0,44 ± 0,28a	0–3,62	13,12 ± 0,32b	5,6–16,13
8	<i>Phyllonorycter</i>	39	432 [#]	1,3 ± 0,11b	0–2,96	12,10 ± 2,8b	3,66–17,17
		62	485				

*Расчеты выполнены для видов, представленных минимум 3 особями. M ± SE – среднее ± ошибка, min–max – минимальное и максимальное значения. ¹Число секвенированных образцов каждого рода. Серым цветом отмечены наибольшие значения. ²Генетическая дистанция выражена долей несовпадения нуклеотидов в соответствующих позициях гена для отдельного вида и рода, %. Значения, выделенные разными буквами, достоверно различаются внутри столбца, $p < 0,05$ (U-критерий Манна – Уитни).

Значение внутривидовой генетической изменчивости по изученному фрагменту гена у сибирских образцов грацилляриид варьировало от 0,10 ± 0,05 % (у *Micrurapteryx*) до 1,3 ± 0,1 % (*Phyllonorycter*) с максимальным абсолютным значением внутривидовой генетической вариабельности 3,62 % (*Phyllocnistis*). Значение межвидовой вариабельности составляло от 8,06 % (у *Gracillaria*) до 13,12 % (*Phyllonorycter*), с наиболее высокими абсолютными минимальными и максимальными величинами от 3,66 до 17,17 % у *Phyllonorycter* (Таблица 3.1).

При определении видов с помощью ДНК-баркодинга ориентируются на значения внутри- и межвидовой вариабельности, а также на величину генетического «зазора» у близких видов – ДНК-баркодингового люфта (barcoding

gap), который определяется как разница крайних значений – максимальной внутривидовой и минимальной межвидовой вариабельностей (Meier et al., 2008). Наличие выраженного ДНК-баркодингового люфта позволяет разделять виды. У молей из разных родов значение этого показателя варьировало (Рисунок 3.2).

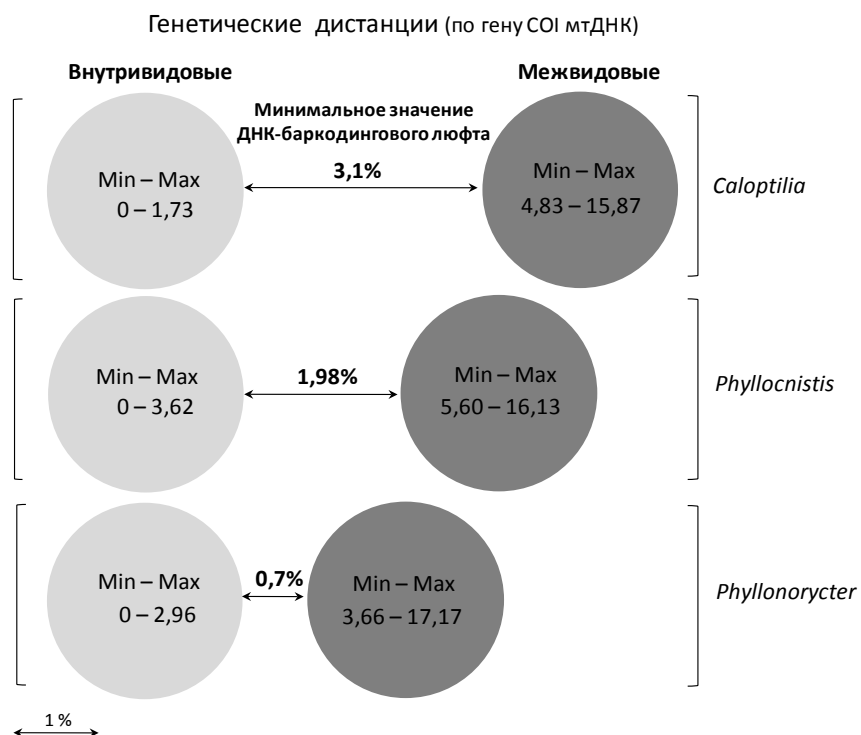


Рисунок 3.2. Минимальные величины ДНК-баркодингового люфта (%), рассчитанные для 3 родов грацилляриид, наиболее репрезентативных по числу видов и образцов в сборах из АЧР (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

Величина ДНК-баркодингового люфта была рассчитана на примере 3 родов молей (*Caloptilia*, *Phyllocnistis*, *Phyllonorycter*), наиболее репрезентативных по числу видов в исследовании. Минимальное значение ДНК-баркодингового люфта составляло 3,1 % у *Caloptilia* и 1,98 % у *Phyllocnistis* (Рисунок 3.2). У молей-пестрянок *Phyllonorycter* оно принимало значение 0,7 % (Рисунок 3.2). Такой минимальный генетический разрыв между близкими видами был зафиксирован в комплексе липовых молей *Phyllonorycter* spp. на РДВ (с максимальной внутривидовой вариабельностью 2,96 % и минимальной межвидовой 3,66 %). Характерно, что для прочих 38 из 39 проанализированных видов рода *Phyllonorycter* максимальная величина внутривидовой изменчивости

крайне редко превышала порог 2 %. При этом в подавляющем большинстве случаев (83 %) у представителей рода *Phyllonorycter* из АЧР межвидовые дистанции варьировали в диапазоне от 10 до 14 % (Рисунок 3.3).

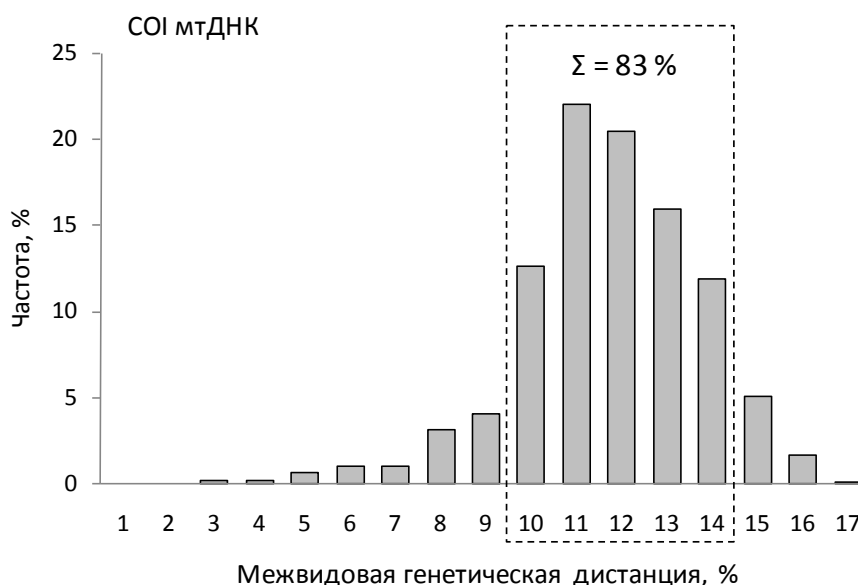


Рисунок 3.3. Частоты межвидовых генетических дистанций, рассчитанные для 39 видов (432 особей) молей-пестрянок *Phyllonorycter* из АЧР по гену COI мтДНК. Сумма всех столбцов = 100 %. Наиболее встречаемые *p*-дистанции отмечены пунктирной обводкой (по: Кириченко и др., 2019a; Kirichenko et al., 2019a)

Чаще всего значения внутривидовой изменчивости грацилляриид АЧР не превышали 2%-й порог. Значения генетических дистанций по гену COI мтДНК у грацилляриид из АЧР хорошо вписываются в известные значения внутри- и межвидовых генетических различий у представителей данного семейства (De Prins et al., 2013; Laštůvka et al., 2013). Некоторое превышение величины внутривидовой изменчивости у видов из рода *Phyllonorycter*, отмеченное в работе и в ранних исследованиях (De Prins et al., 2013; Jordan et al., 2016; Kirichenko et al., 2017b; Tóth, Lakatos, 2018), ожидаемо, учитывая богатое разнообразие молей этого рода. Род *Phyllonorycter* насчитывает > 400 видов в мировой фауне (J. De Prins, W. De Prins, 2019) и около 200 видов в России (Барышникова, 2008, 2016).

Согласно проведенным расчетам у молей другого рода – *Phyllocnistis* величина внутривидовой изменчивости по гену COI мтДНК может существенно выходить за рамки 2 %. Этот род является одним из менее изученных среди грацилляриид и сложным для таксономической дифференциации в связи с неявной

выраженностью морфологических признаков у его представителей (Kobayashi et al., 2011; Brito et al., 2012, 2017a, 2017b). Некоторые представители этого рода, имеющие четкое разделение по географическому признаку и генетическим характеристикам, практически не различаются по морфологии бабочек и могут быть представлены комплексами криптических видов (Jordan et al., 2016).

Величины внутривидовой генетической изменчивости по гену COI мтДНК, полученные для грацилляриид АЧР, могут (с некоторой оговоркой для видов из рода *Phyllocnistis*, таксономия которых требует разработки) использоваться в качестве референсных данных для идентификации видов, а также оценки диапазонов внутри- и межвидовой генетической вариабельности.

3.3. Молекулярно-генетическая диагностика видов грацилляриид

По собственным исследованиям и литературным данным, фауна грацилляриид АЧР насчитывает 173 вида (Приложение 5). Из них в данной работе диагностические молекулярно-генетические характеристики были получены для 57 видов, т. е. для 33 % всей фауны грацилляриид АЧР (Приложение 1). Ниже, отдельно для Сибири и РДВ, приводятся результаты ДНК-диагностики видов и обсуждается точность определения видов по их ДНК-баркодам.

Сибирь. В Сибири с помощью ДНК-баркодинга был определен 41 вид молей-пестрянок (Таблица 3.2), включая 2 новых для науки вида, 1 переописанный вид, который ранее путали с европейским видом (см. раздел 3.4), и 2 ОТЕ. Таким образом, ДНК-баркоды были получены для 51 % всех видов сибирской фауны грацилляриид (из 80 известных здесь видов) (Приложение 3). Двадцать четыре вида (из 41) были также подтверждены по морфологии бабочек.

Видовую принадлежность гусениц *Caloptilia* sp. с ивы и *Parornix* sp. с помощью ДНК-баркодинга установить не удалось в связи с отсутствием референсных сиквенсов (Таблица 3.2). Под *Parornix* sp. с яблони может «скрываться» один из видов – *P. fumidella* Kuznetzov, *P. maliphaga* Kuznetzov или *P. multimaculata* (Matsumura), известных из Восточной Азии (Приложение 2). *Caloptilia* sp. с ивы – потенциально новый для науки вид (см. раздел 3.4).

Таблица 3.2. ДНК-диагностика видов грацилляриид, собранных в Сибири в 2005–2019 гг. (по результатам сравнительного анализа в генетических базах BOLD и NCBI) (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

№	Подсемейства, виды ¹	Степень сходства с референсными сиквенсами, % ²	Референсные ДНК-баркоды в генетической базе BOLD		
			Страна, регион	Номер образца в генбанке (номер сиквенса) ³	Автор ⁴
Подсем. ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima					
1	<i>Sauterina hofmanniella</i> (Schleich)	99,39	Норвегия	(NHMO-DAR-10427)	KB
Подсем. GRACILLARIINAE Stainton					
2	<i>Caloptilia alnivorella</i> (Chambers)	98,13	Канада	KR454549	SB
3	<i>C. betulicola</i> (Hering)†	100	Финляндия	HM871550	MM
4	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius)	100	Норвегия	(BIOUG17026-E01)	ES
5	<i>C. suberinella</i> (Tengström)	100	Финляндия	HM396389	MM
6	<i>Gracillaria syringella</i> (Fabricius)	100	Финляндия	KM573334 ¹	JT
Подсем. LITHOCOLLETINAE Stainton					
7	<i>Phyllonorycter agilella</i> (Zeller)	100	Чехия	KX070898	AL
8	<i>Ph. apparella</i> (Herrich-Schäffer)†	100	Норвегия	(NHMO-DAR-6140)	KB
9	<i>Ph. comparella</i> (Duponchel)†	100	Чехия	KX071159	AL
10	<i>Ph. connexella</i> (Zeller)	100	Австрия	—	PH
11	<i>Ph. corylifoliella</i> (Hübner)	99,39	Чехия	KX071407	AL
12	<i>Ph. dubitella</i> (Herrich-Schäffer) †	100	Норвегия	(NHMO-DAR-11946)	KB
13	<i>Ph. emberizaepenella</i> (Bouché) †	100	Норвегия	(NHMO-DAR-11969)	KB
14	<i>Ph. ermani</i> (Kumata)†	—	Сибирь	(MICRU038-15)	NK
15	<i>Ph. issikii</i> (Kumata)†	100	Литва	KY079352	DPs
16	<i>Ph. ivani</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde†	—	Сибирь	(MICRU065-15)	NK
17	<i>Ph. lantanella</i> (Schränk)	100	Финляндия	KT782339	MM
18	<i>Ph. medicaginella</i> (Gerasimov)†	100	Бельгия	HM382083	DPs
19	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller)†	98,62	Австрия	KX046210	GD
20	<i>Ph. populifoliella</i> (Treitschke)†	99,85	Финляндия	(RMNH.5013731)	JJ
21	<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev)	99,23	Китай	(RMNH.5007980)	EvN
22	<i>Ph. pyrifoliella</i> (Gerasimov)†	100	Финляндия	HM874059	MM
23	<i>Ph. salictella</i> (Zeller)	99,85	Финляндия	HM872360	JT
24	<i>Ph. schreberella</i> (Fabricius)	98,01	Германия	(BIOUG17379-E08)	R
25	<i>Ph. sorbi</i> (Frey)†	100	Норвегия	(NHMO-DAR-14988)	KB
26	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata)	98	Япония	(RMNH.INS.29782)	CD
27	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hübner)†	100	Норвегия	(NHMO-DAR-14985)	KB
28	<i>Ph. viciae</i> (Kumata)†	—	Сибирь	(SIBLE101-18)	NK
Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova					
29	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering)†	—	Сибирь	KP845387	NK

№	Подсемейства, виды ¹	Степень сходства с референсными сиквенсами, % ²	Референсные ДНК-баркоды в генетической базе BOLD		
			Страна, регион	Номер образца в генбанке (номер сиквенса) ³	Автор ⁴
30	<i>M. gradatella</i> † (Herrich-Schäffer)	99,84	Финляндия	HM873950	MM
31	<i>Parectopa ononidis</i> (Zeller)†	99,38	Франция	JN271902	AC

Подсем. PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova

32	<i>Callisto denticulella</i> (Thunberg)	99,85	Финляндия	KT782451	MM
33	<i>C. insperatella</i> (Nickerl)	99,85	Финляндия	JF853924	JK
34	<i>Parornix anglicella</i> (Stainton)†	100	Германия	HQ963158	R
35	<i>P. betulae</i> (Stainton)†	100	Финляндия	HQ963158	MM
36	<i>P. pfaffenzelleri</i> Frey†	—	Сибирь	(SIBLE148-19)	EA
37	<i>P. scoticella</i> (Stainton)	100	Португалия	KX045365	AL

Подсем. PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer

38	<i>Phyllocnistis gracilistylella</i> Kobayashi, Jinbo & Hirowatari	99,08	Япония	AB614506	SK
39	<i>Ph. labyrinthella</i> (Bjerkander)†	100	Норвегия	—	KB
40	<i>Ph. unipunctella</i> (Stephens) †	96,48	Япония	(RMNH.INS.29771)	CD
41	<i>Ph. verae</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde†	—	Сибирь	MG191413	NK

Таксоны с неясной видовой принадлежностью, выделенные в отдельные оперативные таксономические единицы (ОТЕ)⁵

42	<i>Caloptilia</i> sp. [<i>Salix</i>] ⁵	—	Сибирь	(SIBLE020-17)	NK
43	<i>Parornix</i> sp. [<i>Malus</i>]	—	Сибирь	(SIBLE049-17)	NK

¹Виды со значком † были также определены по морфологии бабочек (Kirichenko et al., 2016; Kirichenko et al., 2018b; Kirichenko et al., 2019b; Кириченко и др., 2019a). ²Согласно алгоритмам расчета генетических дистанций между видами на платформе BOLD и NCBI; прочерк (—) – нет данных (сиквенсы получены впервые). ³Номер образца в генбанке (genbank accession number) или [номер сиквенса в библиотеке]. ⁴Авторы, собравшие и определившие виды: AC – A. Cama, AL – A. Laštůvka, CD – C. Doorenweerd, DPs – J. & W. De Prins, EA – Е.Н. Акулов, ES – E. Stur, EvN – E.J. van Nieuwerkerken, GD – G. Deschka, JI – J. Itamies, JK – J. Kaitila, JT – J. Tabell, KB – K. Berggren, MM – M. Mutanen, NK – Н.И. Кириченко, PH – P. Huemer, R – Rulik, SB – S. Butland, SK – S. Kobayashi. ⁵Предполагаемый новый для науки вид.

На филогенетических деревьях ДНК-баркоды сибирских образцов безошибочно группировались с таковыми референсных образцов (Рисунки 3.4, 3.5). Степень их сходства составляла 98–100 % (Таблица 3.2). ДНК-баркоды сибирских образцов молей показали наибольшее генетическое сходство с референсными образцами из стран Северной Европы (Финляндии, Норвегии) и Канады (55 % видов), из Западной Европы (Австрия, Бельгия, Германия, Франция, Португалия) и Балтии (Литва) (31 % видов) (Таблица 3.2, Рисунки 3.4, 3.5).

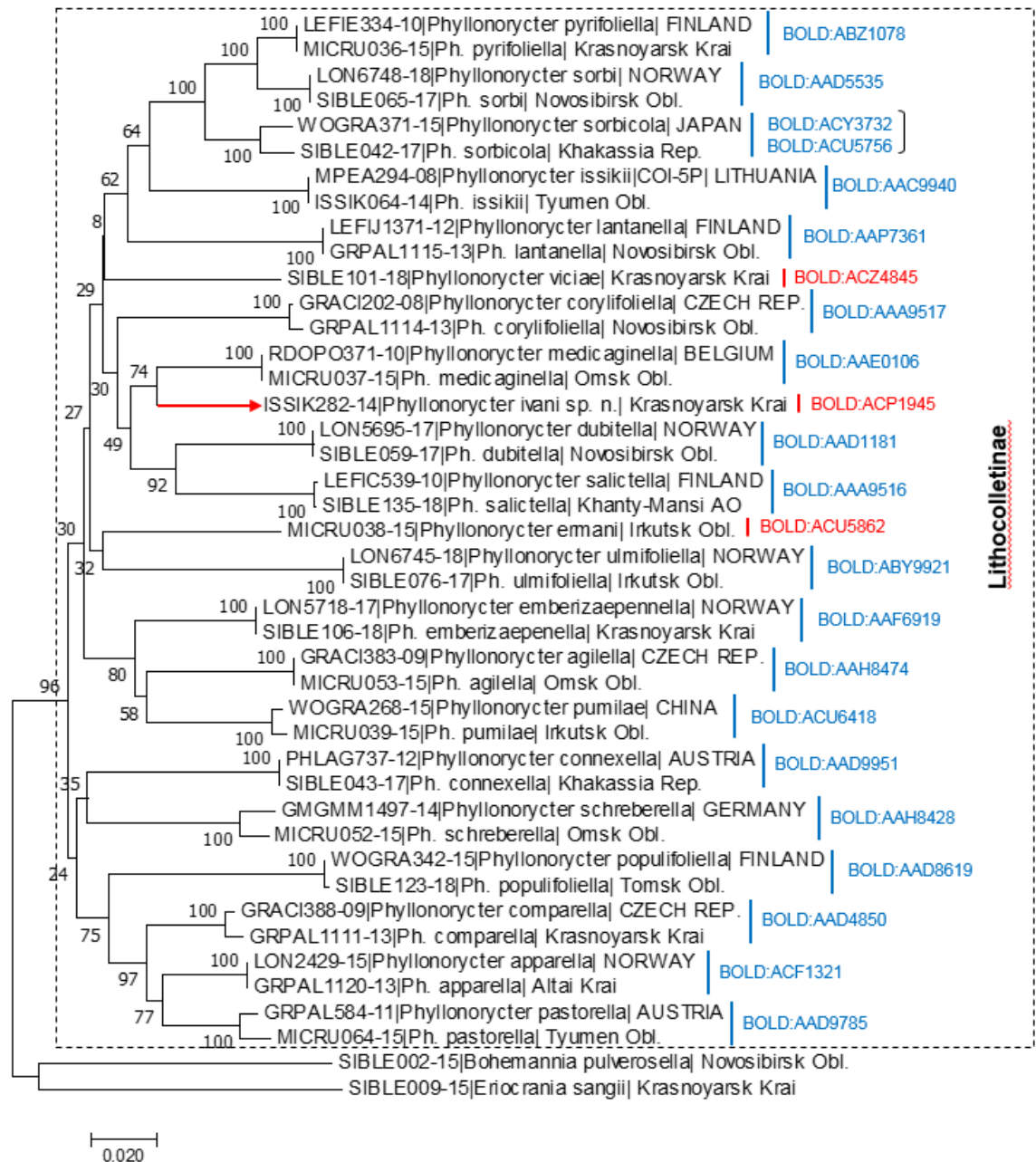


Рисунок 3.4. Филогенетическое дерево, отображающее степень родства сибирских образцов *Phyllonorycter* spp. с референсными сиквенсами и построенное с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (2000 итераций), $p < 0,05$. *Примечание:* в строках слева направо – номер образца в базе BOLD | вид | страна происхождения референсного сиквенса, регион определяемого образца. Референсные образцы указаны под полным родовым названием, сравниваемые с ними – под сокращенными. Индексный номер кластера (БИН) указан после вертикальной линии | BOLD:ABZ1078 и т. д. Номера БИН, выделенные красным, получены впервые; синим – ранее известные. Ветви новых для науки видов указаны красной стрелкой. Скобкой] обозначены случаи двойных BINs для одного вида (по: Кириченко и др., 2017, 2018, с изменениями)

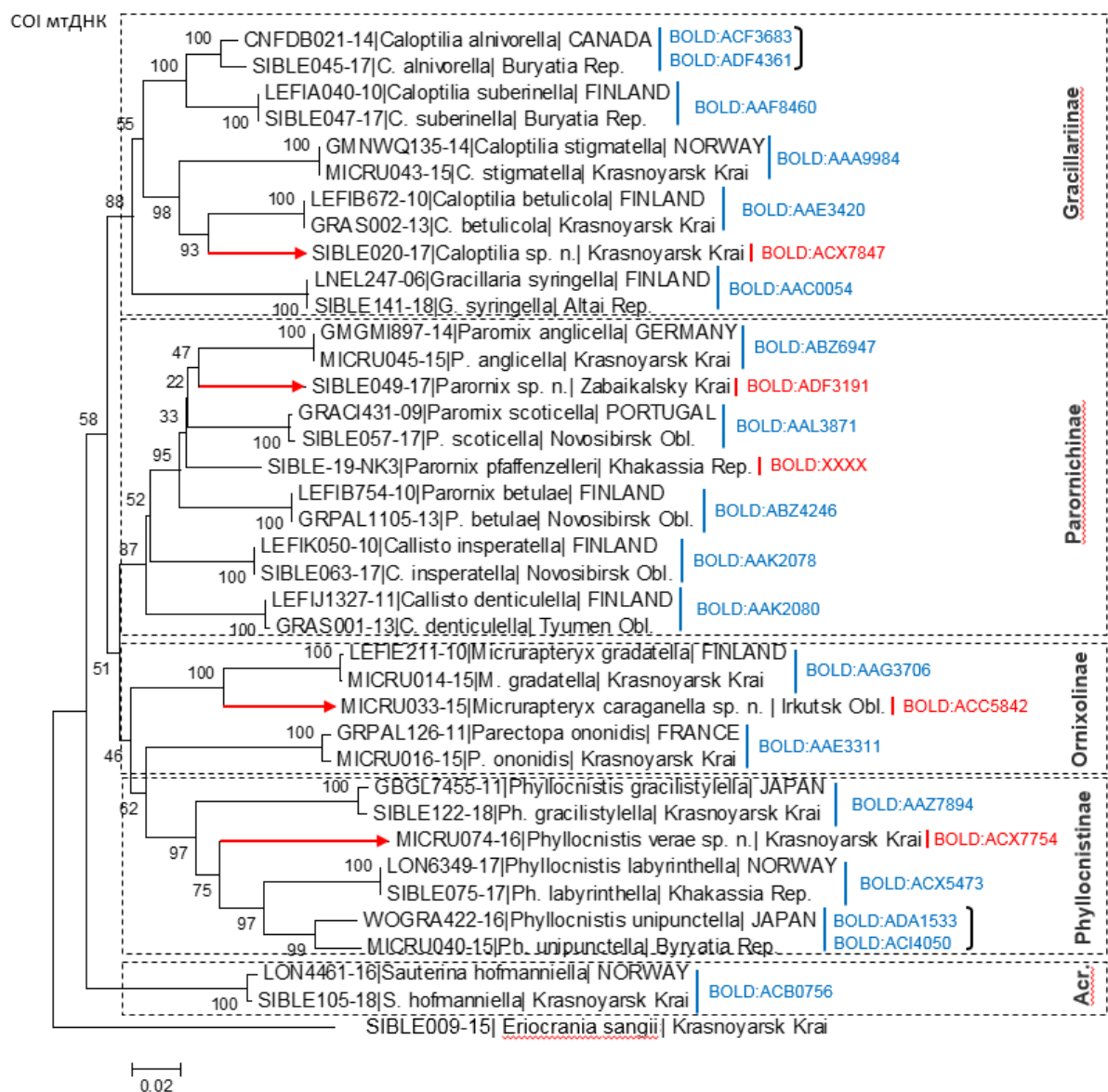


Рисунок 3.5. Филогенетическое дерево, отображающее степень родства молей подсемейств Gracillariinae, Parornichinae, Ornixolinae, Phyllocnistinae, Acrocercopinae (последнее на рисунке сокращено до Acr.), собранных в Сибири в 2008–2018 гг., с референсными сиквенсами. *Примечание* см. в подписи к Рисунку 3.4 (по: Кириченко и др., 2017, 2018, с изменениями)

ДНК-баркоды 3 видов из Сибири – *Phyllocnistis gracilistylella*, *Phyllonorycter pumilae* и *Phyllonorycter sorbicola* – имели сходство 98–99,23 % с сиквенсами из Японии и Китая (Таблица 3.2). Ближайшим соседом *Ph. unipunctella* из Сибири являлся образец из Японии (степень сходства 96,48 %). Другими авторами у этого вида была выявлена значительная вариабельность по гену COI мтДНК (с дистанцией, достигающей 5,5 %) с разделением популяций

по географическому признаку (Европа, Сибирь, Япония), что предполагает существование комплекса видов (Jordan et al., 2016).

Секвенированные образцы из Сибири были автоматически отнесены к соответствующим БИНам – уникальным числовым кодам (аналогам видов), присваиваемым каждому образцу генетической базой BOLD (Рисунки 3.4, 3.5).

Исключение составили виды *Phyllonorycter sorbicola*, *Caloptilia alnivorella* и *Phyllocnistis unipunctella*, которым в генетической базе были присвоены новые БИНЫ. Вместе с тем сиквенсы сибирских образцов этих видов безошибочно группировались с референсными на филогенетических деревьях (Рисунки 3.4, 3.5).

ДНК-баркоды и БИНЫ 6 видов грацилляриид (виды подтверждены по морфологии бабочек) – новые для генетической базы BOLD (Рисунки 3.4, 3.5, Таблица 3.2) и могут с высокой степенью надежности использоваться в качестве референсных для определения видов. Среди них виды, которые до выполненных исследований ДНК-баркодингу не подвергались: *Parornix pfaffenzelleri*, *Phyllonorycter ermani*, *Ph. viciae*, *Micrurapteryx caraganella*, *Phyllocnistis verae* и *Phyllonorycter ivani*.

Российский Дальний Восток. По сборам с РДВ с помощью ДНК-баркодинга было определено 26 видов и выявлено 11 ОТЕ (Таблица 3.3). ДНК-баркоды 17 дальневосточных видов молей (67 % от всех проанализированных видов с РДВ) имели высокую степень сходства (97,39–100 %) с референсными ДНК-баркодами из Японии и Южной Кореи. Это вполне ожидаемо, учитывая восточноазиатское происхождение большинства видов с РДВ. Для прочих 9 видов (33 %) с РДВ наиболее высокая степень родства отмечена с образцами из Европы (Германия, Литва, Финляндия) и Канады (Таблица 3.3).

На филогенетическом дереве дальневосточные грациллярииды безошибочно группировались с референсными сиквенсами; величина топологии базальных ветвей составляла 99–100 % (Рисунок 3.6). Более того, ДНК-баркоды дальневосточных образцов грацилляриид были отнесены к соответствующим БИНам в генетической базе BOLD (Рисунок 3.6). Исключение составили 3 вида молей – *Phyllonorycter cretata*, *Ph. salictella*, *Chrysaster hagicola*, определенные из сборов с РДВ, БИНЫ которых отличались от таковых референсных сиквенсов, происходивших из Японии и Южной Кореи (Рисунок 3.6).

Таблица 3.3. ДНК-диагностика видов грацилляриид, собранных на территории российского Дальнего Востока в 2010–2017 гг. (по результатам анализа в генетических базах BOLD и NCBI) (составлено по данным: Kirichenko et al., 2019a)

№	Подсемейства, виды ¹	Степень сходства с референсными сиквенсами, % ²	Референсные ДНК-баркоды в генетической базе BOLD		
			Страна, регион	Номер образца в генбанке ³	Автор ⁴
Подсем. GRACILLARIIDAE Stainton					
1	<i>Caloptilia acericola</i> Kumata	99,64	Япония	LC127690	—
2	<i>C. alni</i> Kumata	99,85	Япония	LC127783	—
3	<i>C. betulicola</i> (Hering)	99,69	Финляндия	HM871013	ММ
4	<i>C. gloriosa</i> Kumata†	99,46	Япония	LC127630	—
5	<i>C. heringi</i> Kumata	100	Япония	LC127603	—
6	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius)	99,84	Германия	HQ563619	—
Подсем. LITHOCOLLETINAE Stainton					
7	<i>Cameraria niphonica</i> Kumata†	99,85	Ю. Корея	(RMNH.INS.30127)	EvN
8	<i>Chrysaster hagicola</i> (Kumata)†	97,39	Ю. Корея	(RMNH.5007914)	—
9	<i>Phyllonorycter caraganella</i> (Ermolaev)†	—	РДВ	SIBLE014-17	NK
10	<i>Ph. cavella</i> (Zeller)†	99,85	Япония	(RMNH.INS.29991)	CD
11	<i>Ph. cretata</i> (Kumata)†	98,16	Ю. Корея	(RMNH.5007988)	—
12	<i>Ph. ermani</i> (Kumata)	—	РДВ	SIBLE112-18	NK
13	<i>Ph. issikii</i> (Kumala)†	98,01	Финляндия	HM871240	ММ
14	<i>Ph. japonica</i> (Kumata)†	99,54	Ю. Корея	(RMNH.INS.30178)	EvN
15	<i>Ph. jozanae</i> (Kumata)†	99,69	Япония	(CLV23207)	S
16	<i>Ph. junoniella</i> (Zeller)†	99,66	Канада	KR455448	—
17	<i>Ph. nigristella</i> (Kumata)†	100	Ю. Корея	(RMNH.INS.544264)	EvN
18	<i>Ph. orientalis</i> (Kumata)	98,93	Япония	(RMNH.5007957)	CD
19	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller)†	100	Ю. Корея	(RMNH.INS.544261)	EvN
20	<i>Ph. populifoliella</i> (Tr.)	99,69	Литва	HM392563	DPs
21	<i>Ph. salictella</i> (Zeller)	97,68	Финляндия	KX049874	EL
22	<i>Ph. similis</i> Kumata†	99,69	Япония	(RMNH.INS.29723)	CD
23	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata)	99,85	Япония	(RMNH.INS.29782)	CD
Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova					
24	<i>Micrurapteryx gradatella</i> (Herrich-Schäffer)	100	Финляндия	(MM18085)	ММ
Подсем. PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova					
25	<i>Callisto insperatella</i> (Nickerl)	99,68	Финляндия	JF853924	JK
26	<i>Parornix ermolaevi</i> Kuznetsov	98,16	Япония	(RMNH.INS.29859)	CD

№	Подсемейства, виды ¹	Степень сходства с референсными сиквенсами, % ²	Референсные ДНК-баркоды в генетической базе BOLD		
			Страна, регион	Номер образца в генбанке ³	Автор ⁴

Таксоны с неясной видовой принадлежностью, выделенные в отдельные оперативные таксономические единицы (ОТЕ)⁵

27	<i>Callisto</i> sp. [<i>Malus</i>]	—	РДВ	SIBLE037-17	NK
28	<i>Gracillaria</i> sp. [<i>Syringa</i> , <i>Fraxinus</i>]	—	РДВ	SIBLE038-17	NK
29	<i>Phyllonorycter</i> sp. 1 [<i>Tilia</i>]	—	РДВ	ISSIK031-12	NK
30	<i>Phyllonorycter</i> sp. 2 [<i>Malus</i>]	—	РДВ	SIBLE023-17	NK
31	<i>Phyllonorycter</i> sp. 3 [<i>Prunus</i>]	—	РДВ	SIBLE055-17	NK
32	<i>Phyllonorycter</i> sp. 4 [<i>Alnus</i>]	—	РДВ	SIBLE107-18	NK
33	<i>Phyllonorycter</i> sp. 5 [<i>Betula</i>]	—	РДВ	SIBLE110-18	NK
34	<i>Phyllonorycter</i> sp. 6 [<i>Acer</i>]	—	РДВ	SIBLE029-17	NK
35	<i>Phyllonorycter</i> sp. 7 [<i>Ulmus</i>]	—	РДВ	SIBLE039-17	NK
36	<i>Phyllonorycter</i> sp. 8 [<i>Juglans</i>]	—	РДВ	SIBLE022-17	NK
37	<i>Phyllocnistis</i> sp. 1 [<i>Salix</i>]	—	РДВ	SIBLE084-17	NK

¹Виды со знаком † помимо ДНК-баркодирования были диагностированы по морфологии бабочек. ²Согласно алгоритмам расчета генетических дистанций между видами на платформе BOLD; прочерк (—) – нет данных (сиквенсы получены впервые). ³Номер образца в генбанке [номер сиквенса]. ⁴Авторы, собравшие и определившие виды: CD – С. Doorensweerd, DPs – J. & W. De Prins, EA – Е.Н. Акулов, EL – E. Laasonen, EvN – E. van Nieukerken, JK – J. Kaitila, MM – M. Mutanen, NK – Н.И. Кириченко. ⁵В квадратных скобках указан род кормовых растений; подчеркиванием выделены предположительно новые для науки виды; остальные – возможно, ранее известные виды, которые до наших исследований ДНК-баркодированию не подвергались. Для видов № 9 и 12 ДНК-баркоды получены впервые (видовая принадлежность молей подтверждена по морфологии бабочек). Виды № 9 и 26 – предполагаемые эндемики РДВ (Барышникова, 2016).

Степень сходства ДНК-баркодов дальневосточных представителей с таковыми референсных образцов *Ph. cretata*, *Ph. salictella*, *C. hagicola* составила 98,16, 97,68 и 97,39 % соответственно (Таблица 3.3). Вместе с тем на филогенетическом дереве сиквенсы дальневосточных представителей этих 3 видов надежно группировались с референсными сиквенсами с высокой величиной поддержки базальных ветвей (Рисунок 3.6). Принадлежность дальневосточных образцов к *Phyllonorycter cretata* и *Chrysaster hagicola* была дополнительно подтверждена по морфологии бабочек. По всей видимости, эти виды имеют чуть большую степень генетической вариабельности по локусу гена COI мтДНК, чем большинство представителей семейства грацилляриид.

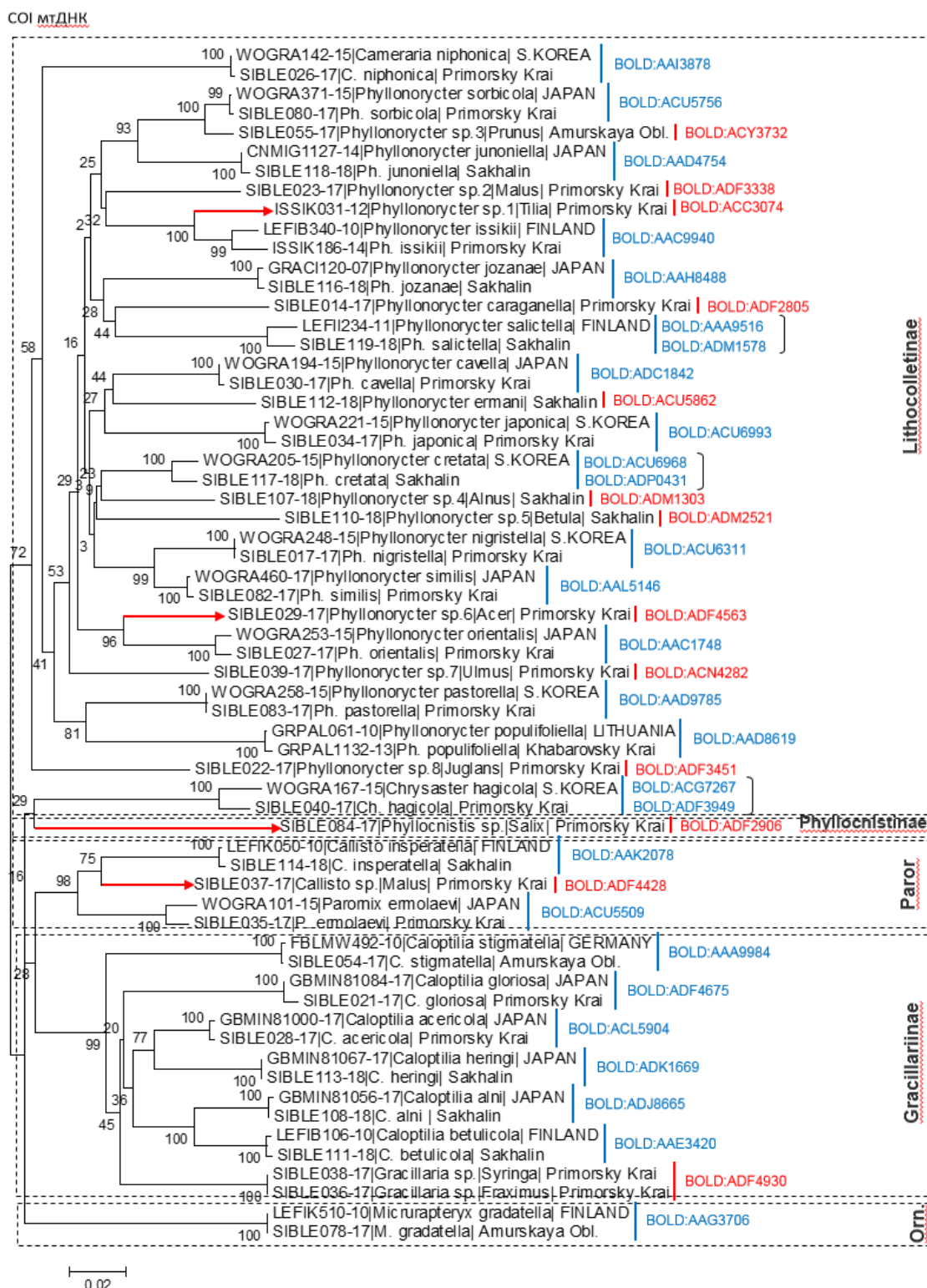


Рисунок 3.6. Филогенетическое дерево, отображающее степень родства молей из подсемейств Lithocolletinae, Phyllocnistinae, Gracillariinae, Parornichinae, Orniolinae (на рисунке обозначены Paror. и Orn.), собранных на территории РДВ в 2008–2017 гг., с референсными сиквенсами. *Примечание* см. в подписи к Рисунку 3.4 (по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

Два вида молей, *Phyllonorycter caraganella* (предположительно эндемичный вид на РДВ) и *Ph. ermani*, определенных по морфологии бабочек-самцов, были впервые подвергнуты ДНК-баркодингу (Рисунок 3.6). Их ДНК-баркоды могут со 100%-й надежностью использоваться в качестве референсных сиквенсов.

Одиннадцать дальневосточных грацилляриид, собранных на стадии гусеницы, с помощью ДНК-баркодинга до вида установить не удалось в связи с отсутствием референсных сиквенсов в генетических базах. В работе они были отнесены к ОТЕ, для которых были известны кормовые растения и характеристики мин. Это моли-пестрянки из 4 родов – *Callisto*, *Gracillaria*, *Phyllonorycter* и *Phyllocnistis* (Таблица 3.3). Восемь грацилляриид – *Callisto* sp. (гусеницы собраны с *Malus* sp.), *Gracillaria* sp. (с *Syringa* и *Fraxinus*), *Phyllonorycter* sp. 2 (с *Malus*), *Phyllonorycter* sp. 3 (с *Prunus*), *Phyllonorycter* sp. 4 (с *Alnus*), *Phyllonorycter* sp. 5 (с *Betula*), *Phyllonorycter* sp. 7 (с *Ulmus*) и *Phyllonorycter* sp. 8 (с *Juglans*) – скорее всего, известные виды, которые до наших исследований ДНК-баркодингу не подвергались и для которых референсные сиквенсы в генбанках отсутствуют (Приложение 2). Три грациллярииды – *Phyllocnistis* sp. (с *Salix* sp.), *Phyllonorycter* sp. 1 (с *Tilia*) и *Phyllonorycter* sp. 6 (с *Acer pseudosieboldianum*) – предположительно новые для науки виды (рассмотрены ниже, см. раздел 3.4).

3.4. Обнаружение новых для науки видов грацилляриид

По результатам ДНК-баркодинга гусениц грацилляриид из АЧР выявлено 6 новых для науки таксонов (Таблица 3.4). Их предварительное отнесение к новым для науки видам было выполнено на основе оценки генетических дистанций между видами соответствующих трофических комплексов (см. Приложение 2).

Представитель *Caloptilia* sp., собранный на стадии гусеницы из мины с ивы в пригороде Красноярска, значительно отличался по ДНК-баркодинговому фрагменту от прочих 3 ивовых видов данного рода молей – *C. alnivorella* (Chambers) (межвидовая генетическая дистанция 4,2 %), *C. chrysolampra* (Meurick) (10 %), *C. stigmatella* (Fabricius) (14 %), также известных на ивах в Палеарктике (Приложение 2).

Таблица. 3.4. Новые и предположительно новые для науки виды дендрофильных грацилляриид, выявленные в азиатской части России (составлено по: Кириченко и др., 2019a; Kirichenko et al., 2019a)

№	Вид, ОТЕ ¹	Кормовое растение	Место первой находки
Предположительно новые для науки виды, диагностированные с помощью ДНК-баркодинга по гусеницам (требуют подтверждения по морфологии бабочек)			
1	<i>Caloptilia</i> sp.	<i>Salix</i> sp.	Красноярск и пригород
2	<i>Phyllonorycter</i> sp. 1	<i>Tilia amurensis</i> , <i>T. mandshurica</i>	ГТС, Приморский край
3	<i>Phyllonorycter</i> sp. 6	<i>Acer pseudosieboldianum</i>	
4	<i>Phyllocnistis</i> sp.	<i>Salix</i> sp.	
Описанные новые для науки виды (выделенные с помощью ДНК-баркодинга и подтвержденные по морфологии бабочек)			
5	<i>Phyllonorycter ivani</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde	<i>Caragana arborescens</i>	Красноярск и пригород
6	<i>Phyllocnistis verae</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde	<i>Cornus alba</i>	
Переописанный вид (выделенный с помощью ДНК-баркодинга и подтвержденный по морфологии бабочек)			
	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering)	<i>Caragana arborescens</i>	Красноярск и пригород

¹Виды № 1–3 получили свое формальное описание, ОТЕ – оперативные таксономические единицы, к которым были предварительно отнесены предполагаемые новые для науки виды до момента получения взрослых стадий и формального описания видов.

Прочие 3 грациллярииды, найденные на стадии гусеницы в Приморском крае, также значительно отличались от своих ближайших родственников по гену COI мтДНК (Приложение 2). Моль-пестрянка *Phyllonorycter* sp. 1, обнаруженная на липах амурской и маньчжурской, была отделена генетической дистанцией 5,6 % от родственной липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (подробный анализ филогеографии липовых молей приведен в главе 7). Моль-пестрянка *Phyllonorycter* sp. 6 с *Acer pseudosieboldianum* имела генетическую дистанцию 7,4 % по отношению к родственной кленовой моли *Ph. orientalis* (Kumata); 3 других вида кленовых молей – *Ph. ginnalae* (Ermolaev), *Ph. jezoniella* (Matsumura), *Ph. kurokoi* (Kumata) – на *A. pseudosieboldianum* неизвестны (Приложение 2). Моль-пестрянка *Phyllocnistis* sp., выявленная по гусеницам с ивы, имела значительную генетическую дистанцию с прочими видами ивовых молей-пестрянок, известных в Палеарктике: *Ph. valentinensis* Hering (генетическая

дистанция между видами – 4,9 %), *Ph. gracilistylella* Kobayashi, Jinbo & Hirowatari (6,4 %), *Ph. saligna* (Zeller) (12,9 %), *Ph. canariensis* Hering (13,1 %) и *Ph. ramulicola* Langmaid & Corley (13,5 %) (Приложение 2).

Новизна этих 4 таксонов (*Caloptilia* sp., *Phyllonorycter* sp. 1, *Phyllonorycter* sp. 6, *Phyllocnistis* sp.), временно отнесенных к ОТЕ, для которых имеются сведения о трофических связях (Таблица 3.4), требует подтверждений по морфологии бабочек, а сами таксоны (при их подтверждении) – формального описания (работа запланирована на последующие годы).

Анализ морфологических структур бабочек, выведенных из мин, и установление их кормовых растений позволили описать 2 других новых для науки вида грацилляриид из Сибири (по находкам из Красноярского края) – *Phyllonorycter ivani* Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde и *Phyllocnistis verae* Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde (Kirichenko et al., 2018b, 2019b) и переписать 1 вид молей-пестрянок из АЧР – *Micrurapteryx caraganella* (Hering) (Kirichenko et al., 2016). Виды *M. caraganella* и *Ph. ivani* в ранней литературе путали с другими представителями одноименных родов. Массовый вред, наносимый насаждениям караганы *M. caraganella* в Сибири, приписывали виду, который на самом деле трофически не связан с караганой.

Ниже кратко рассмотрены молекулярно-генетические диагностические признаки, проанализирован генетический полиморфизм видов, отмечены трофические связи и вредоносность. Краткий анализ морфологических характеристик бабочек и мин приведен в Приложениях 5–10, подробный – в соответствующих статьях (Kirichenko et al., 2016; Kirichenko et al., 2018b, 2019b).

3.4.1. Моль-пестрянка *Micrurapteryx caraganella* – «новый» вид, вредящий карагане в азиатской части России

С использованием возможностей интегративной таксономии был переописан вид минирующей моли *Micrurapteryx caraganella* (Hering, 1957) (подсем. *Ornixolinae*) – вредитель караганы древовидной, или акации желтой *Caragana arborescens* (Fabaceae) в Сибири (Kirichenko et al., 2016). Следуя правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный

кодекс..., 1999), автором вида был признан Э.М. Херинг (E.M. Hering). Именно в его работе впервые была дана краткая характеристика вида *caraganella* (в сочетании с родовым *Parectopa*), хотя и исключительно по минам (Hering, 1957). В литературе этот вид моли относили то к роду *Parectopa*, то к *Gracillaria*, указывая автором вида А.С. Данилевского (Довнар-Запольский, 1969; Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Баранник, 1981). Вместе с тем ни в одной из работ Данилевского описания вида найдено не было; в работе Херинга первоисточник не был указан (см. Kirichenko et al., 2016).

В Сибири этот вид моли указывали в списке значимых вредителей караганы древовидной в Новосибирске (Черепанов, Криволицкая, 1960). Позднее видовые названия *Gracillaria caraganella* Danilevsky и *Parectopa caraginella* Danilevsky были признаны непригодными и вид был отнесен к европейскому – *Micrurapteryx gradatella* (Herrich-Schäffer) (Кузнецов, Тристан, 1985). С 1985 г. и до недавнего времени считалось, что в Сибири вспышки массового размножения на карагане дает *M. gradatella* (Кузнецов, 1981, 1999).

На филогенетическом дереве, иллюстрирующем родство видов из родов *Micrurapteryx* и *Parectopa*, сибирские образцы моли с караганы древовидной, собранные на значительной территории Сибири (от Омской до Иркутской обл.), безошибочно группировались с представителями рода *Micrurapteryx* (Рисунок 3.7). Это подтверждает принадлежность «сибирского» вида к роду *Micrurapteryx*, что согласуется с суждениями отечественных специалистов о принадлежности моли с караганы к этому роду (Кузнецов, 1981; Кузнецов, Тристан, 1985). Вместе с тем выявленные на генетическом дереве кластеры (Рисунок 3.7, кластеры, отмеченные красной и синей чертой) указывают на ошибку, допущенную в работах предшественников, об отнесении «сибирского» вида к *M. gradatella*.

Минимальная генетическая дистанция между *M. caraganella* и *M. gradatella* составила 9,2 %, что является значительной дистанцией на фоне внутривидовой вариабельности гена COI 0,02 % у *M. gradatella* (N = 10 особей из Европы и Сибири) и 0,62 % у *M. caraganella* (21 особь из Сибири). ДНК-баркодинговый люфт между *M. caraganella* и *M. gradatella* составил 8,6 %, и его высокое значение говорит в пользу надежного разделения видов.

COI мтДНК

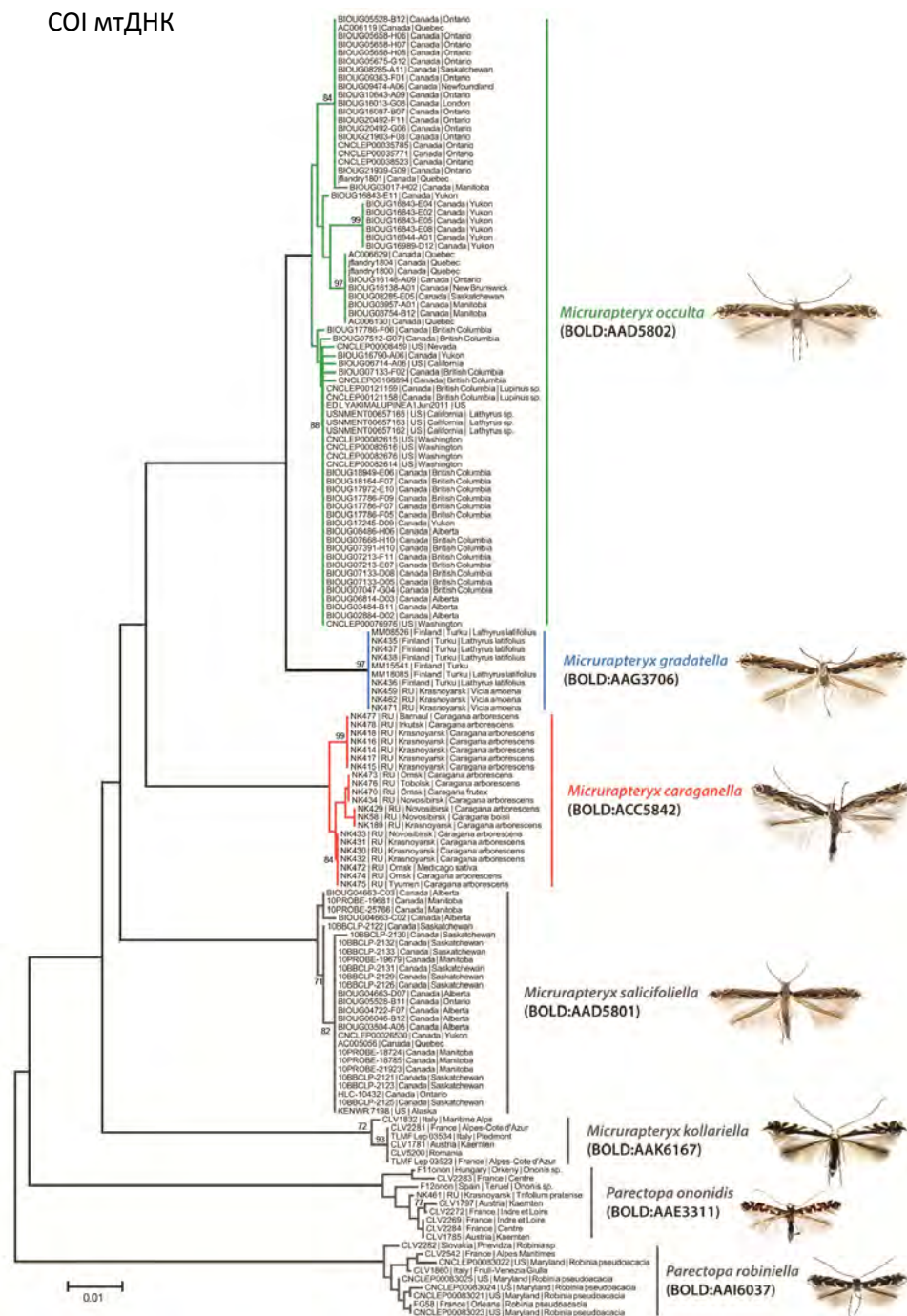


Рисунок 3.7. Филогенетическое дерево молей *Micrurapteryx* и *Parectopa* (Lepidoptera: Gracillariidae), построенное на основе анализа сиквенсов гена COI мтДНК с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (1000 итераций), $p < 0,05$. Длина ветви отражает степень родства (%) (по: Kirichenko et al., 2016)

В исследованном фрагменте гена COI мтДНК было обнаружено в совокупности 56 мутаций, позволяющих безошибочно разделять эти 2 вида (Таблица 3.5).

Таблица 3.5. Позиции замен нуклеотидов в гене COI мтДНК (658 п. н.) у *Micrurapteryx caraganella* и *M. gradatella* из Сибири (по: Kirichenko et al., 2016)

Вид	Позиция нуклеотида													
	10	13	14	22	25	31	49	79	82	133	139	154	160	169
<i>M. caraganella</i>	С	Т	Т	Г	Т	Г	А	А	С	Т	Т	Т	А	Т
<i>M. gradatella</i>	Т	С	С	А	С	А	Т	Г	Т	С	С	С	Г	А
	211	212	220	241	266	271	277	281	283	325	334	337	346	355
<i>M. caraganella</i>	Г	Т	Т	А	С	С	С	С	А	С	А	А	Т	Т
<i>M. gradatella</i>	А	С	С	Г	Т	Т	А	Т	Г	Т	Г	Г	С	А
	358	367	382	385	386	400	407	409	421	427	442	445	475	487
<i>M. caraganella</i>	С	С	С	Т	С	С	Т	А	Т	С	Т	С	С	А
<i>M. gradatella</i>	Т	Т	А	С	Т	Т	С	Т	А	Т	С	Т	Т	Т
	499	500	517	536	538	541	542	544	557	550	553	557	589	640
<i>M. caraganella</i>	Т	С	А	С	Т	А	Т	А	С	А	Т	С	С	С
<i>M. gradatella</i>	А	Т	Г	Т	А	Т	С	Т	А	Г	А	Т	Т	Т

Для 23 образцов (17 *M. caraganella* и 6 *M. gradatella*), подвергнутых ДНК-баркодированию, были также получены сиквенсы более консервативных, чем COI мтДНК, генов – ядерного гена гистон 3 (H3) и рибосомального 28S. Эти гены используют в качестве дополнительных диагностических маркёров при работе с видовыми комплексами насекомых (Lopez-Vaamonde et al., 2001).

Межвидовые дистанции по гену H3 и 28S указывают на надежное разграничение этих 2 видов (Рисунок 3.8). В секвенированных последовательностях гена H3 было обнаружено 3 диагностических мутации, в таковых гена 28S – 2 мутации, позволяющих точно разделить виды ($p < 0,05$).

Моль *M. gradatella* распространена в странах Европы и в европейской части России, но развивается на других бобовых – чине *Lathyrus* и горошке *Vicia* (Ellis, 2019). Этот вид встречается в Сибири и обитает с *M. caraganella* в симпатрии, в частности, в Красноярском крае (Kirichenko et al., 2016), однако их трофические ниши разделены. В Сибири *M. gradatella* развивается на травянистых бобовых, в частности, на вике *Vicia*, но не на карагане (Kirichenko et al., 2016).

Помимо различий по генетическим характеристикам и кормовым растениям, виды имеют различия по морфологическим признакам – по строению гениталий самцов и самок (морфологический анализ, см. Приложение 5). Отличия также имеются в строении куколок и гусениц видов (см. Kirichenko et al., 2016).

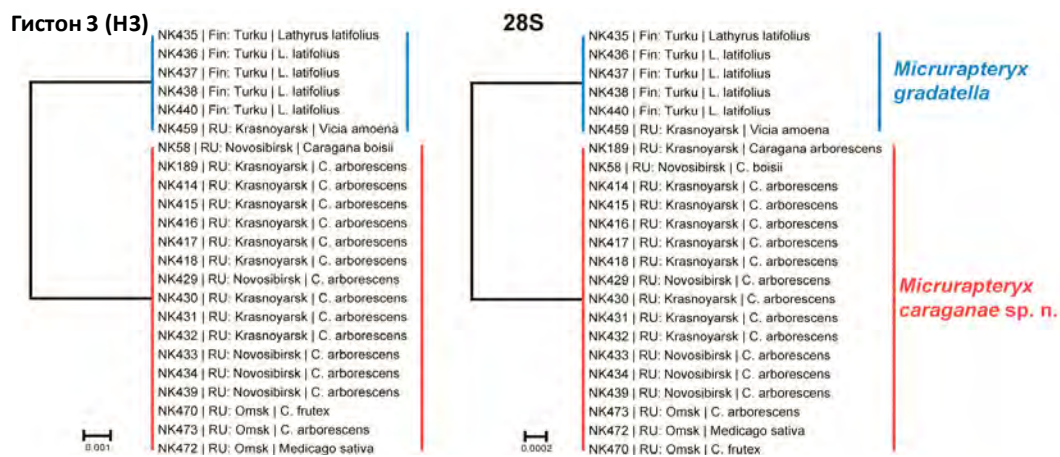


Рисунок 3.8. Филогенетические деревья, отображающие родство молей *Micrurapteryx caraganella* и *M. gradatella*. Деревья построены на основе анализа сиквенсов генов H3 и 28S с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (1000 итераций), $p < 0,05$. Длина ветви отражает степень родства (%) (по: Kirichenko et al., 2016)

Гусеницы *M. caraganella* минуют листья – выедают их мякоть, оставляя крупные белые пятновидные мины (Приложение 6). В процессе развития они могут покидать мины и создавать новые на соседних листьях. Помимо караганы древовидной (основной хозяин) вид может развиваться на карагане кустарниковой *C. frutex* (местный вид) и Буасси *C. boissii* (интродуцент из Китая) (Приложение 6). В Сибири вид дает 2 поколения. Массовые повреждения на карагане отмечаются с конца июня до сентября, преимущественно в городах (см. главу 5, раздел 5.5), где карагана широко используется для создания живых изгородей и бордюров.

Вид широко распространен в АЧР – от Тюменской обл. до Амурской обл. и от Томской обл. до Респ. Алтай (Kirichenko et al., 2016, 2017a; Huemer et al., 2017). Недавно обнаружен в Архангельской обл. (Kozlov et al., 2017), куда, видимо, был занесен вместе с кормовым растением. Десятилетия назад карагана древовидная была интродуцирована в ЕЧР, в том числе в северные районы, где хорошо приспособилась к низким температурам и применяется в озеленении (Бабич и др., 2008). Это растение используется также для мелиорации (улучшения почвы – фиксации азота), закрепления песков, склонов и оврагов. С этой целью *C. arborescens* была завезена в Северную Америку, где хорошо акклиматизировалась и натурализовалась (Shortt, Vamosi, 2012). Сведений о нахождении *M. caraganella* на этом континенте нет (J. De Prins, W. De Prins, 2019).

3.4.2. Моль-пестрянка *Phyllonorycter ivani* – новый вид на карагане в Сибири

По молекулярно-генетическим и морфологическим характеристикам с караганы древовидной из Сибири был описан новый вид – *Phyllonorycter ivani* Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde (подсем. Lithocolletinae), названный в честь отца автора находки – Ивана Кириченко (Kirichenko et al., 2019b).

До недавнего времени на карагане был известен лишь один вид из рода *Phyllonorycter* – *Ph. caraganella* (Ermolaev), распространенный на РДВ (в Приморском крае) и связанный с караганой маньчжурской *C. manshurica* (Ермолаев, 1986а). Определяя вид с караганы древовидной из Сибири по минам, его смешивали с *Ph. caraganella* (Тарасова, Санина, 2004). По минам виды легко спутать. Вместе с тем они надежно различаются по генетическим характеристикам и морфологии бабочек.

На филогенетическом дереве, иллюстрирующем родство 39 видов молей *Phyllonorycter* с растений семейства бобовых (к которым принадлежит карагана), ближайшими соседями *Ph. ivani* являлись отнюдь не дальневосточная карагановая моль *Ph. caraganella*, а виды молей с ракитника *Cytisus* spp. – *Ph. purgantella* (Chrétien) и *Ph. scopariella* (Zeller). Генетическая дистанция между *Ph. ivani* и видами молей с ракитника составила 6,3 % в каждом случае (Рисунок 3.9). *Phyllonorycter purgantella* и *Ph. scopariella* принадлежат к видовой группе *haasi* с асимметричными генитальными аппаратами самцов (Laštůvka, Laštůvka, 2006). На филогенетическом дереве *Ph. ivani* не вошел в группу *haasi*, но ранжируется рядом с ней (Рисунок 3.9), что согласуется с наличием асимметричных гениталий у его самцов. Другим соседом *Ph. ivani*, с генетической дистанцией 6,4 %, являлся *Ph. medicaginella* – вид, у самцов которого генитальные аппараты симметричны (Рисунок 3.9).

Минимальная межвидовая генетическая дистанция между *Ph. ivani* и *Ph. caraganella* составила 8,6 %. Вариабельность гена COI у *Ph. caraganella* достигала 1,1 % (N = 6 особей с РДВ), тогда как особи *Ph. ivani*, собранные в Красноярске и в Чите, оказались по фрагменту этого гена идентичными (Kirichenko et al., 2019b). ДНК-баркодинговый люфт у *Ph. ivani* и *Ph. caraganella* составил 7,5 %, что не оставляет сомнений в существовании на карагане 2 видов.

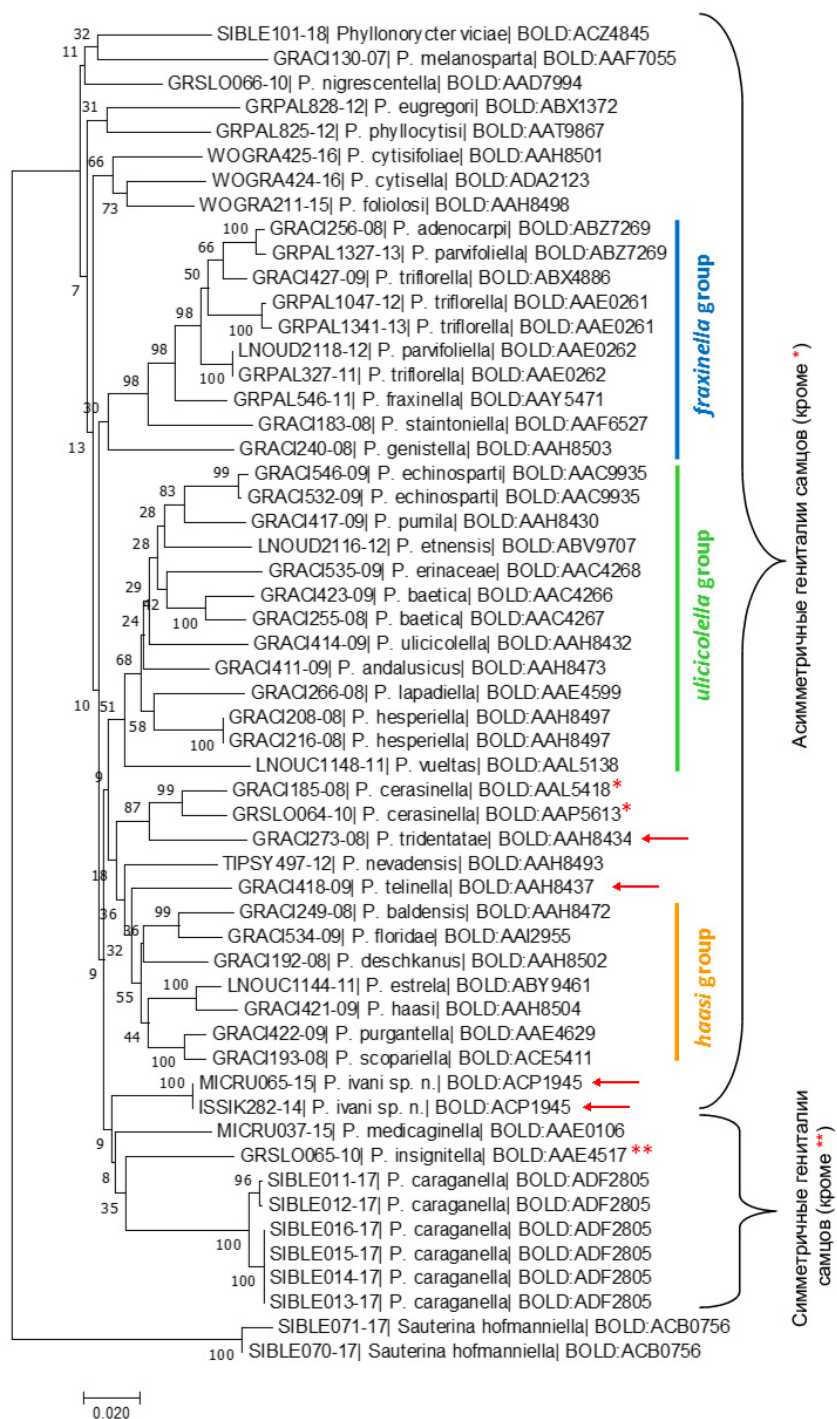


Рисунок 3.9. Филогенетическое дерево, иллюстрирующее родство *Phyllonorycter ivani* с другими представителями рода, трофически связанными с бобовыми (Fabaceae). Дерево построено на основе анализа сиквенсов гена COI мтДНК с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (1000 итераций), $p < 0,05$. Длина ветви отражает степень родства (%). Цветными линиями обозначены видовые группы. Обозначенные красной стрелкой виды имеют высокое морфологическое сходство с видами из группы *haasi*, но генетически в нее не входят. **Ph. cerasinella* – симметричные гениталии у самцов, ***Ph. insignitella* – асимметричные (по: Kirichenko et al., 2019b)

Выявлено 50 диагностических мутаций, позволяющих дифференцировать виды по гену COI мтДНК (Таблица 3.6).

Таблица 3.6. Позиции замен нуклеотидов в гене COI мтДНК (658 п. н.) у *Phyllonorycter ivani* из Сибири и *Ph. caraganella* с РДВ (по: Kirichenko et al., 2019b)

Вид	Позиция нуклеотида												
	5	40	43	81	82	85	91	100	127	130	166	193	202
<i>Ph. ivani</i>	C	C	A	A	T	T	A	T	A	G	A	C	T
<i>Ph. caraganella</i>	T	T	T	C	A	A	T	A	T	A	G	T	C
	206	217	263	266	295	307	317	319	328	337	343	355	364
<i>Ph. ivani</i>	T	A	C	C	A	C	T	T	A	T	T	C	T
<i>Ph. caraganella</i>	C	G	T	T	G	A	G	C	C	C	C	T	C
	368	369	391	400	401	403	421	424	466	470	472	508	517
<i>Ph. ivani</i>	G	G	A	T	T	A	A	A	A	A	T	T	A
<i>Ph. caraganella</i>	A	A	G	C	C	T	T	T	G	G	C	A	T
	520	536	547	562	578	580	586	616	622	637	646		
<i>Ph. ivani</i>	A	T	A	A	T	A	T	C	T	C	C		
<i>Ph. caraganella</i>	T	C	T	C	C	T	A	T	G	A	T		

Карагановые моли-пестрянки – сибирский вид *Ph. ivani* и дальневосточный *Ph. caraganella* – надежно различаются по рисунку передних крыльев бабочек и по строению генитальных аппаратов самцов (у первого гениталии самцов асимметричные, у второго – симметричные) и самок (морфологический анализ см. в Приложении 7).

Гусеницы *Ph. ivani* минируют листья караганы, выедая крупные нижнесторонние складчатые мины (Приложение 8). *Ph. ivani* выявлен в Красноярске и Чите. В других регионах Сибири *Ph. ivani* пока не обнаружен, но вполне вероятно, что он распространен по значительной территории Восточной Сибири между Красноярским и Забайкальским краями. Возможно также нахождение вида по всему вторичному ареалу караганы, включая европейскую часть России (где этот вид моли может иметь заносный характер). В отличие от вида моли *Micrurapteryx caraganella*, способного размножаться в массе и вредить карагане в Сибири, *Phyllonorycter ivani* при повышенной численности в Сибири пока отмечен не был.

3.4.3. Моль-пестрянка *Phyllocnistis verae* – новый вид на свидине в Сибири

По молекулярно-генетическим и морфологическим характеристикам со свидины белой *Cornus alba* (Cornaceae) из окрестностей Красноярска был описан новый вид – *Phyllocnistis verae* Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde (подсем. Phyllocnistinae), названный в честь матери автора находки – Веры Кириченко (Kirichenko et al., 2018b).

В мировой фауне на свидине ранее был известен только 1 вид – *Ph. cornella* Ermolaev, 1987, который развивается на свидине спорной *C. controversa* на дальневосточном острове Кунашир (Ермолаев, 1987а). На соседнем с Кунаширом японском острове Хоккайдо со свидины спорной были получены образцы моли, отнесенные к *Ph. cornella* (Kirichenko et al., 2018b). Попутно на других японских островах (Хонсю, Сикоку, Кюсю) и на юге Китая в провинции Юньнань на прочих видах свидины были выявлены моли, выделенные в 2 других новых вида – *Ph. indistincta* Kobayashi & Triberti (из Японии) и *Ph. saepta* Kirichenko, Ohshima & Huang (из Китая) (Kirichenko et al., 2018b).

На филогенетическом дереве ближайшим соседом сибирского вида *Phyllocnistis verae* являлся китайский вид *Ph. saepta* (Рисунок 3.10).



Рисунок 3.10. Филогенетическое дерево, отображающее родство *Phyllocnistis verae* с другими молями из рода *Phyllocnistis* со свидины *Cornus* spp. (Cornaceae). Дерево построено на основе анализа сиквенсов гена COI мтДНК с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (1000 итераций), $p < 0,05$. Длина ветви отражает степень родства (%) (по: Kirichenko et al., 2018b)

Моли *Ph. verae* и *Ph. saepta* образовали обособленный кластер с минимальной межвидовой генетической дистанцией 6,1 % (Таблица 3.7). Виды *Ph. cornella* и *Ph. indistincta* вошли в состав соседнего кластера (Рисунок 3.10), в котором минимальная генетическая дистанция между видами составляла 7,3 %. Генетические дистанции между видами из 2 обособленных кластеров варьировали от 11,8 % (между *Ph. indistincta* и *Ph. saepta*) до 13,6 % (между *Ph. saepta* и *Ph. cornella*) (Таблица 3.7). Внутривидовая вариабельность по гену COI у видов, исследованных в повторностях, не превышала 1,2 % (*Ph. saepta*) (Таблица 3.7).

Таблица 3.7. Внутри- и межвидовые генетические дистанции (%) между представителями рода *Phyllocnistis* со свидины *Cornus* spp., рассчитанные на основе анализа гена COI мтДНК с применением двухпараметрической модели Кимуры* (по: Kirichenko et al., 2018b)

№	Вид (регион происхождения образцов)	Вид			
		<i>Ph. cornella</i>	<i>Ph. indistincta</i>	<i>Ph. verae</i>	<i>Ph. saepta</i>
1	<i>Phyllocnistis cornella</i> (Япония: Хоккайдо)	[0]			
2	<i>Ph. indistincta</i> (Япония: Хонсю, Кюсю)	7,3	[0.2]		
3	<i>Ph. verae</i> (Россия: Сибирь)	12,6	11,9	[0.3]	
4	<i>Ph. saepta</i> (Китай: Юньнань)	13,6	11,8	6.1	[1.2]

*В ячейках приведены минимальные значения генетических расстояний между видами для каждой сравниваемой пары видов; в квадратных скобках – максимальные значения внутривидовых различий. Выборка, N = 2 – для каждого из видов (*Ph. cornella*, *Ph. saepta*), N = 5 – для каждого из видов (*Ph. indistincta*, *Ph. verae*).

Число мутаций в изученном фрагменте гена COI мтДНК, позволяющих безошибочно разделять виды *Phyllocnistis* с *Cornus*, варьировало от 32 (для пары *Ph. saepta* – *Ph. verae*) до 68 (*Ph. cornella* и *Ph. saepta*).

Все 4 вида молей со свидины достоверно различались по секвенированным последовательностям ядерного гена H3 и рибосомального 28S (Рисунок 3.11). Число диагностических мутаций было наименьшим в парах *Ph. cornella* – *Ph. indistincta* (2 мутации в гене H3 и отсутствие мутаций в 28S) и *Ph. saepta* – *Ph. verae* (4 мутации в гене H3 и 2 в гене 28S). Наибольшее количество мутаций обнаружено в паре *Ph. cornella* – *Ph. saepta*: 15 и 19 мутаций в генах 28S и H3 соответственно.



Рисунок 3.11. Филогенетические деревья молей *Phyllocnistis* spp. со свидины *Cornus* spp., построенные на основе анализа генов гистон 3 и 28S с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (1000 итераций), $p < 0,05$. Длина ветви отражает степень родства (%) (по: Kirichenko et al., 2018b)

Значительное число мутаций в гене COI мтДНК контрастировало с невысоким числом мутаций в ядерном и рибосомальном генах у исследованных молей со свидины. Такой контраст нередко объясняют воздействием унаследованных по материнской линии симбионтов из рода грамотрицательных плеоморфных бактерий, например, *Wolbachia* (Anaplasmataceae) или *Rickettsia* (Rickettsiaceae), способных манипулировать геномом членистоногих (Kageyama et al., 2012; Kodandaramaiah et al., 2013). Во время репарации ДНК хозяина гены таких бактерий могут случайно попадать в ядро, по ошибке сшиваться с геномом клетки хозяина и значительно модифицировать его геном (Dunning Hotopp et al., 2007; Hussain et al., 2011). Последнее может приводить к различным последствиям у членистоногих, чаще всего к их феминизации (Miyata et al., 2017).

Для исключения влияния эндосимбионтов на проявление высоких межвидовых генетических различий у видов *Phyllocnistis* со свидины был проведен тест на наличие у них фрагментов генома бактерий родов *Wolbachia* и *Rickettsia*. С помощью реакции ПЦР проверялось наличие в образцах молей фрагментов 2 генов эндосимбионтов – *wsp* (с помощью 2 праймеров) и *fbpA*, наиболее часто регистрируемых у насекомых. Среди 14 образцов 4 видов свидиновых молей инфицированной оказалась только одна особь *Ph. indistincta* из Японии (о. Хонсю, *Cornus kousa*) (Рисунок 3.12), номер MICRU069-16 на филогенетических деревьях.

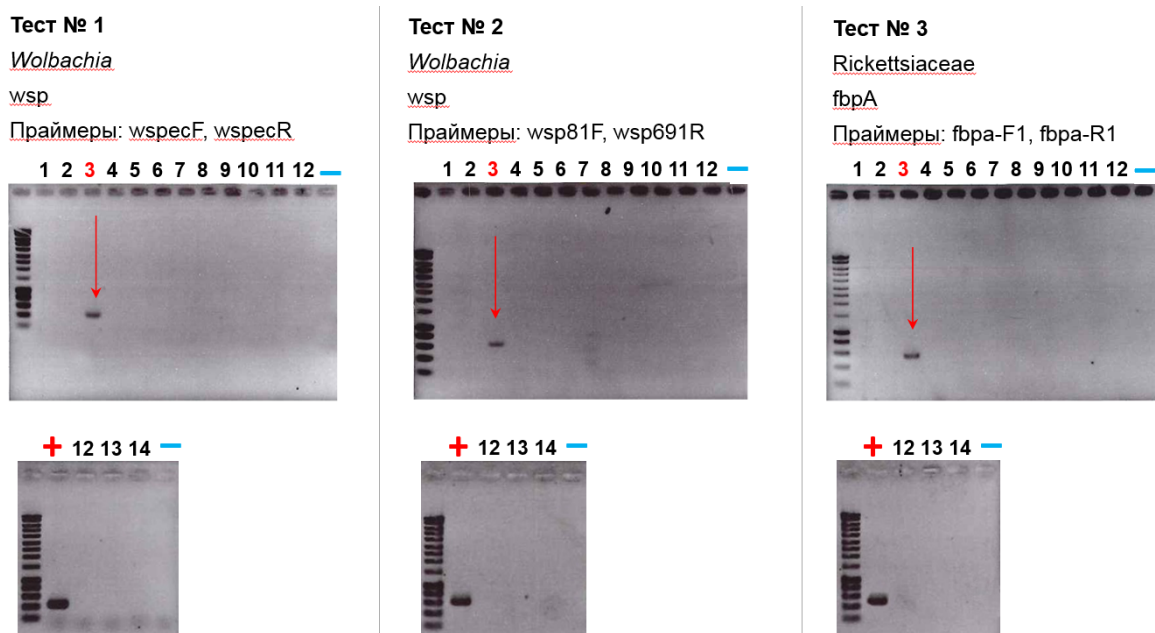


Рисунок 3.12. Результаты электрофореза амплифицированных фрагментов генов эндосимбионтов у 4 видов свициновых молей *Phyllocnistis* в 1%-м агарозном геле. Дорожки под № 1–4 и 12 соответствуют образцам вида *Ph. indistincta* sp., № 5, 6 – *Ph. saepta* sp. n., № 7–11 – *Ph. verae* sp. n., № 13, 14 – *Ph. cornella*. Обозначения: + положительный контроль, – отрицательный, → инфицированная особь моли *Ph. indistincta* из Японии (о. Хонсю) (по: Kirichenko et al., 2018b)

Полученный результат свидетельствует об отсутствии связи между наблюдаемой значительной межвидовой дивергенцией в митохондриальном гене COI и бактериальной инфекцией в комплексе свициновых молей. Значительные генетические различия по гену COI мтДНК в комплексе видов молей со свицины могут быть результатом аллопатрического видообразования, при котором репродуктивный барьер между видами формируется на основе пространственной изоляции и разделения трофических ниш.

Сибирский вид *Ph. verae* отличается от прочих видов свициновых молей по комплексу морфологических признаков (морфологический анализ, см. Приложение 9). Гусеницы *Ph. verae* образуют длинные змеевидные мины (Приложение 10). Вид селится на свицине в подлеске; в городской зоне отмечен не был, а также не был зафиксирован при повышенной численности. Единственным растением-хозяином моли является *Cornus alba* – местный вид в Сибири (Коропачинский, Встовская, 2012). Несмотря на тщательные поиски, вид не был обнаружен нигде в Сибири, кроме Красноярска и его окрестностей. Однако это не исключает его нахождения в регионах, соседствующих с Красноярским краем.

3.5. Молекулярно-генетические библиотеки грацилляриид

В ходе масштабной работы по ДНК-баркодингу грацилляриид АЧР, охватившей материал из 18 регионов Сибири и РДВ – от Тюменской обл. на западе до Сахалинской обл. (о. Сахалин) на востоке, был наработан большой пул уникальных молекулярно-генетических данных – ДНК-баркодов видов молей-пестрянок. Для выполнения исследований по ревизии фауны отдельных трофических комплексов грацилляриид, уточнения филогенетических связей и изучения филогеографии отдельных видов молекулярно-генетическими исследованиями были также охвачены запад Палеарктики и некоторые страны Восточной Азии. Все эти данные послужили основой для разработки молекулярно-генетических библиотек грацилляриид (схема разработки молекулярно-генетических библиотек и их функционирование описаны в главе 2, разделе 2.6.3). Это первая работа по генетической каталогизации минирующих насекомых АЧР, нацеленная на создание молекулярно-генетических библиотек для определения видов по их любым жизненным стадиям с целью решения различных задач, связанных с таксономией, филогенией и филогеографией видов (Кириченко и др., 2019б).

На платформе молекулярно-генетической базы BOLD (<http://www.boldsystems.org>) было создано 12 молекулярно-генетических библиотек минирующих насекомых (Таблица 3.8). В них было размещено на хранение 1036 ДНК-баркодов (секвенированных последовательностей гена COI мтДНК) минирующих насекомых из Палеарктики, в том числе более 1015 ДНК-баркодов видов грацилляриид из АЧР и прилегающих регионов (Таблица 3.8). На дату анализа данных (15.XII.2019) на молекулярно-генетической платформе BOLD насчитывалось 20139 ДНК-баркодов грацилляриид из разных регионов планеты (Taxonomy browser..., 2019). Вклад молекулярно-генетических данных, полученных в АЧР, в мировую копилку по этой группе насекомых составил 5,05 %.

Каждая молекулярно-генетическая библиотека имеет тематическое название, отражающее хранящийся в ней материал, сгруппированный по таксономическому, региональному или трофическому признаку (Таблица 3.8).

Таблица 3.8. Молекулярно-генетические библиотеки, хранящие ДНК-баркоды (секвенированные последовательности гена COI мтДНК) минирующих насекомых Палеарктики, в том числе грацилляриид из азиатской части России*, размещенные на генетической базе BOLD (по: Кириченко и др., 2019б, с изменениями)

№	Название молекулярно-генетической библиотеки и акроним ¹	Число ДНК-баркодов		Адрес библиотеки	Источник
		Всего ²	грацилляриид ³		
1	<i>Callisto coffeella</i> group (CALCO) / Видовой комплекс моли Каллисто	36	36	http://dx.doi.org/10.5883/DS-CALLISTO	Kirichenko et al., 2015
2	<i>Micrurapteryx</i> of Eurasia (MICRU) / Моли микроаптирикс из Евразии	48	48	dx.doi.org/10.5883/DS-MICRURA	Kirichenko et al., 2016
3	<i>Betula</i> -feeding leafminers from Siberia (BETULEAF) / Березовые минирующие насекомые из Сибири	15	4	dx.doi.org/10.5883/DS-BETULEAF	Кириченко и др., 2017
4	Barcodes of <i>Tilia</i> -feeding <i>Phyllonorycter</i> (TILIAPHY) / ДНК-баркоды липовых молей-пестрянок <i>Phyllonorycter</i>	378	378	dx.doi.org/10.5883/DS-TILIAPHY	Kirichenko et al., 2017b
5	Leaf mining moths of Krasnoyarsk Krai and Khakassia (LMKK) / Минирующие моли Красноярского края и Хакасии	14	10	dx.doi.org/10.5883/DS-LMKK	Акулов и др., 2018
6	Barcodes of <i>Phyllocnistis</i> feeding on dogwood (PHYLCORN) / ДНК-баркоды кизиловых молей из рода <i>Phyllocnistis</i>	44	44	dx.doi.org/10.5883/DS-PHYLCORN	Kirichenko et al., 2018b
7	Salicaceae-feeding leaf miners from Siberia (SALICLM) / Ивовые минирующие моли из Сибири	42	36	dx.doi.org/10.5883/DS-SALICLM	Кириченко и др., 2018
8	Gracillariidae of Siberia, Russia (GRASIB) / Грациллярииды Сибири	113	113	dx.doi.org/10.5883/DS-GRASIB	Кириченко и др., 2019
9	Gracillariidae of the Russian Far East, RUSSIA (GRAFRE) / Грациллярииды РДВ	58	58	dx.doi.org/10.5883/DS-GRARFE	Kirichenko et al., 2019a
10	Fabaceae-feeding <i>Phyllonorycter</i> (FABPHYL) / Моли-пестрянки с бобовых	55	55	dx.doi.org/10.5883/DS-FABPHYL	Kirichenko et al., 2019b
11	Gracillariidae of Asian Russia and neighbor (GRACAR) / Грациллярииды азиатской части России и прилегающих территорий	183	183	—	Кириченко: неопубл. данные
12	<i>Phyllonorycter populifoliella</i> in the Palearctic (POPMOTH) / Тополевая моль-пестрянка в Палеарктике	50	50	—	Кириченко: неопубл. данные
Всего		1036	1015		

*Все библиотеки разработаны и администрируются Н.И. Кириченко. ¹Библиотеки (№ 1, 3, 5) также хранят сиквенсы ядерных генов 28S и гистон 3. ²Для обобщения трофических групп в некоторых тематических библиотеках содержатся ДНК-баркоды прочих минирующих насекомых из отрядов Lepidoptera, а также Coleoptera и Hymenoptera. ³ДНК-баркоды грацилляриид АЧР и прилегающих территорий.

Для каждого секвенированного образца разработан электронный профиль, содержащий диагностические генетические ключи — ДНК-баркоды

(секвенированные фрагменты гена COI мтДНК). Для некоторых грацилляриид молекулярно-генетические библиотеки были дополнены секвенированными последовательностями ядерных генов 28S и гистон 3 (востребованными для филогенетических исследований). В профиле каждого секвенированного образца имеются сведения о месте сбора (карта с точками сбора), фотографии образцов (мин, гусениц, куколок, имаго), сведения об архивах, в которых хранятся образцы насекомых и гербарий (ДНК-образцы, ваучеры экземпляров – фрагменты тел исследованных образцов насекомых, листья со следами повреждения растений).

К 10 из 12 молекулярно-генетических библиотек открыт свободный доступ – DOI-адреса библиотек опубликованы в соответствующих статьях (список работ см. в Таблице 3.8). По этим адресам можно получить информацию о секвенированных образцах, скачать обработанные нуклеотидные последовательности гена COI (и, при наличии, двух других генов – 28S и гистон 3) и их исходные электроферограммы для анализов. Дополнительно все ДНК-баркоды грацилляриид АЧР были также размещены в генбанке NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) (NCBI, 2019) с получением номеров доступа (GenBank accession numbers), опубликованных в статьях (Таблица 3.8).

На сегодняшний день молекулярно-генетические диагностические характеристики были получены для 57 из 173 видов (33 %) грацилляриид, известных в АЧР. Исключительно для Сибири диагностические молекулярно-генетические характеристики были получены для 41 из 80 видов (51 % всех видов грацилляриид Сибири) (Рисунок 3.13). ДНК-баркоды были получены для молей 9 родов, среди которых подавляющее большинство (22 вида) – моли-пестрянки *Phyllonorycter* (Рисунок 3.13). Для всех них было в совокупности наработано 566 сиквенсов (в разных повторностях для отдельных видов в зависимости от числа точек сборов в Сибири и решаемых задач – видовой диагностики, филогенетики, филогеографии). Представители 5 родов (*Acrocercops*, *Aristaea*, *Calybites*, *Euspilapteryx* и *Ornixola*), в каждом из которых в Сибири известно лишь по 1–2 вида, не были покрыты молекулярно-генетическими исследованиями в связи с их отсутствием в сборах (Рисунок 3.13).

На РДВ, где сборы проводились менее регулярно, чем в Сибири, ДНК-баркоды получены только для 1/3 видов грацилляриид этого макрорегиона

(Kirichenko et al., 2019a). Остальные 2/3 видов требуют прямых сборов на РДВ или вовлечения музейных коллекций для ДНК-баркодирования всей группы этого региона России. Эти исследования продолжаются в рамках работы по генетической каталогизации грацилляриид АЧР (Kirichenko et al., 2019a).

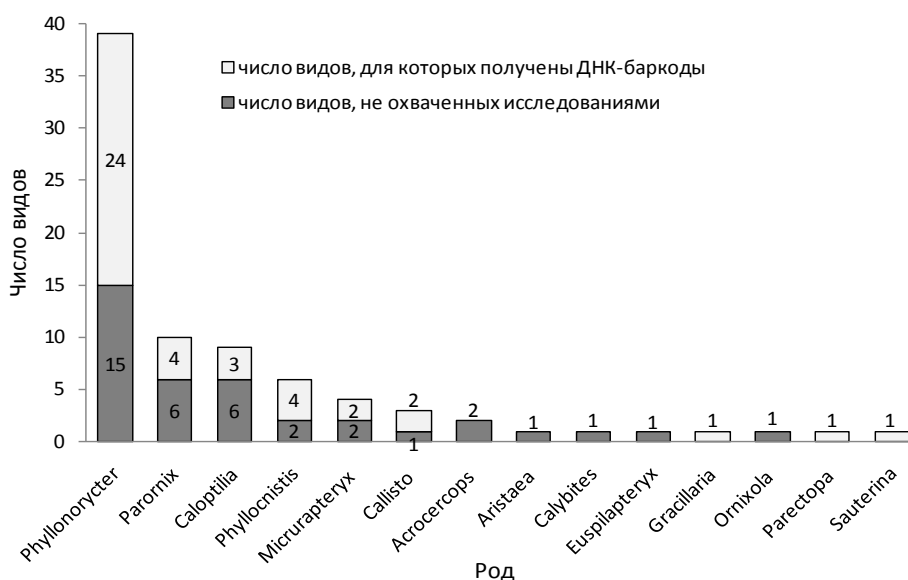


Рисунок 3.13. Число видов грацилляриид из разных родов в сборах из Сибири, подвергнутых ДНК-баркодированию в наших исследованиях и вошедших в состав молекулярно-генетических библиотек, из общего числа видов, известных в сибирской фауне (составлено по: Кириченко и др., 2019а)

Разработанные молекулярно-генетические библиотеки впервые позволили охарактеризовать представителей фауны грацилляриид АЧР с генетической точки зрения, послужили основой для выделения и описания новых таксонов грацилляриид из АЧР, уточнения фаунистических списков регионов Сибири и РДВ, установления трофических связей грацилляриид (по сборам гусениц) и изучения филогеографических аспектов отдельных видов молей в Палеарктике.

Диагностические нуклеотидные последовательности грацилляриид АЧР, помещенные в молекулярно-генетические библиотеки, используются для видовой диагностики представителей этого семейства при любом обращении с таким запросом к платформе генетической базы BOLD (BOLD, 2019). Важной задачей, которую решают такие библиотеки, является оперативное и точное определение видов грацилляриид, расширяющих свои ареалы, и раннее выявление вредоносных видов.

3.6. Заключение

ДНК-баркодинг позволил определить 81 % видов (57 из 70 видов) грацилляриид из азиатской части России, вовлеченных в молекулярно-генетический анализ. Проблема ДНК-диагностики прочих 13 видов (19 %), выделенных по неполовозрелым стадиям – гусеницам и куколкам, связана исключительно с отсутствием референсных сиквенсов. Диагностические молекулярно-генетические характеристики получены для трети всей фауны грацилляриид АЧР (т. е. для 57 видов из 173 видов), включая 51 % всех видов грацилляриид Сибири (т. е. для 41 из 80 видов) и 19 % всех видов грацилляриид российского Дальнего Востока (26 из 135 видов), относящихся к 6 подсемействам: *Acrocercopinae*, *Gracillariinae*, *Lithocolletinae*, *Ornixolinae*, *Parornichinae* и *Phyllocnistinae*.

Для идентификации видов грацилляриид из АЧР на основе анализа внутри- и межвидовой генетической вариабельности по гену COI мтДНК рекомендуется придерживаться 2%-го порога (величины внутривидовой вариабельности гена COI), позволяющего разделять виды грацилляриид.

ДНК-баркоды сибирских образцов грацилляриид имеют наибольшее генетическое сходство с референсными образцами из стран Европы и Канады, ДНК-баркоды дальневосточных образцов – с таковыми из Японии и Южной Кореи, что объясняется спецификой видового состава исследованных фаун грацилляриид.

Применение ДНК-баркодинга в сочетании с традиционными методами (морфологическими – исследованиями диагностических признаков бабочек и экологическими – установлением трофических связей), в совокупности составляющими основу интегративной таксономии, эффективный подход к решению таксономических задач по изучению таксономического разнообразия минирующих грацилляриид и установлению новых для науки видов в малоизученных регионах АЧР. Благодаря этому подходу в АЧР выявлено 6 новых для науки видов грацилляриид, 2 из которых уже получили формальное описание (*Phyllonorycter ivani*, *Phyllocnistis verae*). Третий вид, *Micrurapteryx caraganella*, массово вредящий карагане древовидной в сибирских городах, был переописан.

Впервые выполнена генетическая каталогизация молей-пестрянок АЧР. На платформе международной генетической базы BOLD (Barcode Of Life Database, <http://www.boldsystems.org>) создано 12 тематических молекулярно-генетических библиотек, хранящих 1015 секвенированных последовательностей гена COI мтДНК минирующих Gracillariidae АЧР и прилегающих территорий с открытым доступом к данным. По числу секвенированных последовательностей созданные для азиатских грацилляриид библиотеки вносят заметный вклад (5,05 %) в копилку мирового генетического банка. Разработанные молекулярно-генетические библиотеки являются основой для уточнения фаунистических списков регионов Сибири и РДВ, выделения и описания новых таксонов грацилляриид из АЧР, изучения филогеографии отдельных видов грацилляриид в Палеарктике. Они также представляют собой важный ресурс для оперативного определения представителей грацилляриид, расширяющих свои ареалы, и раннего выявления вредоносных видов.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а, 2019б; Kirichenko et al., 2015, 2016, 2018b, 2019а, 2019b.

ГЛАВА 4. Фауна, таксономические комплексы и закономерности распространения грацилляриид в азиатской части России

4.1. Введение

В азиатской части России фауна грацилляриид исследована отрывочно (Барышникова, 2008). При этом знания о разнообразии грацилляриид и их распространении по территории Сибири – региона, охватывающего почти половину территории страны, – еще более скудные в сравнении с таковыми для российского Дальнего Востока (Барышникова, 2008, 2016). Отсутствие регулярных фаунистических исследований осложняет проведение работ по оценке видового разнообразия грацилляриид, изучению их ареалов, пониманию закономерностей их распространения, наконец, отслеживанию проникновения новых вредоносных видов в азиатской части России.

Исследования фауны грацилляриид, проведенные в АЧР (Кириченко, 2013; Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а; Kirichenko et al., 2017а, 2017b, 2019а; Акулов и др., 2018; Князев и др., 2018), позволили уточнить распространение многих видов молей-пестрянок, сделать новые региональные находки, особенно в Сибири, где знания об ареалах большинства видов молей-пестрянок ранее были ограничены лишь отдельными локалитетами. Обобщение полученных данных по видовому разнообразию и географии видов с ранее известными из литературы позволило проанализировать состав и таксономическую структуру региональных фаун Сибири и РДВ, исследовать закономерности распространения грацилляриид в АЧР, провести хорологический анализ, установить зоогеографические рубежи и дать оценку схожести фаун грацилляриид Сибири, РДВ и прилегающих территорий.

4.2. Таксономическое разнообразие и структура региональных комплексов грацилляриид

4.2.1. Видовое разнообразие грацилляриид: анализ региональных находок

Сибирь. До недавнего времени на территории Сибири было известно 57 видов грацилляриид, относящихся к 6 подсемействам: Асгосерсориіае (3 вида

из 2 родов *Acrocercops* и *Sauterina*), Gracillariinae (10 видов из 4 родов *Caloptilia*, *Gracillaria*, *Calybites* и *Euspilapteryx*), Lithocolletinae (24 вида из 1 рода *Phyllonorycter*), Ormioxolinae (6 видов из 4 родов *Aristea*, *Micrurapteryx*, *Ornixola*, *Parectopa*), Parornichinae (11 видов из 2 родов *Callisto* и *Parornix*) и Phyllocnistinae (3 вида из 1 рода *Phyllocnistis*) (Барышникова, 2008).

Для Сибири с помощью молекулярно-генетического подхода был определен 41 вид (включая 3 новых для науки вида) (см. главу 3, разделы 3.3–3.4). Дополнительно в работе 14 видов грацилляриид были определены по морфологии бабочек (см. Приложение 1). Таким образом, всего в работе для Сибири было выявлено 55 видов молей-пестрянок. Из них общими с ранними списками грацилляриид Сибири были лишь 32 вида (58 % от общего числа видов в наших сборах) (Приложение 3). Остальные 23 вида оказались для Сибири новыми (ранее здесь не регистрировавшимися). Учитывая эти данные, список грацилляриид Сибири был увеличен с 57 видов до 80 видов (компилятивный список см. в Приложении 3). Новые для региона виды в нем составили 29 % фаунистического списка Сибири (Рисунок 4.1, столбец после вертикальной линии).

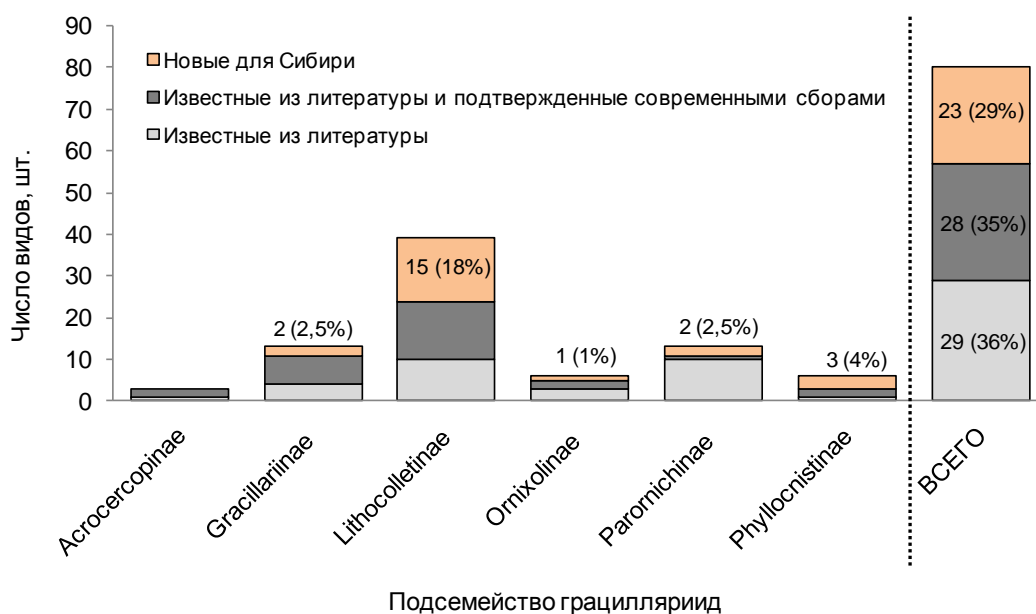


Рисунок 4.1. Число видов грацилляриид из разных подсемейств в фауне Сибири. Число новых видов (шт.) для Сибири по каждому подсемейству приведено над столбцами; в скобках указана их доля от всего числа видов в Сибири (%). Столбец после вертикальной пунктирной черты обобщает данные по фауне грацилляриид Сибири (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

Для прочих 28 видов (35 %) обитание в Сибири было подтверждено фактическими сборами (Рисунок 4.1, столбец после вертикальной линии). Не удалось подтвердить нахождение 29 видов (36 %) семейства в Сибири, которые остаются известными пока только по литературным данным (Барышникова, 2008). Новыми для Сибири по оригинальным сборам явились представители 5 из 6 подсемейств (Рисунок 4.1, столбцы до вертикальной линии). Среди них 15 видов из рода *Phyllonorycter* (подсем. Lithocolletinae), 3 вида из *Phyllocnistis* (Phyllocnistinae), по 1 виду из *Caloptilia*, *Euspilapteryx* (Gracillariinae), *Callisto*, *Parornix* (Parornichinae) и *Micrurapteryx* (Ornixolinae) (Рисунок 4.1).

Новые для Сибири виды грацилляриид и регионы их находок приведены в Таблице 4.1. Два вида молей *Phyllocnistis gracilistylella* и *Parornix pfaffenzelleri* являются новыми для России (по находкам из Красноярского края и Респ. Хакасия соответственно) (Таблица 4.1, Рисунок 4.2). Первый ранее был известен только из Японии (Kobayashi et al., 2011), второй – из ограниченного ареала на территории Западной Европы (J. De Prins, W. De Prins, 2019).

При ревизии локальных фаун грацилляриид было выдвинуто предположение о том, что список видов Сибири может быть увеличен за счет выявления в этом макрорегионе видов, имеющих распространение преимущественно в западной, а не в восточной Палеарктике, – это могло находить объяснение в общности кормовых растений, распространенных в Сибири и на западе Палеарктики (в частности, в ЕЧР) (Кириченко и др., 2018). Эта гипотеза была подтверждена фактическими наблюдениями. Из 23 видов, впервые отмеченных в Сибири, за вычетом 3 описанных нами видов, 13 видов (65 %) известны именно с запада Палеарктики (в т. ч. и из ЕЧР). Это виды *Callisto insperatella*, *Euspilapteryx auroguttella*, *Parornix pfaffenzelleri*, *Phyllocnistis extrematrix*, *Phyllonorycter agilella*, *Ph. dubitella*, *Ph. klemannella*, *Ph. lantanella*, *Ph. medicaginella*, *Ph. pyrifoliella*, *Ph. schreberella*, *Ph. sorbi*, *Ph. sorbicola* (Барышникова, 2008; J. De Prins, W. De Prins, 2019). Шесть видов – *Caloptilia alnivorella*, *Phyllocnistis gracilistylella*, *Phyllonorycter ermani*, *Ph. ringoniella*, *Ph. pumilae*, *Ph. viciae* – ранее были известны только с востока (Барышникова, 2016; J. De Prins, W. De Prins, 2019) и 1 вид (*Phyllonorycter salictella*) – как с запада, так и с востока Палеарктики (Барышникова, 2008).

Таблица 4.1. Новые для фауны Сибири виды грацилляриид, выявленные в различных сибирских регионах в 2005–2019 гг. (по: Кириченко и др., 2018, 2019а, с изменениями)

№	Подсемейства, виды	Регионы Сибири ¹															Σ ²
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
GRACILLARIINAE Stainton																	
1	<i>Caloptilia alnivorella</i> (Chambers)														+		1
2	<i>Euspilapteryx auroguttella</i> Stephens				+												1
LITHOCOLLETINAE Stainton																	
3	<i>Phyllonorycter agilella</i> (Zeller)				+												1
4	<i>Ph. dubitella</i> (Herrich-Schäffer)					+			+								2
5	<i>Ph. ermani</i> (Kumata)													+			1
6	<i>Ph. ivani</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde‡									+						+	2
7	<i>Ph. klemannella</i> (Fabricius)				+												1
8	<i>Ph. lantanella</i> (Schrank)					+											1
9	<i>Ph. medicaginella</i> (Gerasimov)				+												1
10	<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev)				+									+			2
11	<i>Ph. pyrifoliella</i> (Gerasimov)					+			+								2
12	<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura)								+								1
13	<i>Ph. salictella</i> (Zeller)	+															1
14	<i>Ph. schreberella</i> (Fabricius)				+												1
15	<i>Ph. sorbi</i> (Frey)				+	+		+	+								4
16	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata)								+	+							2
17	<i>Ph. viciae</i> (Kumata)								+								1
ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova																	
18	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering) ‡			+	+	+	+	+	+		0 ³	+	+	+	+		11
PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova																	
19	<i>Callisto insperatella</i> (Nickerl)		+			+											2
20	<i>Parornix pfaffenzelleri</i> Frey									+							1
PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer																	
21	<i>Phyllocnistis extrematrix</i> Martynova				+					+							2
22	<i>Ph. gracilistylella</i> Kobayashi, Jinbo & Hirowatari								+								1
23	<i>Ph. verae</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde‡								+								1
ВСЕГО		1	1	1	9	6	1	2	10	3	0	1	3	2	2	0	42

¹Регионы: 1 – Ханты–Мансийский автономный округ, 2 –Томская обл. 3 – Тюменская обл., 4 – Омская обл., 5 – Новосибирская обл., 6 – Кемеровская обл., 7 – Алтайский край, 8 – Красноярский край, 9 – Респ. Хакасия, 10 – Респ. Алтай, 11 – Респ. Тыва, 12 – Иркутская обл., 13 – Респ. Бурятия, 14 – Забайкальский край, 15 – Респ. Якутия. ²Число регионов, в которых вид обнаружен. ³Вид выявлен в Респ. Алтай (Huemer et al., 2017) после его переописания (Kirichenko et al., 2016). Обозначения: + – регионы, где нами впервые обнаружен вид; ‡ новые для науки виды (*Phyllonorycter ivani*, *Phyllocnistis verae*) и переописанный (*Micrurapteryx caraganella*) (Kirichenko et al., 2016, 2018b, 2019b).

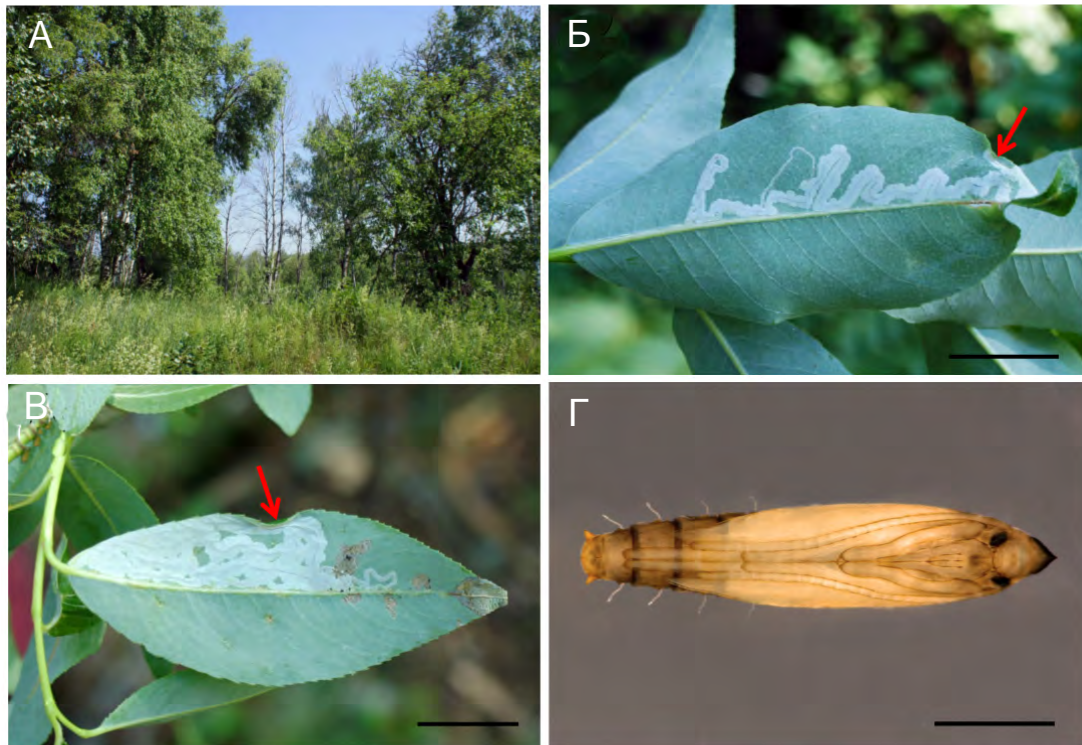


Рисунок 4.2. Биология моли-пестрянки *Phyllocnistis gracilistylella*, впервые найденной на территории России. А – местообитание (юг Красноярского края, предгорье Западного Саяна, 18.VI.2017); Б–Б' – туннелевидные мины на нижней стороне листа ивы козьей *Salix caprea*; Г – куколка (вентральная сторона). Стрелкой отмечено место окукливания. Масштаб: Б–Б' – 10 мм, Г – 1 мм (по: Кириченко и др., 2018)

Двадцать четыре вида грацилляриид, ранее известных по находкам из отдельных локалитетов Сибири, были обнаружены в новых для них регионах (Таблица 4.2). Среди них 11 видов из рода *Phyllonorycter*, 4 из *Caloptilia*, по 3 из *Parornix* и *Phyllocnistis* (3), по 1 из *Callisto*, *Gracillaria*, *Sauterina*, *Micrurapteryx*, *Parectopa* (Таблица 4.2). Как правило, находки этих видов были сделаны в Западной Сибири, реже в Восточной, что в первую очередь объясняется проведением более регулярных исследований в западных регионах.

В совокупности 8 из 54 видов грацилляриид (т. е. 15 %) были установлены в более чем половине исследованных регионов Сибири (Таблица 4.2). Среди них виды *Caloptilia stigmatella* (распространен в 13 из 15 сибирских регионов), *Phyllonorycter populifoliella* (в 12 регионах), *Micrurapteryx caraganella*, *Phyllocnistis labyrinthella* и *Phyllonorycter pastorella* (каждый в 11 регионах), *Phyllonorycter ulmifoliella* (в 10 регионах), *Parornix betulae* и *Phyllonorycter apparella* (каждый в 9 регионах).

Таблица 4.2. Современные сведения о распространении видов грацилляриид, ранее известных в Сибири из литературы с учетом новых региональных находок в 2005–2019 гг. (по: Кириченко и др., 2018, 2019а, с изменениями)

№	Подсемейства, виды	Регионы ¹															Σ ²
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima																	
1	<i>Sauterina hofmanniella</i> (Schleich)		+		•	•		o	+								5
GRACILLARIINAE Stainton																	
2	<i>Caloptilia betulicola</i> (Hering)				+		+		•				o		•		5
3	<i>C. populetorum</i> (Zeller)				+				+		o		o		o		5
4	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius)	+	+	+	•	•	+	+	•	o		+	o	+	•		13
5	<i>C. suberinella</i> (Tengström)												o	+	o		3
6	<i>Gracillaria syringella</i> (Fabricius)		+	+	+	•		+	+								6
LITHOCOLLETINAE Stainton																	
7	<i>Phyllonorycter apparella</i> (Herrich-Schäffer)			•	•	•	o	•	•	+			o			o	9
8	<i>Ph. blancardella</i> (Fabricius)					+			+				o	o			4
9	<i>Ph. cavella</i> (Zeller)				+	o											2
10	<i>Ph. comparella</i> (Duponchel)		+		•	•		+	•			•					6
11	<i>Ph. connexella</i> (Zeller)								o	•	+	o					4
12	<i>Ph. corylifoliella</i> (Hübner)				+	+			+				o				4
13	<i>Ph. emberizaepenella</i> (Bouche)					+		+	+				o		o	o	6
14	<i>Ph. issikii</i> (Kumata)		+	•	+	+	+	+	+								7
15	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller)	+	+	•	•	•		•	•	•		+	•	+			11
16	<i>Ph. populifoliella</i> (Treitschke)		+	•	•	•	•	•	•	+		+	•	•	•		12
17	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hübner)			•	o	o	+		•	o			•	+	•	o	10
ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova																	
18	<i>Micrurapteryx gradatella</i> (Herrich-Schäffer)				o	o	o	o	+				o				6
19	<i>Parectopa ononidis</i> (Zeller)						+		+							o	3
PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova																	
20	<i>Callisto denticulella</i> (Thunberg)			+										o			2
21	<i>Parornix anglicella</i> (Stainton)		+			+	+		+				o				5
22	<i>P. betulae</i> (Stainton)	o	o		o	•		o	•				•		•	+	9
23	<i>P. scoticella</i> (Stainton)					+									o		2
PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer																	
24	<i>Phyllocnistis labyrinthella</i> (Bjerkander)		•			•	+	•	+	+	•	•	+	•		o	11
25	<i>Ph. saligna</i> (Zeller)				+	+	o										3
26	<i>Ph. unipunctella</i> (Stephens)					•		+				+	o		+	o	6

¹Регионы (см. примечание к Таблице 6.1). ²Число регионов, в которых вид обнаружен. Обозначения: o – регионы по литературе; • – общие по оригинальным сборам и литературе; + впервые указываемые по оригинальным сборам.

Все эти моли, кроме *M. caraganella*, имеют трофические связи с растениями 2 семейств: ивовых Salicaceae (*Caloptilia stigmatella*, *Phyllonorycter apparella*, *Ph. populifoliella*, *Ph. pastorella*, *Phyllocnistis labyrinthella*) и березовых Betulaceae (*Parornix betulae*, *Phyllonorycter ulmifoliella*). Их находки во многих регионах Сибири закономерны, принимая во внимание значительное распространение их растений-хозяев – тополей, ив и берез – на территории этого макрорегиона (Коропачинский, Встовская, 2012). *M. caraganella*, вид, склонный к повышению численности, развивается на карагане сибирской – растении (Kirichenko et al., 2016), имеющем хотя и не такой широкий природный ареал в Сибири, как представители сем. Salicaceae, но повсеместно используемом в озеленении населенных пунктов Сибири (Бакулин и др., 2008).

Для большинства видов, указанных в менее чем половине исследованных регионов Сибири (46 из 55 видов, или 84 %) (Приложение 3), распространение в этой части России наверняка не ограничивается сделанными находками. В особенности это касается видов молей-пестрянок, развивающихся на повсеместно распространенных здесь древесных растениях (березах, ивах, тополях), но пока известных из единичных регионов Сибири. Например, *Caloptilia alnivorella*, *C. populetorum*, *C. elongella*, *C. suberinella*, *Phyllonorycter cavella*, *Ph. ermani*, трофически связанные с березовыми, *Ph. connexella*, *Ph. dubitella*, развивающиеся на ивовых, пока были отмечены только в 1–5 сибирских регионах (Таблицы 4.1, 4.2). Обнаружение видов, связанных с растениями других семейств, вполне вероятно в регионах, соседствующих с теми, где были сделаны находки.

На текущий момент наибольшее число видов грацилляриид в сравнении с другими сибирскими регионами зафиксировано в Красноярском крае (34 вида). В совокупности 43 % всей фауны грацилляриид Сибири известны именно из этого региона. При этом 22 из 34 видов (65 %) здесь указываются по оригинальным находкам (Рисунок 4.3). Такой значимый результат объясняется регулярными исследованиями в крае (в основном в его южной части) на протяжении 15 лет, которые позволили охватить виды Gracillariidae, имеющие разные жизненные циклы. Фаунистический список грацилляриид Омской и Новосибирской областей также дополнился существенно – на 16 видов (53 % от общего списка видов области) и 12 видов (46 %) соответственно (Рисунок 4.3, Приложение 3).

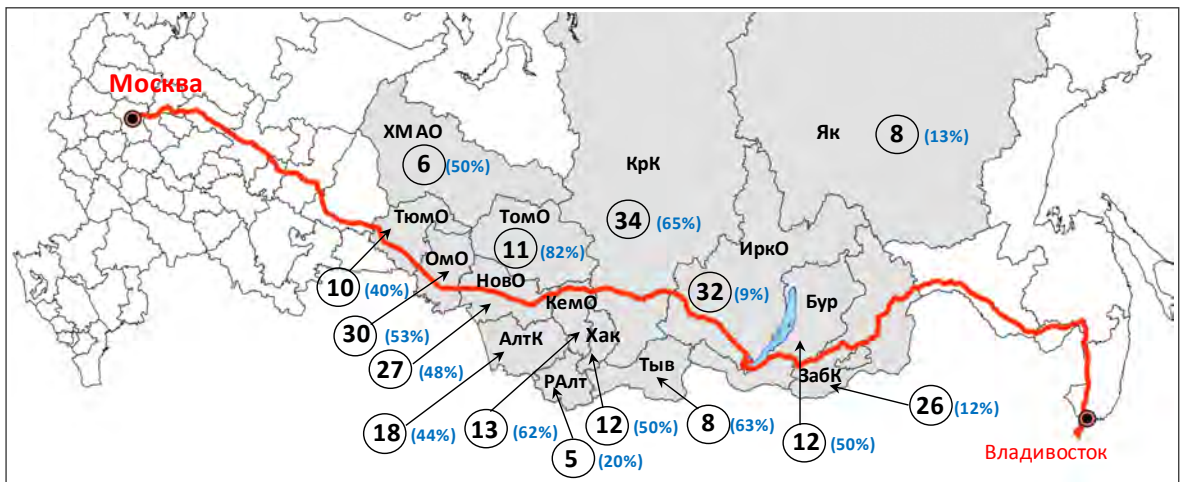


Рисунок 4.3. Современные сведения о видовом разнообразии молей-пестрянок в регионах Сибири. Серым цветом закрашены регионы исследований. Цифры в кружках – число видов грацилляриид в отдельном регионе; цифры в скобках – увеличение регионального фаунистического списка (%) по результатам выполненных исследований. Регионы: ХМАО – Ханты-Мансийский АО, ТомО – Томская обл., ТюмО – Тюменская обл., ОмО – Омская обл., Ново – Новосибирская обл., КемО – Кемеровская обл., АлтК – Алтайский край, КрК – Красноярский край, Хак – Респ. Хакасия, РАлт – Респ. Алтай, Тыв – Респ. Тыва, ИркО – Иркутская обл., Бур – Респ. Бурятия, ЗабК – Забайкальский край, Як – Респ. Якутия. Красной линией обозначена Транссибирская магистраль (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

По числу региональных находок доминирует Томская обл. Доля региональных находок от общего числа видов, известных в регионе, здесь оказалась наибольшей – 82 % (9 из 11 видов указываются для области впервые) (Рисунок 4.3). Вместе с тем фауна этого региона все еще исследована очень плохо, учитывая, что в соседних регионах – в Красноярском крае, Новосибирской и Омской областях – видовой состав молей-пестрянок больше в 3 и более раза.

Находки значительного числа новых для Сибири видов грацилляриид отнюдь не свидетельствуют о расширении ареалов и инвазиях молей-пестрянок в этой части России. Они подтверждают малую изученность локальных фаун Gracillariidae в сибирских регионах. Среди регионов, мало затронутых или совсем не затронутых сборами и требующих дальнейшего изучения, – северные Ханты-Мансийский АО, Ямало-Ненецкий АО, Томская обл., север Красноярского края, Якутия, некоторые южные – Алтайский край, республики Алтай и Тыва, восточные – Бурятия. Несмотря на масштабные исследования в Сибири, они были выполнены в регионах локально, чаще ограничивались сбором материала на узловых станциях

вдоль Транссибирской магистрали и осуществлялись в течение сезонов нерегулярно (подробнее см. главу 2, раздел 2.3). Более того, внимание было сфокусировано на дендрофильных грацилляриидах. Вместе с тем известно, что некая (хотя и несравненно меньшая) доля видов этого семейства селится в Палеарктике и на травянистых растениях (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019). Среди последних в Сибири известны пока лишь единичные виды (Кузнецов, Барышникова, 1998; Кириченко и др., 2019а).

Российский Дальний Восток. В отличие от сибирской, фауна грацилляриид РДВ, особенно юга региона, богаче и изучена подробнее (Барышникова, 2008, 2016). На РДВ по литературным данным было известно 132 вида (компилятивный список см. в Приложении 4). По сборам, выполненным в Амурской обл., Хабаровском и Приморском краях, Сахалинской обл., было установлено 34 вида – 26 видов с помощью ДНК-баркодинга (см. главу 3, раздел 3.3) и 8 видов исключительно по морфологии бабочек (см. Приложение 4), а также выявлено 11 таксонов с неясной видовой принадлежностью (см. главу 3, разделы 3.3, 3.4).

Новыми для РДВ по выполненным сборам явились 3 вида – *Micrurapteryx caraganella* по находке из Амурской обл., *Callisto insperatella* из Приморского края, *Phyllonorycter junoniella* из Сахалинской обл. (о. Сахалин), что увеличило список грацилляриид РДВ со 132 до 135 видов (Таблица 4.3, Приложение 4). Пять видов, ранее известных из некоторых регионов РДВ, в ходе проведенных полевых исследований были впервые обнаружены в Амурской обл. (*Phyllonorycter populifoliella*, *Ph. sorbicola*), Приморском крае (*Ph. sorbicola*) и на о. Сахалин (*Caloptilia heringi*, *Phyllonorycter ermani*, *Ph. ulmifoliella*) (Таблица 4.3).

Для остальных 26 видов подтверждено распространение в регионах, из которых они ранее были известны по литературе (Таблица 4.3). Подтверждения ранних находок видов в основном касаются Приморского края (Таблица 4.3). Вышеуказанные виды, впервые отмеченные для регионов РДВ, являются здесь, скорее, местными видами. Низкая вероятность выявления может быть связана с их невысокой численностью и фрагментарностью распространения в регионах РДВ. Действительно, в сборах в 2010–2017 гг. на РДВ были найдены лишь единичные мины этих видов (Kirichenko et al., 2019а).

Таблица 4.3. Виды грацилляриид, обнаруженные на территории РДВ в ходе исследований в 2010–2017 гг. (по: Kirichenko et al., 2017a, 2019a)

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²				
		1	2	3	4	5
GRACILLARIINAE						
1	<i>Caloptilia acericola</i>			•		
2	<i>C. alni</i>		o	o	•	o
3	<i>C. betulicola</i>	o	o	o	•	
4	<i>C. gloriosa</i>			•	o	
5	<i>C. heringi</i>		o	o	+	
6	<i>C. stigmatella</i>	•	o	o	•	o
7	<i>Gracillaria</i> sp.			+		
LITHOCOLLETINAE						
8	<i>Cameraria nipponica</i>			•		
9	<i>Chrysaster hagicola</i>			•		
10	<i>Ph. caraganella</i>			•		
11	<i>Ph. cavella</i>		o	•	o	
12	<i>Ph. cretata</i>		o		+	o
13	<i>Ph. ermani</i>				+	o
14	<i>Ph. issikii</i>		o	•		
15	<i>Ph. japonica</i>		o	•		
16	<i>Ph. jozanae</i>		o	•	•	
17	<i>Ph. junoniella</i>					+
18	<i>Ph. kisoensis</i>		o	•	o	o
19	<i>Ph. nigristella</i>			•		
20	<i>Ph. nipponicella</i>		o	•	o	
21	<i>Ph. orientalis</i>			•	o	
22	<i>Ph. pastorella</i>	•	o	•		
23	<i>Ph. populifoliella</i>	+	•			
24	<i>Ph. pseudojezoniella</i>			•		
25	<i>Ph. reduncata</i>			•		o
26	<i>Ph. ringoniella</i>		o	•	o	o
LITHOCOLLETINAE (продолжение)						
27	<i>Ph. salictella</i>		o	o	•	
28	<i>Ph. similis</i>		o		•	
29	<i>Ph. sorbicola</i>	+		+	o	o
30	<i>Ph. strigulatella</i>			o	•	o
31	<i>Ph. ulmifoliella</i>	o	o	o	+	o
32	<i>Phyllonorycter</i> sp. 1‡			+		
33	<i>Phyllonorycter</i> sp. 2			+		
34	<i>Phyllonorycter</i> sp. 3	+				
35	<i>Phyllonorycter</i> sp. 4				+	
36	<i>Phyllonorycter</i> sp. 5				+	
37	<i>Phyllonorycter</i> sp. 6‡			+		
38	<i>Phyllonorycter</i> sp. 7			+	+	
39	<i>Phyllonorycter</i> sp. 8			+		
40	<i>Micrurapteryx caraganella</i>	+				
41	<i>M. gradatella</i>	•				
PARORNICHINAE						
42	<i>Callisto insperatella</i>			+		
43	<i>Callisto</i> sp.			+		
44	<i>Parornix ermolaevi</i>	o	o	•		
PHYLLOCNISTINAE						
45	<i>Phyllocnistis</i> sp.‡			+		
Всего видов						
А) По литературным данным (сумма значков о и •)		6	18	25	14	10
Б) Общих по литературе и проведенным сборам (•)		3	1	18	7	0
В) Впервые указанных по проведенным сборам (+)		4	0	2	4	0
Требующих доп. исследований		1	0	8	3	0
ВСЕГО (сумма А и В)		10	28	27	18	10

¹Таксоны со значком sp. определены по гусеницам с помощью ДНК-баркодинга. Таксоны, отмеченные ‡ – предположительно новые для науки виды. ²Регионы: 1 – Амурская обл., 2 – Хабаровский край, 3 – Приморский край, 4 – Сахалинская обл. (о. Сахалин), 5 – Сахалинская обл. (Курильские о-ва). Обозначения: o регионы, отмеченные для видов в литературе; • общие регионы по оригинальным сборам и литературе; + регионы, впервые указываемые по оригинальным сборам. Виды № 10, 24, 25, 44 – вероятные эндемики РДВ (Барышникова, 2016).

По результатам проведенного анализа следует подчеркнуть значительную степень видового разнообразия молей-пестрянок в Приморском крае (114 видов) и, таким образом, более подробную их изученность здесь в сравнении с прочими регионами РДВ (Рисунок 4.4, Приложение 4).

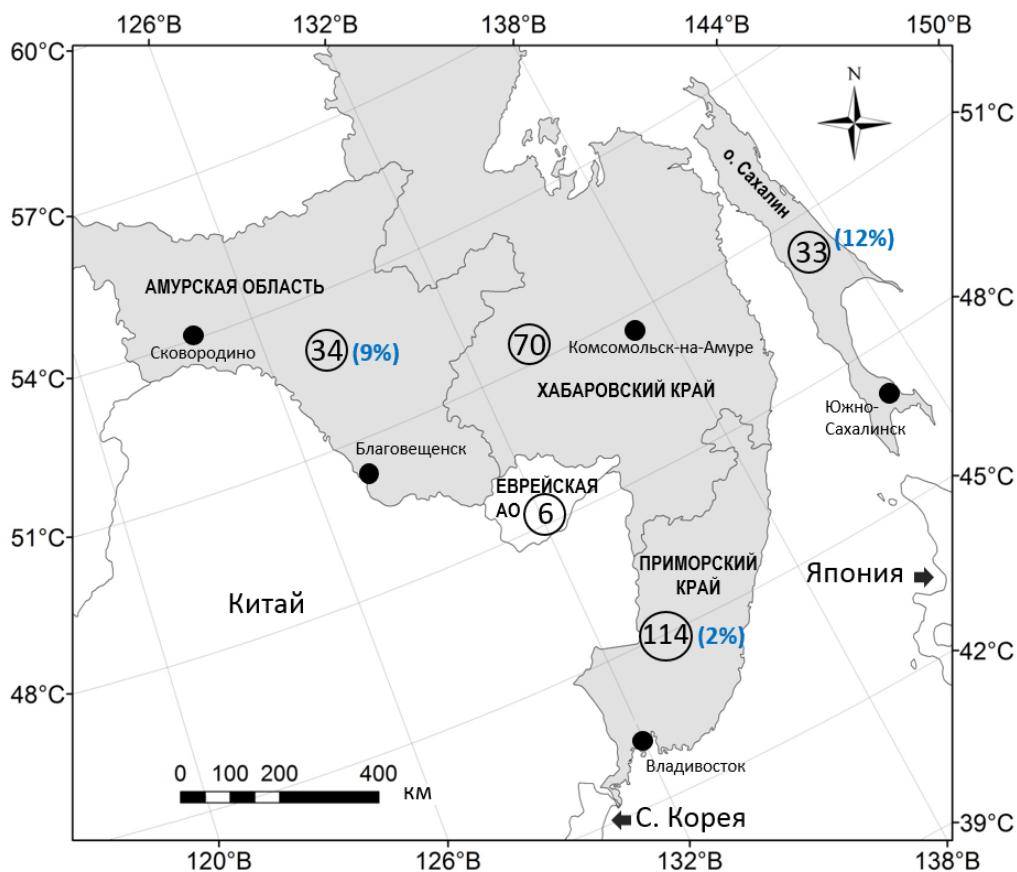


Рисунок 4.4. Уточненные сведения о числе видов молей-пестрянок Gracillariidae на российском Дальнем Востоке. Регионы, где проводились сборы молей, закрашены серым цветом. Цифры в кружках – число видов грацилляриид в отдельном регионе; цифры в скобках – увеличение регионального фаунистического списка по результатам наших исследований (%) (по: Kirichenko et al. 2019a, с изменениями)

Эта особенность сохраняется и при анализе ранних видовых списков грацилляриид РДВ (Барышникова, 2008, 2016). Этот регион в значительной мере отличается от прочих регионов РДВ богатым флористическим составом (Коропачинский, Встовская, 2012), обуславливающим значительное таксономическое разнообразие насекомых (Куренцов, 1974).

Находки грацилляриид, сделанные в Амурской обл. и на о. Сахалин и пополнившие фаунистические списки этих регионов на 9 и 12 % соответственно

(Рисунок 4.4), подтверждают недостаточную изученность локальных фаун грацилляриид. Это же касается и фауны грацилляриид Курильских островов, где на сегодняшний день по литературным данным известно в общей сложности около 30 видов (Барышникова, 2016). Учитывая близость Японии и высокое биологическое разнообразие молей-пестрянок на японском острове Хоккайдо (J. De Prins, W. De Prins, 2019), на соседних с ним островах Курильской гряды видовое разнообразие грацилляриид может быть как минимум наполовину выше ныне известного.

Другие южные (Еврейская автономная обл.) и северные регионы РДВ (Камчатский регион, Магаданская обл. и Чукотский АО), не покрытые исследованиями, в которых знания о грацилляриидах остаются скудными (6 видов известны из Еврейской автономной обл., 3 вида – с полуострова Камчатка) или вовсе отсутствуют (Чукотский АО) (Барышникова, 2016), требуют проведения отдельных изысканий с целью уточнения фаунистических списков и изучения особенностей формирования локальных фаун.

4.2.2. Структура региональных комплексов грацилляриид

Сибирь. Данные по видовому разнообразию грацилляриид в сибирских регионах послужили основой для анализа структуры региональных фаун – оценки соотношения числа видов из разных подсемейств.

Виды из 6 известных в Сибири подсемейств грацилляриид были отмечены практически во всех исследованных регионах (Рисунок 4.5). Наибольшую представленность в изученных фаунах имели виды из подсем. Lithocolletinae. Доля их участия в формировании локальных фаун составляла от 23 % в Забайкальском крае до 60 % в Иркутской обл. (Рисунок 4.5). За ними следовали представители подсем. Gracillariinae с долей участия от 2 % (Ханты-Мансийский АО, республики Хакасия, Алтай, Тыва, Якутия) до 35 % (Забайкальский край) (Рисунок 4.5). Вклад прочих подсемейств в формирование фауны регионов составлял 1–10 %, кроме подсем. Parornichinae, доля которого достигала 23 % в Забайкальском крае (Рисунок 4.5).

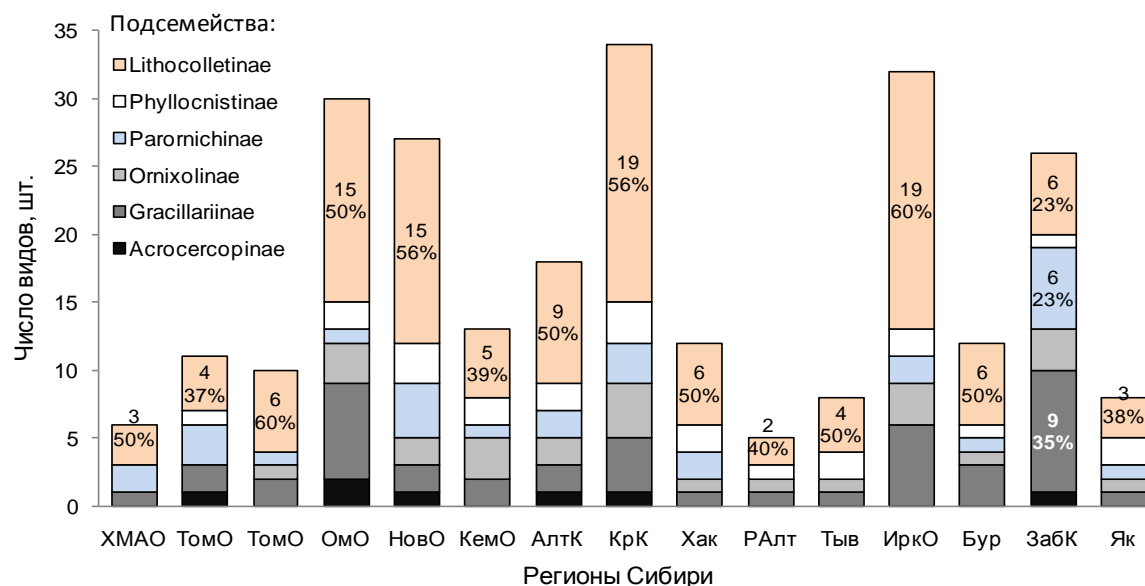


Рисунок 4.5. Соотношение видов грацилляриид из разных подсемейств в регионах Сибири. Абсолютное число видов и доля (%) от всего числа видов грацилляриид в фауне региона (последнее рассчитано для доминирующего по видовому богатству подсемейства *Lithocolletinae*, в качестве исключения для Забайкальского края также для *Gracillariinae* и *Parornichinae*). Расшифровку регионов см. в подписи к Рисунку 4.3 (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

Обращает на себя внимание обнаружение представителей *Acrocercopinae* только в 6 из 15 изученных регионов (Рисунок 4.5). Это подсемейство насчитывает в Сибири лишь 3 вида, 2 из которых (моли *Acrocercops amurensis*, *A. brongniardella*) развиваются исключительно на дубах – растениях, которые имеют точечную встречаемость в Восточной Сибири (дуб монгольский *Quercus mongolica*), а в Западной Сибири известны только как интродуценты (*Q. mongolica*, *Q. robur*). Этим и объясняются находки молей рода *Acrocercops* лишь в отдельных регионах Сибири. Третий вид, *Sauterina hofmanniella* (*Acrocercopinae*), развивается на широко распространенной в Сибири чине *Lathyrus* spp. (*Fabaceae*) и известен только в 5 регионах Сибири (Томской, Омской, Новосибирской областях, Алтайском и Красноярском краях). Отсутствие данных о распространении вида в других регионах говорит о слабой изученности его ареала.

Доля участия видов из разных подсемейств в составе локальных фаун не столько отражает их структурную особенность, сколько говорит о степени изученности локальных фаун. Индикатором хорошей изученности региональной

фауны в работе служит соотношение числа видов молей из подсем. *Lithocolletinae* с представителями прочих подсемейств вместе взятыми. Именно это подсемейство известно наиболее высоким видовым разнообразием в Палеарктике (J. De Prins, W. De Prins, 2019). В качестве «эталона» изученности принята фауна грацилляриид Красноярского края и Иркутской обл., где видовой состав семейства можно считать исследованным наиболее полно (Кириченко и др., 2019а). Доля видов *Lithocolletinae*, представленных в Сибири единственным родом – *Phyllonorycter*, составила в первом 56 % от общего списка грацилляриид края (из 34 видов), во втором – 60 % (из 32 видов) (Рисунок 4.5).

Близкое соотношение *Lithocolletinae* и прочих подсемейств предполагается ожидать и в других сибирских регионах, учитывая их высокое таксономическое разнообразие и широкое распространение в Сибири растений, служащих для *Lithocolletinae* кормовыми. Региональную фауну, в которой соотношение представителей *Lithocolletinae* и суммы представителей других подсемейств значительно меньше 50 % и где совокупное число грацилляриид насчитывает 25 и менее видов, следует признать недостаточно изученной (Кириченко: неопубл. данные).

Согласно проведенным оценкам, суммирующим знания по фауне грацилляриид для каждого региона, к указанным критериям приближаются Новосибирская и Омская области. Доля *Lithocolletinae* в составе их региональных фаун колеблется в диапазоне 50–66 % при общем числе 30 и 27 видов грацилляриид в регионах соответственно (Рисунок 4.5).

По соотношению видов разных подсемейств из прочих регионов Сибири выделяется Забайкальский край. Здесь фауна грацилляриид насчитывает 26 видов, но доля участия в ней представителей *Lithocolletinae* составляет лишь 23 % (Рисунок 4.5). Это единственный регион в Сибири, где доля видов из подсемейства *Lithocolletinae* столь низка. Большую роль в формировании локальной фауны здесь играет подсем. *Gracillariinae* (35 % видов) (Рисунок 4.5), представленное видами из родов *Aristaeta*, *Caloptilia* и *Calybites* (Приложение 3). В Забайкальском крае отмечено наибольшее число видов *Caloptilia* в сравнении с прочими регионами – 8 из 9 видов, известных в фауне грацилляриид Сибири (Приложение 3). Доля участия представителей *Lithocolletinae* и *Parornichinae* (последний здесь

представлен видами из рода *Parornix*) в этом регионе оказалась одинаковой – по 23 % в каждом случае (Рисунок 4.5).

Является ли видовое разнообразие Gracillariinae, преобладающее над таковым грацилляриид прочих подсемейств, структурной особенностью региональной фауны молей-пестрянок в Забайкальском крае? Почти все представители Gracillariinae, отмеченные в Забайкальском крае, известны на РДВ (см. Приложения 3 и 4). Их доля в фауне грацилляриид в соседствующей с Забайкальским краем Амурской обл. также выше, чем доля видов подсемейства Lithocolletinae (Барышникова, 2008; Кириченко и др., 2019а). Преобладание представителей Gracillariinae в фауне Забайкальского края свидетельствует о проявлении здесь элементов восточноазиатского генезиса (их роль в формировании региональных фаун грацилляриид в Сибири рассмотрена ниже, см. раздел 4.3). Одновременно, учитывая, что доля участия видов Lithocolletinae в составе фауны в регионах на западе и востоке Забайкальского края значительно больше 23 %, отмеченных в крае, можно предполагать увеличение значимости Lithocolletinae и снижение роли Gracillariinae в формировании локальной фауны при более подробных исследованиях на этих территориях.

Российский Дальний Восток. На РДВ фауна грацилляриид исследовалась в 4 регионах – Амурской обл., Хабаровском, Приморском краях и Сахалинской обл. По этим причинам анализ региональных фаун возможен только для этих регионов. Из-за отсутствия специальных исследований в Магаданской обл., Камчатском крае и Еврейской автономной обл. сведения о фауне грацилляриид этих регионов остаются очень скудными, что не позволяет включить их в анализ (Рисунок 4.6). По Чукотскому АО данных и вовсе нет (Рисунок 4.6).

В 2 из 4 регионов – в наиболее изученном Приморском крае и в Сахалинской обл. – фауна грацилляриид в значительной степени была представлена видами из подсем. Lithocolletinae (Рисунок 4.6). Их доля в региональных фаунах составляла в каждом случае 44 %. На РДВ в составе подсем. Lithocolletinae отмечено 4 рода *Cameraria*, *Chrysaster*, *Hyloconis* и *Phyllonorycter*. Самым богатым по видовому разнообразию являлся последний род, на его долю приходилось 89 % всех Lithocolletinae в Приморском крае (89 %, или 50 из 56 видов) (Приложение 4).

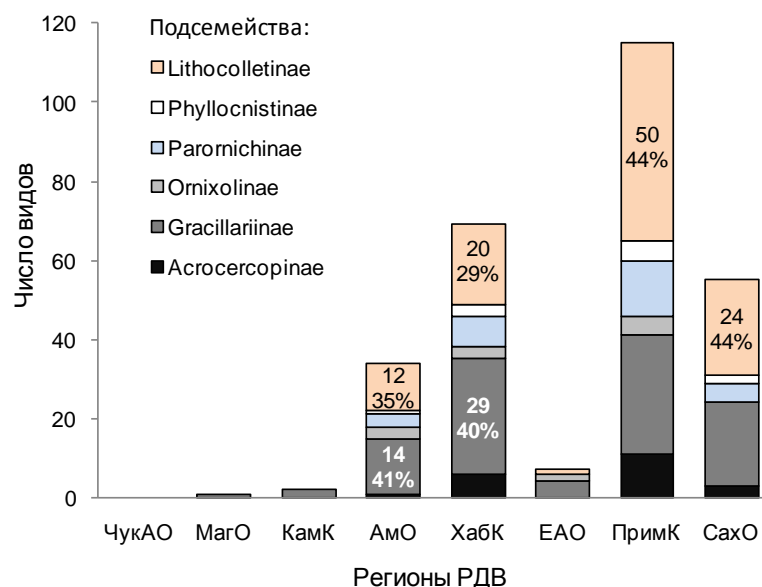


Рисунок 4.6. Соотношение видов грацилляриид из разных подсемейств в регионах российского Дальнего Востока. Абсолютное число видов и доля (%) от общего числа видов грацилляриид в фауне региона приведена для доминирующих по числу видов подсемейств – Lithocolletinae и Gracillariinae. Регионы: ЧукАО – Чукотский АО, МагО – Магаданская обл., КамК – Камчатский край, АмО – Амурская обл., ХабК – Хабаровский край, ЕАО – Еврейская автономная обл., ПримК – Приморский край, СахО – Сахалинская обл. (по: Барышникова, 2016; Kirichenko et al. 2019a)

Степень участия Lithocolletinae в формировании фауны в наиболее изученном Приморском крае (44 %) различается с таковой в наиболее изученных регионах Сибири (50–60 %). Эти различия связаны с более высоким разнообразием видов других подсемейств грацилляриид в Приморском крае (в частности, Gracillariinae, Acrocercopinae), имеющих восточноазиатское происхождение, ареалы которых в Сибирь уже не заходят. Роль таких видов в формировании региональных фаун грацилляриид на РДВ рассмотрена ниже (см. раздел 4.3).

В 2 других регионах – Амурской обл. и Хабаровском крае – значительное видовое богатство было отмечено в подсем. Gracillariinae. Участие видов этого подсемейства в составе региональных фаун превалировало над таковым Lithocolletinae. В Амурской обл. доля видов Gracillariinae достигала 41 % против 35 % Lithocolletinae, в Хабаровском крае – 40 % против 29 % (Рисунок 4.6). На РДВ подсем. Gracillariinae было представлено видами из 5 родов – *Aristaea*, *Caloptilia*, *Calybites*, *Euspilapteryx*, *Gracillaria*, среди которых наибольшее видовое

разнообразие было отмечено у молей из рода *Caloptilia* (Приложение 4). В общей сложности здесь на этот род приходилось 30 из 38 видов (79 %) подсем. Gracillariinae (Приложение 4).

Значительная представленность видов Gracillariinae в Амурской обл. и Хабаровском крае может являться особенностью фаун грацилляриид этих регионов. Ранее было показано, что и в соседнем Забайкальском крае их роль также велика. Вместе с тем участие другого подсем. – Lithocolletinae в составе фауны грацилляриид Амурской обл. и Хабаровского края представляется заниженным. В двух последних регионах потенциально могут обитать виды из рода *Phyllonorycter*, развивающиеся на дубах, кленах, тополях, ивах и березах в Приморском крае (Приложение 4). Уже их обнаружение может в значительной степени изменить соотношение видов молей разных подсемейств в составе региональных фаун Амурской обл. и Хабаровского края.

4.3. Хорологический анализ и закономерности распространения грацилляриид в азиатской части России

Хорологический анализ (анализ ареалов) грацилляриид АЧР никогда ранее не проводился. Значительным препятствием для его осуществления являлась недостаточная изученность фауны грацилляриид в регионах этой обширной территории страны, особенно в Сибири (Барышникова, 2008). Фаунистические исследования, выполненные нами на территории Сибири и РДВ, позволили получить представление (хотя в ряде случаев и неполное) о видовом составе региональных фаун и распространении видов в этих регионах (Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а). Полученные данные легли в основу зоогеографического анализа фауны грацилляриид АЧР, который в силу все еще фрагментарности наблюдений имеет предварительный характер.

Ареалогический анализ грацилляриид позволил установить некоторые закономерности распределения их ареалов по двум взаимодополняющим параметрам – долготному и широтному – в каждом случае от более протяженных к менее протяженным и выявить преобладающие в Сибири и на РДВ группы для установления ареалогической специфики этих 2 макрорегионов.

Сибирь. Ареалы грацилляриид Сибири распределялись по 11 долготным группам (Таблица 4.4). Среди них имелись группы видов (субкосмополитические, палеаркто-индомалайские, голарктические, сибиро-американские), распространенные в более чем 1 биогеографической зоне (13 % видов фауны грацилляриид Сибири), и группы видов, чей ареал остается ограниченным только Палеарктикой (87 % видов) (Таблица 4.4).

Таблица 4.4. Распределение грацилляриид Сибири по долготным группам ареалов (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Род	Долготные группы ареалов ¹											Всего
		СК	ПИ	Г	СА	ТрЕА	ЗЦП	ЕС	ЦП	С*	ЦВП	ВП	
1	<i>Acrocercops</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2
2	<i>Aristaea</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
3	<i>Callisto</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	3
4	<i>Caloptilia</i>	1	0	2	1	2	0	0	0	0	0	3	9
5	<i>Calybites</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
6	<i>Euspilapteryx</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
7	<i>Gracillaria</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
8	<i>Micrurapteryx</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	4
9	<i>Ornixola</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
10	<i>Parectopa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
11	<i>Parornix</i>	0	0	1	0	2	1	2	0	1	1	2	10
12	<i>Phyllocnistis</i>	1	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	6
13	<i>Phyllonorycter</i>	0	0	4	0	10	14	2	2	1	4	2	39
14	<i>Sauterina</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Всего	шт. видов	2	1	9	1	21	19	6	2	3	7	9	80
	%	3	1	11	1	26	24	8	3	4	9	11	100

¹Долготные группы ареалов: СК – субкосмополитическая, ПИ – палеаркто-индомалайская, Г – голарктическая, СА – сибиро-американская, ТрЕА – трансевразийская, ЗЦП – западно-центральнопалеарктическая, ЕС – евро-сибирская, ЦП – центральнопалеарктическая, ЦВП – центрально-восточнопалеарктическая, С – сибирская (в качестве исключения для видов – условных эндемиков Сибири), ВП – восточнопалеарктическая. Жирным шрифтом выделено наибольшее число видов с тем или иным типом ареала.

Среди видов с максимально крупным ареалом – субкосмополитическая группа, включающая виды, распространенные, по крайней мере, в 3 биогеографических зонах. Они составляли не более 3 % от всей фауны грацилляриид Сибири и были представлены 2 видами – голаркто-индомалайским

Caloptilia stigmatella (Fabricius) и палеаркто-индомалайско-мадагаскарским *Phyllocnistis saligna* (Zeller). Палеаркто-индомалайская группа была представлена 1 видом *Calybites phasianipennella* (Hübner), ареал которого, кроме Палеарктики, заходит южнее – в Индию и Индонезию (J. De Prins, W. De Prins, 2019; см. также Приложение 11). Этот вид-полифаг, развивающийся на широком спектре травянистых растений из 6 порядков (Caryophyllales, Boraginales, Ericales, Malpighiales, Myrtales, Poales), был впервые отмечен в Сибири в Омской обл. и Бурятии (Князев и др., 2018). Его обнаружение не исключено и в других температурных регионах Сибири.

Голарктическая группа была представлена в Сибири видами из 5 родов – *Callisto*, *Caloptilia*, *Gracillaria*, *Parornix* и *Phyllonorycter* (Таблица 4.4). Среди них *Gracillaria syringella* (Fabricius) – инвазионный вид в Неарктике. Этот вид, развивающийся на сиренях *Syringa* и ясенях *Fraxinus* (Oleaceae), был впервые выявлен около века назад в США, где распространился по всей благоприятной для него климатической континентальной зоне и проник в Канаду (Murdoch, 1967). Учитывая давность интродукции моли в Северную Америку и современный ареал этого вида, он был отнесен к голарктическим. В Сибири он также имеет заносное происхождение (Кириченко и др., 2019а) и в отдельные годы значительно вредит здесь посадкам сиреней (см. раздел 4.6). Среди прочих голарктов в Сибири относительно широкое распространение имеют *Caloptilia elongella* (Linnaeus), *C. suberinella* (Tengström), *Parornix betulae* (Stainton), *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer) и *Ph. junoniella* (Zeller).

В группе сибиро-американских видов на территории Сибири известен лишь один вид – *Caloptilia alnivorella* (Chambers), трофически связанный с березой *Betula* и ольхой *Alnus* (Betulaceae). В России до недавнего времени этот вид был известен лишь с юга Приморского края (Барышникова, 2008). Нахождение этого вида в Восточной Сибири подтверждено сборами из Бурятии, из пояса мелколиственных лесов в предгорье Хамар-Дабана (Кириченко и др., 2019а).

Среди палеарктических видов в Сибири наиболее представлены виды трансевразийской (21 вид) и западно-центральнопалеарктической (19 видов) групп, в сумме составляющие 50 % от всех обнаруженных в Сибири видов грацилляриид (Таблица 4.4). Около 60 % видов этих двух групп (24 вида) выпало

на долю представителей рода *Phyllonorycter* (Таблица 4.4). Остальные 40 % видов этих 2 групп представлены видами из 11 родов грацилляриид – как правило, 1–2 видами каждого рода (Таблица 4.4). Среди трансевразийских видов, составляющих 26 % от всего числа видов грацилляриид в Сибири, 1 вид, *Phyllonorycter issikii*, является в Сибири и западнее чужеродным (инвазионным). Этот вид, ранее имевший ограниченный ареал в Восточной Азии, за последние сорок лет значительно расширил ареал в Палеарктике на запад и в Европе приблизился к границе берегов Атлантического океана (Kirichenko et al., 2017b). Вид *Callisto insperatella* (Nickerl), ранее считавшийся западнопалеарктическим видом, распространенным в Европе и уходящим на восток только до Урала (Барышникова, 2008), был отмечен в лесной зоне Томской обл. и лесостепной зоне Новосибирской обл., а также в зоне широколиственных лесов в Приморском крае (Кириченко и др., 2019a; Kirichenko et al., 2019a), что указывает на трансевразийский ареал вида.

В группу западно-центральнопалеарктических видов включены 2 чужеродных вида – *Acrocercops brongniardella* (Fabricius) и *Phyllonorycter medicaginella* (Gerasimov), развивающиеся в Сибири на дубах и бобовых (травянистых) соответственно (Акулов и др., 2018; Князев и др., 2018). Оба вида были отмечены в лесостепной зоне Омской обл. (см. раздел 4.6). Проникновение первого восточнее Урала возможно из центральных регионов ЕЧР, где вид имеет естественное распространение, второго – из пограничного Казахстана, откуда моль известна с 1990-х гг. (Кузнецов, 1999).

Евро-сибирская группа представлена в Сибири видами из 4 родов: *Callisto*, *Parectopa*, *Parornix* и *Phyllonorycter* (Таблица 4.4). Для 2 видов обитание в Сибири доказано находками из лесостепной зоны Хакасии (для *Parornix pfaffenzelleri* Frey) (Кириченко и др., 2019a) и лесного и лесостепного поясов Западной и Центральной Сибири (*Phyllonorycter dubitella* (Herrich-Schaffer)) (Акулов и др., 2018; Кириченко и др., 2019a).

В центральнопалеарктической группе с ареалом, простирающимся в Западной и Восточной Сибири (до рубежей Забайкалья включительно), в Сибири отмечено только 2 вида – *Phyllonorycter malella* (Gerasimov) и недавно описанный новый вид моли на карагане – *Ph. ivani* (Kirichenko et al., 2019b).

К группе сибирских видов в данной работе условно отнесено 2 вида по их единичным точкам обнаружения: *Phyllonorycter sibirica* Kuznetsov & Baryshnikova в Иркутской области и Бурятии и *Phyllocnistis verae* Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde в лесной зоне Красноярского края на восточном берегу Енисея. На сегодня эти виды можно считать условно эндемичными в Сибири. Вместе с тем, учитывая широкое распространение их кормовых растений – тополей *Populus* (кормовых растений *Phyllonorycter sibirica*) и кизила *Cornus* (*Phyllocnistis verae*) – в других регионах АЧР и приграничных государств, есть основание предполагать, что ареалы этих видов не ограничены регионами находок.

Группы с превалирующим восточным компонентом – центрально-восточнопалеарктическая и восточнопалеарктическая – в Сибири представлены каждая 7 и 9 видами соответственно (Таблица 4.4). Представители первой (по 1 виду из родов *Micrurapteryx*, *Parornix*, *Phyllocnistis* и 4 вида из *Phyllonorycter*) довольно обычны в восточных частях Палеарктики и были отмечены в Восточной Сибири. Отдельные виды были найдены в Западной Сибири и, как правило, не пересекали Уральские горы. Примечательно, что 5 из 7 видов, которые в работе приводятся в качестве элементов центрально-восточнопалеарктической группы – *Phyllocnistis gracilistylella* Kobayashi, Jinbo & Hirowatari, *Phyllonorycter pumilae* (Ermolaev), *Ph. ringoniella* (Matsumura), *Ph. sorbicola* (Kumata), *Ph. viciae* (Kumata) – до недавнего времени были известны исключительно из Восточной Палеарктики (Барышникова, 2008, 2016; см. также Приложение 11). Эти виды были найдены намного западнее оз. Байкал (Кириченко и др., 2018, 2019а). Восточноазиатских видов, уходящих своими ареалами в теплые широты Азии, в Сибири не установлено.

Согласно типизации ареалов грацилляриид Сибири по широтной компоненте, здесь представлены виды 8 широтных групп (Таблица 4.5).

Арктотемператная, температная, суббореальная и полизональная группы были сходны по числу видов. В их состав входило от 20 до 28 % всех видов грацилляриид Сибири в каждом случае (Таблица 4.5). Наибольшее число видов, тяготеющих к условно холодным местообитаниям (виды арктотемператной

и температурной групп), отмечено среди трансевразиатов и западно-центральнопалеарктов (48 % всех видов грацилляриид Сибири) (Таблица 4.5).

Таблица 4.5. Распределение видов грацилляриид Сибири по долготным и широтным группам ареалов (Н.И. Кириченко: ориг.)

Долготные группы ареалов ¹	Широтные группы ареалов								Всего	
	Арктобореальная	Арктотемператная	Бореальная	Температная	Температно-субтропическая	Суббореальная	Суббореально-субтропическая	Полизоная		
Субкосмополитическая	0	0	0	0	0	0	0	2	2	
Палеаркто-индомалайская	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Голарктическая	1	3	0	0	0	0	0	5	9	
Сибиро-американская	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
Трансевразиатская	0	9	0	4	1	0	1	6	21	
З.-центральнопалеарктическая	0	7	0	9	0	0	0	3	19	
Евро-сибирская	0	2	0	1	0	2	0	1	6	
Центральнопалеарктическая	0	0	0	0	0	2	0	0	2	
Сибирская*	0	0	1	0	0	2	0	0	3	
Ц.-восточнопалеарктическая	0	0	0	1	0	6	0	0	7	
Восточнопалеарктическая	0	0	0	1	1	5	1	1	9	
Всего	шт. видов	1	22	1	16	2	17	2	19	80
	%	1	28	1	20	3	21	3	24	100

¹З.-центральнопалеарктическая – западно-центральнопалеарктическая, ц.-восточнопалеарктическая – центрально-восточнопалеарктическая. Жирным шрифтом выделено наибольшее число видов с тем или иным типом ареала.

Видов из контрастных широтных ареалов – крайне северных (арктобореальных) и крайне южных (суббореально-субтропических) – в Сибири отмечено в совокупности лишь 4 % от всего списка видов грацилляриид этого макрорегиона (Таблица 4.5).

Среди видов арктобореальной группы в Сибири отмечен только 1 вид – брусничная моль *Phyllonorycter junoniella* (Zeller). Вид обитает в Гренландии (Кузнецов, Барышникова, 1998). В Сибири же он был выявлен в переходной, лесотундровой зоне, в Ханты-Мансийском АО и в таежной зоне в Томской обл. (Кириченко и др., 2019а).

Российский Дальний Восток. На РДВ ареалы грацилляриид распределяются по 9 долготным группам (Таблица 4.6). Среди них, как и в Сибири, имеются группы видов, распространенные в более чем 1 биогеографической зоне (в совокупности 8 % от общего числа видов фауны грацилляриид РДВ), и группы видов, чей ареал ограничен только Палеарктикой (92 % видов) (Таблица 4.6).

Таблица 4.6. Распределение грацилляриид российского Дальнего Востока по долготным группам ареалов (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Род	Долготные группы ареалов ¹									Всего видов
		СК	ПИ	Г	СА	ТрЕА	ЦВП	ВП	ДВ*	ВА	
1	<i>Acrocercops</i>	0	0	0	0	1	0	2	0	0	3
2	<i>Aristaea</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
3	<i>Callisto</i>	0	0	0	0	1	0	0	2	0	3
4	<i>Caloptilia</i>	1	0	3	1	3	3	15	3	1	30
5	<i>Calybites</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
6	<i>Cameraria</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
7	<i>Chrysaster</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
8	<i>Cryptolectica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
9	<i>Epicephala</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
10	<i>Eteoryctis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
11	<i>Euspilapteryx</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
12	<i>Gracillaria</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
13	<i>Hylaconis</i>	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3
14	<i>Leucospilapteryx</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2
15	<i>Liocrobyla</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
16	<i>Micrurapteryx</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	3
17	<i>Ornixola</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
18	<i>Parornix</i>	0	0	1	0	3	2	3	3	0	12
19	<i>Phyllocnistis</i>	1	0	0	0	2	0	2	1	0	6
20	<i>Phyllonorycter</i>	0	0	2	0	8	4	29	7	0	50
21	<i>Psydrocercops</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
22	<i>Spulerina</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	2	4
23	<i>Telamoptilia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Всего	шт. видов	3	1	6	1	22	10	71	17	4	135
	%	2	1	4	1	16	7	53	13	3	100

¹Долготные группы ареалов: СК – субкосмополитическая, ПИ – палеаркто-индомалайская, Г – голарктическая, СА – сибиро-американская, ТрЕА – трансевразийская, ЦВП – центрально-восточнопалеарктическая, ВП – восточнопалеарктическая, ДВ* – дальневосточная (в качестве исключения для видов – условных эндемиков РДВ, отмеченных в Хабаровском или Приморском краях), ВА – восточноазиатская. Жирным шрифтом выделено наибольшее число видов с тем или иным типом ареала.

Субкосмополитическая группа видов с ареалом, лежащим в 3 биогеографических зонах, представлена на РДВ 3 видами (Таблица 4.6). Среди них *Aristaea bathracma* (Meurick), который, кроме Палеарктики, заходит в Индомалайскую и Эфиопскую биогеографические зоны, и 2 вида-субкосмополита *Phyllocnistis saligna* и *Caloptilia stigmatella*, известных из Сибири. Палеаркто-индомалайская группа, как и в Сибири, представлена тем же видом – *Calybites phasianipennella*.

Среди голарктов на РДВ известно 6 видов – 3 вида из рода *Caloptilia*, 2 из *Phyllonorycter* и 1 из *Parornix* (Таблица 4.6). Среди них только *C. cuculipennella* (Hübner) встречается на РДВ и не заходит в Сибирь. Сибиро-американский вид (*Caloptilia alnivorella*) является общим для РДВ и Сибири. Трансевразиатов и центрально-восточнопалеарктических видов на РДВ насчитывается 22 (16 %) и 10 (7 %) соответственно (Таблица 4.6).

Палеарктические виды на ДРВ представлены 5 группами видов: трансевразиатской, центрально-восточнопалеарктической, восточнопалеарктической, дальневосточной и восточноазиатской (Таблица 4.6). Среди них с большим отрывом доминирует восточнопалеарктическая группа, в которую входят 53 % видов фауны грацилляриид РВД, а именно 71 вид из 19 родов грацилляриид (Таблица 4.6). Среди восточнопалеарктов преобладают представители 2 родов – *Caloptilia* и *Phyllonorycter*, на долю которых приходится 62 % видов грацилляриид этой долготной группы.

К дальневосточным видам отнесены представители 17 видов и 6 родов – эндемичные виды, имеющие распространение в большинстве случаев в поясе широколиственных лесов юга Приморского края (Таблица 4.6). Высокая степень эндемизма грацилляриид на территории этого региона (13 % всех видов, известных в крае) указывает на относительно слабую изученность сопредельных территорий. Вполне возможно, что некоторые из этих условных видов-эндемиков впоследствии будут выявлены в граничащих с краем провинциях Северо-Восточного Китая, в Северной Корее и Японии. В качестве примера стоит отметить недавнюю находку в Японии на о. Хоккайдо моли *Phyllocnistis cornella* Ermolaev (Kirichenko et al., 2018b) – вида, который ранее был известен только с о. Кунашир (Ермолаев, 1986б).

Восточноазиатская группа на РДВ включает 4 вида из 3 родов *Caloptilia* (1 вид), *Eteoryctis* (1 вид), *Spulerina* (2 вида), что составляет лишь 3 % от всего числа видов фауны грацилляриид РДВ (Таблица 4.6).

При анализе широтных ареалов грацилляриид РДВ выделено 9 групп (Таблица 4.7). В отличие от Сибири, здесь отмечена субтропико-тропическая группа, представленная субкосмополитом *Aristaea bathracma*. В совокупности 53 % видов грацилляриид РДВ распространены в суббореальной зоне; за ними с большим отрывом следует суббореально-субтропическая группа, насчитывающая 18 % видов от всего числа видов фауны грацилляриид РДВ (Таблица 4.7).

Таблица 4.7. Распределение грацилляриид российского Дальнего Востока по долготным и широтным группам ареалов (Н.И. Кириченко: ориг.)

Долготные группы ареалов	Широтные группы ареалов									Всего	
	Арктобореальная	Арктотемператная	Бореальная	Температная	Температно-субтропическая	Суббореальная	Суббореально-субтропическая	Субтропико-тропическая	Полизональная		
Субкосмополитическая								1	2	1	
Палеаркто-индомалайская									1	0	
Голарктическая	1	2		1					2	4	
Сибиро-американская		1								1	
Трансевразийская		10	1	5	1	1			4	18	
Центральнопалеарктическая				1	1	6	1		1	9	
Восточнопалеарктическая				4		48	19			71	
Дальневосточная*						17				17	
Восточноазиатская							4			4	
Всего	шт. видов	1	13	1	11	2	72	24	1	10	125
	%	1	10	1	8	1	53	18	1	7	100

*Дальневосточная группа выделена в качестве исключения для видов – условных эндемиков РДВ, отмеченных в Хабаровском или Приморском крае. Жирным шрифтом выделено наибольшее число видов с тем или иным типом ареала.

Суббореальная и суббореально-субтропическая группы вместе взятые на 70 % были представлены восточнопалеарктическими видами из рода *Phyllonorycter* – известными из северной части япономорского региона.

Именно они придавали выраженный восточноазиатский облик дальневосточной широтной ареалогической группе грацилляриид РДВ, составляя ее ядро.

Среди видов из наиболее холодной (арктобореальной) зоны на РДВ, как и в Сибири, отмечен только один *Phyllonorycter junoniella*. На РДВ этот вид был обнаружен в хвойном поясе гор Сусунайского хребта в юго-восточной части острова Сахалин на высоте около 1000 м н. у. м. (Kirichenko et al., 2019a).

Суммируя вышесказанное, можно говорить о существовании закономерностей в долготном и широтном распределении типов ареалов грацилляриид, имеющих различный характер в Сибири и на РДВ, которые объясняют хорологические особенности и возможную направленность дальнейшей трансформации локальных фаун при экспансии видов.

В Сибири отмечено выраженное проявление видов транспалеарктической группы, встречающихся на западе, нередко на востоке этого макрорегиона, и западно-центральнопалеарктической группы, виды которой из западной Палеарктики проникают в Сибирь вплоть до восточных границ Забайкалья. Менее выраженное влияние в Сибири имеют виды восточнопалеарктической группы, проникающие из Восточной Азии в Восточную Сибирь нередко до границ оз. Байкал. Таким образом, ядро сибирской фауны грацилляриид сформировано в значительной степени видами с широкими долготными ареалами, встречающимися от берегов Атлантического до берегов Тихого океана, и видами, приуроченными к западу Палеарктики. В отличие от Сибири, на РДВ отмечен значимый вклад восточных видов в формирование фауны грацилляриид этого макрорегиона.

Если в Сибири наибольшее проявление в широтной зональности (градиент север – юг) имеют виды арктотемператной и полизональной групп, наиболее адаптированные к суровым континентальным условиям, то на РДВ со значительным отрывом от прочих лидирует группа суббореальных видов, тяготеющих к более мягкому климату. Последний представлен и в Сибири, однако его роль здесь по сравнению с таковой на РДВ менее выражена.

4.4. Сходство региональных фаун грацилляриид в азиатской части России

Для понимания, насколько близки фауны грацилляриид смежных регионов, проводили сравнительный анализ видовых списков грацилляриид в регионах Сибири и РДВ. В анализ включали только регионы с наиболее полно изученной фауной (список регионов и принцип их группирования см. в разделе 2.4.3). Матрицы сходства региональных фаун грацилляриид, рассчитанные для соседних регионов с использованием коэффициентов Чекановского – Съеренса (K_s) и Кульчинского (K_k), были проанализированы с помощью кластерного анализа (с применением метода ближайшего соседа) и двумерного шкалирования (с использованием стандартной конфигурации Гуттмана – Линго). При проведении кластеризации порегиональных выборок на основе расчета K_s сравниваемые регионы образовали 3 кластера ($p < 0,05$) согласно их географической приуроченности (Рисунок 4.7А).

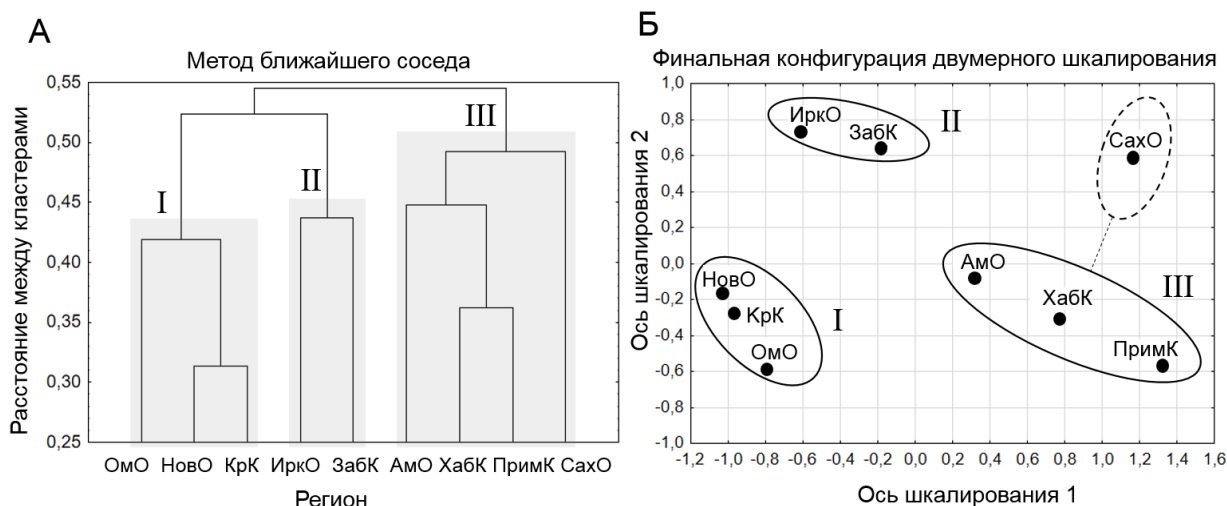


Рисунок 4.7. Кластеризация регионов Сибири и российского Дальнего Востока на основе сходства региональных фаун грацилляриид по коэффициенту Чекановского – Съеренса (K_s). А – дендрограмма иерархической кластеризации с применением метода ближайшего соседа, Б – кластеризация при двумерном шкалировании с применением стандартной конфигурации Гуттмана – Линго, $p < 0,05$. Обозначения кластеров: I – кластер регионов Западной Сибири, II – кластер регионов Восточной Сибири, III – кластер дальневосточных регионов. Регионы: ОмО – Омская обл., НовО – Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край вместе взятые, КрК – Красноярский край и Респ. Хакасия, ИркО – Иркутская обл., ЗабК – Забайкальский край и Респ. Бурятия, АмО – Амурская обл., ХабК – Хабаровский край, ПримК – Приморский край, СахО – Сахалинская обл. (только о. Сахалин) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Кластер I объединял фауны грацилляриид регионов Западной Сибири, кластер II – Восточной Сибири и, наконец, кластер III – материковых регионов РДВ (Рисунок 4.7). На диаграмме нормальных координат сибирские кластеры I и II характеризовались компактностью и были в схожей мере отдалены друг от друга и от кластера III (дальневосточного) (Рисунок 4.7Б).

Дальневосточный, наиболее рыхлый кластер имел более выраженные расстояния между регионами (Амурской обл., Хабаровским краем и Приморским краем) с некоторым отступлением от него острова Сахалин. Последнее является эффектом несоразмерности выборок. Видовое разнообразие грацилляриид Сахалина почти в 3 раза беднее такового континентальной части РДВ (Kirichenko et al., 2019a), что не учитывается расчетом коэффициента Чекановского – Сьёренса.

Коэффициент Кульчинского такие различия учитывает, поскольку оперирует усредненными мерами включения и нивелирует различия в объеме выборок. Результаты анализа матрицы величин K_k демонстрируют наибольшую согласованность географической и биоценотической близости регионов (Рисунок 4.8А, Б). Наиболее выражено это показывают результаты двумерного шкалирования (Рисунок 4.8Б).

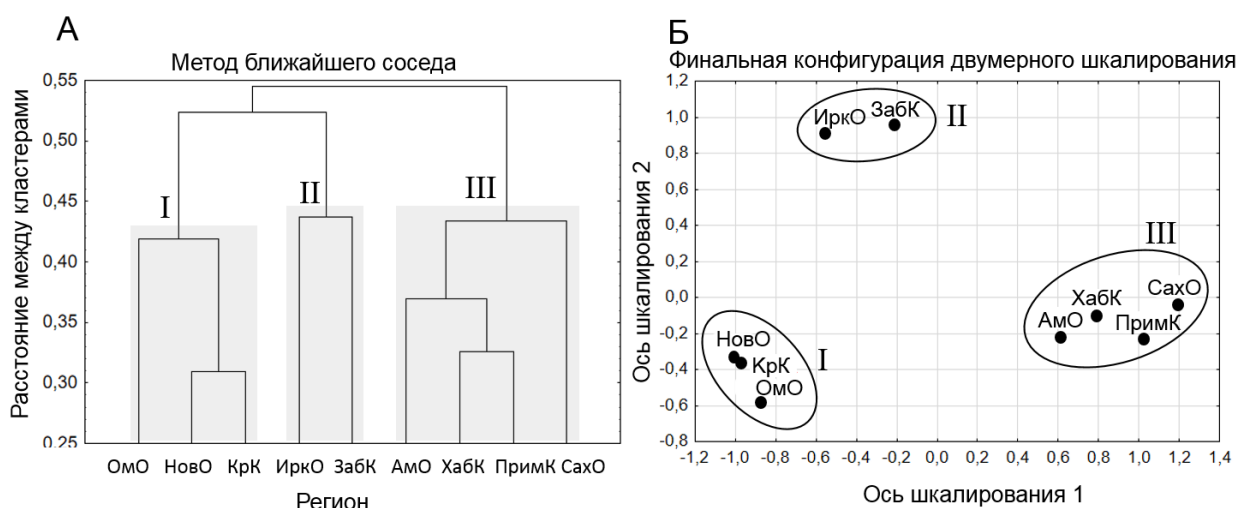


Рисунок 4.8. Кластеризация регионов Сибири и российского Дальнего Востока на основе сходства региональных фаун грацилляриид по коэффициенту Кульчинского (K_k). А – дендрограмма иерархической кластеризации с применением метода ближайшего соседа, Б – кластеризация при двумерном шкалировании с применением стандартной конфигурации Гуттмана – Линго, $p < 0,05$. Обозначения кластеров I–III и регионов см. Рисунок 4.7. (Н.И. Кириченко: ориг.)

При анализе матрицы коэффициентов Кульчинского в двумерном шкалировании выявлено 3 кластера, схожих с теми, что были получены при анализе матрицы коэффициентов сходства Чекановского – Сьёренса. Отличиями являлись более выраженная компактность кластеров и согласованность дальневосточных регионов при формировании единого дальневосточного кластера с включением Сахалина (Рисунок 4.8Б).

Полученные результаты свидетельствуют о значимом отличии фаун грацилляриид регионов Западной Сибири, Восточной Сибири и РДВ. Фауна грацилляриид Западной Сибири состоит преимущественно из видов, распространенных по значительной части Евразии, и видов западного генезиса (Рисунок 4.9). Сюда едва заходят виды восточной природы. В фауне же Восточной Сибири восточный компонент (восточнопалеарктические виды) начинает проявляться заметно. Относительная доля таких видов в Забайкалье достигает 22 % от всего числа грацилляриид локальной фауны (Рисунок 4.9).

В дальневосточных регионах при продвижении с запада на восток – от Амурской обл. и к Приморскому краю – в региональных фаунах отмечается существенное нарастание восточных видов (восточнопалеарктических, восточноазиатских и условно эндемичных дальневосточных), достигающее своего пика на юге Приморского края, где их совокупная доля составляет почти 80 % от всего числа видов грацилляриид края (Рисунок 4.9).

Грациллярииды центрально-восточнопалеарктической группы представлены в региональных фаунах относительно равномерно на всем протяжении от Омской обл. до о. Сахалин (около 4 % всех видов отдельно взятой региональной фауны), за исключением Красноярского региона (Рисунок 4.9). В последнем вклад видов этой группы достигал 20 % (Рисунок 4.9).

Этот феномен объясняется обнаружением здесь сразу нескольких видов восточного генезиса, в частности, *Parornix kumatai* Ermolaev, *Phyllonorycter viciae* (Kumata), *Ph. ringoniella* (Matsumura), *Ph. sorbicola* (Kumata) и *Phyllocnistis gracilistylella* Kobayashi, Jinbo & Nirowatari, пока не выявленных в других регионах Сибири (Приложение 3). Эти виды известны из Восточной Азии. Учитывая их обнаружение в Красноярском регионе и распространение многих из них на РДВ, нахождение данных видов вполне ожидаемо в Восточной Сибири.

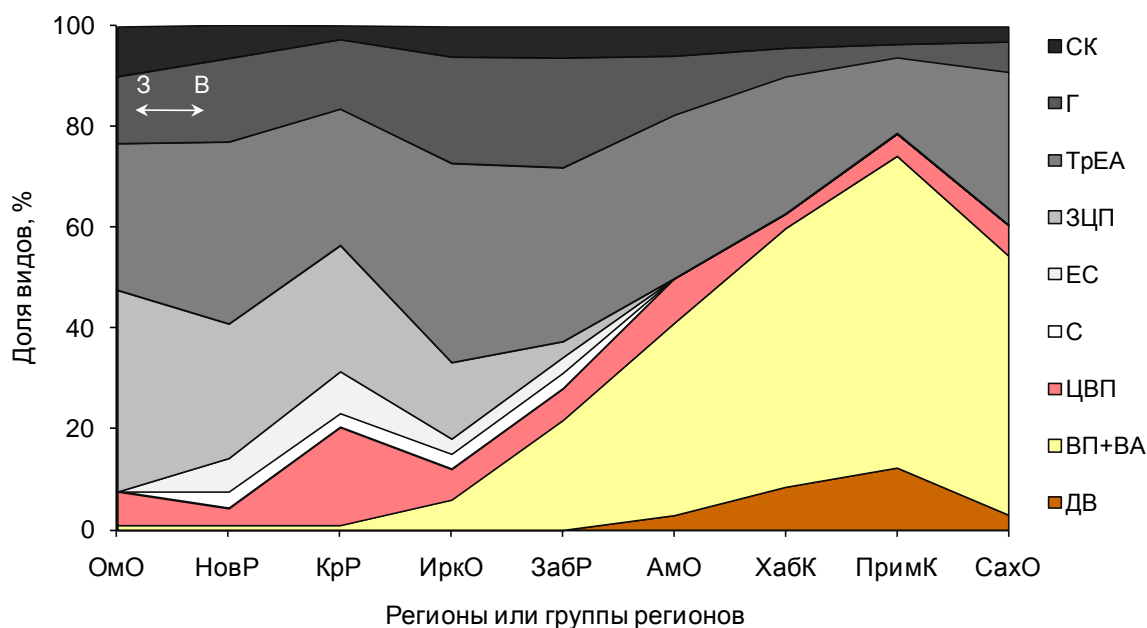


Рисунок 4.9. Доля видов грацилляриид разных долготных групп ареалов в региональных фаунах АЧР. Группы регионов: ОмО – Омская обл., КрР – Красноярский край и Респ. Хакасия вместе взятые, НовР – Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край вместе взятые, ИркО – Иркутская обл., ЗаБР – Респ. Бурятия и Забайкальский край вместе взятые, АмО – Амурская обл., ХабК – Хабаровский край, ПримК – Приморский край, СахО – Сахалинская обл. (только о. Сахалин). Долготные группы ареалов⁷: СК – субкосмополитическая, Г – голарктическая, ТрЕА – трансевразийская, ЗЦП – западно-центрально-палеарктическая, ЕС – евро-сибирская, С – сибирская, ЦВП – центрально-восточнопалеарктическая, ВП+ВА – восточнопалеарктическая и восточно-азиатская, ДВ – дальневосточная (Н.И. Кириченко: ориг.)

Представители трансевразийской группы в относительно равных долях присутствовали во всех проанализированных региональных фаунах (около 15 % видов в каждом случае) (Рисунок 4.9). Вклад голарктических видов в формирование региональных фаун был чуть значительнее выражен в Сибири (до 10 % видов) в сравнении с Приморским краем и Сахалинской обл. Субкосмополиты же встречались в региональных фаунах грацилляриид АЧР в близких долях (Рисунок 4.9).

Исключение из анализа видов долготных групп, относительно равномерно распространенных по территории АЧР (субкосмополитической, голарктической и трансевразийской), и дальнейший анализ соотношения числа видов

⁷Палеаркто-индомалайская и сибиро-американская группы, каждая из которых представлена одним видом, *Calybites phasianipennella* (Hübner) и *Caloptilia alnivorella* (Chambers), в анализ не были включены.

грацилляриид с западным генезисом (видов западнопалеарктических, евро-сибирских групп) и числа видов восточного происхождения (восточнопалеарктических, восточноазиатских, дальневосточных) позволили проследить характер трансформации фаун грацилляриид в долготном градиенте.

В направлении с запада на восток отмечено выпадение из состава региональных фаун западных видов (вначале плавное, а затем более выраженное) и включение (также вначале плавное, а затем более выраженное) видов восточной природы при продвижении на восток (Рисунок 4.10).

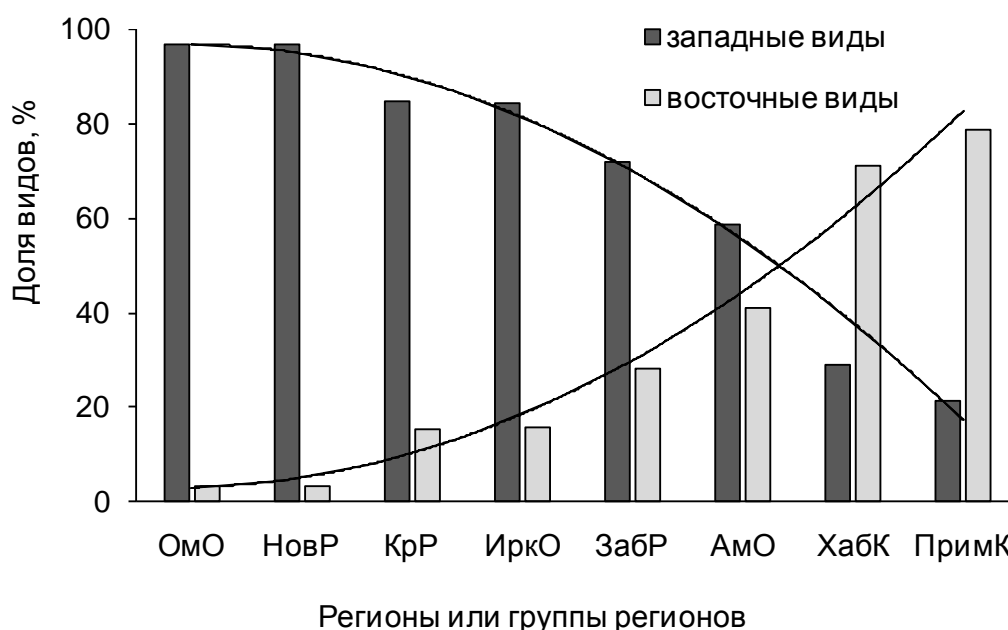


Рисунок 4.10. Относительный вклад видов западного и восточного генезиса в формирование региональных фаун грацилляриид в АЧР в долготном градиенте. На рисунке показаны тренды, описывающие динамику западных и восточных видов в долготном направлении (Н.И. Кириченко: ориг.)

Заметная трансформация фауны грацилляриид отмечается при продвижении от Забайкальского региона (Бурятии и Забайкальского края) к Амурской обл. и от последней к Хабаровскому краю, предполагая существование в этих регионах (Забайкальском регионе и Амурской обл.) неких барьеров, препятствующих взаимному проникновению большего числа видов западного или восточного происхождения в противоположных для них направлениях (Рисунок 4.10).

4.5. Зоогеографические рубежи распространения грацилляриид

Анализ зоогеографии важен не только для установления закономерностей распределения грацилляриид на территории этого обширного региона, но и для определения зоогеографических рубежей. Эти данные смогут внести вклад в понимание распространения видов и направленностей дальнейшей трансформации локальных фаун грацилляриид.

Разнообразие климатических условий и географии изучаемого макрорегиона, в частности, наличие физических преград (горных хребтов, крупных водных массивов) и неравномерное распространение растений, служащих кормовыми для грацилляриид, – важнейшие факторы формирования барьеров распространения насекомых этой группы.

При изучении ареалов грацилляриид в АЧР были исследованы рубежи смены фауны – проведена оценка потери в составе региональных фаун западных видов грацилляриид и внедрения в их состав видов восточного генезиса. Эффективность рубежей, выраженную числом видов, ареалы которых не пересекают рубеж при продвижении в том или ином направлении, к числу видов, встречающихся по ту же сторону рубежа, рассчитывали для каждого из градиентов: запад – восток и восток – запад.

Анализ эффективности рубежей в направлении запад – восток свидетельствует о неравномерном отсеивании видов, в основном западного генезиса, из региональных фаун в АЧР. Наиболее значимый зоогеографический рубеж был отмечен на границе между Забайкальским регионом и Амурской обл. (Рисунок 4.11А). Эффективность рубежа здесь достигала наибольшей величины (21 %), мощность рубежа составляла 7 видов (Рисунок 4.11А). Наименьшая эффективность рубежа (10 %) была установлена при переходе от Новосибирского к Красноярскому региону (Рисунок 4.11А).

При продвижении по Западной Сибири в восточном направлении из фауны грацилляриид постепенно выбывает спектр западно-центральнопалеарктических видов – *Euspilapteryx auroguttella* Stephens, *Phyllonorycter agilella* (Zeller), *Ph. klemannella* (Fabricius), *Ph. lantanella* (Schrank), *Ph. medicaginella* (Gerasimov), *Ph. schreberella* (Fabricius). При переходе от Красноярского региона к Иркутской обл. фауна лишается прочих видов грацилляриид западного генезиса, в частности,

молей: *Gracillaria syringella* (Fabricius), *Parornix anglicella* (Stainton), *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius), *Ph. corylifoliella* (Hübner), *Ph. sorbi* (Frey), *Ph. emberizaepenella* (Bouche), *Phyllocnistis extrematrix* Martynova, *Sauterina hofmanniella* (Schleich).

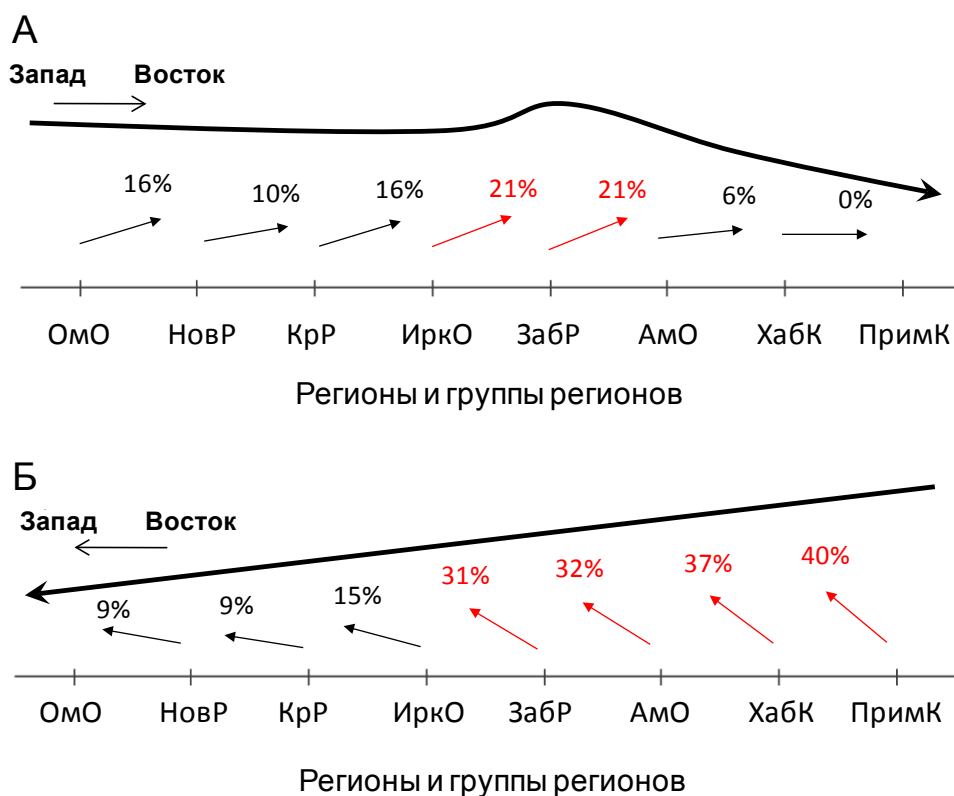


Рисунок 4.11. Рубежи смены фауны грацилляриид в АЧР в направлении запад – восток (А) и восток – запад (Б). Эффективность рубежей обозначена наклоном стрелок (угол наклона стрелок при 90° равен 100 %). Над стрелками указана доля видов (%), ареалы которых не пересекают рубеж в анализируемом направлении. В скобках указана мощность рубежа (число видов, не пересекающих рубеж). Красным цветом отмечены наиболее выраженные рубежи в Сибири и на РДВ. Жирными стрелками обозначены тренды ослабления рубежей. Расшифровку регионов и групп регионов см. в подписи к Рисунку 4.9 (Н.И. Кириченко, ориг.)

В дальневосточных регионах эффективность рубежей также угасает при движении с запада на восток (Рисунок 4.11А). Если между Амурской обл. и Хабаровским краем ее величина еще составляла 6 %, то между Хабаровским краем и Приморским краем она уже была равна нулю (Рисунок 4.11А). При переходе от Амурской обл. к Хабаровскому краю из фауны грацилляриид выбывают 2 вида молей из рода *Micrurapteryx* – трансевразийский *M. gradatella*

и центрально-восточнопалеарктический *M. caraganella*. К Хабаровскому краю из фауны грацилляриид исчезают все виды, имеющие преимущественное распространение на западе Палеарктики. Вместе с тем в Приморский край заходят виды-субкосмополиты (например, *Phyllocnistis saligna* (Zeller)), трансевразиа́ты (*Caloptilia betulicola* (Hering), *Phyllonorycter pastorella* (Zeller), *Ph. ulmifoliella* (Hübner), *Phyllocnistis unipunctella* (Stephens)), которые также распространены и в западных регионах Палеарктики.

В обратном направлении, с востока на запад, трансформация континентальной фауны грацилляриид имеет наиболее выраженный характер в сравнении с таковым при движении с запада на восток (Рисунок 4.11Б). В этом направлении (с востока на запад) отмечено более значимое падение эффективности рубежей: выбывание из региональных фаун преимущественно видов восточного генезиса. Наибольшее их отсеивание происходит при переходе от Приморского к Хабаровскому краю (Рисунок 4.11Б). Эффективность рубежа здесь составляет 40 %, мощность рубежа – 46 видов, т. е. в Хабаровский край эти 46 видов, имеющих распространение в Приморском крае, не заходят.

Схожая эффективность рубежа (37 %), но с почти в 2 раза меньшей мощностью (26 видов против 46) отмечена при переходе от Хабаровского края к Амурской обл. (Рисунок 4.11Б). При продвижении от Амурской обл. к Забайкалью эффективность рубежа снижается до 32 %, мощность – до 11 видов. Забайкалье не достигают ареалы таких восточных видов, как *Caloptilia aceris* Kumata, *C. alni* Kumata, *C. sapporella* (Matsumura), *C. mandshurica* (Christoph), *C. pyrrhaspis* (Meyriek), *Gracillaria ussuriella* (Ermolaev), *Phyllonorycter cretata* (Kumata), *Ph. japonica* (Kumata), *Ph. similis* Kumata, *Parornix ermolaevi* Kuznetsov, *P. loganella* (Stainton). Для многих из них преградой распространения на запад выступает ограниченность ареалов их кормовых растений, в частности, восточноазиатских видов дубов, лещин, кленов (Коропачинский, Встовская, 2012).

В Сибири наиболее мощный рубеж был отмечен между Забайкальским регионом и Иркутской обл. Его эффективность составила 31 %, мощность – 10 видов грацилляриид (Рисунок 4.11Б). Забайкалье является границей распространения на запад следующих восточных видов грацилляриид: *Acrocercops amurensis* Kuznetsov, *Caloptilia leucothoes* Kumata, *C. pulverea* Kumata,

C. sachalinella Ermolaev, *Micrurapteryx gerasimovi* Ermolaev, *Parornix fumidella* Kuznetzov, *P. maliphaga* Kuznetzov, *P. mixta* (Triberti), *P. traugotti* Svensson и вида сибиро-американской группы *Caloptilia alnivorella* (Chambers). При продвижении от Иркутской области к Красноярскому региону эффективность рубежа и его мощность ослабевала до 15 % (Рисунок 4.11Б). В Западной Сибири эффективность рубежей угасала (Рисунок 4.11Б).

Проявление рубежей распространения грацилляриид при переходе от континентальной к островной зоне имело свою специфику. При продвижении в восточном градиенте из континентальной части (Приморского края) на Сахалин была отмечена высокая эффективность рубежа (73 %) и значительная потеря видового разнообразия грацилляриид. На Сахалин не проникают 83 вида, имеющих распространение на юге Приморского края. Среди них лишь 11 видов (13 %) известны относительно широкими ареалами (голарктические, трансевразийские виды), прочие же 87 % – виды восточной природы (восточнопалеарктические, восточноазиатские виды и условные виды-эндемики РДВ). Это вполне закономерно, учитывая географическую изолированность о. Сахалин, специфичность его флоры и более суровые климатические условия на острове (Земцова, 1968; Гречачевский, 1976). Вместе с тем в западном градиенте, в направлении от Сахалина к Приморскому краю, эффективность рубежа падала до нуля, т. е. все виды грацилляриид, встречающиеся на Сахалине, присутствуют и в фауне Приморского края, и как такового зоогеографического барьера в направлении восток – запад здесь отмечено не было.

Проведенный ареалогический анализ фауны грацилляриид в АЧР свидетельствует о существовании наиболее выраженных зоогеографических барьеров распространения представителей этого семейства при продвижении с востока на запад (Рисунок 4.11Б), чем в противоположном направлении (Рисунок 4.11А). Другими словами, в градиенте восток – запад происходит отсеивание большего числа видов грацилляриид в сравнении с числом видов, выбывающих из региональных фаун при продвижении с запада на восток. Учитывая тот факт, что фауна грацилляриид Сибири и РДВ в значительной степени различается по соотношению видов западного и восточного генезиса в локальных фаунах, становится понятным, почему наиболее выраженная смена

фауны отмечается именно в градиенте запад – восток. На востоке Палеарктики доля видов восточного генезиса в локальных фаунах достигает 80 %. Такие виды имеют преимущественно узкие ареалы в силу ограниченности распространения их кормовых растений. Именно они выбывают из региональных фаун при продвижении на запад, и лишь единичные виды восточных грацилляриид достигают Западной Сибири. В Сибири же региональные фауны в значительной мере представлены видами с широкими долготными ареалами (голарктическими, трансевразийскими и западно-центральнопалеарктическими), суммарная доля которых в региональных фаунах достигает 65 %. Такие виды грацилляриид развиваются на растениях, распространенных по значительной территории Палеарктики (J. De Prins, W. De Prins, 2019), что в определенной степени может объяснять проникновение их и на РДВ. При продвижении с запада на восток из региональных фаун выбывают преимущественно виды грацилляриид евро-сибирской и центральнопалеарктической групп, совокупная доля которых в Сибири невелика и, как правило, не превышает 20 %.

Учитывая заметную трансформацию фауны грацилляриид восточнее Байкала (исчезновение из фауны ряда видов западного генезиса и заметное внедрение в ее состав восточных элементов), Байкальский регион, Бурятию и Забайкалье можно считать зоной трансформации фауны грацилляриид в Сибири. Байкальский регион – известная фитогеографическая граница, установленная по многочисленным фитоценологическим и флористическим исследованиям (Шумилова, 1962; Назимова, 1998; Ермаков, 2003), а также зоогеографический рубеж, выявленный на примере различных групп насекомых (Бельшев, 1973; Винокуров, 1996), включая чешуекрылых (Dubatolov, Kosterin, 2000; Шодотова и др., 2007; Бурнашева, Беляев, 2011). Положение региона в центре континента обуславливает наличие здесь резко континентального климата и низкое количество осадков вследствие абсолютного господства азиатского антициклона (Ермаков, 2003). Формирование пограничной зоны здесь может быть также объяснено, помимо климатических особенностей, геологическим прошлым, идущим корнями в эпоху четвертичного оледенения с формированием мощных горных ледниковых массивов, которые служили естественными барьерами распространения организмов (Шумилова, 1962).

Территорию Амурской обл. можно рассматривать в качестве еще одной переходной зоны, определяемой на основе анализа распространения грацилляриид в Восточной Сибири и на РДВ. Здесь отмечено заметное появление в фауне грацилляриид видов восточной природы в сравнении с Забайкальским регионом, но в то же время их видовое разнообразие почти на порядок ниже, чем в граничащем с Амурской обл. Хабаровском крае. Полученное согласуется с ранее установленными закономерностями распространения растений (Ермаков, 2003) и отдельных групп насекомых, в том числе чешуекрылых по территории РДВ (Куренцов, 1974). Климатические условия и историческое прошлое Амурской обл. отличаются от таковых граничащего с востока с Тихим океаном Хабаровского края. На территории последнего господствует влажный океанический климат, обуславливающий формирование характерной флоры и фауны с включением большего числа восточных видов.

На РДВ наиболее выраженный рубеж отмечен между Приморским и Хабаровским краями – он проявляется в ограниченности проникновения восточных видов из Приморья в Хабаровский край. С одной стороны, наличие такого рубежа может объясняться различием биогеографии этих регионов, с другой – являться следствием недостаточной изученности фауны грацилляриид Хабаровского края.

4.6. Сходство фаун грацилляриид азиатской части России и прилегающих территорий

Анализ фаун грацилляриид Сибири и РДВ и таковых соседствующих территорий необходим для понимания общности макрорегиональных фаун молей. Видовые списки грацилляриид Сибири и РДВ сравнивали со списками ЕЧР и Японии с применением коэффициента Кульчинского (K_k), учитывающего несоразмерность выборок – разное число видов грацилляриид в фаунах сравниваемых макрорегионов.

При анализе макрорегионов России тестировалась гипотеза о том, что фауна Gracillariidae Сибири ближе к таковой ЕЧР, чем к фауне грацилляриид РДВ (Кириченко и др., 2019а). Из 80 видов, выявленных в Сибири, и 133 видов,

известных из ЕЧР, общими для этих двух макрорегионов являются 55 видов. На РДВ, где в совокупности насчитывалось 135 видов, общими с Сибирью являлись лишь 40 видов (Рисунок 4.12). В совокупности в ЕЧР и Сибири на дату проведения анализов (15 ноября 2019 г.) было известно 140 видов, включая новые для науки описанные виды (см. главу 3, раздел 3.4) и региональные находки (см. эту же главу, раздел 4.2).

Согласно расчету коэффициента Кульчинского, фауна грацилляриид Сибири имеет большее сходство с таковой ЕЧР ($K_k = 55\%$), чем с фауной РДВ ($K_k = 37\%$) (Рисунок 4.12), что подтверждает выдвинутое предположение. Меньшее сходство фаун отмечено при сравнении запада и востока страны: из 133 видов в ЕЧР и 135 видов на РДВ общими являются только 32 вида ($K_k = 24\%$) (Рисунок 4.12). Вместе с тем общими для ЕЧР, Сибири и РДВ являются всего 26 видов ($K_k = 7\%$) (Рисунок 4.12).

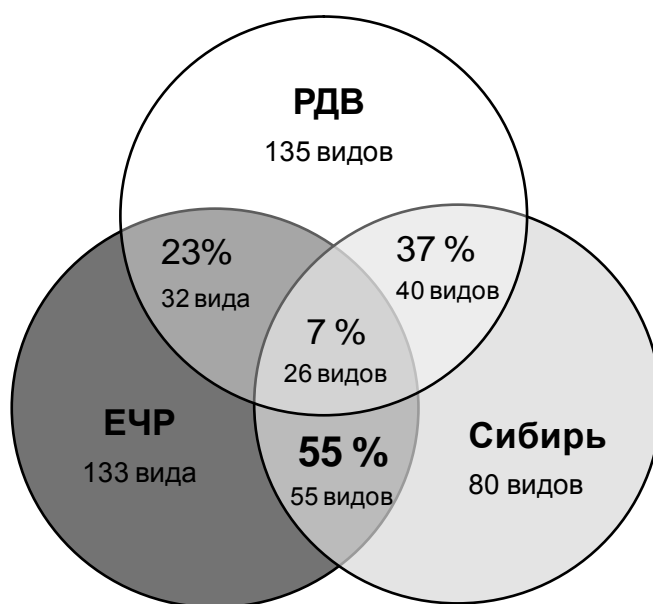


Рисунок 4.12. Диаграмма Эйлера – Венна, отображающая сходство фаун грацилляриид ЕЧР, Сибири и РДВ (на основе расчета индекса сходства Кульчинского (K_k), %). На пересечении кругов отмечена доля (%) и абсолютное число общих видов для сравниваемых макрорегионов (по: Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а, с изменениями)

ЕЧР отделена от Сибири Уральскими горами. На примере дневных бабочек Урала было показано, что Уральские горы на всем их протяжении – слабый

фаунистический рубеж распространения видов этой группы как в западном, так и в восточном направлениях (Горбунов, Татарин, 2015).

Фауна грацилляриид Урала, а также примыкающих к нему западных и восточных регионов изучена недостаточно полно, чтобы дать объективную оценку эффективности этого рубежа для молей-пестрянок. По предварительной оценке, интенсивность рубежа в восточном направлении составляет здесь около 25 %, тогда как в западном едва достигает 5 %. Так, Уральские горы являются зоогеографическим рубежом для проникновения видов грацилляриид западно-палеарктической группы восточнее. Вместе с тем этот зоогеографический барьер менее эффективен, чем вместе взятые рубежи, установленные в Байкальском регионе и на РДВ между Хабаровским краем и Приморским краем. Последние в большей степени сдерживают распространение грацилляриид восточного генезиса в Сибирь, чем Уральские горы препятствуют проникновению грацилляриид западной природы в Сибирь. Наличие наиболее мощных зоогеографических барьеров распространения грацилляриид с востока страны в западном направлении в конечном счете сказывается на выраженном различии фаун грацилляриид Сибири и РДВ, что было подтверждено расчетом коэффициента сходства K_k (Рисунок 4.12).

В работе также проверялось предположение о том, что видовой состав грацилляриид РДВ имеет большее сходство с таковым Японии, чем с фауной грацилляриид Сибири и ЕЧР (Kirichenko et al., 2019a). Япония, Северо-Восточный Китай и Северная Корея граничат с южными территориями РДВ и при несомненно большем таксономическом богатстве биоты могут обладать схожими с РДВ элементами флоры и фауны. В отличие от Китая и Северной Кореи, где сведения о фауне грацилляриид отрывочны или практически отсутствуют (Северная Корея), фауна грацилляриид Японии изучена лучше и к настоящему времени насчитывает 236 видов (J. De Prins, W. De Prins, 2019). Такие относительно подробные фаунистические материалы дают возможность получения надежных сравнительных оценок фаун грацилляриид соседствующих РДВ и Японии.

Фауна грацилляриид РДВ насчитывает на 101 вид меньше, чем таковая Японии (135 против 236 видов). Среди 135 видов грацилляриид на РДВ и 236 видов в Японии общим для этих двух областей является 91 вид ($K_k = 53 \%$).

В отличие от РДВ, фауна грацилляриид Сибири и таковая ЕЧР имели гораздо меньшее сходство с японской. Общими для Сибири и Японии являлись лишь 29 видов ($K_k = 24 \%$); их число было еще меньше при анализе фауны грацилляриид ЕЧР и Японии – 24 вида ($K_k = 14 \%$).

В совокупности видовой состав грацилляриид Сибири ближе к таковому ЕЧР. Практически лишенная оригинальности (из 80 видов в Сибири известно всего 2 вида-эндемика) фауна грацилляриид Сибири по большей мере состоит из элементов европейской фауны и в меньшей степени из видов восточноазиатского происхождения. На примере представителей Gracillariidae, развивающихся на растениях семейства ивовых (Salicaceae) в Сибири, ранее нами также была отмечена схожая закономерность (Кириченко и др., 2018). Учитывая всю группу минирующих насекомых, схожие закономерности были также показаны на комплексе березовых минеров (Кириченко и др., 2017). Значительная степень сходства видового состава минирующих молей-пестрянок Сибири с таковым ЕЧР в целом не противоречит полученным ранее данным хорологических анализов. Преобладание хорологических связей сибирской фауны чешуекрылых с Европой над связями с Восточной Азией отмечено для различных групп чешуекрылых (Дубатов, 2006; Шодотова и др., 2007; Бурнашева, Беляев, 2011).

Напротив, фауна грацилляриид РДВ имеет меньшее сходство с таковой Сибири и большее сходство с таковой Японии и характеризуется более выраженной оригинальностью (из 135 видов 17 – эндемики, т. е. 13 %). На РДВ на долю наиболее изученного Приморского края приходится 84 % фауны грацилляриид всего РДВ (т. е. 114 из 135 видов).

Этот регион значительно отличается от остальной части России по своему историческому прошлому, климатическим условиям, составу растительного и животного мира и в некоторой степени имеет сходство по данным характеристикам с другими северными регионами Восточной Азии (в частности, Японии) (Голубева, Караулова, 1983; Короткий и др., 1988). В ретроспективном аспекте дальневосточный регион России рассматривается комплексно в составе япономорского региона (Макаркин, 1993). Резкие смены климатических условий в позднем плейстоцене – раннем голоцене, сопровождающиеся меридиональными

смещениями границ растительных сообществ и сопряженной с ними фауны, являлись предпосылками формирования на территории РДВ уникальной биоты (Гричук, Борисова, 2009; Новенко, 2009), ныне сочетающей умеренные и субтропические элементы, которые присутствуют в граничащих с Приморским краем странах Восточной Азии – Китае, Корее и Японии, входящих в состав япономорского региона.

На ряде групп показано, что относительно богатое биоразнообразие этого региона сформировано как заселением видов из соседних, в частности, восточноазиатских территорий, так и в ходе автохтонных процессов видообразования (Беляев, 1996; Назаренко, 1990; Dubatolov, Kosterin, 2000), чему способствовали неоднократные трансгрессии и регрессии моря в четвертичном периоде, которые сопровождались, с одной стороны, изоляцией островных популяций, а с другой – увеличением площади суши и расселением видов не только по континенту, но также по сухопутным мостам. В совокупности это в значительной степени может объяснять более выраженное сходство фауны грацилляриид РДВ (базирующееся преимущественно на видовых списках грацилляриид Приморского края) с таковой Японии, чем с фауной молей-пестрянок Сибири и ЕЧР.

4.7. Заключение

Исследования, выполненные на значительной территории азиатской части России (от Тюменской обл. на западе до Сахалинской обл. на востоке), пополнили списки грацилляриид АЧР 23 видами, что увеличило видовой состав этого семейства в Сибири почти на треть (с 57 до 80 видов) и на РДВ – на 2 % (со 132 до 135 видов). Два вида грацилляриид, найденные на юге Красноярского края и в Респ. Хакасия, были впервые обнаружены на территории России: *Phyllocnistis gracilistylella* Kobayashi, Jinbo & Hirowatari (Phyllocnistinae) и *Parornix pfaffenzelleri* Frey (Parornichinae). 23 вида грацилляриид впервые приводятся для Сибири, 3 вида – для РДВ. Для 28 видов в Сибири и для 26 видов на РДВ приводятся новые данные, позволившие существенно уточнить сведения об их ареалах.

Большинство найденных в Сибири видов распространены на западе Палеарктики. Новые региональные находки грацилляриид в большинстве случаев не являются свидетельством расширения ареалов молей-пестрянок в Сибирь, а скорее указывают на недостаточную изученность видового состава группы в сибирских регионах, в особенности в северных (выше 58° с. ш.) и отдельных континентальных южных территориях (республики Алтай, Тыва, Бурятия).

Фауна грацилляриид АЧР не является цельным образованием: Западная и Восточная Сибирь разнятся по вкладу видов грацилляриид западного и восточного генезиса в формирование региональных фаун, при этом фауна молей-пестрянок Сибири (в особенности таковая Западной Сибири) имеет мало общего с фауной дальневосточных регионов.

Фауна грацилляриид Сибири практически лишена оригинальности (из 80 видов в Сибири здесь известно всего 2 предположительных вида-эндемика) и может быть отнесена к западно-палеарктической, обогащенной видами из азиатской части Палеарктики. Напротив, фауна грацилляриид РДВ имеет выраженную оригинальность (из 135 видов 17 – эндемики, т. е. 13 %) и состоит преимущественно из видов восточного генезиса. Таким образом, закономерности долготной и широтной структур фаун грацилляриид в Сибири и на РДВ имеют различный характер. В Сибири они проявляются в превалировании видов западного генезиса и видов арктотемператной и полизональной широтных групп, на РДВ – в доминировании видов восточного генезиса и значимом участии видов суббореальной и суббореально-субтропической широтных групп, что обуславливает хорологическую специфику этих макрорегионов.

Наиболее выраженные зоогеографические барьеры распространения грацилляриид по территории АЧР отмечаются при продвижении в градиенте восток – запад, чем в противоположном направлении, что сказывается на значительном отсеивании видов восточного генезиса при переходе от РДВ к Восточной Сибири, с одной стороны, а с другой стороны, позволяет видам западного генезиса проникать глубоко в Сибирь. Учитывая заметные изменения в составе фауны грацилляриид восточнее Байкала (исчезновение из нее ряда видов западного генезиса и заметное внедрение видов восточных элементов), Забайкальский регион можно считать переходной зоной фауны грацилляриид

в Сибири. В Сибири выраженный зоогеографический барьер распространения грацилляриид проходит между Забайкальским регионом и Амурской обл., на РДВ – между Приморским и Хабаровским краями.

Фауна грацилляриид Сибири ближе к таковой европейской части России, чем к фауне грацилляриид РДВ. Последняя же имеет большую степень сходства с видовым разнообразием молей-пестрянок Японии. Эти особенности закономерны, учитывая общее историческое прошлое, климатические условия и состав растительного мира регионов, предопределяющие степень разнообразия и видовой состав групп насекомых на этих территориях.

Выявленные закономерности распространения грацилляриид по территории азиатской части России могут предопределять направленность дальнейшей трансформации локальных фаун при экспансии видов молей-пестрянок. Учитывая хорологические закономерности и слабую выраженность зоогеографических барьеров в направлении запад – восток, можно ожидать, что при экспансии видов грацилляриид наиболее вероятным регионом-донором чужеродных видов для Сибири будет выступать ЕЧР, для РДВ – восточноазиатские страны. Вместе с тем внутри страны нельзя пренебрегать возможностью реализации трансрегиональных инвазий молей, в частности, с РДВ в Сибирь, с востока на запад страны (примером таковых служит экспансия восточноазиатской липовой моли-пестрянки), и, наоборот, с запада на восток страны, предопределив которые, основываясь только на ареалогических данных, сложно.

Выраженность восточных барьеров на РДВ может лимитировать проникновение туда чужеродных видов западного генезиса.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а; Акулов и др., 2018; Князев и др., 2018; Kirichenko et al., 2017а, 2019а.

ГЛАВА 5. Трофические связи и хозяйственное значение дендрофильных грацилляриид в азиатской части России

5.1. Введение

Исследования, проведенные в 18 административных регионах Сибири и РДВ, которые включали документирование кормовых растений грацилляриид посредством сборов их гусениц и куколок из листовых мин, позволили получить относительно полное представление о трофических связях молей-пестрянок. В результате многолетней работы была составлена аннотированная гербарная коллекция, хранящая более 10 тысяч экземпляров листьев с характерными повреждениями – минами (и нередко с гусеницами и куколками внутри мин). Характеристики листовых мин грацилляриид, которые могут служить дополнительными диагностическими признаками молей, были описаны в монографии (Аникин и др., 2016) и обзорных статьях (Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а) и для многих видов впервые проиллюстрированы (Кириченко, 2020) (отдельные примеры см. в Приложении 12).

Полученные материалы позволили составить представление о трофических связях молей-пестрянок с местными и интродуцированными видами древесных растений, оценить широту их трофической специализации и направленности трофических взаимодействий с кормовыми растениями в Сибири и на РДВ (Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а; Kirichenko et al., 2019а). Дополнительно по оригинальным и литературным данным были обобщены сведения о вредоносных видах грацилляриид – местных и инвазионных, на основе которых была составлена комплексная характеристика хозяйственно значимых грацилляриид АЧР.

Обобщение полученных в этой и предыдущих главах данных послужило основой для создания электронного аннотированного каталога минирующих насекомых и повреждений, наносимых ими древесным растениям в Сибири (Кириченко, 2020), – первого электронного ресурса по этой группе насекомых для азиатской части России, работающего в качестве справочника-определителя.

5.2. Широта трофической специализации грацилляриид

Сибирь. Из 80 видов грацилляриид, распространенных в Сибири, трофические связи установлены для 79 видов (99 %). Для *Parornix altaica* Noreika & Bidzilya – вида-эндемика из Респ. Алтай – биология и кормовые связи остаются неизученными (Bidzilya et al., 2006). Согласно нашим сборам и литературным данным, 55 из 79 видов грацилляриид (69 %) являются в Сибири монофагами, трофический диапазон которых лимитирован одним видом или видами одного рода растений, 22 вида (28 %) – олигофаги (развиваются на растениях разных родов в пределах одного семейства), 2 вида (3 %) – полифаги (осваивают растения разных семейств).

Полифагия – редкое явление у грацилляриид – подтверждена в Сибири для 2 видов. Из них лишь один вид связан с древесными – моль *Phyllonorycter corylifoliella* (Hübner), которая в Сибири развивается на растениях из семейств Rosaceae и Betulaceae (Кириченко и др., 2019а). Второй вид, *Calybites phasianipennella* (Hübner), связан с травянистыми растениями (Приложение 11). Еще один вид, *Caloptilia alnivorella* (Chambers), известный в Семерной Америке как полифаг на ольхе, *Alnus* (Betulaceae), дубе, *Quercus garryana* (Fagaceae), и клене, *Acer negundo* (Sapindaceae) (J. De Prins, W. De Prins, 2019), в Сибири был отмечен исключительно на ольхе (Кириченко и др., 2019а). Дубы (кроме монгольского) и клены являются интродуцентами в Сибири. Они встречаются в искусственных насаждениях ряда сибирских регионов (Бакулин и др., 2008), но случаи их заселения молью *Caloptilia alnivorella* неизвестны. Поэтому в работе *C. alnivorella* приводится для Сибири как монофаг.

Соотношение видов-монофагов, олигофагов и полифагов у молей-пестрянок из разных родов и подсемейств отличается (Рисунок 5.1). В 2 (Lithocolletinae и Gracillariinae) из 6 подсемейств отмечены все типы специализации (Рисунок 5.1).

Исключительно монофагия отмечена в 2 подсемействах – Астосерсорпиае и Phyllocnistinae (Рисунок 5.1). У представителей подсемейства Орнихолинае в Сибири доминирует олигофагия (83 % видов) (Рисунок 5.1). Полифагия встречена только у 2 видов из подсемейств Lithocolletinae и Gracillariinae (Рисунок 5.1).

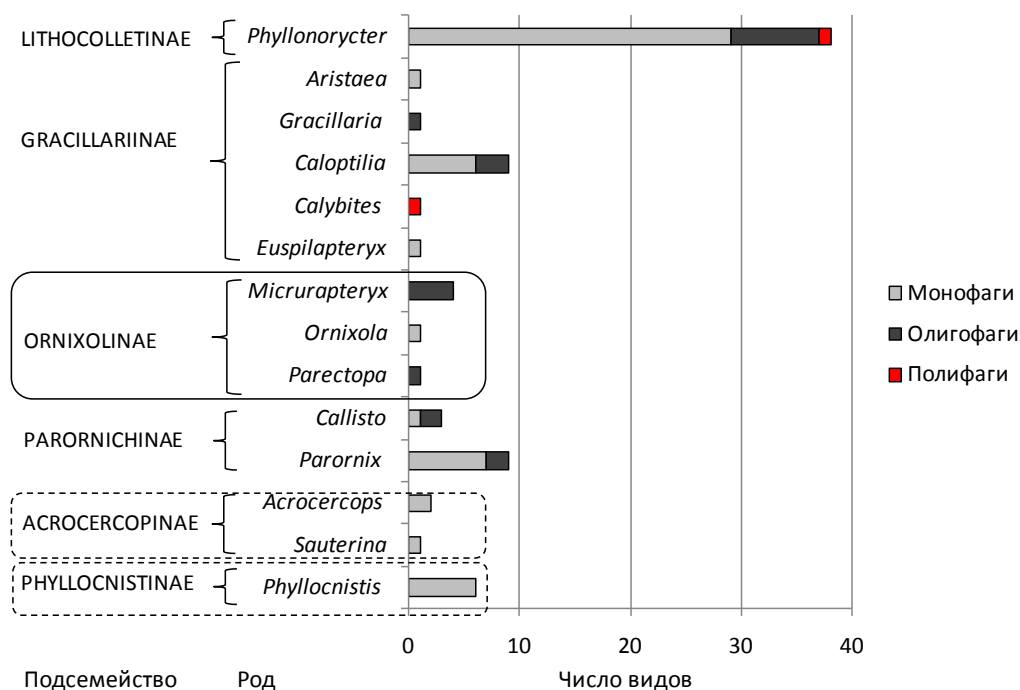


Рисунок 5.1. Широта трофической специализации грацилляриид из разных подсемейств в Сибири. В прямоугольник заключено подсемейство, в котором преобладают олигофаги, пунктирной обводкой обозначены подсемейства, в которых встречаются только монофаги (построено по: Кириченко и др., 2019а)

Российский Дальний Восток. На РДВ трофические связи известны для 129 из 135 видов грацилляриид (96 %). Для 6 видов – *Caloptilia dubatolovi* Baryshnikova, *C. korbiella* (Caradja), *C. variegata* Kuznetzov et Baryshnikova, *Callisto elegantella* Kuznetzov, *Parornix extrema* Kuznetzov & Baryshnikova, *Phyllonorycter gracilis* Noreika кормовые растения на РДВ не установлены (Барышникова, 2016). До недавнего времени в списке видов молей с неизвестными трофическими связями оставался и *Phyllonorycter pseudojezoniella* Noreika. В ходе исследований было установлено развитие вида в Приморском крае на кленах *Acer* spp. (Kirichenko et al., 2019a).

На РДВ среди 128 видов грацилляриид, для которых трофические связи известны, монофагами являются 94 вида (74 %), олигофагами – 32 вида (25 %) и полифагами – 2 вида *Calybites phasianipennella* и *Phyllonorycter bicinctella* (Matsumura) (1 %) (Рисунок 5.2). *Calybites phasianipennella* – широкий полифаг, который развивается на широком спектре травянистых растений из семейств *Chenopodiaceae*, *Lythraceae*, *Roaceae*, *Polygonaceae*, *Primulaceae*.

Phyllonorycter bicinctella – узкий полифаг, селится на растениях 2 неродственных семейств Fagaceae (Fagales) и Ulmaceae (Rosales) (Рисунок 5.2).

На РДВ в подсемействах Lithocolletinae и Gracillariinae отмечены представители всех 3 трофических групп (моно-, олиго- и полифаги), в подсемействах Parornichinae, Acrocercopinae, Ornixolinae – только 2 (моно- и олигофаги) (Рисунок 5.2). При этом если в первых 3 подсемействах преобладают монофаги, то в последних 2 в составе доминируют виды-олигофаги. Исключительно монофаги на РДВ, как и в Сибири, известны только среди представителей подсемейства Phyllocnistinae (Рисунок 5.2).

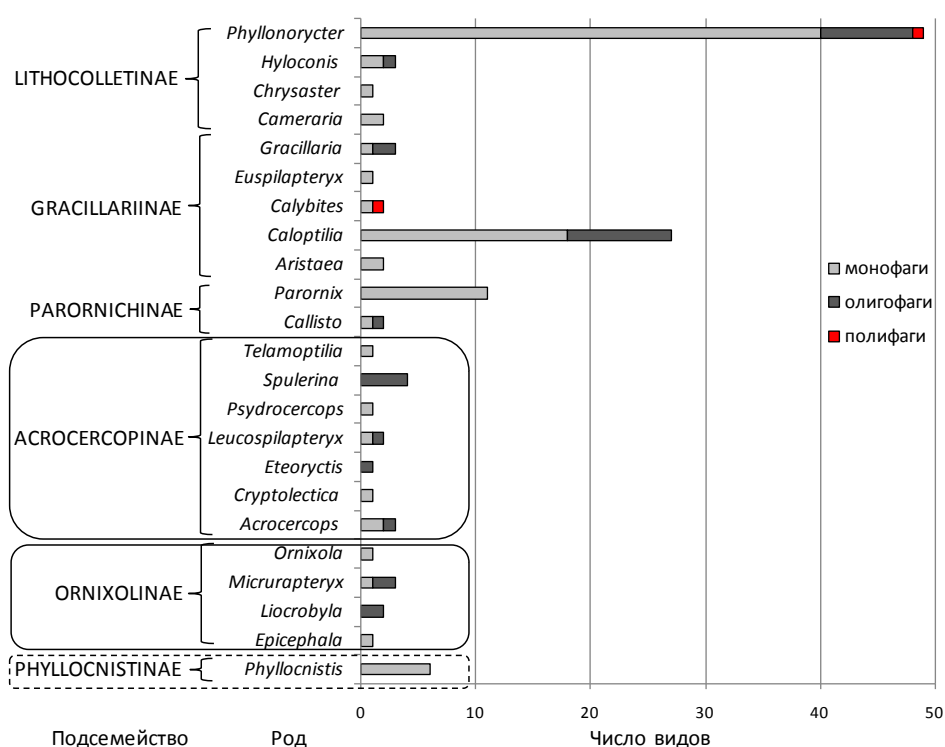


Рисунок 5.2. Степень трофической специализации грацилляриид из разных подсемейств на российском Дальнем Востоке. Прямоугольником отмечены подсемейства, в которых преобладают олигофаги, пунктирной обводкой – подсемейство, в котором на РДВ известны только монофаги (построено по: Kirichenko et al., 2019a)

Наибольшая представленность в фауне грацилляриид АЧР видов-монофагов – вполне ожидаемый результат. Минеры в силу своего скрытого образа жизни – нахождения на личиночной стадии внутри тканей растения – вынуждены приспособляться к обитанию в специфической среде и преодолевать физические

и биохимические барьеры при питании и обитании в толще листьев (Hering, 1951). Коэволюционные и адаптационные механизмы делают представителей этой группы узкоспециализированными в трофическом плане (Connor, Taverner, 1997).

Для подсемейств грацилляриид была рассчитана доля участия видов-монофагов и олигофагов, с исключением из анализа единично представленных у грацилляриид видов-полифагов. При анализе данных отдельно для Сибири и РДВ и при обобщении данных для всей АЧР показано, что исключительно монофагией характеризуется подсем. *Phyllocnistinae*. В других подсемействах отмечается также наличие видов-олигофагов с нарастанием доли их участия в структурах отдельных подсемейств. Значительное доминирование числа видов-олигофагов над монофагами отмечено в подсем. *Ornixolinae* (Рисунок 5.3).

Тот или иной тип трофической специализации может объясняться разной степенью мобильности гусениц и их способностью жить вне мины (покидать мину при лимите кормового ресурса и создавать новую на другом листе или после выхода из мины обитать и питаться в убежище – под завернутым краем листа). Из всех грацилляриид *Phyllocnistinae* демонстрируют наименьшую степень мобильности – их гусеницы имеют плоское тело и прогнатический тип головы (с ротовыми органами, обращенными вперед и позволяющими питаться только в плоских минах) и находятся на протяжении всей личиночной стадии в мине (Brito, 2012; 2017b). На протяжении всего развития в минах обитают также и представители подсем. *Lithocolletinae*, но их гусеницы, в отличие от *Phyllocnistinae*, претерпевают в ходе онтогенеза гиперметаморфоз⁸ и приобретают способность выгрызать ткани на всю глубину листовой пластинки и конструировать объемные мины (Герасимов, 1952; Kawahara et al., 2017). В прочих подсемействах степень мобильности приобретает еще большую выраженность – гусеницы покидают мины и продолжают развиваться в листовых убежищах (например, представители *Parognichinae* и *Gracillariinae*) или же покидают мины для окукливания за их пределами (*Acrocercopinae* и *Ornixolinae*) (Hering, 1951; Аникин и др., 2016; Kawahara et al., 2017).

⁸Существенные морфологические изменения, происходящие у гусениц по мере их роста (Герасимов, 1952).

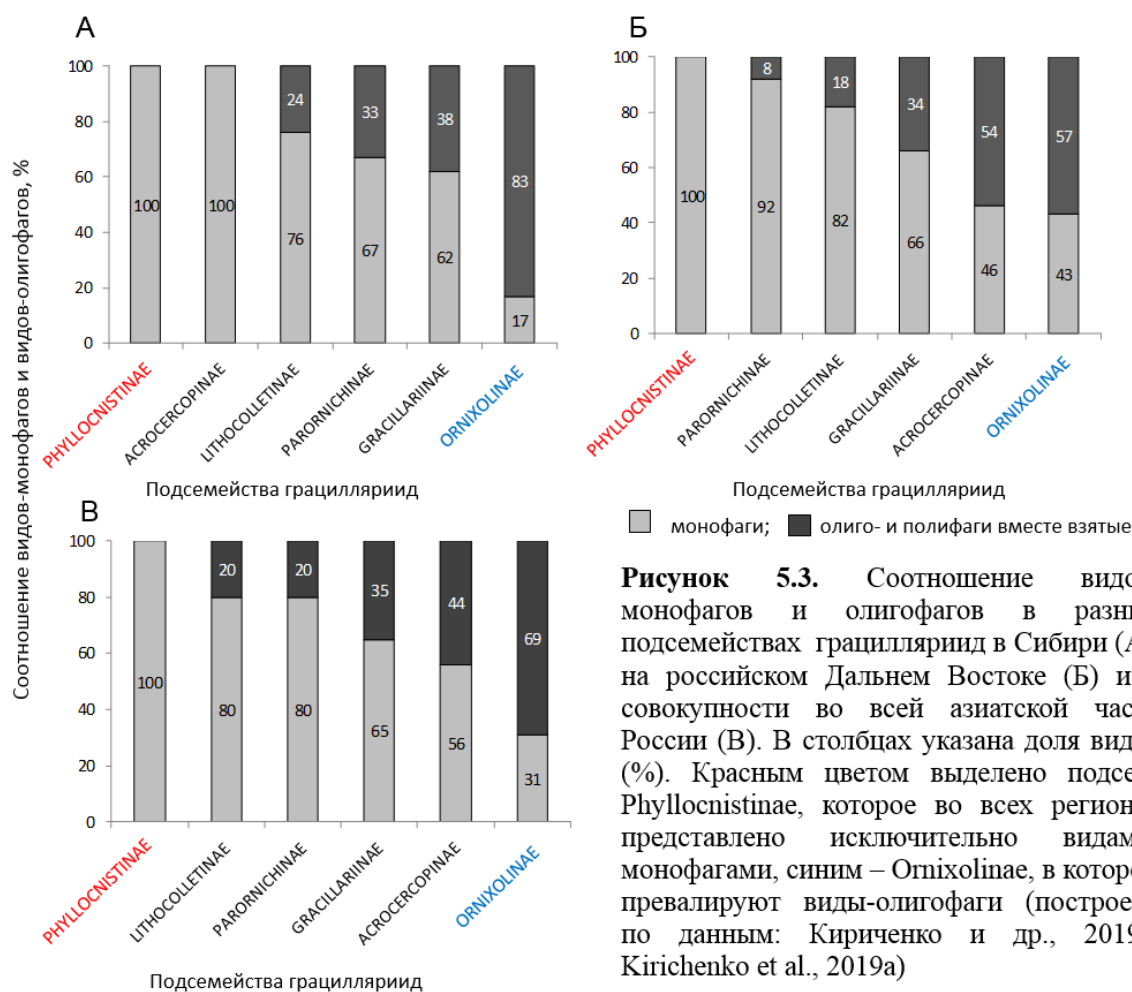


Рисунок 5.3. Соотношение видов-монофагов и олигофагов в разных подсемействах грацилляриид в Сибири (А), на российском Дальнем Востоке (Б) и в совокупности во всей азиатской части России (В). В столбцах указана доля видов (%) . Красным цветом выделено подсем. Phyllocnistinae, которое во всех регионах представлено исключительно видами-монофагами, синим – Ornixolinae, в котором преобладают виды-олигофаги (построено по данным: Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019a)

Доминирование видов-монофагов над видами с более широкими трофическими связями показано для фауны грацилляриид Европы, где эта группа насекомых изучена очень подробно (Hering, 1951; Ellis, 2019). Тенденция к монофагии имеет место и у прочих минирующих молей, а также отмечается у минирующих жуков, мух и пилильщиков (Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997).

5.3. Трофические связи грацилляриид с древесными растениями в Сибири и на российском Дальнем Востоке

Сибирь. В Сибири грациллярииды связаны преимущественно с древесными растениями: из 79 видов молей, для которых трофические связи известны, на древесных развивается 69 видов (87 %) против 10 видов на травянистых (13 %) (первичные данные см. в Приложении 11). Кормовыми для грацилляриид служат древесные растения 26 родов (12 семейств и 9 порядков) и травянистые 6 родов (3 семейств и 3 порядков) (Таблица 5.1, Рисунок 5.4).

Таблица 5.1. Трофические связи грацилляриид с растениями разных семейств в Сибири* (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

Растения		Грациллярииды	
Порядок ¹	Семейство	Число видов ² [доля видов, %]	Виды
ROS	Rosaceae	19 [24 %]	<i>Callisto denticulella</i> , <i>C. insperatella</i> , <i>Parornix anglicella</i> , <i>P. fumidella</i> , <i>P. kumatai</i> , <i>P. maliphaga</i> , <i>P. mixta</i> , <i>P. pfaffenzelleri</i> , <i>P. scoticella</i> , <i>Phyllonorycter blancardella</i> , <i>Ph. cerasicolella</i> , <i>Ph. corylifoliella</i> , <i>Ph. malella</i> , <i>Ph. oxyacanthae</i> , <i>Ph. pyrifoliella</i> , <i>Ph. ringoniella</i> , <i>Ph. sorbi</i> , <i>Ph. sorbicola</i> , <i>Ph. spinicolella</i>
	Ulmaceae	6 [7 %]	<i>Phyllonorycter agilella</i> , <i>Ph. cavella</i> , <i>Ph. corylifoliella</i> , <i>Ph. pumilae</i> , <i>Ph. schreberella</i> , <i>Ph. tristrigella</i>
MAL	Salicaceae	19 [23 %]	<i>Callisto coffeella</i> , <i>Caloptilia stigmatella</i> , <i>Ornixola caudulatella</i> , <i>Phyllocnistis extrematrix</i> , <i>Ph. gracilistylella</i> , <i>Ph. labyrinthella</i> , <i>Ph. saligna</i> , <i>Ph. unipunctella</i> , <i>Phyllonorycter apparella</i> , <i>Ph. comparella</i> , <i>Ph. connexella</i> , <i>Ph. dubitella</i> , <i>Ph. hilarella</i> , <i>Ph. pastorella</i> , <i>Ph. populifoliella</i> , <i>Ph. sagitella</i> , <i>Ph. salicicolella</i> , <i>Ph. salictella</i> , <i>Ph. sibirica</i>
	Hypericaceae	1 [1 %]	<i>Euspilapteryx auroguttella</i>
FAG	Betulaceae	16 [20 %]	<i>Caloptilia alnivorella</i> , <i>C. betulicola</i> , <i>C. elongella</i> , <i>C. populetorum</i> , <i>C. pulvereae</i> , <i>C. sachalinella</i> , <i>C. suberinella</i> , <i>Parornix betulae</i> , <i>P. traugotti</i> , <i>Phyllonorycter cavella</i> , <i>Ph. corylifoliella</i> , <i>Ph. ermani</i> , <i>Ph. fruticosella</i> , <i>Ph. klemannella</i> , <i>Ph. strigulatella</i> , <i>Ph. ulmifoliella</i>
	Fagaceae	2 [2 %]	<i>Acrocercops amurensis</i> , <i>A. brongniardella</i>
FAB	Fabaceae	10 [12 %]	<i>Micrurapteryx caraganella</i> , <i>M. gerasimovi</i> , <i>M. gradatella</i> , <i>M. kollariella</i> , <i>Parectopa ononidis</i> , <i>Phyllonorycter insignitella</i> , <i>Ph. ivani</i> , <i>Ph. medicaginella</i> , <i>Ph. viciae</i> , <i>Sauterina hofmanniella</i>
DIP	Caprifoliaceae	1 [1 %]	<i>Phyllonorycter emberizaepenella</i>
	Adoxaceae	1 [1 %]	<i>Phyllonorycter lantanella</i>
ERI	Ericaceae	2 [2 %]	<i>Caloptilia leucothoes</i> , <i>Phyllonorycter junoniella</i>
LAM	Oleaceae	1 [1 %]	<i>Gracillaria syringella</i>
AST	Asteraceae	1 [1 %]	<i>Aristaea pavoniella</i>
COR	Cornaceae	1 [1 %]	<i>Phyllocnistis verae</i>
MAL	Malvaceae	1 [1 %]	<i>Phyllonorycter issikii</i>

*Согласно выполненным сборам (виды грацилляриид с подтвержденными трофическими связями выделены подчеркиванием в последней колонке) и литературным данным (см. главу Материалы и методы). ¹Порядки растений: ROS – Rosales, MAL – Malpighiales, FAG – Fagales, FAB – Fabales, DIP – Dipsacales, ERI – Ericales, LAM – Lamiales, AST – Asterales, COR – Cornales, MAL – Malvales. ²Доля видов рассчитана как отношение числа видов грацилляриид, развивающихся на растениях отдельного семейства, к числу всех видов грацилляриид в Сибири. Некоторые виды молей указаны более 1 раза согласно их трофике.

Один вид моли, *Micrurapteryx caraganella*, способен осваивать и древесные, и травянистые растения – карагану, *Caragana* spp. (кустарник), и люцерну, *Medicago* (травянистое растение) (оба растения из сем. Fabaceae).

Наибольшее число видов грацилляриид (58 из 79 видов, 71 %) имеют трофические связи с древесными растениями 3 семейств – розовых (или розоцветных, Rosaceae), ивовых (Salicaceae) и березовых (Betulaceae) (Рисунок 5.4). На розовых известно 19 из 79 видов молей-пестрянок (24 %) (Рисунок 5.4, Таблица 5.1). При этом одни и те же виды молей способны заселять растения разных родов этого семейства (Рисунок 5.4).

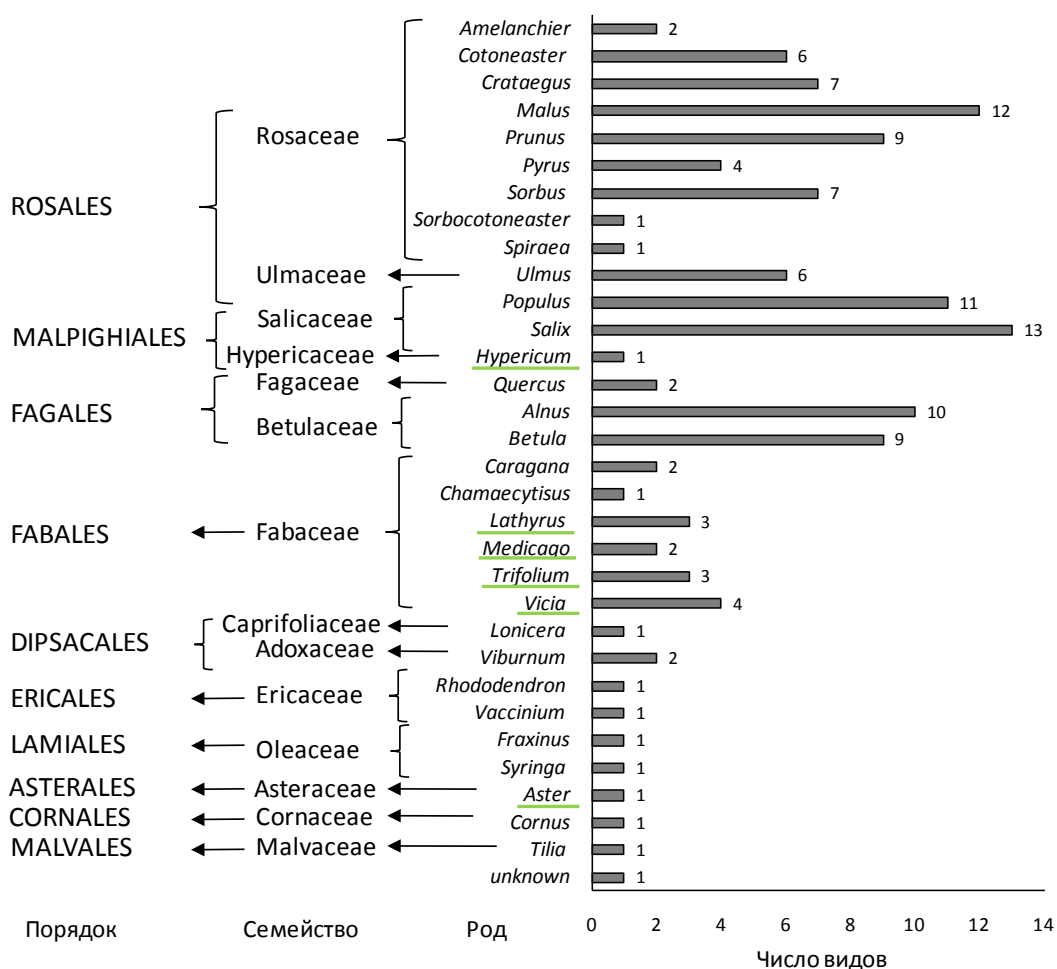


Рисунок 5.4. Кормовые растения молей-пестрянок Gracillariidae по сборам, выполненным в Сибири в 2005–2018 гг., и литературным данным (компилятивный список см. в Приложении 11). По оси ОУ указаны роды древесных растений (травянистые подчеркнуты зеленой линией) (построено по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

По видовому разнообразию питающихся на них грацилляриид с незначительным отрывом от розовых следуют ивовые. На ивах и тополях развивается 19 видов (23 %) (Таблица 5.1). Далее следуют березовые: наиболее распространенные в Сибири представители этого семейства – береза и ольха – служат кормом для 16 видов грацилляриид (20 %) (Таблица 5.1). Широта распространения кормовых растений, по всей видимости, является фактором, объясняющим видовое разнообразие связанных с ними минирующих насекомых.

В Сибири 14 трофических ассоциаций молей-пестрянок с древесными растениями оказались новыми для науки (Таблица 5.2).

В этих трофических ассоциациях фигурировали 9 видов грацилляриид из 5 родов: *Phyllonorycter* (3), *Parornix* (3), *Phyllocnistis*, *Callisto*, *Caloptilia* (по 1 виду из каждого рода) и 14 видов растений из 4 семейств (Betulaceae, Rosaceae, Salicaceae, Ulmaceae) (Таблица 5.2). В 4 трофических ассоциациях новыми растениями-хозяевами для грацилляриид выступали местные виды, в прочих 10 случаях – виды из Северной Америки (3 вида) и Восточной Азии (5 видов).

В Сибири на североамериканских растениях развиваются 5 видов молей: *Callisto insperatella* и *Phyllonorycter sorbi* на черемухе виргинской *Prunus virginiana*, *Parornix betulae* на березе западной *Betula occidentalis*, *Parornix scoticella* и *Phyllonorycter ermani* на ирге ольхолистной *Amelanchier alnifolia* (Таблица 5.2). На восточноазиатских древесных растениях в Сибири известно 4 вида молей: *Caloptilia stigmatella* на иве Коха *Salix kochiana*, *Parornix anglicella* на боярышниках *Crataegus chlorosarca* и *C. maximowiczii*, *Parornix betulae* на березе ребристой *B. costata*, *Phyllonorycter corylifoliella* на березе Эрмана *B. ermanii* (Таблица 5.2).

В 12 из 17 новых трофических ассоциаций (70 %) новыми хозяевами грацилляриид в Сибири являлись растения из тех же родов, к которым относятся их ранее известные кормовые растения (Таблица 5.2). В этом списке и новый трофический тандем: моль *Phyllocnistis gracilistylella* (новый для России вид) и ива козья *Salix caprea* (местный вид в Сибири) (Кириченко и др., 2018). До недавнего времени этот вид моли был известен только из Японии на восточноазиатских ивах *S. gilgiana*, *S. gracilistyla*, *S. integra*, *S. serissaefolia* (Kobayashi et al., 2011).

Таблица 5.2. Новые трофические связи минирующих молей-пестрянок (*Gracillariidae*) с древесными растениями, установленные исследованиями в Сибири в 2009–2017 гг. (по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

№	Вид моли ¹	Вид растения	Происхождение ²	Место находки, год ³	Ранее известные кормовые растения: вид, семейство ⁴
1	<i>Callisto insperatella</i> [O]	<i>Prunus virginiana</i>	и (СА)	Новосибирск, ЦСБС, 2016	<i>Prunus padus</i> , <i>P. cerasifera</i> (Rosales)
2	<i>Caloptilia stigmatella</i> [O]	<i>Salix kochiana</i>	и (ВА)	Новосибирск, ЦСБС, 2011	<i>Salix</i> , <i>Populus</i> (Salicaceae); <i>Myrica</i> (Myricaceae), <i>Betula</i> (Betulaceae)
3	<i>Parornix anglicella</i> [O]	<i>Crataegus chlorosarca</i>	и (ВА)	Новосибирск, ЦСБС, 2016	<i>Crataegus</i> , <i>Amelanchier</i> , <i>Cotoneaster</i> , <i>Fragaria</i> , <i>Mespilus</i> , <i>Rubus</i> , <i>Sorbus</i> (Rosaceae)
4		<i>C. maximowiczii</i>	и (ВА)	Томск, СБС ТГУ, 2017	
5	<i>P. betulae</i> [M]	<i>Betula costata</i>	и (ВА)	Новосибирск, ЦСБС, 2009	<i>Betula ermanii</i> , <i>B. humilis</i> , <i>B. lutea</i> , <i>B. mandshurica</i> , <i>B. nana</i> , <i>B. pendula</i> , <i>B. platyphylla</i> , <i>B. pubescens</i> (Betulaceae)
6		<i>B. occidentalis</i>	и (СА)		
7	<i>P. scoticella</i> [M]	<i>Amelanchier alnifolia</i>	и (СА)	Новосибирск, ЦСБС, 2016	<i>Cotoneaster</i> , <i>Cydonia</i> , <i>Malus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Sorbus</i> (Rosaceae)
8	<i>Phyllocnistis gracilistylella</i> [M]	<i>Salix caprea</i>	М	Красноярский край, п. Танзыбей, 2017	<i>Salix gilgiana</i> , <i>S. gracilistyla</i> , <i>S. integra</i> , <i>S. serissaefolia</i> (Salicaceae)
9	<i>Phyllonorycter corylifoliella</i> [II]	<i>Betula ermanii</i>	и (ВА)	Новосибирск, ЦСБС, 2011	<i>Betula alba</i> , <i>B. pendula</i> , <i>B. pubescens</i> (Betulaceae), многие виды (Rosaceae)
10		<i>Ulmus laevis</i> (Ulmaceae)	М	Там же	
11	<i>Ph. ermani</i> [O]	<i>Alnus alnobetula</i> subsp. <i>fruticosa</i>	М	Иркутск, 2015	<i>Alnus maximowiczii</i> , <i>Betula ermanii</i> (Betulaceae)
12	<i>Ph. sorbi</i> [O]	<i>Prunus virginiana</i>	и (СА)	Новосибирск, ЦСБС, 2016	<i>Cotoneaster</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Cydonia</i> , <i>Malus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Pyrus</i> , <i>Sorbus</i> (Rosaceae)
13		<i>Amelanchier alnifolia</i>	и (СА)		
14		<i>Sorbocotoneaster pozdnjakovii</i>	М		

¹Видовая принадлежность молей установлена по их преимагинальным стадиям с помощью ДНК-баркодинга (см. главу 3). ²М – местный вид растения для региона сбора на ДРВ, и – интродуцированный вид растения. СА – Северная Америка, Е – Европа, ВА – Восточная Азия, Ср. Сибирь – Средняя Сибирь. ³ЦСБС – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.

⁴Согласно литературным данным (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019).

Прочие 5 новых трофических ассоциаций (30 %), в которых фигурировали 4 вида молей, были представлены растениями из родов, на которых ранее развитие этих видов молей не фиксировалось. Гусеницы *Parornix scoticella* и *Phyllonorycter sorbi* были впервые собраны на ирге *Amelanchier* (Rosaceae), а в случае с *Ph. sorbi*

еще и на эндемичном в Сибири рябинокизильнике *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (то же сем.) (Таблица 5.2). Гусеницы вида-полифага *Phyllonorycter corylifoliella*, ранее известного только на Betulaceae и Rosaceae, впервые были найдены на вязе *Ulmus* (Ulmaceae) (Таблица 5.2). Вполне возможно, что переключение *Ph. corylifoliella* на вяз может находить объяснение в филогенетическом родстве вязов и растений сем. розовых, хотя и на высоких рангах – на уровне порядка (Rosales) (Angiosperm Phylogeny Group, 2003, 2009). 12 новых трофических ассоциаций были сформированы олигофагами и 1 видом-полифагом (Таблица 5.2).

Может ли способность осваивать растения таксонов разных уровней и переключаться на чужеродные растения давать молям с большей широтой трофической специализации преимущество в распространении и освоении новых кормовых ниш по сравнению с узкоспециализированными видами? Скорее нет. Среди грацилляриид-полифагов едва известны вредоносные виды, способные значительно расширять свои ареалы и, «пользуясь» своей способностью к полифагии, давать повышение численности на широком спектре растений. В мировой фауне грацилляриид известен единственный пример вредоносного инвазионного вида-полифага – *Phyllonorycter messaniella* (Hübner). Способный развиваться на растениях из разных семейств (Fagaceae, Betulaceae, Malvaceae, Rosaceae) в Европе (естественный ареал, где он не вредит), при случайном завозе в Австралию и Новую Зеландию этот вид проявил себя как вредитель аборигенных дубов и каштанов (Fagaceae) (Sinclair, Hughes, 2010).

Несмотря на то, что у грацилляриид превалирует монофагия, становление новых трофических связей у таких видов – нередкое явление. Известно немало примеров, демонстрирующих формирование новых трофических ассоциаций у грацилляриид с узкими трофическими связями (Gregor et al. 1998; Péré et al. 2010; Kirichenko et al., 2016; 2019a), что, по всей видимости, является успешным свойством группы. Более того, именно среди узкоспециализированных грацилляриид известны вредоносные и инвазионные виды (см. раздел 5.5).

Российский Дальний Восток. На РДВ, как и в Сибири, большинство грацилляриид связаны с древесными растениями. Из 129 видов молей-пестрянок, для которые трофические связи известны, на древесных развивается 119 видов (92 %) против 10 видов на травянистых (8 %) (первичные данные

см. в Приложении 11). Дальневосточные грациллярииды осваивают древесные растения 37 родов, 18 семейств и 13 порядков и травянистые растения 16 родов, 9 семейств и 7 порядков (Рисунок 5.5).

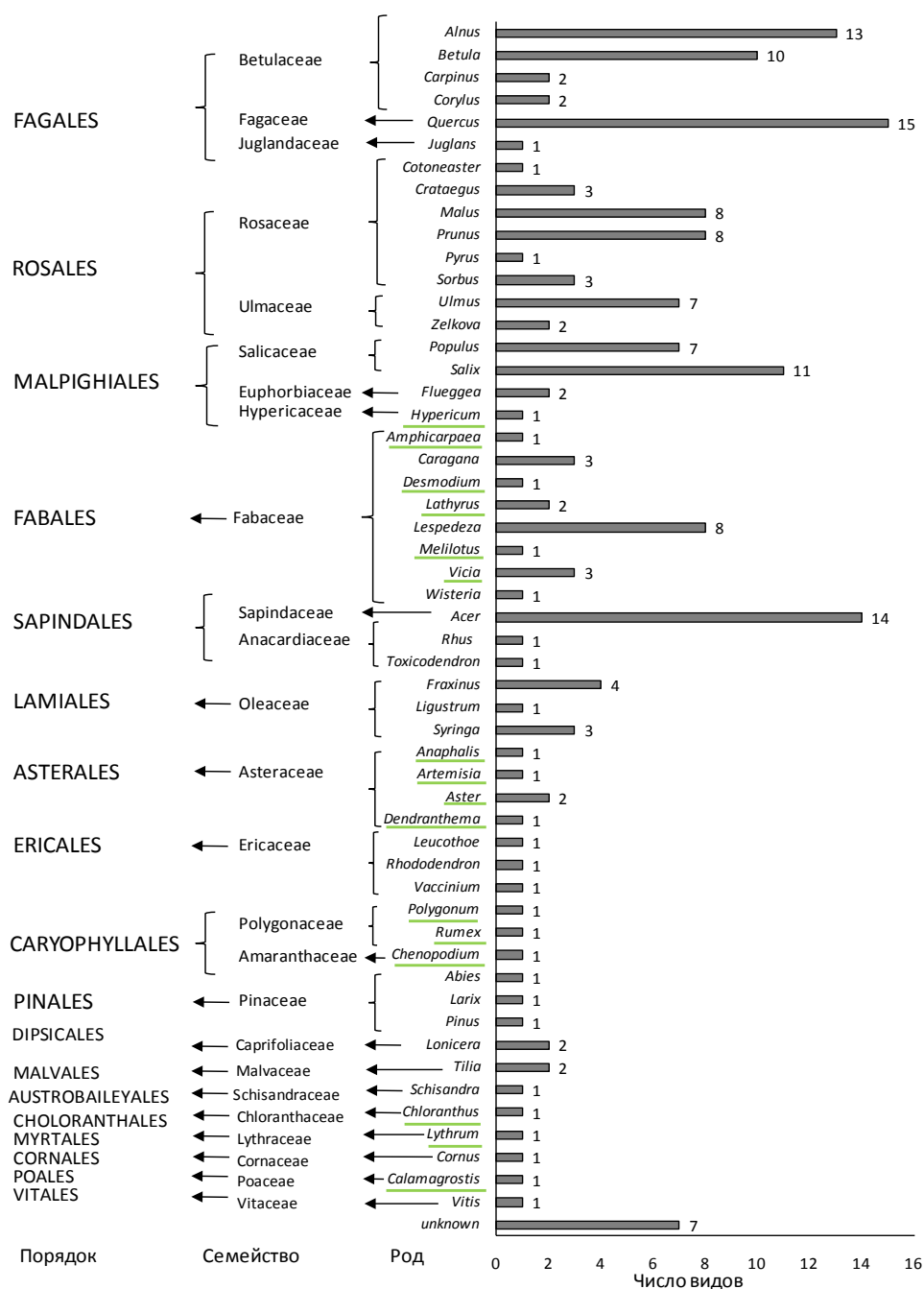


Рисунок 5.5. Кормовые растения грацилляриид на РДВ согласно полевым исследованиям в 2008–2018 гг. и литературным данным (список работ см. в главе 2). В некоторых случаях одни и те же виды молей были обнаружены на растениях 2 и более родов, в связи с чем значение суммы всех столбцов превышает совокупное число видов, известных на РДВ. По оси ОУ указаны роды древесных растений (травянистые подчеркнуты зеленой линией) (построено по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

В совокупности 65 видов грацилляриид (49 %) развиваются на РДВ на древесных растениях из порядков Fagales (43 вида молей) и Rosales (22 вида) (Таблица 5.3). За ними следуют порядки Malpighiales, Sapindales и Fabales, каждый из которых служит трофической базой в среднем для 15 видов грацилляриид. На растениях прочих 14 порядков отмечено от 1 до 9 видов молей (Таблица 5.3).

Таблица. 5.3. Трофические связи грацилляриид на российском Дальнем Востоке* (по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

Растения		Грациллярииды	
Порядок ¹	Семейство	Число видов [доля видов, %] ²	Виды
FAG	Betulaceae	25 [19 %]	<i>Caloptilia alni</i> , <i>C. alnivorella</i> , <i>C. betulicola</i> , <i>C. elongella</i> , <i>C. populetorum</i> , <i>C. pulvereana</i> , <i>C. pyrrhaspis</i> , <i>C. sachalinella</i> , <i>C. suberinella</i> , <i>Parornix alni</i> , <i>P. betulae</i> , <i>P. ermolaevi</i> , <i>P. loganella</i> , <i>P. traugotti</i> , <i>Phyllonorycter carpini</i> , <i>Ph. cavella</i> , <i>Ph. dakekanbae</i> , <i>Ph. ermani</i> , <i>Ph. fruticosella</i> , <i>Ph. hancola</i> , <i>Ph. japonica</i> , <i>Ph. kisoensis</i> , <i>Ph. strigulatella</i> , <i>Ph. takagii</i> , <i>Ph. ulmifoliella</i>
	Fagaceae	16 [12 %]	<i>Acrocercops amurensis</i> , <i>A. brongniardella</i> , <i>Caloptilia alchimiella</i> , <i>C. mandschurica</i> , <i>C. sapporella</i> , <i>Cryptolectica chrysalis</i> , <i>Phyllonorycter acutissima</i> , <i>Ph. bicinctella</i> , <i>Ph. cretata</i> , <i>Ph. matsudai</i> , <i>Ph. mongolicae</i> , <i>Ph. nigristella</i> , <i>Ph. nipponicella</i> , <i>Ph. pseudolautella</i> , <i>Ph. similis</i> , <i>Spulerina castaneae</i>
	Juglandaceae	2 [2 %]	<i>Acrocercops transecta</i> , <i>Phyllonorycter pterocaryae</i>
ROS	Rosaceae	15 [11 %]	<i>Callisto albicinctella</i> , <i>Cal. insperatella</i> , <i>Parornix fumidella</i> , <i>P. kumatai</i> , <i>P. maliphaga</i> , <i>P. multimaculata</i> , <i>P. retrusella</i> , <i>P. scoticella</i> , <i>Phyllonorycter jozanae</i> , <i>Ph. malicola</i> , <i>Ph. ringoniella</i> , <i>Ph. sorbicola</i> , <i>Ph. uchidai</i> , <i>Ph. watanabei</i> , <i>Spulerina astaurota</i>
	Ulmaceae	6 [5 %]	<i>Caloptilia ulmi</i> , <i>Phyllonorycter bicinctella</i> , <i>Ph. laciniatae</i> , <i>Ph. pumilae</i> , <i>Ph. ulmi</i> , <i>Ph. valentina</i>
MAL	Salicaceae	12 [9 %]	<i>Caloptilia chrysolampra</i> , <i>C. stigmatella</i> , <i>Ornixola caudulatella</i> , <i>Phyllocnistis labyrinthella</i> , <i>Ph. saligna</i> , <i>Ph. unipunctella</i> , <i>Phyllonorycter apparella</i> , <i>Phyllonorycter pastorella</i> , <i>Ph. populifoliella</i> , <i>Ph. quinqueguttella</i> , <i>Ph. salicicolella</i> , <i>Ph. salictella</i>
	Euphorbiaceae	2 [1 %]	<i>Calybites securinella</i> , <i>Epicephala relictella</i>
	Hypericaceae	1 [1 %]	<i>Euspilapteryx aureola</i>
FAB	Fabaceae	14 [11 %]	<i>Chrysaster hagicola</i> , <i>Hyloconis improvisella</i> , <i>H. lespedezae</i> , <i>H. puerariae</i> , <i>Liocrobyla desmodiella</i> , <i>L. kumatai</i> , <i>Micrurapteryx caraganella</i> , <i>M. gerasimovi</i> , <i>M. gradatella</i> , <i>Phyllonorycter caraganella</i> , <i>Ph. kuznetzovi</i> , <i>Ph. viciae</i> , <i>Psydrocercops wisteriae</i> , <i>Spulerina dissotoma</i>
SAP	Sapindaceae	14 [11 %]	<i>Caloptilia acericola</i> , <i>C. aceris</i> , <i>C. gloriosa</i> , <i>C. heringi</i> , <i>C. hidakensis</i> , <i>C. issikii</i> , <i>C. kisoensis</i> , <i>C. monticola</i> ,

Растения		Грациллярииды	
Порядок ¹	Семейство	Число видов [доля видов, %] ²	Виды
			<i>Cameraria acericola</i> , <i>C. nipponica</i> , <i>Phyllonorycter ginnalae</i> , <i>Ph. jezoniella</i> , <i>Ph. orientalis</i> , <i>Ph. pseudojezoniella</i>
	Anacardiaceae	1 [1 %]	<i>Eteoryctis deversa</i>
LAM	Oleaceae	5 [4 %]	<i>Caloptilia cuculipennella</i> , <i>Gracillaria albicapitata</i> , <i>G. arsenievi</i> , <i>G. ussuriella</i> ; а также малоизученный <i>Gracillaria sp.</i> (с <i>Syringa</i> , <i>Fraxinus</i>)
AST	Asteraceae	4 [3 %]	<i>Aristaea bathracma</i> , <i>A. pavoniella</i> , <i>Leucospilapteryx anaphalidis</i> , <i>L. omissella</i>
ERI	Ericaceae	3 [2 %]	<i>Caloptilia leucothoes</i> , <i>Phyllonorycter junoniella</i> , <i>Ph. melacoronis</i>
CAR	Polygonaceae, Amaranthaceae	1 [1 %]	<i>Calybites phasianipennella</i>
PIN	Pinaceae	1 [1 %]	<i>Spulerina corticicola</i>
DIP	Caprifoliaceae	2 [1 %]	<i>Caloptilia orientalis</i> , <i>Phyllonorycter reduncata</i>
	Adoxaceae	1 [1 %]	<i>Parornix scoticella</i>
MAL	Malvaceae	2 [2 %]	<i>Phyllonorycter issikii</i> , <i>Telamoptilia tiliae</i>
AUS	Schisandraceae	1 [1 %]	<i>Caloptilia schisandrae</i>
CHL	Chloranthaceae	1 [1 %]	<i>Phyllocnistis chlorantica</i>
MYR	Lythraceae	1 [1 %]	<i>Calybites phasianipennella</i>
COR	Cornaceae	1 [1 %]	<i>Phyllocnistis cornella</i>
POA	Poaceae	1 [1 %]	<i>Calybites phasianipennella</i>
VIT	Vitaceae	1 [1 %]	<i>Phyllocnistis vitella</i>

*Согласно выполненным сборам (виды грацилляриид, чьи трофические связи подтверждены с обнаружением питающихся в минах гусениц, выделены подчеркиванием в последней колонке) и литературным данным (см. главу 2). ¹Порядки растений: FAG – Fagales, ROS – Rosales, MAL – Malvales, FAB – Fabales, SAP – Sapindales, LAM – Lamiales, AST – Asterales, ERI – Ericales, CAR – Caryophyllales, PIN – Pinales, DIP – Dipsacales, MAL – Malvales, AUS – Austrobaileyales, CHL – Chloranthales, MYR – Myrtales, COR – Cornales, POA – Poales, VIT – Vitales. ²Доля видов рассчитана как отношение числа видов грацилляриид, развивающихся на растениях отдельного семейства, к числу всех видов грацилляриид на РДВ. Некоторые виды молей указаны дважды согласно их трофике.

Наибольшее видовое разнообразие молей отмечено на дубах (15 видов) (Рисунок 5.5). Десять и более видов грацилляриид выявлено на кленах (14 видов), ольхе (13), ивах (11) и березах (10) (Рисунок 5.5). На растениях прочих 59 родов развивается менее 10 видов грацилляриид в каждом случае (Рисунок 5.5).

Восемь трофических ассоциаций грацилляриид с древесными видами растений на РДВ оказались новыми для науки (Таблица 5.4). Новые трофические связи были установлены для грацилляриид из 4 родов: *Phyllonorycter* (5 видов), *Caloptilia*, *Cameraria* и *Parornix* (по 1 виду в каждом).

Таблица 5.4. Новые трофические связи молей-пестрянок Gracillariidae с древесными растениями на российском Дальнем Востоке согласно полевым исследованиям в 2010–2017 гг. (составлено по: Kirichenko et al., 2019a)

№	Вид моли ¹	Вид растения	Происхождение ²	Место и год находки ³	Ранее известные кормовые растения: вид, семейство ⁴
1	<i>Caloptilia gloriosa</i>	<i>Acer pseudosieboldianum</i>	м	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	<i>Acer japonicum</i> , <i>A. palmatum</i> , <i>A. pictum</i> , <i>A. sieboldianum</i> (Sapindaceae)
2	<i>Cameraria nipponica</i>	<i>A. caudatum</i> subsp. <i>ukurunduense</i>	м	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	<i>Acer barbinerve</i> , <i>A. japonicum</i> , <i>A. palmatum</i> , <i>A. pseudosieboldianum</i> (Sapindaceae)
3	<i>Parornix ermolaevi</i> *	<i>Corylus sieboldiana</i>	м	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	<i>Corylus heretophylla</i> (Betulaceae)
4	<i>Phyllonorycter ermani</i>	<i>Betula platyphylla</i>	м	о. Сахалин, Южно-Сахалинск, 2017	<i>Alnus maximowiczii</i> , <i>Betula ermanii</i> (Betulaceae)
5	<i>Ph. nipponicella</i>	<i>Quercus mongolica</i>	м	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	<i>Quercus acutissima</i> , <i>Q. variabilis</i> (Fagaceae)
6	<i>Ph. orientalis</i>	<i>Acer saccharum</i>	и (СА)	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	<i>Acer carpinifolium</i> , <i>A. palmatum</i> , <i>A. pictum</i> , <i>A. pseudosieboldianum</i> (Sapindaceae)
7	<i>Ph. pseudojezoniella</i>	<i>Acer saccharum</i>	и (СА)	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	Предположительно восточноазиатские виды кленов
8	<i>Ph. sorbicola</i>	<i>Prunus maackii</i>	м	ПК, ГТС, дендрарий, 2016	<i>Malus asiatica</i> , <i>M. pumila</i> , <i>Prunus padus</i> , <i>Sorbus alnifolia</i> , <i>S. commixta</i> , <i>S. commixta</i> , <i>S. matsumurana</i> (Rosaceae)

*Эндемичный вид на РДВ. ¹Виды молей установлены по их преимагинальным стадиям с помощью ДНК-баркодинга (см. главу 3); ²м – местный вид растения на ДРВ, и – интродуцированный вид растения: СА – Северная Америка. ³ПК (Приморский край), ГТС – Горнотаежная станции им. В.Л. Комарова ДВО РАН, с. Горнотаежное. ⁴Согласно литературным данным (Kumata, 1963a, 1983; Ермолаев, 1977; Барышникова, 2016; J. De Prins, W. De Prins, 2019).

Мины с гусеницами грацилляриид были найдены на растениях 7 видов из 3 семейств – березовых, розовых и сапиндовых (Sapindaceae) (Таблица 5.4). Новыми хозяевами грацилляриид выступали растения из тех же родов, на которых развитие молей было ранее известно по литературе (*Acer*, *Betula*, *Corylus*, *Prunus*) (Таблица 5.4). В 6 из 8 таких трофических ассоциаций новыми хозяевами для грацилляриид выступали восточноазиатские виды растений, имеющие естественное распространение и в регионах исследований на РДВ.

В 2 трофических ассоциациях растением-хозяином являлся клен сахарный, *Acer saccharum* – североамериканский вид, несколько экземпляров которого произрастают в бот. саду Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова ДВО РАН (ГТС) (Приморский край). На нем впервые были обнаружены мины и гусеницы 2 видов молей-пестрянок – восточноазиатского *Phyllonorycter orientalis* и дальневосточного эндемичного вида *Ph. pseudojezoniella* (Таблица 5.4). Нет сомнений, что *Phyllonorycter orientalis* и *Ph. pseudojezoniella* перешли на североамериканский клен с местных восточноазиатских видов кленов, произрастающих по соседству в бот. саду ГТС. Кормовыми растениями *Ph. orientalis* на РДВ являются местные виды кленов *A. carpinifolium*, *A. palmatum*, *A. pictum*, *A. pseudosieboldianum* (Sapindaceae) (J. De Prins, W. De Prins 2019), также произрастающие в этом бот. саду.

Все эти находки стали возможными благодаря вовлечению в исследования коллекций древесных растений дендрариев и ботанических садов АЧР, в которых неместные виды растений нередко соседствуют с аборигенной арборифлорой. Эти и ранее проведенные исследования убеждают в высокой ценности живых дендрологических коллекций ботанических садов для изучения потенциальной широты трофических связей насекомых (Kirichenko, Kenis, 2016) и успешности трофической адаптации вредоносных видов (Кириченко и др., 2011; Кириченко, 2013; Кириченко и др., 2013, 2018; Баранчиков и др., 2014). Последнее имеет практическую значимость для обнаружения инвазионных видов насекомых, прибывших с их кормовыми растениями из первичных ареалов или пришедших вслед за ними (Кириченко и др., 2009б), а также для раннего выявления потенциально вредоносных видов (см. главу 9, раздел 9.4).

Таким образом, в Сибири и на РДВ вместе взятых из 173 видов грацилляриид трофические связи известны для 166 видов (96%), для 7 видов (1 вида в Сибири и 6 видов на РДВ) трофические связи остаются неизученными (см. компилятивный список в Приложении 11). Среди 166 видов грацилляриид с древесными растениями связаны 152 вида (92%), прочие 14 видов (8%) развиваются исключительно на травянистых растениях (Рисунок 5.6).

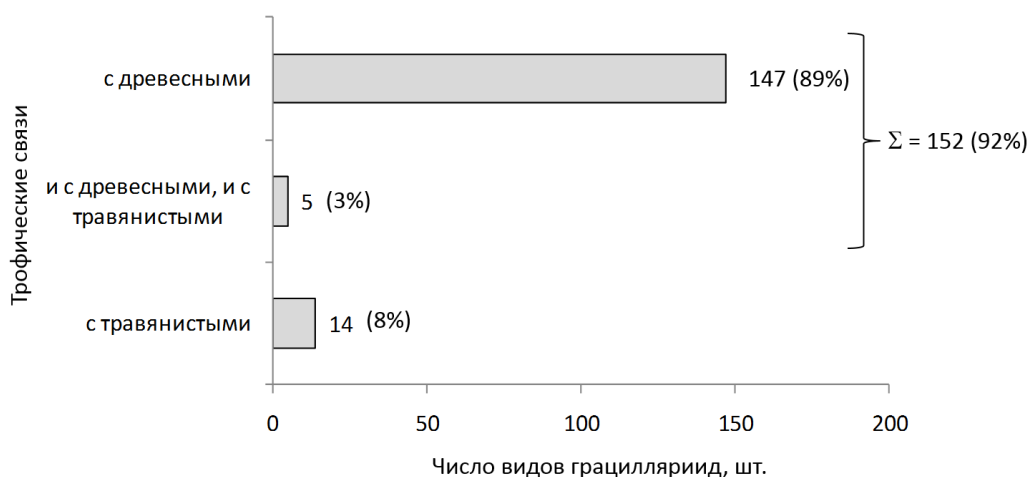


Рисунок 5.6. Число видов грацилляриид, обитающих в азиатской части России, трофически связанных с древесными и травянистыми растениями (по: Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а)

Для 5 видов грацилляриид (*Hyliconis puerariae* Kumata, *Liocrobyla desmodiella* Kuroko, *L. kumatai* Kuroko, *Micrurapteryx caraganella* (Hering), *M. kollariella* (Zeller)) кормовыми одновременно служат и древесные, и травянистые растения (Рисунок 5.6, Приложение 11). В АЧР моли трофически связаны в общей сложности с древесными растениями из 43 родов (17 семейств и 12 порядков) (Приложение 11). С травянистыми связи грацилляриид ограничены растениями 17 родов (7 семейств и 7 порядков).

5.4. Макрорегиональные особенности трофических связей грацилляриид

Обобщение данных по кормовым растениям грацилляриид позволило построить трофические матрицы – таблицы, где каждый вид моли охарактеризован наличием или отсутствием трофической связи с растением определенного рода в Сибири и на РДВ. Матрицы на 85 % представлены данными по дендрофильным грацилляриидам; вместе с тем для полноты картины (и с учетом, что некоторые виды молей развиваются и на древесных, и на травянистых) в анализ были включены данные по трофическим связям молей с травянистыми растениями. Сравнительный анализ таких матриц говорит о схожем характере трофических взаимодействий молей-пестрянок с их кормовыми растениями в Сибири и на РДВ (Рисунок 5.7).

Таблица 5.5. Сравнительный анализ широты трофической специализации (ШТС) грацилляриид Сибири и РДВ на растениях разных семейств (Н.И. Кириченко: ориг.)

Параметр	Сумма рангов		Значения критерия Манна – Уитни			N (выборка)**	
			U	Z	<i>p</i> *		
	Сибирь	РДВ				Сибирь	РДВ
ШТС (Generality) ¹	9195	14025	4845	1,25	0,10	79	129
ШТС на Rosaceae	385	209	89	1,84	0,05*	19	15
ШТС на Betulaceae	324	536	188	0,31	0,56	16	25
ШТС на Salicaceae	308	220	98	0,86	0,23	20	12
ШТС на Fabaceae	146	179	74	0,16	0,87	11	14

*Значимый порог достоверности, $p < 0,05$, отмечен *. **N – число видов молей с известными трофическими связями. ¹При учете всех кормовых растений молей в макрорегионе.

На растениях из семейств березовых, ивовых и бобовых трофические связи грацилляриид практически не имеют разветвления (Рисунок 5.7). Усредненный показатель широты трофической специализации на растениях этих семейств в Сибири составил $1,00 \pm 0,03$, $1,15 \pm 0,03$, $1,54 \pm 0,09$ против $1,12 \pm 0,02$, $1,33 \pm 0,04$, $1,36 \pm 0,05$ на РДВ. Достоверных различий между Сибирью и РДВ по этим данным не выявлено (Таблица 5.5). Напротив, трофическая связь грацилляриид с растениями сем. розовых в Сибири имеет более комплексный характер (см. фрагмент сети с розовой заливкой, Рисунок 5.7). В Сибири усредненный показатель широты трофической специализации на розовых составил $2,68 \pm 0,01$ (тенденция к генерализации) против $1,53 \pm 0,07$ на РДВ (тенденция к специализации), различия достоверны, $p < 0,05$ (Таблица 5.5).

Чем может быть обусловлено проявление трофической генерализации на розовых в Сибири? В Сибири растения этого семейства встречаются практически повсеместно и характеризуются значительным таксономическим разнообразием как на уровне вида, так и на уровне рода (Коропачинский, Встовская, 2012). В Сибири среди розовых известно несколько десятков видов из 21 рода. Для сравнения: ивовые и березовые представлены здесь 3 родами каждое, древесные бобовые – 6 родами (Коропачинский, Встовская, 2012). Видимо, высокое таксономическое разнообразие розовых, а также множественные перекрытия ареалов в Сибири могут объяснять проявление на них олигофагии у грацилляриид.

На РДВ видовое богатство растений сем. Rosaceae на порядок выше, чем в Сибири (Коропачинский, Встовская, 2012). По числу же видов грацилляриид на растениях этого семейства РДВ и Сибирь отличаются незначительно: 15 и 20 видов соответственно. Но при этом по составу комплексы молей разнятся. В Сибири комплекс грацилляриид на розовых представлен широкими олигофагами, например, *Ph. sorbi* и *Callisto denticulella*, и полифагом *Phyllonorycter corylifoliella*, которые на РДВ не встречаются. Именно они вносят значимый вклад в различие макрорегионов по разветвленности трофических связей грацилляриид на розовых.

Разнообразие ивовых и березовых на уровне рода несравнимо беднее, чем таковое у розовых, но на уровне вида у ивовых оно значительнее (Коропачинский, Встовская, 2012). Вместе с тем монофагия грацилляриид, развивающихся в Сибири на ивовых и березовых (Рисунок 5.7), не мешает таким видам молей иметь крупные ареалы сообразно масштабному распространению их кормовых растений (ив, тополей и берез) в АЧР (Кириченко и др., 2017, 2018).

Может ли видовое богатство растений в ботанических семействах быть предиктором видového разнообразия молей-пестрянок? Для ответа на этот вопрос были проанализированы данные по видовому разнообразию молей в Сибири и на РДВ (Таблицы 5.1 и 5.3) и видовому составу семейств растений, представители которых служат кормом для молей в этих макрорегионах. В анализ были включены только покрытосеменные древесные растения (являющиеся основной трофической базой для молей). В семействах видовое разнообразие учитывалось только для тех родов растений, на которых развитие молей в Сибири и на РДВ известно. Данные по видовому разнообразию растений были получены из современной ботанической сводки для АЧР (Коропачинский, Встовская, 2012).

Выявлена линейная связь между числом видов грацилляриид и числом видов растений в семействах, представители которых являются для молей кормовыми в Сибири и на РДВ (Рисунок 5.8). Величина коэффициента детерминации в обоих случаях значимая (Рисунок 5.8). Полученные результаты говорят о том, что видовое разнообразие семейств растений может являться предиктором видového разнообразия молей. Наиболее богатые по видовому составу семейства растений служат кормом для большего числа видов молей в сравнении с семействами, в которых видовое разнообразие растений невысокое.

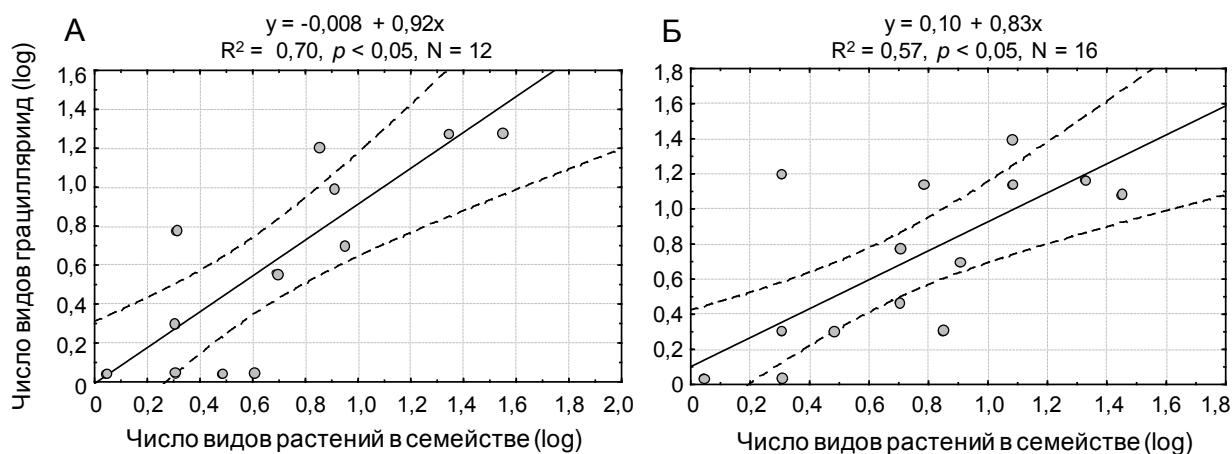


Рисунок 5.8. Связь видового разнообразия грацилляриид с числом видов древесных растений в ботанических семействах в Сибири (А) и на РДВ (Б). Величина коэффициента детерминации для линейной связи достоверна ($p < 0.05$). В связи с распределением данных, отличным от ненормального, и в целях шкалирования данные подвергались логарифмированию (log) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Похожий результат был получен на примере видового разнообразия кокцид (Insecta: Hemiptera, Coccoidea) и их кормовых растений (Lin et al., 2010). Полученное любопытно с точки зрения не только трофической экологии фитофагов. Оно порождает серию вопросов – могут ли такие связи быть обусловлены сопряженностью таксономического родства молей с растениями, имеющими разную степень филогенетических связей, происхождением растений, их географией (обширностью их ареалов) и прочими факторами. Ряд из этих вопросов рассмотрен при изучении факторов формирования трофических связей аборигенных минеров с чужеродными видами древесных растений (см. главу 6).

Анализ таксономического разнообразия древесных растений⁹ Сибири и РДВ и трофических связей грацилляриид позволил составить представление о том, насколько полно освоена арборифлора молями в исследуемых макрорегионах. Для этого анализа были учтены все роды и семейства древесных растений, имеющие распространение в Сибири и на РДВ. В Сибири, где древесные растения в совокупности представлены 61 родом, грациллярииды заселяют растения лишь 24 родов (только покрытосеменные) (Рисунок 5.9).

⁹Учитывались растения жизненных форм деревья и кустарники – за редким исключением (см. подпись к Рисунку 5.9).

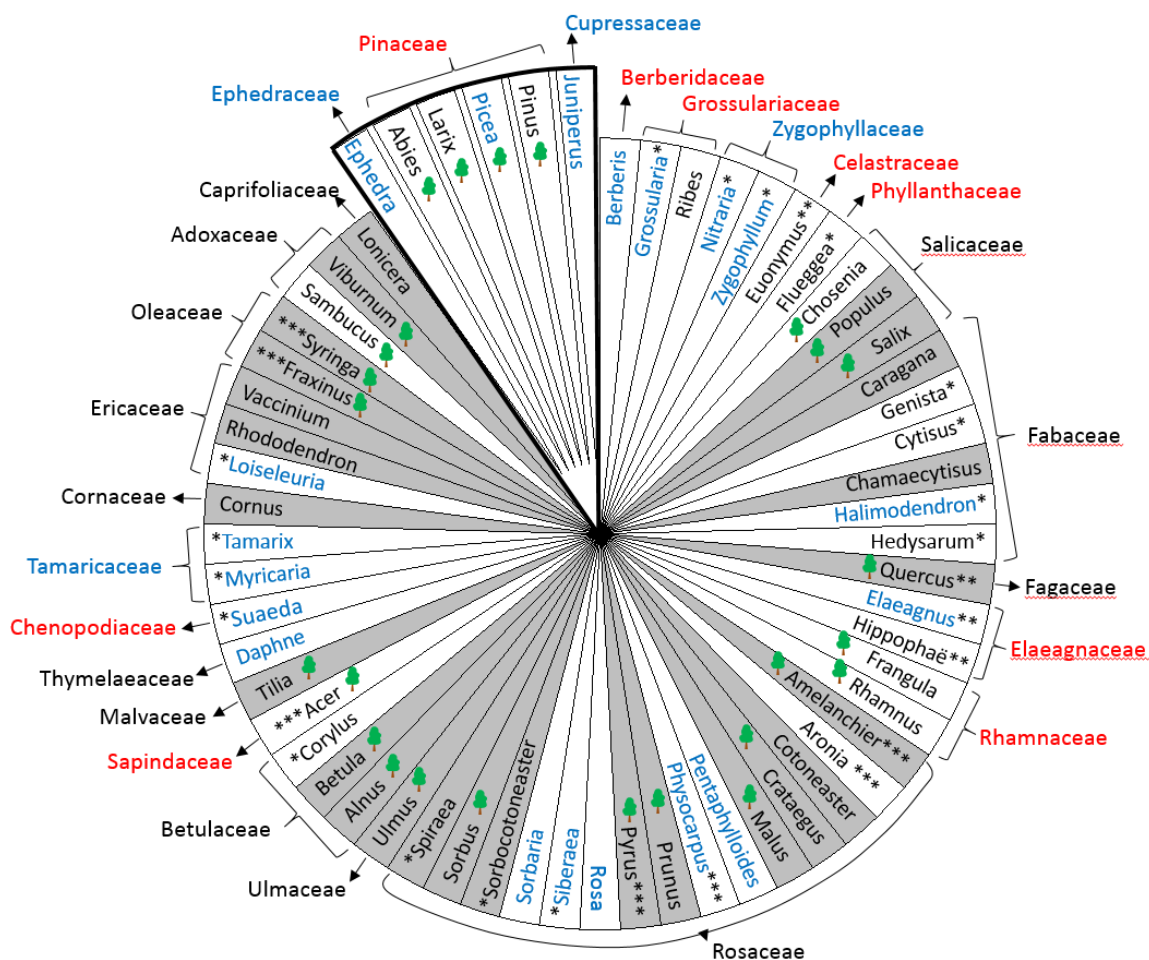



Рисунок 5.9. Древесные растения, имеющие ареал в Сибири, и их использование грацилляридами. *Примечание:* выдвинутый сектор – голосеменные, прочие сегменты – покрытосеменные растения. В каждом сегменте обозначены роды растений, рядом с сегментами – семейства. В серых секторах указаны кормовые растения грацилляриид, в белых – растения, на которых моли в макрорегионе не встречены. Красным цветом указаны семейства, в которых ни один из родов растений грацилляридами в макрорегионе не осваивается (при этом грациллярииды на растениях из этих семейств в мире встречаются); синим – роды и семейства растений, на которых грацилляриид в мировой фауне не известно. Обозначения: * – растения с точечным природным ареалом, ** – аборигенные растения с узким природным ареалом в макрорегионе, введенные в культуру и натурализовавшиеся в разных его частях; *** – растения чужеродного происхождения (из Европы, Азии или Северной Америки), натурализовавшиеся в макрорегионе. Жизненные формы растений: деревья – обозначены значком , прочие – кустарники (а также некоторые *Crataegus*, *Frangula*, *Salix*, *Rhamnus*, *Prunus*, *Syringa*, *Viburnum*), полукустарник (*Vaccinium*). (составлено по: Кириченко и др., 2019а, с изменениями)

На растениях прочих 37 родов молей-пестрянок в Сибири не наблюдалось ни по оригинальным данным, ни по литературе (J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019). На растениях 19 из 37 родов грацилляриид в мировой фауне не известно

(Рисунок 5.9, таксоны, выделенные синим). Исключив из расчетов последние, показано, что в Сибири моли связаны с растениями 24 из 42 родов (57 %).

В отличие от Сибири, на РДВ трофические связи у грацилляриид, кроме покрытосеменных растений, установлены с голосеменными (Рисунок 5.10). На хвойных здесь известна моль *Spulerina corticicola* Kumata, гусеницы которой развиваются на пихтах *Abies*, лиственницах *Larix* и соснах *Pinus* (Noreika, 1994).

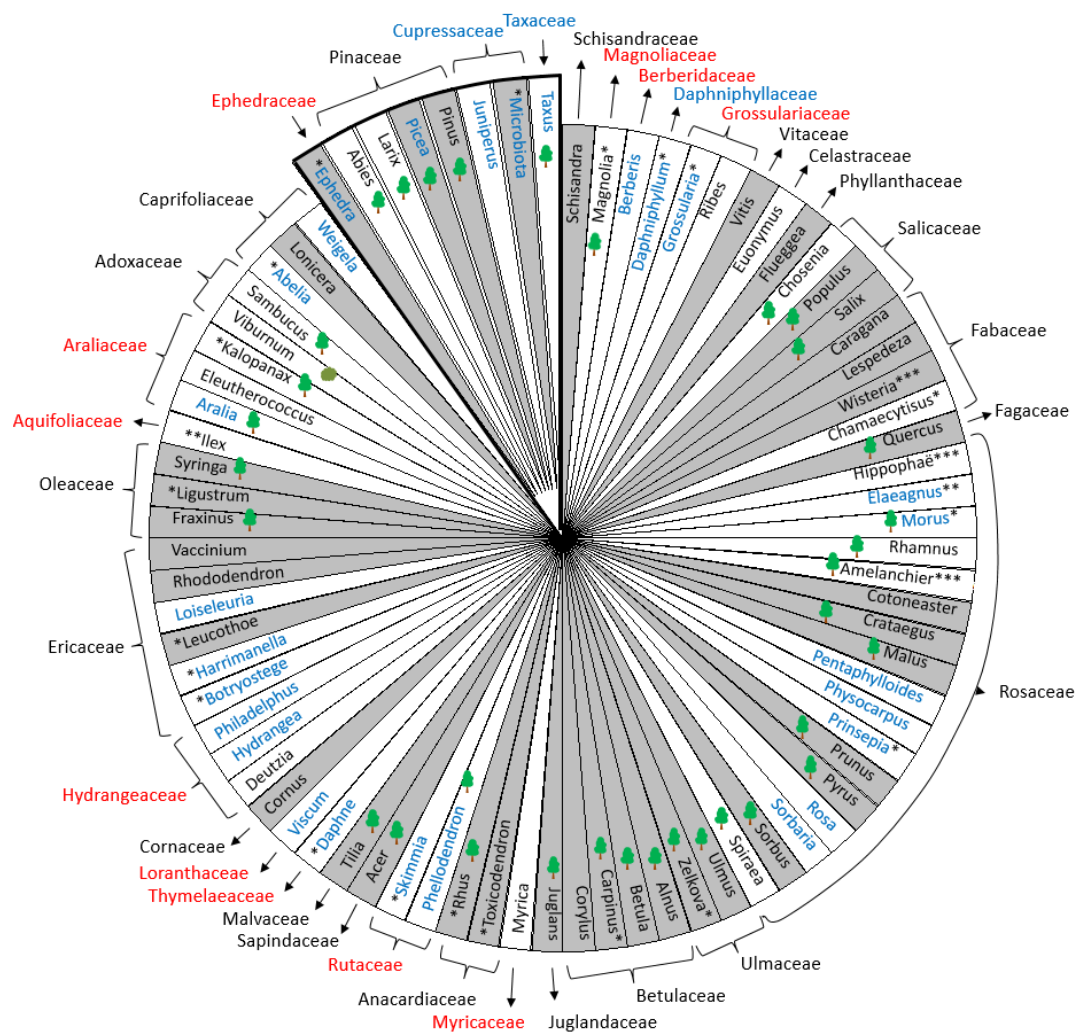


Рисунок 5.10. Древесные растения, имеющие ареал на РДВ, и их использование грацилляридами. Примечание и условные обозначения см. Рисунок 5.9; *Schisandra*, *Vitis* и *Wisteria* (одревесневающие лианы). (составлено по: Kirichenko et al., 2019a, с изменениями)

На РДВ грациллярииды заселяют 37 из 80 родов древесных растений (Рисунок 5.10). Из прочих 43 родов растений, с которыми у грацилляриид на РДВ трофические связи не установлены, на растениях 27 родов молей-пестрянок

в мировой фауне не зафиксировано. Исключив из расчетов такие растения, можно сделать вывод, что на РДВ моли связаны с растениями 37 из 52 родов (71 %) (Рисунок 5.10). Если брать в расчет более высокие таксоны растений (семейства), на РДВ грациллярииды представлены на растениях 20 из 31 семейства (65 %), в Сибири – на растениях 13 из 22 семейств (60 %).

С помощью однофакторного дисперсионного анализа проведено сравнение Сибири и РДВ по населенности местной арборифлоры грацилляриидами, в т. ч. в связи с жизненной формой древесных растений (дерево и кустарник). Данные анализировались в 2 вариантах – с учетом всех родов древесных растений, освоенных молями-пестрянками в макрорегионах (вариант I), и с учетом только общих для макрорегионов (Сибири и РДВ) родов растений (вариант II). Значимых различий между исследуемыми макрорегионами по данным признакам с учетом двух вариантов расчетов выявлено не было (Таблица 5.6).

Таблица 5.6. Оценка значимости факторов при сравнении макрорегионов (Сибирь vs Дальний Восток России) с применением однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Факторы	Сумма квадратов отклонений SS	Степень свободы	Критерий Фишера (F)	Уровень значимости <i>p</i>
Вариант I. Учет всех родов древесных растений, встречающихся в макрорегионах				
1. Освоенность арборифлоры молями	0,36	1	1,46	0,23
2. Жизненная форма растений	0,008	1	0,03	0,86
Взаимодействие факторов 1 и 2	0,003	1	0,01	0,91
Вариант II. Учет общих для макрорегионов родов древесных растений				
1. Освоенность арборифлоры молями	0,2284	1	0,88	0,35
2. Жизненная форма растений	0,0911	1	0,35	0,56
Взаимодействие факторов 1 и 2	0,2284	1	0,88	0,35

Полученные результаты говорят о схожей степени освоенности арборифлоры грацилляриидами в изученных макрорегионах. Как в Сибири, так и на РДВ грацилляриидами в совокупности населено около 2/3 всех родов древесных растений, представленных в данных макрорегионах. Такое разнообразие таксонов растений, на которых моли-пестрянки могут проходить развитие,

в сочетании с тенденцией к монофагии – уникальный феномен. По всей видимости, процесс видообразования в этой многообразной по видовому составу группе молей идет по пути расширения трофических связей за счет радиации родственных линий и переключения видов на освоение родственных растений. Это наиболее распространенный путь эволюции трофических отношений у насекомых-фитофагов (Jousselin, Elias, 2019).

Растения, на которых грациллярииды в Сибири и на РДВ не были отмечены ни в литературе, ни в наших исследованиях (см. Рисунки 5.9, 5.10: такие роды растений указаны черным цветом в белых секторах), но на которых моли-пестрянки известны в других биогеографических регионах, чаще всего имеют в изучаемых макрорегионах ограниченный природный ареал (Коропачинский, Встовская, 2012). Некоторые из таких растений и вовсе являются эндемиками (Коропачинский, Встовская, 2012). На растениях с точечным ареалом и на растениях-эндемиках узкоспециализированные насекомые могут быть представлены редкими видами (Hopkins et al., 2002). Поиски грацилляриид на редких видах растений и растениях-эндемиках в АЧР будут важны как для оценки степени уникальности региональной фауны, так и для определения среди таких молей объектов, возможно, нуждающихся в охране. Эти вопросы потребуют проведения специальных полевых исследований, которые в рамки задач данной работы (учитывая ее фокус на вредоносных видах) не входили.

5.5. Хозяйственно значимые виды грацилляриид: степень вредоносности и заселяемые биотопы

Полевые исследования по изучению трофических связей грацилляриид и анализ региональных литературных источников позволили обобщить данные о хозяйственно значимых видах грацилляриид – видах, способных к подъемам численности и нанесению значительного вреда древесным растениям в АЧР. Среди таких видов встречаются как аборигенные, так и инвазионные.

Сибирь. В сибирских регионах повышать численность и заметно вредить растениям способны грациллярииды 15 видов (19 % всех видов грацилляриид Сибири с учетом того, что фауна этого макрорегиона в текущее время насчитывает 80 видов) (Таблица 5.7).

Таблица 5.7. Хозяйственно значимые и инвазионные виды дендрофильных грацилляриид в Сибири* (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Вид моли ¹	Кормовое растение ²	Регионы и пункты ³ , в которых было отмечено повышение численности, год(ы)	Степень дефолиации ⁴ , %	Источник
Местные виды, способные повышать численность					
1	<i>Callisto denticulella</i> [O]	<i>Malus</i> sp.	Тюмень, Загородный парк, 2015 г.	25–49	НК: неопубл.
2	<i>Micrurapteryx caraganella</i> [O]	<i>Caragana arborescens</i>	Омск, парк Победы, 2015 г.	50–75	Kirichenko et al., 2016
		<i>C. frutex</i>		1–24	
3	<i>Phyllonorycter apparella</i> [M]	<i>C. boisii</i> † [BA]	Новосибирск, ЦСБС, 2012 г.	1–24	Кириченко и др., 2018
		<i>Populus tremula</i>	Новосибирск, ЦСБС, 2008 г.	25–49	
			Там же, 2011 г.	50–75	
4	<i>Phyllonorycter blancardella</i> [M]	<i>Malus</i> spp.	Барнаул, пригород, 2012 г.	25–49	Колмакова, 1962
5	<i>Ph. comparella</i> [M]	<i>Populus alba</i>	Респ. Бурятия, яблоневые насаждения, 1960-е гг.	25–49	НК: неопубл.
6	<i>Ph. populifoliella</i> [M]	<i>Populus × sibirica</i> <i>P. balsamifera</i> † [CA]	Красноярск, пос. Удачный, придорожные посадки, 2015 г.	50–75	НК: неопубл.
			Иркутск, гор. насаждения, 2015 г.	> 75	
			Красноярск, гор. насаждения, с 1980-х гг., 1999 г.	24–75	
7	<i>Ph. sagittella</i> [#] [M]	<i>Populus tremula</i>	Красноярск, гор. насаждения, 2008 г., 2012 г.	50–75	Кириченко и др., 2018 Тарасова и др., 2004, НК: неопубл. НК: неопубл. Кириченко и др., 2018
			Новосибирск, гор. насаждения, 2010 г.	25–49	
			Там же, 2013 г.	50–75	
			Иркутская обл., лесопитомники, 1960–1970-е гг.	—	
8	<i>Phyllocnistis labyrinthella</i> [M]	<i>Populus tremula</i>	Кемеровская обл., гор. насаждения, 1970-е гг.	—	Томилова, 1958, 1962 Баранник, 1981 Астапенко: л. с. Кириченко и др., 2018
			Красноярск, лес, 2009 г.	50–75	
			Новосибирск, ЦСБС, 2009 г.	25–49	
			Там же, 2013 г.	50–75	
			Томск, пригород, 2017 г.	50–75	
	Кызыл, гор. насаждения, 2016 г.	25–49			
	Красноярский край, предгорье Западного Саяна, п. Танзыйбай, природные осинники, 2017 г.	> 75			

№	Вид моли ¹	Кормовое растение ²	Регионы и пункты ³ , в которых было отмечено повышение численности, год(ы)	Степень дефолиации ⁴ , %	Источник
9	<i>Ph. wipirinctella</i> [M]	<i>Populus balsamifera</i> † [CA], <i>Populus × sibirica</i>	Улан-Удэ, гор. насаждения, 2015 г. Чита, гор. насаждения, 2015 г.	50–75 25–49	Кириченко и др., 2018
10	<i>Sauterina hofmanniella</i> [M]	<i>Lathyrus</i> sp. <i>Lathyrus gmelinii</i>	Новосибирск, лесной массив около ЦСБС, 2016 г. Красноярск, пригород, лес, 2017–2018 гг.	25–49 25–49	НК: неопубл. НК: неопубл.
Инвазионные виды в Сибири					
11	<i>Acrosceps brongniardella</i> [M]	<i>Quercus robur</i> † [E]	Омск, парк Омского гос. аграрного ун-та, 2015 г. Там же, парк Победы, 2015 г.	50–75 25–49	Чурсина др., 2016 НК: неопубл.
12	<i>Gracillaria syringella</i> [O]	<i>Syringa josikaea</i> †, <i>S. vulgaris</i> † [E] <i>S. vulgaris</i> † [E] <i>Fraxinus excelsior</i> † [E]	Тобольск, городские насаждения, 2015 г. Новосибирск, ЦСБС, 2009 г., 2016 г.	50–75 25–49 1–24	НК: неопубл. НК: неопубл. НК: неопубл.
13	<i>Phyllonorycter issikii</i> [M]	<i>Tilia sibirica</i> , <i>T. cordata</i> <i>T. amurensis</i> † [BA] <i>T. americana</i> † [CA] <i>T. mandshurica</i>	от Тюмени до Красноярска включительно, ботанические сады, лес, 2006–2018 гг. Новосибирск, Академгородок, ЦСБС, 2010 г. Барнаул, НИИ СС, 2012 г. Новосибирск, ЦСБС, 2016 г.	1–24 (2006 г.); > 75 (2018 г.) 50–75 1–24 25–49	НК: неопубл. Кириченко, 2013; Кириченко, Баранчиков, 2012
Инвазионный статус видов требует подтверждения					
14	<i>Phyllonorycter lantanella</i> [M]	<i>Viburnum lantana</i>	Новосибирск, ЦСБС, 2008 г. Там же, 2016 г.	1–24 25–49	НК: неопубл.
15	<i>Ph. medicaginella</i> [O]	<i>Medicago</i> sp. <i>Trifolium</i> sp.	Омск, парк Победы, 2015 г. Сосновоборск, пригород, 2012 г.	25–49 25–49	Kirichenko et al., 2017a Акулов и др., 2018

*Согласно выполненным учетам и литературным данным (список источников см. в главе 2). В качестве исключения приведено 2 вредоносных вида на травянистых (впервые указываются как вредители в Сибири). ¹Трофическая специализация молей: М – монофаг, О – олигофаг. ²Сведения о повышении численности *Phyllonorycter sagittella* в Иркутской обл. (Томилова, 1958) могут относиться к *Ph. arparatella*. ³Растения со значком † – местные виды в Сибири; регион их происхождения: [E] – Европа, [BA] – Восточная Азия, [CA] – Северная Америка (Euro+Med PlantBase, 2006; Элайс, 2014); прочие растения – местные для Сибири. ⁴Пункты учета: ЦСБС – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Новосибирск), НИИ СС – НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (Барнаул). ⁵Степень повреждения: слабая (1–24 %), средняя (25–49 %), сильная (50–75 %), сплошная (> 75 %) (Приказ..., 2017); — нет данных.

Среди них 10 видов – местные грациллярииды (Таблица 5.7). Это представители родов *Phyllonorycter* (5 видов), *Phyllocnistis* (2), *Callisto*, *Micrurapteryx*, *Sauterina* (по 1 виду в каждом роде) (Таблица 5.7). Все они, кроме одного вида (*Sauterina hofmanniella*), – вредители древесных растений. Эти моли периодически повышают численность на древесных растениях из 3 родов *Populus* (Salicaceae), *Malus* (Rosaceae), *Viburnum* (сем. Adoxaceae) (Таблица 5.7).

В Сибири чужеродными являются 3 вида молей: дубовая широкоминирующая *A. brongniardella*, сиреневая *G. syringella* и липовая *Ph. issikii*. Все они были впервые выявлены в Западной Сибири сравнительно недавно – в 2006–2009 гг. (Таблица 5.7). За считанные годы с момента выявления степень вреда, причиняемая этими видами молей растениям, значительно выросла (Таблица 5.7). Дубовая и сиреневая моли вредят в Сибири исключительно растениям-интродуцентам, имеющим европейское происхождение, – дубу черешчатому (дубовая моль), сиреням обыкновенной и венгерской и ясеню обыкновенному (сиреневая моль). Напротив, другой инвазионный вид – липовая моль-пестрянка – дает в Сибири подъемы численности в основном на местных липах (Таблица 5.7, Рисунок 5.11), которые являются для моли новыми растениями-хозяевами (Kirichenko et al., 2017b). Повреждения *Ph. issikii* также зафиксированы на интродуцированных в Сибирь видах лип: *T. amurensis* (растении-хозяине из природного ареала моли) и *T. americana* (из Северной Америки) (Таблица 5.7). История инвазии этого вредителя в Сибири и в Западной части Палеарктики подробно рассмотрена в главах 7 и 8.

Моли *Phyllonorycter medicaginella* и *Ph. lantanella* отнесены к видам, инвазионный статус которых в Сибири требует подтверждения. Первый известен по описанию с юго-запада России (Gerasimov, 1930) и считается инвазионным в странах Центральной Европы (Šefrová, 2003). В Сибири этот вид был впервые отмечен в 2013 и 2015 г. в Красноярском крае и Омской обл. соответственно с заметной степенью повреждения растений (степень повреждения листьев составляла 25–49 %) (Таблица 5.7). На сегодняшний день недостаточно фактов, которые бы позволили сделать заключение о природе *Ph. medicaginella* в Сибири – является ли этот вид здесь местным или чужеродным.



Рисунок 5.11. Значительные повреждения листьев лип липовой молью-пестрянкой *Phyllonorycter issikii* в ЦСБС СО РАН, Новосибирск, 01.VII.2016. А – роща липы сибирской *Tilia sibirica* в нижней дендрарии ЦСБС; Б–Г – множественные нижнесторонние пятновидные мины (белые пятна – участки выеденного мезофилла), деформировавшие листовые пластинки; Д–Е – листья липы маньчжурской *Tilia mandshurica* с минами; Е – в средней части мин на просвет видны куколки (мина с куколкой показана во врезке) (фото Н.И. Кириченко)

Второй вид, *Phyllonorycter lantanella*, развивается на калине *Viburnum* spp. и известен из Центральной Европы и ЕЧР (Ellis, 2019; Барышникова, 2008). Сведений о заметном вреде калинам в нативном ареале вида из литературы неизвестно. Впервые вид был выявлен в Новосибирске (в ЦСБС) в 2008 г.

на европейской калине гордовине, *Viburnum lantana* (Таблица 5.7). И если в тот год были отмечены единичные мины моли, то в 2016 г. доля поврежденных листьев превышала 30 % (Кириченко: неопубл. данные).

В Европе этот вид моли помимо калины гордовины также заселяет калину обыкновенную *Viburnum opulus* (J. De Prins, W. De Prins, 2019), которая в том числе имеет распространение и в Западной Сибири (Коропачинский, Встовская, 2012). Калина обыкновенная, произрастающая по соседству с калиной гордовиной в ЦСБС, едва заселяется молью (Кириченко, неопубл. данные). Осмотры калины обыкновенной в других регионах Западной Сибири в 2009–2019 гг. выявить этот вид моли не позволили. Таким образом, на сегодняшний день единственной известной точкой его обнаружения является ЦСБС Новосибирска. Является ли *Ph. lantanella* местным видом в Сибири и почему наибольшие повреждения эта моль наносила в ЦСБС калине гордовине, пока остается загадкой. Калина гордовина была интродуцирована в ЦСБС в 1970-е гг. (М.А. Томошевич: личное сообщение), и моль *Ph. lantanella* вполне могла быть занесена в бот. сад вместе со своим хозяином. Однако учитывая, что другой вид калины – калина обыкновенная – также является кормовым для моли и имеет естественное распространение в Сибири, инвазионная природа *Ph. lantanella* пока ставится под сомнение.

Повышение численности местных и инвазионных видов грацилляриид на древесных растениях регистрировалось в различных регионах Сибири – от Тюменской области до Забайкальского края (Таблица 5.7, Рисунок 5.12–5.13). Наблюдения за популяциями вредителей были выполнены нами в 2006–2018 гг. В этот период значительные повреждения растений от сильной степени (>50–75 %) до практически сплошной (> 75 %) были отмечены в Сибири для 9 видов молей: *Acrocercops brongniardella*, *Gracillaria syringella*, *Micrurapteryx caraganella*, *Phyllocnistis labyrinthella*, *Ph. unipunctella*, *Phyllonorycter apparella*, *Ph. comparella*, *Ph. issikii* и *Ph. populifoliella* (Таблица 5.7, Рисунки 5.12–5.13). Из них 5 видов (*Phyllocnistis labyrinthella*, *P. unipunctella*, *Phyllonorycter apparella*, *Ph. comparella*, *Ph. populifoliella*) существенно вредили тополям как в Западной, так и в Восточной Сибири (Таблица 5.7, Рисунки 5.12Д–Е, 5.13). Прочие виды молей массово повреждали в Западной Сибири другие древесные растения: моль *Acrocercops brongniardella* – дуб (Чурсина и др., 2016), *Gracillaria syringella* –

ясень обыкновенный и сирени, *Micrurapteryx caraganella* – карагану древовидную, *Phyllonorycter issikii* – липы (Таблица 5.7, Рисунок 5.12А–Г).



Рисунок 5.12. Многочисленные повреждения листьев древесных растений грацилляриидами в населенных пунктах Сибири. А–Б – карагана древовидная *Caragana arborescens* с белыми пятновидными минами моли *Micrurapteryx caraganella*, парк Победы, Омск, 23.VII.2015; В–Г – сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* с крупными коричневыми минами *Gracillaria syringella*, городские насаждения, Тобольск, 25.VII.2015; Д–Е – тополь бальзамический *Populus balsamifera* с туннелевидными минами *Phyllocnistis unipunctella*, деформирующими листья, Улан-Удэ, 10.VIII.2015 (фото Н.И. Кириченко)

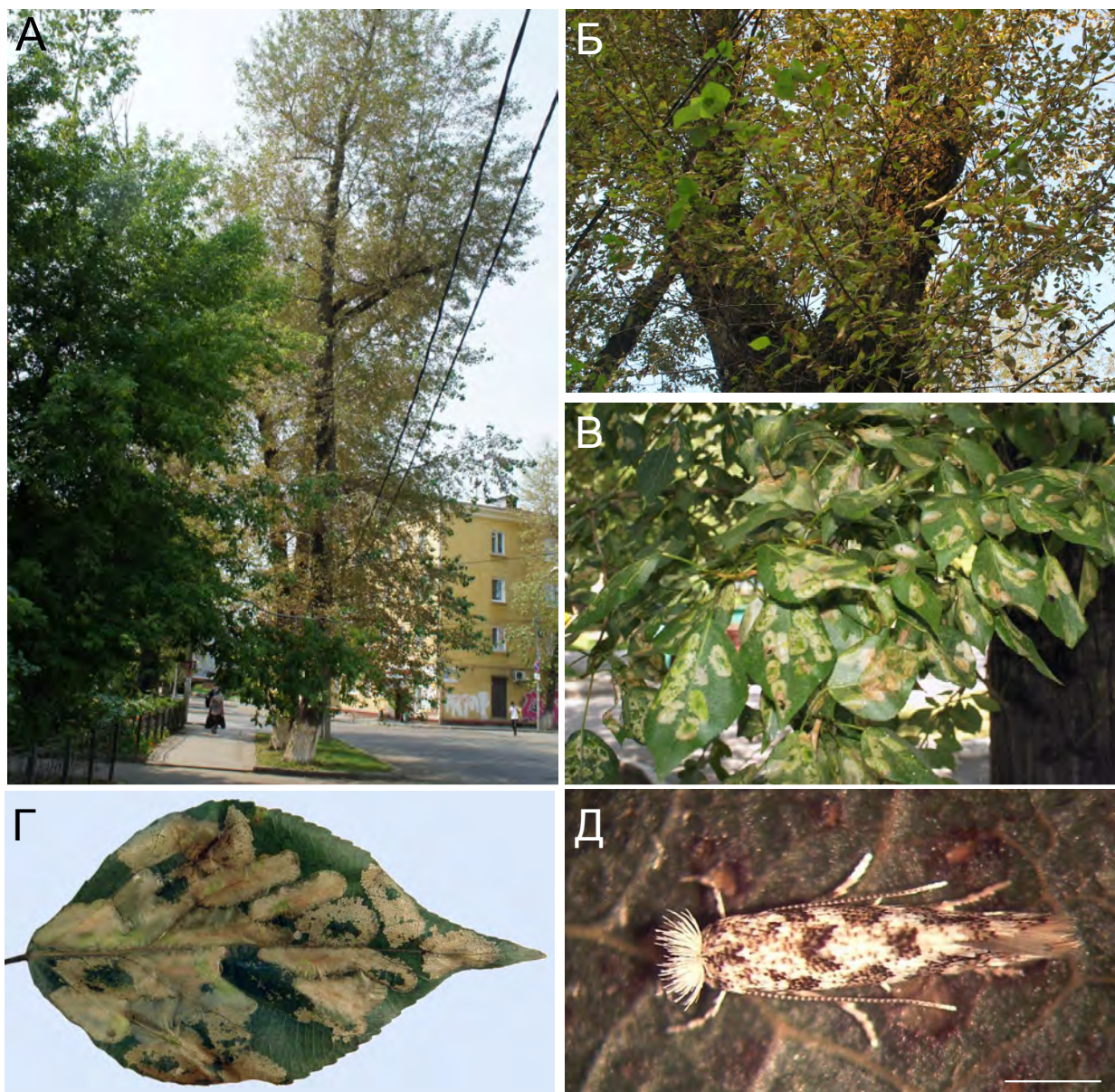


Рисунок 5.13. Очаг массового размножения тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* на *Populus balsamifera* в Иркутске, 8.VIII.2015. А – тополя со сплошным повреждением кроны (поврежденные деревья с усыхающими листьями контрастируют с зелеными кронами прочих древесных растений); Б – пожелтение поврежденных листьев; В–Г – листья со множественными минами; Д – бабочка. Масштаб: Д – 1 мм (фото Н.И. Кириченко)

Два вида – местная моль *Sauterina hofmanniella* и вид с неясным происхождением в Сибири *Phyllonorycter medicaginella* – способны размножаться в массе на травянистых бобовых. В 2016–2018 гг. массовые повреждения *Sauterina hofmanniella* (со степенью дефолиации > 50 %) были отмечены на чине

Гмелина *Lathyrus gmelinii* в пригородах Новосибирска (на площади 0,1 га) и Красноярска (на площади 0,4 га) (Кириченко: неопубл. данные).

Среди местных видов насекомых массовыми размножениями на древесных растениях-интродуцентах известна только тополевая моль-пестрянка, *Phyllonorycter populifoliella* (Таблица 5.7, Рисунок 5.13). В сибирских городах популяции этого вида способны в значительной степени увеличивать численность и вредить тополям секций бальзамические (Tasamahaca) и дельтовидные (Aigeiros). Моль значительно повреждает североамериканский тополь бальзамический, *Populus balsamifera*, и его гибриды. В черте города Красноярска на тополях регулярно фиксируются вспышки массового размножения *Ph. populifoliella* (Тарасова и др., 2004; Кириченко и др., 2016). Очаги массового размножения вредителя были отмечены на бальзамическом тополе и в ряде других городов Западной и Восточной Сибири (Таблица 5.7), а также в ЕЧР (Бондаренко, 2008; Селиховкин, 2010).

Populus balsamifera был интродуцирован из Северной Америки в Российскую империю в середине XIX века как перспективный вид для озеленения городов (Флора СССР, 1936). Растение обладает ценными свойствами для урбоэкосистем (быстрый рост, вегетативное размножение, нетребовательность к почвенному составу, декоративная форма кроны и листьев), обеспечивает эффективный зеленый фильтр (поглощая много углекислого газа и накапливая на своей поверхности пыль и сажу) и производит больше кислорода, чем другие декоративные растения, такие как липа, дуб, клен (Котелова, Стельмахович, 1963; Бакулин и др., 2008; Коропачинский, Лоскутов, 2014). Тополь бальзамический и его гибриды (в особенности с тополем черным, *P. nigra*¹⁰) активно использовались в посадках в бывшем СССР, особенно с конца 1940-х по 1960-е гг., когда интенсифицировалось развитие зеленой инфраструктуры сибирских городов и населенных пунктов (Лебедев, 1948; Протопопова, 1972). В результате этот вид тополя и его гибриды распространены в Сибири очень широко (Соколов и др., 1951). Однако *P. balsamifera* и его гибриды с *P. nigra*

¹⁰В городских посадках Сибири сегодня практически нет чистых индивидуумов бальзамического тополя: большинство тополей представлено гибридом *P. balsamifera* x *P. nigra* (Скворцов, 2007). Этот гибрид сравнительно недавно был признан самостоятельным видом (нотовидом) *Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grigoriev ex Skvortsov (Скворцов, 2007; Гуреева и др., 2016).

оказались неустойчивыми к атакам местной тополевой моли-пестрянки, которая перешла на новые для нее кормовые объекты с аборигенных тополей – черного и лавролистного *P. laurifolia* (Тарасова и др., 2004; Селиховкин, 2010).

В Сибири среди грацилляриид известен садовый вредитель – плодовая нижнесторонняя моль-пестрянка *Phyllonorycter blancardella*. Повышение численности вида отмечалось во второй половине XX века на яблонях в Забайкалье (Колмакова, 1962). Массовые повреждения листвы со снижением урожая яблок в последующие годы фиксировались также в Западной Европе и Северной Америке, куда этот вредитель проник в первой половине прошлого столетия (Maier et al., 2001). На ранних сортах яблонь повреждение листьев минерами стимулирует преждевременное созревание и опадение яблок и негативно влияет на размер плодов (Агроэкологический атлас России..., 2019; Кузнецов, 1999). За период 2006–2018 гг. мы не наблюдали повышения численности этого вида.

Пять видов грацилляриид – *Phyllocnistis saligna*, *Phyllonorycter cerasicolella*, *Ph. corylifoliella*, *Ph. pyrifoliella* и *Ph. ringoniella*, – обитающих в Сибири, известны в качестве вредителей за пределами региона. Повышения их численности в Сибири ни нами, ни ранними исследователями не отмечалось. Ивовая минирующая моль *Phyllocnistis saligna* вредит молодым ивам в лесопитомниках в Литве (Noreika, Smaliukas, 2005). Прочие 4 вида – садовые вредители: *Phyllonorycter cerasicolella*, *Ph. corylifoliella*, *Ph. pyrifoliella* – в Западной Палеарктике, *Ph. ringoniella* – в Японии (Кузнецов, 1999). Вишневая минирующая моль-пестрянка *Ph. cerasicolella* известна локальными вспышками в Восточной Европе, ЕЧР (Белгородской обл.) и Армении (Кузнецов, 1999). Плодовая верхнесторонняя моль-пестрянка *Ph. corylifoliella* вредит плодовым растениям, преимущественно семечковым (яблоне, айве, груше, боярышнику, рябине, мушмале, ирге и кизильнику), в Казахстане (Вредители леса, 1955), Восточной и Центральной Европе (Молдавии, Украине, Венгрии, Швейцарии) и ЕЧР (Верещагина и др., 1968; Кузнецов, 1999; Крюкова, 2004). Яблонная нижнесторонняя моль-пестрянка *Ph. pyrifoliella* повреждает яблони, реже груши в центральной и южной зонах ЕЧР (Крюкова, 2004), Закавказье и Восточной Европе (Крыжановский, 2013). В очагах массового размножения плодовых молей-пестрянок отмечаются усыхание и ранний опад листьев, что отрицательно сказывается на урожайности плодовых

(Верещагина и др., 1968). В Сибири в силу неблагоприятного климата садоводство и плодоводство – малоразвитые отрасли. В связи с этим данные виды молей не проявляют себя здесь в качестве вредителей.

Обобщение оригинальных и литературных данных (Таблица 5.7) позволило комплексно охарактеризовать хозяйственно значимых молей-пестрянок Сибири с точки зрения их таксономической принадлежности, степени трофической специализации, трофических связей с древесными растениями, подъемов численности в определенных типах экосистем с повреждением растений в той или иной степени (Рисунок 5.14).

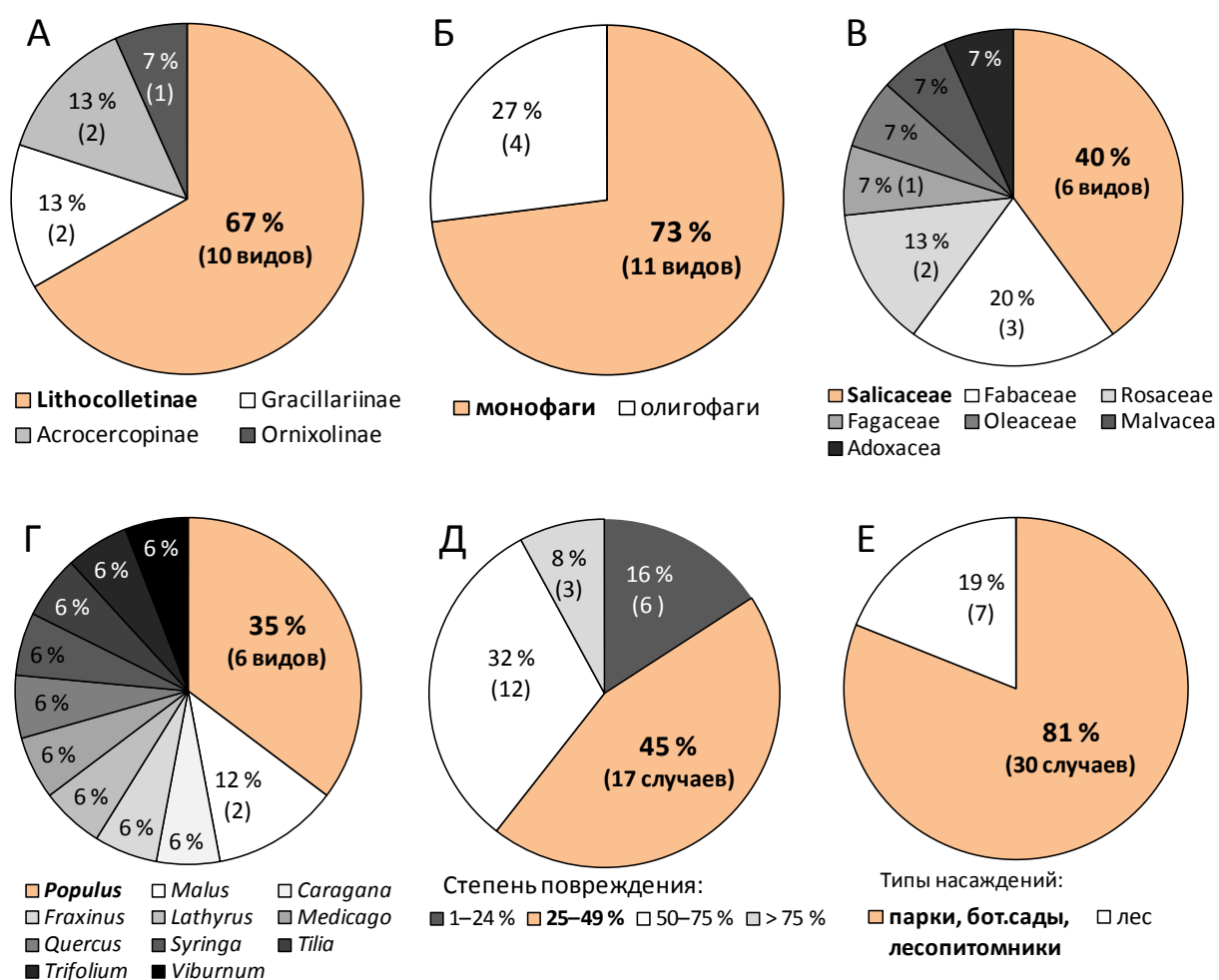


Рисунок 5.14. Комплексная характеристика хозяйственно значимых грацилляриид в Сибири (все показатели выражены в %). А – доля вредоносных видов в подсемействе (от всего числа вредоносных видов); Б – соотношение моно- и олигофагов среди видов-вредителей; В–Г – доля видов-вредителей на растениях разных семейств и родов; Д – соотношение случаев с разным уровнем повреждения растений; Е – соотношение случаев массовых размножений в искусственных и природных экосистемах (Н.И. Кириченко: ориг.)

Среди хозяйственно значимых видов грацилляриид в Сибири (включая как местные, так и инвазионные виды) наиболее представлены представители родов *Phyllonorycter* и *Phyllocnistis* из подсем. Lithocolletinae (Рисунок 5.14А). Это подсемейство имеет значительное видовое разнообразие в Палеарктике (J. De Prins, W. De Prins, 2019), и именно среди его представителей встречается больше всего вредоносных и инвазионных видов (см. обзор Kirichenko et al., 2018a). Две трети вредоносных видов молей-пестрянок в Сибири – это монофаги (Рисунок 5.14Б). Сорок процентов видов (т. е. 6 видов) грацилляриид вредят ивовым, преимущественно местным видам тополей (Рисунок 5.14В–Г). В 85 % случаев грациллярииды наносят растениям заметный ущерб в Сибири: в 45% степень повреждения растений составляет 25–49 %; в 40 % случаев – 50–75 % и > 75% (Рисунок 5.14Д).

Примечательно, что подъемы численности грацилляриид в Сибири приурочены преимущественно к искусственным экосистемам – паркам, ботаническим садам и лесопитомникам. На такие экосистемы приходится 81 % всех задокументированных случаев подъема численности вредоносных грацилляриид в Сибири (Рисунок 5.14Е). В искусственных посадках древесных растений (особенно в питомниках) преобладают монокультуры (множественные посадки одного вида растения), которые благоприятствуют локальным подъемам численности вредителей (Noreika, Smaliukas, 2005; Raupp et al., 2010; Barantal et al., 2019). В городской среде растения испытывают антропогенную и техногенную нагрузку, ослабевают и становятся мишенью для вредителей, в особенности для скрытоживущих филлофагов (Баранчиков, Ермолаев, 1998; Бондаренко, 2008; Еремеева, 2008; Селиховкин, 2010; Meineke et al., 2013; Miles et al., 2019; Moreira et al., 2019). Питание в толще листовой пластинки позволяет минерам избегать неблагоприятных внешних воздействий (Селиховкин, 2010). Минеры способны проявлять трофическую пластичность даже при выборе места откладки яиц на листе и питании в тканях листа, избегая наиболее загрязненных участков, что максимизирует выживание популяции (Kozlov, Zvereva, 2016). Наконец, в урбоэкосистемах зачастую отмечается недостаточный контроль со стороны естественных врагов (паразитоидов и хищников), что может

также способствовать массовым размножениям минирующих насекомых (Girardoz et al., 2007; Бондаренко, 2008).

Российский Дальний Восток. Среди грацилляриид, которые вредят древесным растениям в Сибири (Таблица 5.7), на РДВ известны следующие виды молей: *Caloptilia betulicola*, *Phyllonorycter issikii*, *Ph. populifoliella* и *Micrurapteryx caraganella* (Таблица 5.7). В литературе сведений о массовых размножениях первых 3 видов на РДВ не найдено. Недавно получившая формальное описание моль *Micrurapteryx caraganella* (Kirichenko et al., 2016) была найдена на карагане древовидной в Амурской обл. в 2016 г. при повышенной численности (в насаждениях г. Сковородино в 2016 г. степень повреждения кустов достигала 50 %) (Kirichenko et al., 2017a). За период наших исследований на РДВ (2010–2017 гг.) это единственный вид, отмеченный здесь в массе.

Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii*, для которой РДВ является природным ареалом, никогда здесь при повышенной численности не отмечалась. В ходе полевых работ 2010–2017 гг. заметных повреждений липы вредителем в обследованных регионах РДВ также отмечено не было.

В середине XX века в Амурской обл. были выявлены очаги массового размножения широкоминирующей амурской моли *Acrocercops amurensis* на монгольском дубе *Quercus mongolica* (Кузнецов, 1960). Позже сведений об очагах вида в регионе в публикациях не отмечено. Нами этот вид никогда не регистрировался на РДВ при повышенной численности.

Яблонелистная моль-пестрянка *Phyllonorycter ringoniella*, известная из ряда регионов РДВ, минирует здесь листья яблони маньчжурской *Malus mandshurica* (Барышникова, 2016). Однако этот вид в данном регионе известен лишь при фоновой численности, тогда как в Японии он значительно вредит культурным сортам восточноазиатских видов яблонь (*M. pumila*, *M. torino*, *M. baccata*) и активно расселяется из лесов и парков в культурные посадки (Ujiye, 1978). В наших сборах имелись бабочки *Ph. ringoniella*, выведенные из мин с *Malus mandshurica* на ГТС ДВО РАН, с. Горнотаежное, Приморский край. Однако в годы сбора материала (2010–2017 гг.) этот вид никогда не фиксировался здесь при повышенной численности.

5.6. Электронный каталог минирующих насекомых и характерных повреждений листьев древесных растений в Сибири

Узкая трофическая специализация грацилляриид (равно как и прочих минирующих насекомых), обозначающая их «привязку» к определенному виду или роду растения, и характерные повреждения (мины), оставляемые разными видами минеров на листьях растений, в совокупности служат важными экологическими диагностическими признаками, позволяющими установить род, а иногда и вид насекомого (Hering, 1951). Систематизация таких данных и составление на их основе каталогов служат большим подспорьем в первичной диагностике таксонов минеров в лаборатории и в поле, в том числе для выявления вредоносных и инвазионных видов в регионах исследований.

Каталоги минирующих насекомых и их повреждений разработаны для разных регионов Европы и разных систематических групп минеров (Ellis, 2019; Pitkin et al., 2019; Edmunds, 2019). Отсутствие обобщенных систематизированных данных по минирующим насекомым и их повреждениям в Сибири, равно как отсутствие каких-либо электронных ресурсов по этой группе в России в целом, явилось большим стимулом для создания такого ресурса.

Данные по видовому составу грацилляриид, их ареалам, изложенные в главах 3 и 4, а также сведения о трофических связях, вредоносности и инвазийности, рассмотренные в текущей главе, послужили заделом для разработки электронного аннотированного каталога минирующих насекомых Сибири. Несмотря на то, что центральное место в каталоге отведено богатейшей в таксономическом плане и экономически важной группе минирующих молей – грацилляриидам, описанием в нем были охвачены все группы минирующих насекомых, развивающиеся на древесных растениях в Сибири, а именно 215 видов минирующих насекомых из отрядов Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera, известных на сегодняшний день в этом обширном регионе. В совокупности 161 вид из этого списка (75 %) был собран и идентифицирован (по морфологическим и/или молекулярно-генетическим характеристикам) автором.

Разработанный электронный аннотированный каталог (адрес в интернете: <http://leafminerssiberia.ru/>) (Рисунок 5.15) обобщает знания по таксономии,

географии, биологии, экологии (в том числе сведения о вредоносности и инвазионности) всех этих видов. Для входа на главную страницу каталога требуется авторизация (временный логин: visitor-LM и пароль: jFFjrL).

МЕНЮ: ГЛАВНАЯ, НОВОСТИ, ВВЕДЕНИЕ, РАСТЕНИЯ, МИНЕРЫ, ЛИТЕРАТУРА, КОНТАКТЫ, КАРТА САЙТА

Заголовок: Минирующие насекомые Сибири

Исследования выполнены в рамках проекта «Оценка инвазионного потенциала дендрофильной энтомофауны в Сибири», поддержанного грантом Президента РФ (МК-7049.2010.4)

Дополнительная поддержка:

- ▶ РФФИ (гранты № 12-04-31250-мол-а, 15-29-02645-офи_м.)
- ▶ Сибирское Отделение РАН (Лаверньевский конкурс) (грант № 19)
- ▶ Красноярский краевой фонд поддержки научной и научно-технической деятельности (грант № 05/12)
- ▶ Программа Евросоюза FP7 (проект FRATIQUE, грант № 212459)
- ▶ Программа Евросоюза COST Action FP1401 "Global warning" (A global network of nurseries as early warning system against alien tree pests)

Логотипы: РФФИ, СО РАН, Евросоюз

Дорогой посетитель!

Приветствуем вас на главной странице сайта по минирующим насекомым на древесных растениях в Сибири!

Минирующие насекомые (или минеры) – это экологическая группа насекомых, объединяющая представителей отрядов Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera, чьи личинки выедают внутренние ткани листьев, реже черешков и побегов растений, оставляя после себя своеобразные повреждения (мины). Среди таких насекомых много сельскохозяйственных и лесных вредителей, а также видов, наносящих вред древесным растениям в урбоэкосистемах. Отдельные виды минеров известны своими инвазиями.

В Сибири знания о видовом составе, распространении и кормовых растениях минирующих насекомых очень фрагментарные.

В основу сайта легли наши многолетние исследования, проводившиеся в дендрариях, ботанических садах, парках и пригородных песках в разных регионах Сибири (от Тюменской области до Забайкальского края включительно), а также сведения из литературы. На сайте приведены описания мин, морфологические и фенологические характеристики минирующих насекомых, названия кормовых растений, сведения об ареале и вредоносности насекомых. В большинстве случаев описания проиллюстрированы оригинальным фотоматериалом.

Прежде чем начать пользоваться ресурсом, рекомендуется прочесть раздел «Введение». Здесь представлены основные сведения о минирующих насекомых и типы характерных мин, оставляемых на листьях растений представителями разных отрядов. В разделе «Растения» приводится список родов растений, на которых развиваются минеры в Сибири. Для каждого рода растения в алфавитном порядке приведен иллюстрированный список видов минирующих насекомых со ссылками на подготовленный по каждому представителю очерк. Зная род растения, на котором обнаружена мина насекомого, по иллюстрациям и описаниям можно прийти до искомого таксона минера. Если известен вид минера, получить информацию о нем можно прямо в разделе «Минеры», минуя раздел «Растения». Раздел «Минеры» содержит алфавитный список видов минирующих насекомых со ссылками на соответствующие видовые очерки. В разделе «Литература» приводится список проанализированных отечественных и зарубежных источников (включая электронные научные ресурсы).

Многие насекомые, видовые названия которых приведены на сайте, – обычные для Сибири виды. Их определение велось по совокупности признаков: морфологии мин, личинок, куколок и имаго. В некоторых случаях использовался ДНК-баркоддинг. Минеры, которых не удалось определить до вида, указаны с приставкой sp. В очерках о них дополнительно приведена информация о близкородственных видах, обитающих в Палеарктике.

Это первый электронный ресурс по минирующим насекомым в России, и мы продолжаем работы над его наполнением и обновлением. Будем рады получить ваши комментарии!

Электронный ресурс рекомендован широкому кругу пользователей: исследователям, преподавателям, студентам и всем, кто интересуется энтомологией. Надеемся, что он окажется полезным для решения научных и образовательных задач.

Создатель сайта

Copyright © Кириченко Наталья Ивановна, 2011-2020.
Все материалы данного сайта являются объектами авторского права.
При использовании материалов данного сайта ссылка на источник обязательна. Кириченко Н.И. (год)
Минирующие насекомые на древесных растениях в Сибири. Электронный ресурс. <http://leafminerssiberia.ru/>

Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Сибирский федеральный университет

СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
SIBERIA FEDERAL UNIVERSITY

Рисунок 5.15. Интерфейс электронного аннотированного каталога по минирующим насекомым Сибири. Меню содержит 8 разделов: «Главная», «Новости», «Введение», «Растения», «Минеры», «Литература», «Контакты», «Карта сайта» с информацией по каждому разделу. Наполнение и функции каждого раздела рассмотрены в разделе 2.6.3 (Кириченко, 2020)

Каталог работает по принципу справочника-определителя: обеспечивает быстрый поиск таксонов минирующих насекомых по их трофическим связям и типам листовых повреждений в Сибири (Кириченко, 2020). Блок-схема устройства электронного каталога и принцип его работы описаны в главе 2 (см. раздел 2.6.3).

Каталог проиллюстрирован оригинальным фотоматериалом – это более 1000 макроснимков мин, личинок и куколок, сделанных в природе и при микроскопировании в лаборатории. Общий объем сайта составляет 334 мегабайта графической информации и около 62 авторских листов текстовой информации. Каталог обновляется на регулярной основе (появляются уточненные данные об ареалах, новых кормовых растениях, вредоносности минеров и т. д.).

Все содержимое каталога можно условно разбить на две части – общую и специальную. Общая часть каталога содержит 15 обзорных разделов, анализирующих фауну минирующих насекомых Сибири (видовой состав разных семейств и отрядов) (раздел 1), кормовые связи (раздел 2), различные диагностические характеристики мин (разделы 3–10), морфологические особенности гусениц и куколок минирующих насекомых (разделы 11–12), хозяйственное значение видов (раздел 13), историю изучения минирующих насекомых в России (раздел 14). В последнем разделе обобщены методические приемы, включая оригинальные наработки по изучению минирующих насекомых – их поиску в природе и сбору, микроскопированию, макросъемке, выращиванию минеров, фиксации, хранению как самих насекомых, так и листьев с их повреждениями (минами), имеющими диагностическую ценность, каталогизации коллекционного материала.

В специальном разделе приведен фаунистический список минеров с видовыми очерками по каждому представителю. Для каждого вида насекомого составлены иллюстрированные видовые очерки (Рисунок 5.16). В них приведены таксономия, диагноз мин, характерные особенности личинок и куколок, фенология, кормовые растения, современный ареал вида (последний указан в сравнительном аспекте – для Сибири, ЕЧР и стран Европы), сведения о вреде и инвазиях. В отдельной вкладке представлен список кормовых растений.

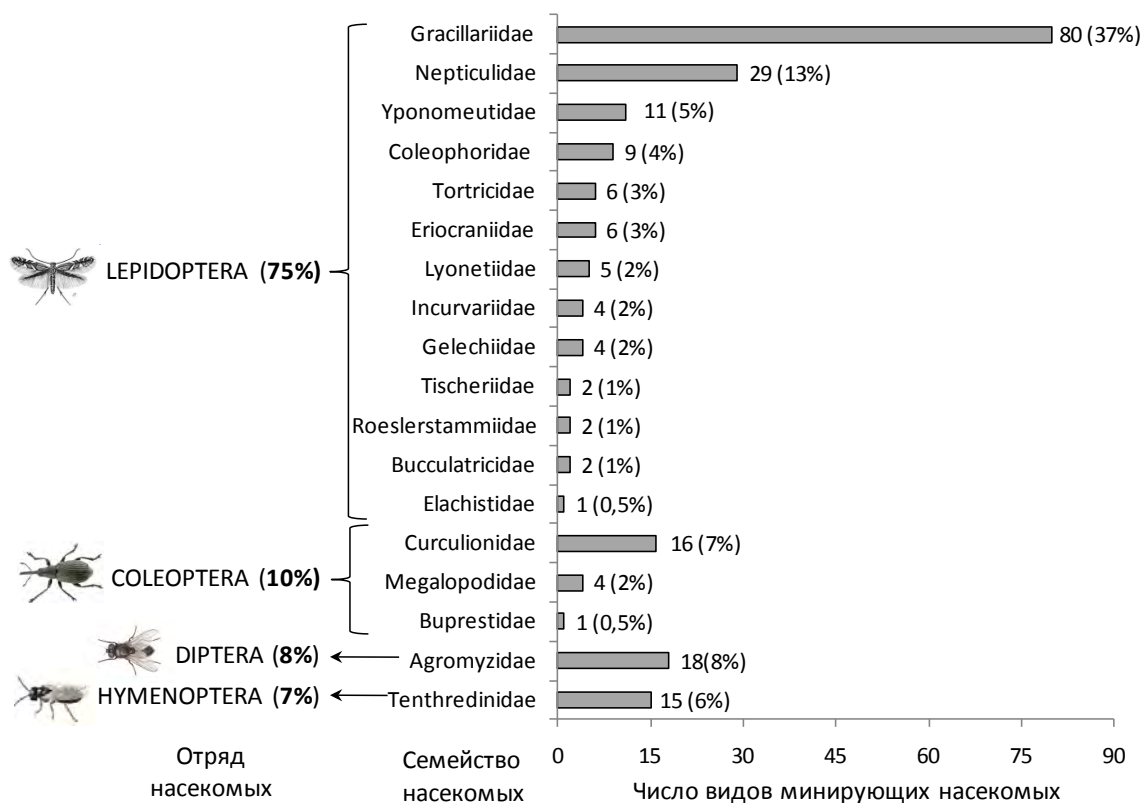


Рисунок 5.17. Таксономический состав фауны минирующих насекомых Сибири. Напротив каждого столбца указано число видов данного семейства насекомых и их доля от всего числа видов минирующих насекомых в сибирской фауне (%). Рядом с отрядами насекомых указана доля их видов в сибирской фауне (%) (построено по: Кириченко, 2020)

Наибольшее видовое разнообразие минеров отмечено среди чешуекрылых – 161 из 215 видов (т. е. 75 % всех минирующих насекомых Сибири), за которыми следуют минирующие жуки – 21 вид (10 %), мухи – 18 видов (8 %) и пилильщики – 15 видов (7 %) (Рисунок 5.17). Доля грацилляриид среди всех видов минеров в Сибири и представленных в электронном каталоге составляет 37%. Их доля только среди минирующих представителей Lepidoptera равна 50%. Таким образом, в Сибири каждый третий вид минирующих насекомых и каждый второй вид минирующих чешуекрылых – представитель семейства Gracillariidae.

Значительное видовое богатство минирующих представителей Lepidoptera в Сибири и, в частности, грацилляриид – ожидаемый результат. В мировой фауне известно чуть более 10 тысяч видов минирующих насекомых из 51 семейства и четырех отрядов (Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera) (Connor, Tavener, 1997). Среди них более половины видов – это представители Lepidoptera;

минирующий образ жизни известен у представителей 34 семейств данного отряда (Hering, 1951; Powell, 1997; Ellis, 2019). В Европе, где фауна минирующих насекомых является наиболее хорошо изученной в мире, грациллярииды – лидирующее семейство по числу видов (Ellis, 2019; J. De Prins, W. De Prins, 2019).

В Сибири минирующие моли, жуки, пилильщики и мухи, чьи личинки на протяжении своего жизненного цикла или его части ведут минирующий образ жизни, известны на растениях 35 родов и 23 семейств (19 семейств из отдела покрытосеменных и 4 семейства из отдела голосеменных) (Рисунок 5.18).

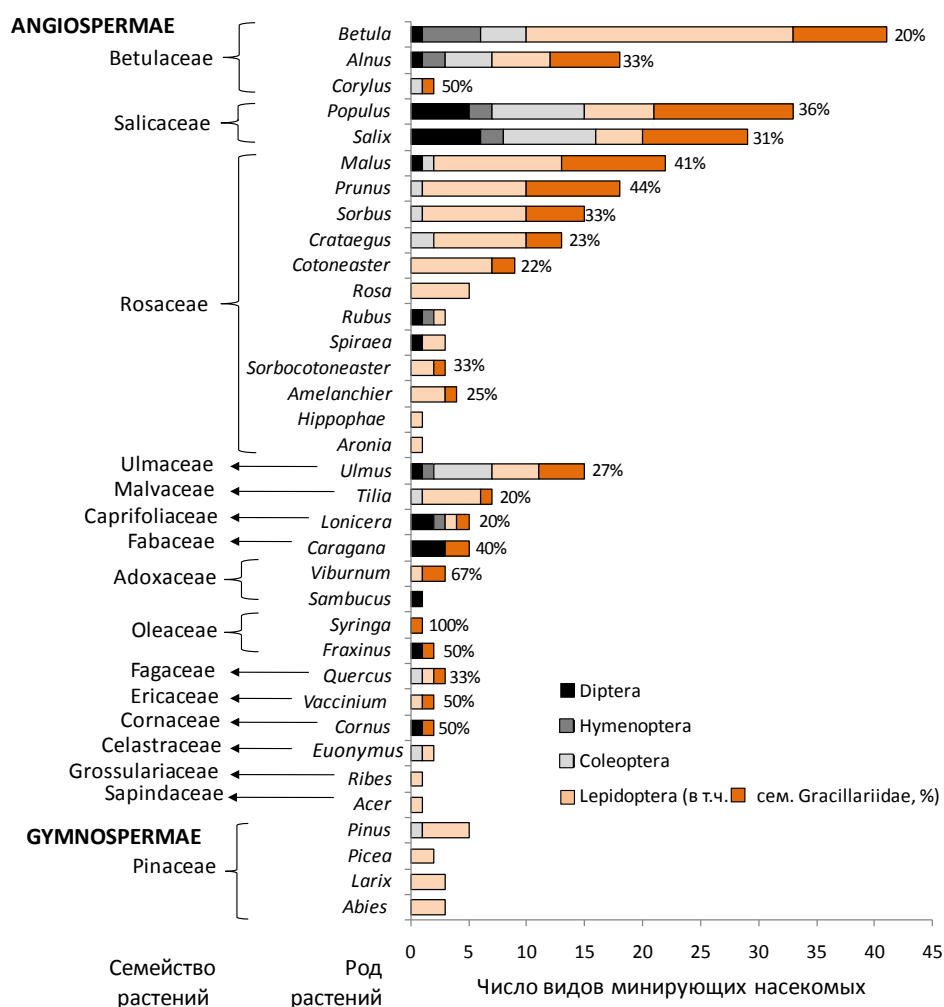


Рисунок 5.18. Таксономическое разнообразие минирующих насекомых, связанных с древесными растениями в Сибири. В столбцах для каждого трофического комплекса указано число видов минеров из разных отрядов; в отряде Lepidoptera отмечено участие представителей семейства Gracillariidae. Доля последних (%) от всего числа видов указана около соответствующих столбцов. Учитывая, что одни и те же виды насекомых способны развиваться на растениях разных родов, суммарное число видов на графике превышает число видов (215), известных в Сибири (построено по данным: Кириченко, 2020)

На покрытосеменных древесных растениях отмечены минеры из всех четырех отрядов, на голосеменных – только из отрядов Lepidoptera и Coleoptera (Рисунок 5.18). Среди минеров голосеменных известны молевидные *Archips oporana* (Linnaeus), *Epinotia fraternana* (Haworth), *E. pygmaeana* (Hübner) (Tortricidae), *Cedestis gysseleniella* Zeller, *Ocnerostoma friesei transbaicalensis* Pozmogowa (Yponomeutidae), *Exoteleia dodecella* (Linnaeus) (Gelechiidae), *Coleophora sibiricella* Falkovitsh, *C. dahurica* Falkovitsh (Coleophoridae) и долгоносик *Brachonyx pineti* (Paykull) (Coleoptera: Curculionidae) (Кириченко, 2020). Некоторые из них, в частности, моли – минер Фризе *Ocnerostoma friesei transbaicalensis* и листовенничная чехлоножка *Coleophora sibiricella* – известны в Сибири своими массовыми вспышками размножения на сосне и лиственнице соответственно (Позмогова, 1969, 1971; Фалькович, 1964; Баранчиков, 1986; Ермолаев, 2009).

Наибольшее число видов минирующих насекомых развивается в Сибири на березах *Betula* (41 вид), тополях *Populus* (33 вида) и ивах *Salix* (29 видов), наименьшее – на кленах *Acer*, бузине *Sambucus*, сирени *Syringa*, смородине *Ribes*, аронии *Aronia* и облепихе *Hippophae* (по 1 виду минеров в каждом случае) (Рисунок 5.18). Если учитывать трофические комплексы грацилляриид на уровне семейств растений, тройку лидеров по числу видов минеров составляют семейства Betulaceae (54 вида, или 25 % всех видов минирующих насекомых в Сибири), Rosaceae (52 вида, или 24 %) и Salicaceae (45 видов, или 21 %). Таким образом, 70 % видов минирующих насекомых в Сибири имеют трофические связи с растениями исключительно этих 3 семейств.

Сочетание выверенного, тщательно проанализированного и систематизированного материала и возможности диагностики минеров по их характерным повреждениям открывает большие перспективы использования разработанного электронного каталога минирующих насекомых Сибири для решения различных научных и образовательных задач.

5.7. Заключение

В АЧР из 173 видов грацилляриид трофические связи известны для 166 видов (96 %). Из них с древесными растениями связаны 152 вида (92 %), прочие 14 видов (8 %) осваивают исключительно травянистые растения. В Сибири и на РДВ вместе взятых грациллярииды заселяют древесные растения из 43 родов (из 17 семейств и 12 порядков) и травянистые растения из 17 родов (из 7 семейств и 7 порядков). В совокупности 22 трофических ассоциации грацилляриид с древесными растениями в Сибири и на РДВ являются новыми для науки. В 48 % всех новых трофических ассоциаций новыми растениями-хозяевами для местных видов грацилляриид выступают чужеродные виды древесных растений (в Сибири – растения-интродуценты из Восточной Азии и Северной Америки, на РДВ – из Северной Америки). Учитывая ранее известные и недавно описанные трофические ассоциации грацилляриид, можно заключить, что в Сибири и на РДВ молями этого семейства освоено около 2/3 всех родов древесных растений, представители которых имеют распространение в АЧР.

Анализ специализации отдельных трофических комплексов минирующих грацилляриид, связанных с наиболее распространенными на территории АЧР растениями семейств *Betulaceae*, *Salicaceae* и *Rosaceae*, указывает на тенденцию к расширению трофических связей грацилляриид в Сибири на *Rosaceae* в отличие от РДВ. Такие различия на уровне макрорегионов объясняются спецификой комплексов видов грацилляриид, имеющих разный характер коэволюционных связей в системе кормовое растение – насекомое.

Разнообразие семейств древесных растений, служащих трофической базой для грацилляриид, может являться предиктором видового разнообразия молей-пестрянок. Наиболее богатые по видовому разнообразию семейства древесных растений служат кормом для большего числа видов молей в сравнении с семействами, в которых видовое разнообразие растений незначительное.

В фауне грацилляриид Сибири выявлено 15 видов (19 % от всего числа видов в макрорегионе), способных к массовым размножениям и нанесению заметного вреда преимущественно древесным растениям. За последнее десятилетие подъемы численности с сильной (50–75 % листьев с повреждениями) и практически сплошной (> 75 %) степенью повреждения листьев растений были

отмечены для 9 видов грацилляриид, среди которых 6 видов – вредители тополей. Грациллярииды проявляют тенденцию к массовым размножениям в искусственных экосистемах (насаждениях населенных пунктов, парках, арборетумах, ботанических садах, лесопитомниках). Соотношение случаев повышения численности в искусственных и естественных экосистемах – 8:2. Инвазионные виды грацилляриид, проникшие в Сибирь, способны массово размножаться и вредить растениям как местным, так и чужеродным также преимущественно в урбоэкосистемах.

На основе данных по трофическим связям разработан электронный аннотированный каталог минирующих насекомых, населяющих древесные растения в Сибири (<http://leafminerssiberia.ru/>). Он содержит очерки о 215 видах минирующих насекомых из 4 отрядов (более трети из которых – представители семейства Gracillariidae) с описанием диагностических характеристик мин, морфологии личинок и куколок, фенологии, со списками кормовых растений, сведениями о современном ареале и о вредоносности и инвазионности минирующих насекомых. Разработанный электронный ресурс совмещает функции регулярно обновляемого справочника и определителя и позволяет осуществлять поиск таксонов минирующих насекомых для их предварительной диагностики по повреждениям и трофическим связям в Сибири, тем самым обеспечивая уникальную интерактивную платформу для решения различных практических, научных и образовательных задач.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко и др., 2009а; Кириченко, 2013, 2020; Аникин и др., 2016; Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а; Kirichenko et al., 2017а, 2019а; Akulov et al., 2019.

ГЛАВА 6. Закономерности освоения интродуцированных древесных растений комплексом местных минирующих насекомых (на примере исследований в ботанических садах и дендрариях)

6.1. Введение

Знания о закономерностях освоения чужеродных растений аборигенными членистоногими важны для понимания инвазионной экологии растительоядных насекомых – в частности, понимания, что движет организмами, обладающими определенными экологическими свойствами, при колонизации новых кормовых объектов.

Расширению трофических взаимодействий и переходу местных насекомых на новые, интродуцированные виды древесных растений могут способствовать различные факторы (Carpenter, Cappuccino, 2005; Dalin, Björkman, 2006). В главе протестированы некоторые гипотезы, объясняющие специфику колонизации новых кормовых объектов (древесных растений-интродуцентов) насекомыми-филлофагами, и исследован ряд факторов, которые могут играть значимую роль при расширении кормовых связей минирующих насекомых, среди которых: трофическая специализация минеров, таксономическое родство древесных растений-интродуцентов с местной арборифлорой, регион происхождения растений-интродуцентов, давность интродукции растений и частота их использования в посадках.

Исследованиями был охвачен широкий спектр минирующих насекомых¹¹ (Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera и Diptera), что объяснялось необходимостью понимания трофической экологии всей экологической группы. На первом этапе в анализ были вовлечены также открытоживущие насекомые, в частности, для сравнительной оценки интенсивности освоения несвойственных кормовых ресурсов разными экологическими группами аборигенных насекомых.

Исследования проводились на базе ботанических садов и дендрариев в разных регионах (Европа vs. Азия) для проверки общих закономерностей освоения чужеродных растений местной фауной. Работа выполнена на спектре древесных растений (интродуцированных и местных), представленных 150 видами

¹¹Доля грацилляриид в учетах составляла 45 %.

из 43 родов и 21 семейства и произрастающих в дендрариях и ботанических садах Сибири (в первую очередь в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, который выступал основной платформой для исследований).

Проверка гипотез колонизации новых кормовых объектов проводилась в парах близкородственных растений (из одного ботанического рода), в которых один вид являлся местным (аборигенным), второй – интродуцентом из Азии, Европы или Северной Америки. В таких экспериментальных парах оценивалась степень освоения листьев растений минирующими насекомыми и/или видовое богатство минеров для понимания воздействия тех или иных факторов на характер освоения аборигенными видами насекомых чужеродных древесных растений.

6.2. Интенсивность освоения интродуцированных древесных растений местными скрыто- и открытоживущими насекомыми-филлофагами

Оценку интенсивности освоения новых кормовых объектов (древесных растений-интродуцентов) местными филлофагами проводили на 2 экологических группах – скрытоживущих (минирующих) и открытоживущих (грызущих) насекомых. На примере этих групп насекомых и модельных пар близкородственных древесных растений интродуцент – абориген, произрастающих в ботанических садах Евразии, тестировали гипотезу ухода из-под пресса естественных врагов (Enemy Release Hypothesis, ERH) (Keane, Crawley, 2002). Она объясняет успешность чужеродных организмов (в данном случае – растений-интродуцентов) в новой для них среде отсутствием или низким прессом их привычных естественных врагов (насекомых-филлофагов), от которых растения «освобождаются» при интродукции в новый регион (Keane, Crawley, 2002; Mlynarek, 2015). В контексте работы предполагалось, что растения-интродуценты в меньшей степени подвержены атакам местных минеров (трофически более специализированных) в сравнении с листогрызущими насекомыми, среди которых чаще встречаются виды-полифаги, способные проявлять значительную трофическую пластичность.

Вовлечение в работу дендрариев и ботанических садов Азии (6 дендрариев и ботанических садов в Сибири и на РДВ) и Европы (2 ботанических сада

в Швейцарии) позволило провести оценку освоения растений во взаимодополняющем аспекте – когда в экспериментальных парах местным выступало растение, имеющее естественный ареал в Азии или Европе (Kirichenko et al., 2013).

В исследованных ботанических садах и дендрариях минирующие насекомые в целом заселяли интродуцированные древесные растения менее интенсивно, чем местные растения в близкородственных экспериментальных парах, о чем свидетельствует анализ данных из всех регионов (коэффициент Фишера $F_{1,142} = 55.85$, $p < 0,001$), проведенный с применением обобщенной линейной модели (GLM – generalized linear model).

Схожий результат получен при анализе данных отдельно для каждого исследованного региона или страны (Швейцария: $F_{1,73} = 37,33$, $p < 0,001$; Сибирь: $F_{1,41} = 23,14$, $p < 0,001$; Дальний Восток России: $F_{1,33} = 6,21$, $p = 0,02$) с применением той же модели (Рисунок 6.1А–В).

Напротив, уровень дефолиации открытоживущими листогрызущими насекомыми интродуцированных растений не отличался от такового местных растений ни при анализе данных из всех регионов вместе, ни при анализе данных для отдельного региона или страны (во всех случаях $p > 0,9$) (Рисунок 6.1Г–Д).

Низкая заселенность листьев древесных растений-интродуцентов минирующими насекомыми указывает на то, что в новых регионах такие растения испытывают значительно меньший пресс со стороны членистоногих в сравнении с тем, какому подвергаются их близкородственные аборигенные растения. Интродукция растений в новый для них регион ведет к освобождению от естественных врагов (которые остаются на родине растения) – в новом регионе у растений-интродуцентов нет истории сосуществования с местной энтомофауной.

При интродукции чужеродные древесные растения освобождаются от своих привычных врагов, и гипотеза ERH в этом случае объясняет их малую заселенность местными членистоногими в новой среде. Однако это справедливо в отношении минирующих насекомых, но не распространяется на листогрызущих насекомых, которые в сходной степени осваивали и местные растения, и растения-интродуценты (Рисунок 6.1А–В vs. Рисунок 6.1Г–Д).

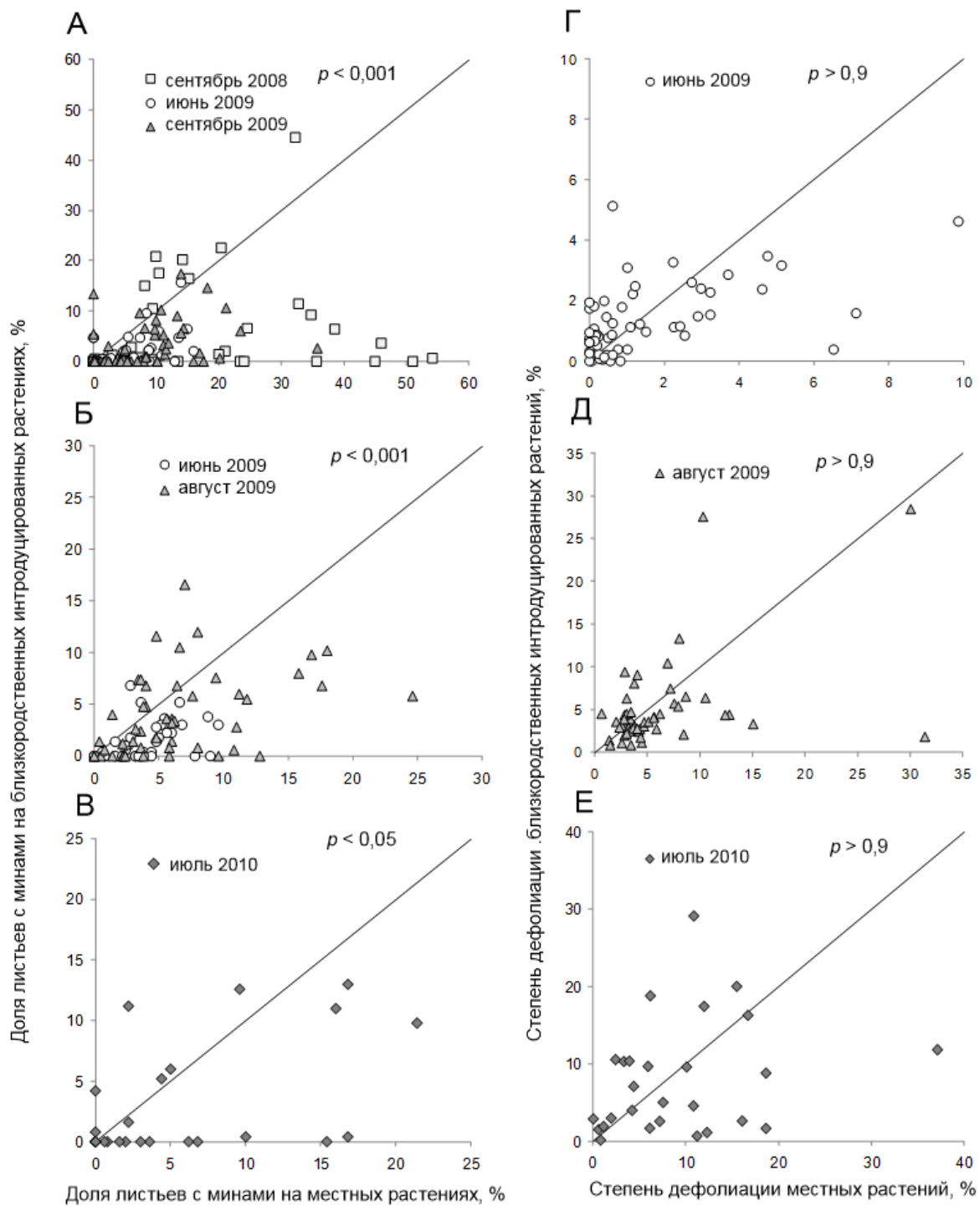


Рисунок 6.1. Заселение листьев минирующими насекомыми (% листьев с минами) (А–В) и степень дефолиации листогрызущими насекомыми (%) (Г–Е) в парах близкородственных древесных растений интродуцент – абориген в Швейцарии (А, Г), Сибири (Б, Д) и на Дальнем Востоке России (В, Е). Каждая точка представляет одну пару растений. Точки ниже биссектрисы указывают на более выраженную степень повреждения местных растений, выше биссектрисы – растений-интродуцентов в модельных парах абориген – интродуцент. Статистические сравнения выполнены с применением обобщенной линейной модели (GLM) (по: Kirichenko et al., 2013)

Различия в повреждении растений в экспериментальных парах абориген – интродуцент минерами и листогрызами, по всей видимости, связаны с широтой трофической специализации насекомых этих двух экологических групп. На примере трофических связей грацилляриид с древесными растениями в азиатской части России было показано, что минирующие моли – высокоспециализированная группа минирующих насекомых (см. главу 5). Минирующие насекомые в целом (включая минирующих жуков, пилильщиков и мух) характеризуются более высокой степенью трофической специализации, чем открытоживущие листогрызущие виды членистоногих (Mattson et al., 1988).

Низкую повреждаемость чужеродных растений в новой для них среде связывают с отсутствием здесь видов, которые могли бы успешно на таких растениях развиваться (Wolfe 2002; Sugiura 2010; Cripps et al. 2010; Lombardero et al. 2012; Meijer et al., 2015). Вместе с тем другие авторы, наоборот, указывают на то, что гипотеза ERH для отдельных систем «чужеродное растение – аборигенное насекомое» не работает (Agrawal, Kotanen 2003; Colautti et al., 2004; Morrison, Nau, 2011). Во втором случае в работах, как правило, рассматривались открытоживущие насекомые-филлофаги, что могло объяснять (равно как и в случае с листогрызущими в наших исследованиях) полученные негативные результаты (Kirichenko et al., 2013).

Следует понимать, что уход из-под пресса естественных врагов является лишь некой предпосылкой объяснения причин успешности чужеродных организмов в регионах интродукции (Keane, Crawley 2002). Отсутствие естественных врагов не всегда влияет на успешность обоснования организмов в новой для них среде – на их развитие, распространение, конкурентоспособность и, в конечном итоге, на их инвазионность (Vilà et al., 2005; Liu et al., 2007; Cripps et al., 2010). Для понимания и оценки таких эффектов требуется проведение исследований в системе чужеродное растение – аборигенное насекомое в динамике, а также познание истории таких взаимодействий в случаях, когда чужеродный организм не оказывает воздействия в новой для него среде или, наоборот, когда он становится инвазивным. Хотя проведенные в азиатской части России и Швейцарии исследования не позволяют рассмотреть ERH через призму успешности и инвазионности чужеродных организмов, они явно свидетельствуют

о том, что неместные древесные растения частично освобождаются от своих естественных врагов при интродукции в новый регион, а также что степень такого «освобождения» зависит от степени трофической специализации различных экологических групп аборигенных членистоногих в регионе интродукции растения.

6.3 Освоение интродуцированных древесных растений местными минирующими насекомыми с разной степенью трофической специализации

На примере коллекции древесных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск) и дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск) в модельных парах близкородственных растений (интродуцент – абориген) проведена оценка освоения интродуцированных и близкородственных представителей сибирской арборифлоры минирующими насекомыми, имеющими разную широту трофической специализации. Проверялась гипотеза о том, что узкоспециализированные минирующие насекомые осваивают растения-интродуценты хуже, чем близкородственных представителей сибирской арборифлоры, тогда как многоядные виды (полифаги) в связи с их значительной трофической пластичностью осваивают такие растения в схожей степени.

Минирующие насекомые-монофаги (повреждают один или несколько видов растений одного рода) заселяли интродуцированные древесные растения в модельных парах интродуцент – абориген хуже, чем близкородственные местные виды растений в Сибири (Рисунок 6.2А). Подобная тенденция сохранялась у олигофагов (повреждают растения нескольких родов из одного семейства) и видов-полифагов (Рисунок 6.2Б, В).

Полученные результаты иллюстрируют сходные реакции минирующих насекомых, имеющих разную степень трофической специализации, на интродуцированные растения. Минирующие насекомые моно- и олигофаги в силу своей узкой трофической приуроченности отдают предпочтение привычным кормовым объектам – местным древесным растениям. Лишь представители отдельных родов минеров переключаются на растения-

интродуценты, филогенетически близкие их привычным растениям-хозяевам (роды минеров указаны выше биссектрисы на Рисунке 6.2).

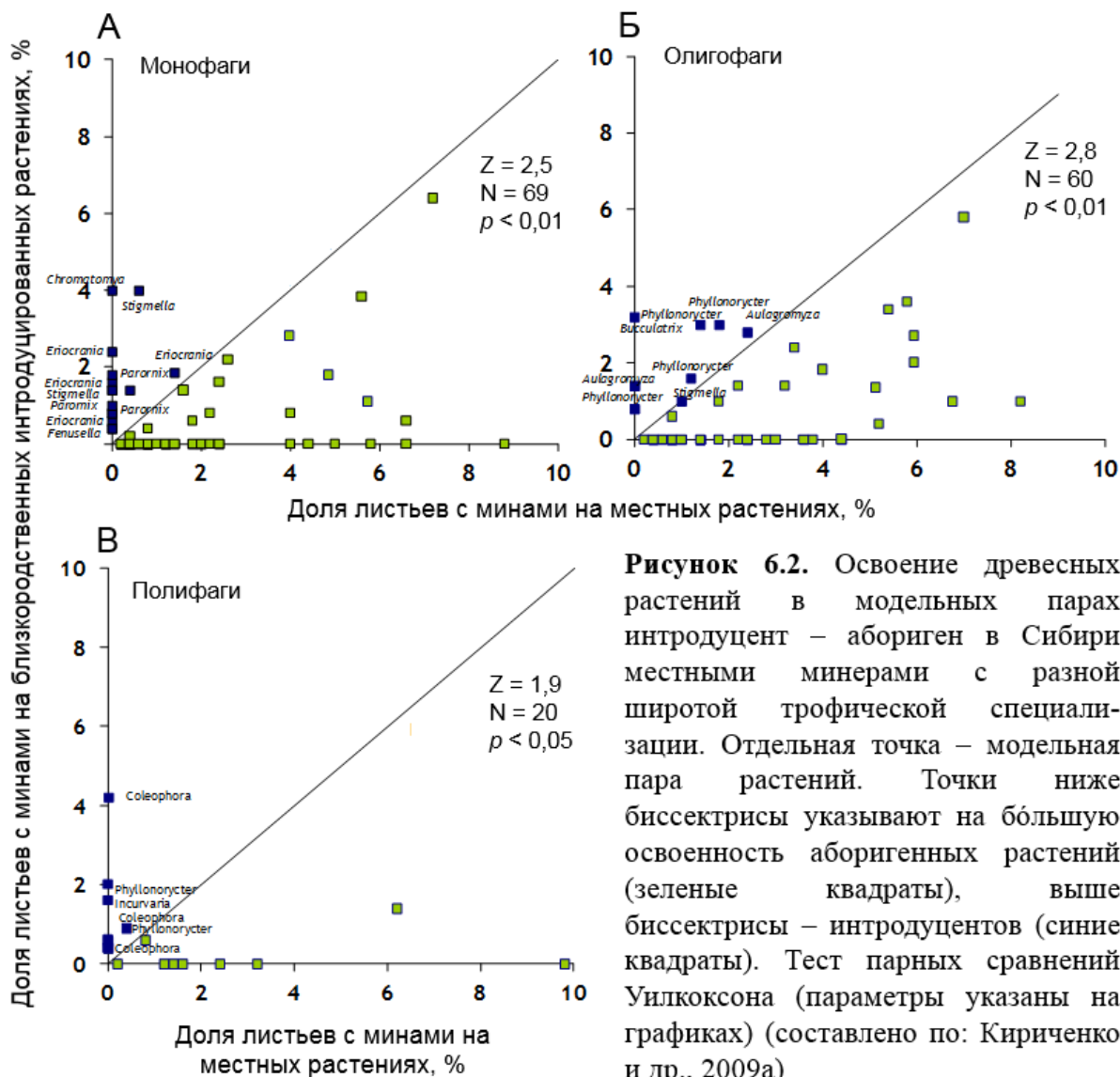


Рисунок 6.2. Освоение древесных растений в модельных парах интродуцент – абориген в Сибири местными минерами с разной широтой трофической специализации. Отдельная точка – модельная пара растений. Точки ниже биссектрисы указывают на большую освоённость аборигенных растений (зеленые квадраты), выше биссектрисы – интродуцентов (синие квадраты). Тест парных сравнений Уилкоксона (параметры указаны на графиках) (составлено по: Кириченко и др., 2009а)

Схожим образом отреагировали на растения-интродуценты полифаги – они также отдавали большее предпочтение их привычным растениям-хозяевам в модельных парах интродуцент – абориген. Таким образом, предположение о том, что минеры-полифаги, обладающие способностью повреждать широкий круг растений, более охотно реагируют на наличие в их среде нового трофического ресурса, не подтвердилось. В отличие от первых 2 трофических групп – моно- и олигофагов, исследования на полифагах строились на небольшой выборке – для них было проанализировано всего 20 модельных пар растений (против 69 и 60 для первых двух случаев), что могло сказаться на результате. Увеличить

же выборку для данной группы не представлялось возможным, учитывая тот факт, что среди минирующих насекомых очень мало видов-полифагов в принципе (Hering, 1951), и в азиатской части России в том числе (Кириченко, 2020).

6.4. Роль филогенетического родства интродуцированных древесных растений с местной арборифлорой при их освоении минирующими насекомыми

На базе коллекций древесных растений ЦСБС СО РАН (Новосибирск) и ИЛ СО РАН (Красноярск) оценивалась роль филогенетического родства интродуцированных древесных растений с местной арборифлорой при освоении растений комплексом местных минирующих насекомых. Проверялась гипотеза о том, что растения-интродуценты, имеющие тесное родство с местными растениями (т. е. происходящие из одного ботанического рода), осваиваются большим спектром видов минирующих насекомых, чем экзотические растения-интродуценты (имеющие отдаленное филогенетическое родство или вовсе таксономически изолированные от древесных представителей местной флоры) (Connor et al., 1980). Родственные виды растений (происходящие из одного рода) имеют больше сходства по физическим, морфологическим и химическим свойствам и, следовательно, могут служить благоприятными кормовыми объектами для насекомых (Connor et al., 1980; Mech et al., 2019).

Исследования трофических связей минирующих насекомых с интродуцированными и местными древесными растениями из 117 видов 43 родов и 21 семейства в сибирских дендрариях показали, что в процессе колонизации минерами чужеродных древесных растений важную роль играет факт наличия родственных аборигенных видов растений в среде (Рисунок 6.3).

Древесные растения-интродуценты, имеющие в Сибири филогенетическое (таксономическое) родство с местными видами древесных растений на уровне рода, в целом служат кормовой базой для большего числа видов минирующих насекомых, чем чужеродные растения (имеющие в Сибири родственников только на более высоких таксономических рангах – на уровне семейств или порядков – или вовсе таксономически изолированные от местной арборифлоры) (Рисунок 6.3).

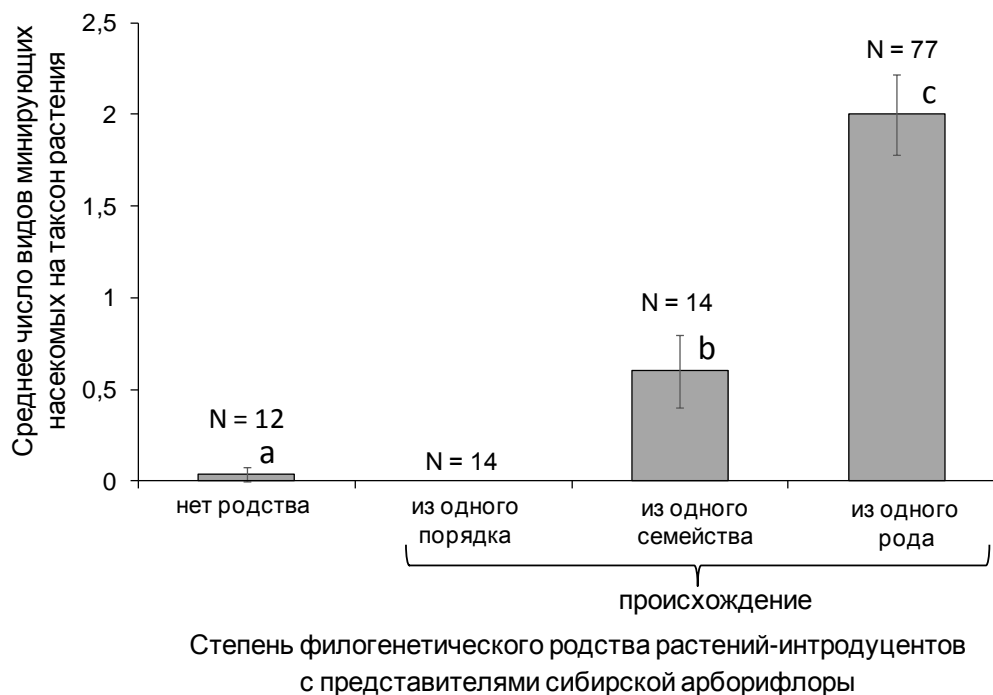


Рисунок 6.3. Среднее число видов минеров (в пересчете на вид растения \pm ошибка) на интродуцированных видах растений, имеющих ту или иную степень таксономического родства с местной арборифлорой, в сибирских дендрариях (ЦСБС, Новосибирск и ИЛ, Красноярск). N – число исследованных видов растений. Столбцы, отмеченные разными буквами, достоверно различаются (тест Манна – Уитни, $p < 0,01$) (составлено по: Kirichenko, Kenis, 2016)

С целью дальнейшего анализа данные по видовому разнообразию минеров анализировали отдельно для древесных растений разных категорий: 1) для растений-интродуцентов, не имеющих филогенетических связей с местными древесными растениями (на уровне рода или более высоких таксономических рангов) и 2) имеющих с ними связь на уровне рода. Для сравнения приведены данные по заселению минерами также местных древесных растений.

В первую группу вошли виды растений из 18 родов, интродуцированных в разное время в сибирские дендрарии и не имеющих здесь таксономически близких родственников на уровне рода: *Amelanchier*, *Amorpha*, *Aronia*, *Carpinus*, *Corylus*, *Elaeagnus*, *Physocarpus*, *Shepherdia*, *Symphoricarpos* или семейства: Araliaceae (*Eleutherococcus*), Fagaceae (*Quercus*), Juglandaceae (*Juglans*), Hydrangeaceae (*Philadelphus*), Oleaceae (*Fraxinus*), Sapindaceae (*Acer*). На растениях 15 родов, не имеющих родства с сибирской арборифлорой на уровне рода или семейства, минеров в 2 сибирских дендрариях отмечено не было (Рисунок 6.4А).

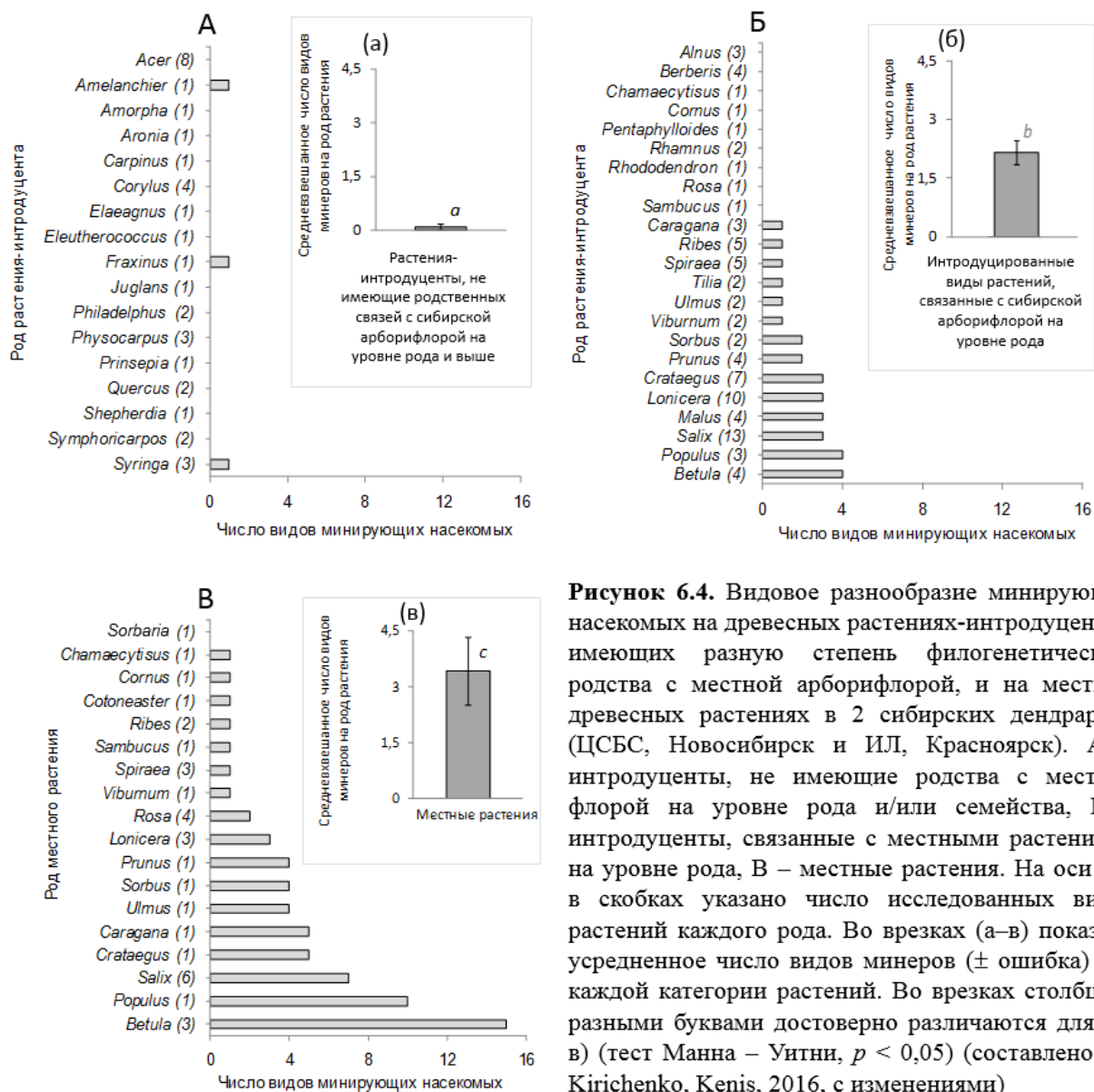


Рисунок 6.4. Видовое разнообразие минирующих насекомых на древесных растениях-интродуцентах, имеющих разную степень филогенетического родства с местной арборифлорой, и на местных древесных растениях в 2 сибирских дендрариях (ЦСБС, Новосибирск и ИЛ, Красноярск). А – интродуценты, не имеющие родства с местной флорой на уровне рода и/или семейства, Б – интродуценты, связанные с местными растениями на уровне рода, В – местные растения. На оси ОУ в скобках указано число исследованных видов растений каждого рода. Во врезках (а–в) показано усредненное число видов минеров (\pm ошибка) для каждой категории растений. Во врезках столбцы с разными буквами достоверно различаются для (а–в) (тест Манна – Уитни, $p < 0,05$) (составлено по: Kirichenko, Kenis, 2016, с изменениями)

В регионе исследования (Западная Сибирь), видимо, отсутствуют виды минеров, которым эти растения могли бы служить пригодным кормовым субстратом, тогда как в природном ареале многие из них повреждаются спектром минирующих насекомых. Например, лещина *Corylus* и граб *Carpinus* (Betulaceae), выходцы из Европы, не имеют среди представителей флоры Сибири родственных видов. В сибирских дендрариях они не повреждаются минерами, тогда как в Европе каждый из них служит кормовой базой для 25 видов минеров (Ellis, 2019). Дуб *Quercus* и клен *Acer* – растения из экзотических для Западной Сибири семейств (Fagaceae и Sapindaceae) – в Европе (естественном ареале некоторых

видов дубов и кленов) населяются в совокупности более чем 100 видами минеров, большинство из которых имеет узкую трофическую специализацию (Ellis, 2019).

В Сибири повреждения минирующих насекомых были обнаружены лишь на растениях 3 чужеродных родов: *Amelanchier* (Rosaceae), *Fraxinus* и *Syringa* (Oleaceae) (Рисунок 6.4А).

На листьях ирги *Amelanchier* (Rosaceae; естественный ареал растения – Северная Америка, Азия, Европа) в сибирских дендрариях регулярно встречались повреждения, оставленные местными видами молей – *Parornix anglicella*, *Phyllonorycter sorbi* (Gracillariidae) и *Bucculatrix bechsteinella* (Bechstein et Scharfenberg) (Bucculatricidae). Эти виды-олигофаги селятся на широком спектре растений семейства Rosaceae (Ellis, 2019). Неудивительно, что они смогли заселить и новое для них кормовое растение из сем. Rosaceae – иргу, перейдя на него с местных растений того же семейства – с боярышников и рябины.

Растения из родов *Fraxinus* и *Syringa*, интродуцированные в Сибирь и не имеющие родственных связей с местной арборифлорой даже на уровне семейства, выступают здесь кормовым ресурсом для сиреневой моли-пестрянки *Gracillaria syringella* – чужеродного вредоносного вида. Ранее нами рассматривалось предположение, что этот вид моли был занесен в Сибирь вместе со своим растением-хозяином (сиренью), широко используемым в озеленении (подробнее см. раздел 5.5).

Среди интродуцированных растений, относящихся к 23 родам и таксономически связанным с сибирской арборифлорой на уровне рода, минирующие насекомые были обнаружены только на растениях-интродуцентах из 14 родов (61 %) (Рисунок 6.4Б). На таких растениях отмечалось от 1 до 4 видов минирующих насекомых (Рисунок 6.4Б). Среди растений-интродуцентов, родственных сибирской арборифлоре, свободными от повреждений минирующих насекомых были растения из 9 родов (39 %): *Alnus*, *Berberis*, *Chamaecytisus*, *Cornus*, *Pentaphylloides*, *Rhamnus*, *Rhododendron*, *Rosa*, *Sambucus* (Рисунок 6.4Б) – европейские, восточноазиатские или североамериканские представители. На местных же представителях данных родов (кроме *Berberis*, *Pentaphylloides*, *Rhamnus*) минирующие насекомые в Сибири известны (Кириченко, 2020).

На местных древесных растениях из разных родов регистрировалось от 1 до 15 видов минирующих насекомых на род растения (Рисунок 6.4В). Если сравнивать средневзвешенные оценки видового богатства минирующих насекомых на растениях разных категорий, оно было значимо выше на местных растениях в сравнении с таковым на растениях прочих категорий (Рисунок 6.4а–в).

Дальнейшие сравнительные оценки, проведенные в парах близкородственных растений интродуцент – абориген, указывают на различия степени освоения и видового разнообразия минирующих насекомых на неместных и родственных местным видах растений.

На рисунке 6.5А приведена степень освоения растений минерами для каждой экспериментальной пары интродуцент – абориген с указанием номера пары и соответствующей расшифровкой в таблице 6.1. На рисунке 6.5Б даны усредненные оценки (\pm ошибка) для интродуцированных и близкородственных местных видов растений в Сибири. Минирующие насекомые заселяли интродуцированные древесные растения менее интенсивно, чем близкородственные виды растений сибирской арборифлоры (Рисунок 6.5А, Б).

В 40 из 48 проанализированных экспериментальных пар близкородственных растений интродуцент – абориген (Таблица 6.1) относительное освоение листьев минерами было выше на местных растениях, чем на растениях-интродуцентах из тех же таксономических родов (Рисунок 6.5А). Лишь в 9 экспериментальных парах растений минирующие насекомые значительно осваивали растения-интродуценты (Рисунок 6.5А; Таблица 6.1 – пары № 2, 10, 12, 21, 24, 25, 30, 44, 46). Таксономическое разнообразие минеров было также достоверно выше на местных видах растений в сравнении с растениями-интродуцентами из тех же родов (Рисунок 6.5Б, Г).

При учетах видового разнообразия минирующих растений в парах близкородственных растений на интродуцентах было выявлено 34 вида минеров из 4 отрядов против 64 видов минирующих насекомых на местных видах растений. На интродуцированных растениях преобладали представители Lepidoptera (73 % видов), равно как и на близкородственных местных видах растений, где доля видов чешуекрылых достигала 63 %.

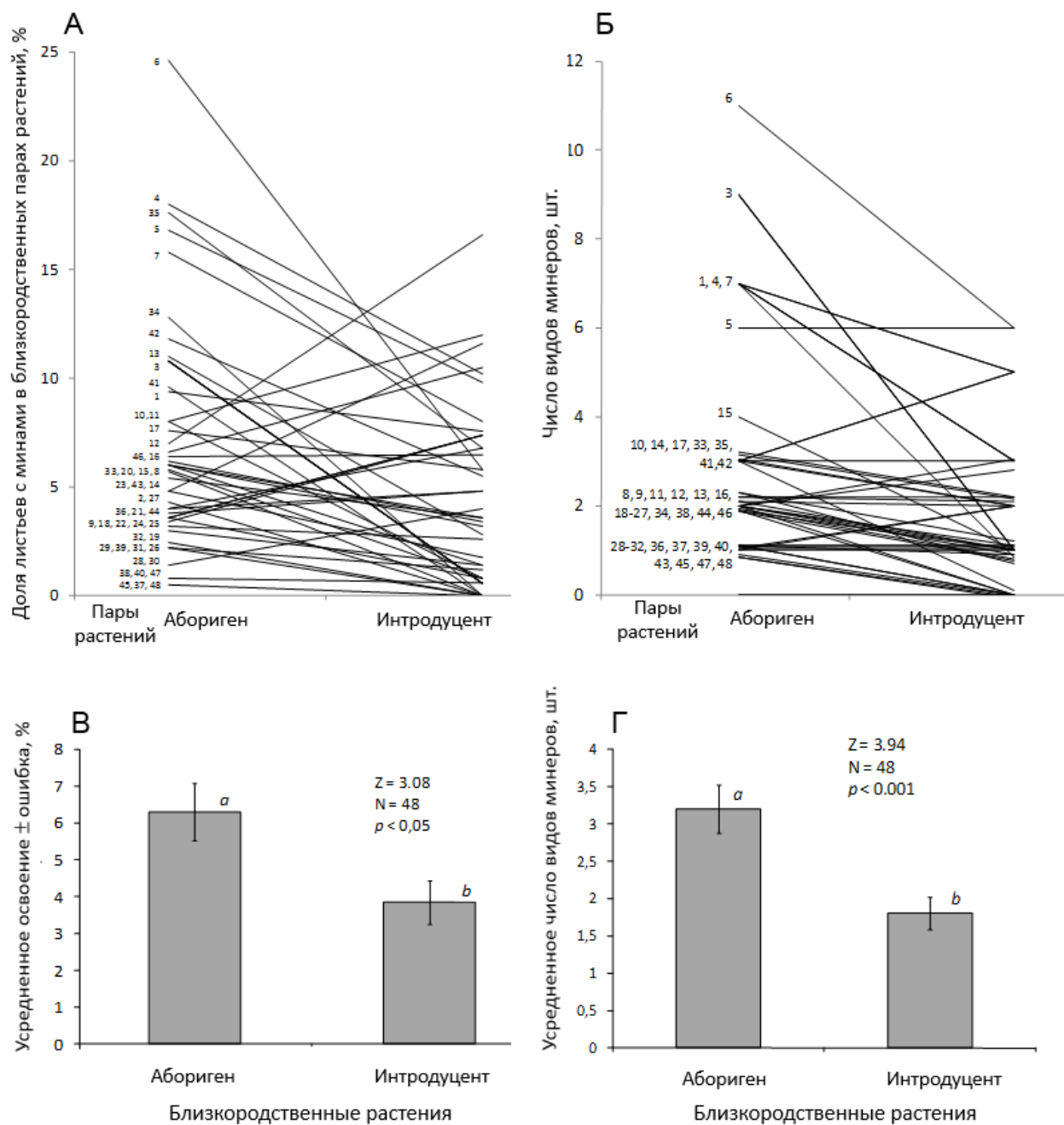


Рисунок 6.5. Освоение листьев (А, Б) и видовой состав (В, Г) минирующих насекомых в модельных парах близкородственных растений абориген – интродуцент в сибирских дендрариях. На рисунках А и Б каждая пара растений представлена усредненной линией с порядковым номером пары (расшифровку см. в Таблице 8.1). Каждая пара оценивалась в 3 повторностях, представленных разными индивидуумами растений в дендрарии. Рисунки В, Г – усредненная оценка освоения (В) и числа видов минеров (Г) в модельных парах растений; различия столбцов достоверны (тест Манна – Уитни, $p < 0,05$) (по: Kirichenko, Kenis, 2016, с изменениями)

Таблица 6.1. Экспериментальные пары* древесных растений, обследованные в сибирских дендрариях (по: Kirichenko, Kenis, 2016, с изменениями)

№	Род растения	Вид растения		Происхождение растения-интродуцента	Дендрарий
		абориген	интродуцент		
1	<i>Betula</i>	<i>B. pubescens</i>	<i>B. davurica</i>	Восточная Сибирь, Китай	ЦСБС
2		<i>B. pubescens</i>	<i>B. gmelinii</i>	Восточная Сибирь, Китай	ЦСБС
3		<i>B. pendula</i>	<i>B. microphylla</i>	Восточная Сибирь, Китай	ЦСБС
4		<i>B. pendula</i>	<i>B. ermanii</i>	Дальний Восток, Япония	ЦСБС
5		<i>B. pendula</i>	<i>B. occidentalis</i>	Северная Америка	ЦСБС
6		<i>B. pendula</i>	<i>B. papyrifera</i>	Северная Америка	ЦСБС
7		<i>B. pendula</i>	<i>B. papyrifera</i>	Северная Америка	ИЛ
8	<i>Caragana</i>	<i>C. arborescens</i>	<i>C. boisii</i>	Китай	ЦСБС
9	<i>Crataegus</i>	<i>C. chlorocarpa</i>	<i>C. maximowiczii</i>	Дальний Восток, Япония	ЦСБС
10		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. korolkowii</i>	Китай	ЦСБС
11		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. pinnatifida</i>	Восточная Азия	ЦСБС
12		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. chlorosarca</i>	Восточная Азия	ЦСБС
13		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. nigra</i>	Европа	ЦСБС
14		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. pinnatifida</i>	Китай	ИЛ
15		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. schroederii</i>	Дальний Восток	ИЛ
16		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. maximowiczii</i>	Дальний Восток, Япония	ИЛ
17		<i>C. sanguinea</i>	<i>C. chlorosarca</i>	Дальний Восток	ИЛ
18	<i>Lonicera</i>	<i>L. altaica</i>	<i>L. kamchatika</i>	Дальний Восток	ЦСБС
19		<i>L. edulis</i>	<i>L. maackii</i>	Дальний Восток, Китай	ЦСБС
20		<i>L. edulis</i>	<i>L. ruprechtiana</i>	Дальний Восток, Китай	ЦСБС
21		<i>L. altaica</i>	<i>L. tatarica</i>	Восточная Азия	ЦСБС
22		<i>L. edulis</i>	<i>L. pallasii</i>	Центральная Азия	ЦСБС
23		<i>L. altaica</i>	<i>L. chamissoi</i>	Дальний Восток, Япония	ЦСБС
24		<i>L. altaica</i>	<i>L. xylosteum</i>	Евразия	ЦСБС
25		<i>L. altaica</i>	<i>L. alpigena</i>	Европа	ЦСБС
26		<i>L. altaica</i>	<i>L. nigra</i>	Европа	ЦСБС
27		<i>L. edulis</i>	<i>L. caprifolium</i>	Европа	ЦСБС
28		<i>L. altaica</i>	<i>L. involucrata</i>	Северная Америка	ЦСБС
29	<i>L. altaica</i>	<i>L. caprifolium</i>	Европа	ИЛ	
30	<i>Malus</i>	<i>M. baccata</i>	<i>M. mandshurica</i>	Дальний Восток, Китай	ЦСБС
31		<i>M. baccata</i>	<i>M. sieversii</i>	Восточная и Центр. Азия	ЦСБС
32		<i>M. baccata</i>	<i>M. sylvestris</i>	Европа	ЦСБС
33	<i>Populus</i>	<i>P. nigra</i>	<i>P. alba</i>	Западная Сибирь, Европа	ИЛ
34	<i>Prunus</i>	<i>P. padus</i>	<i>P. maackii</i>	Дальний Восток, Китай	ЦСБС
35		<i>P. padus</i>	<i>P. virginiana</i>	Северная Америка	ЦСБС
36		<i>P. padus</i>	<i>P. maackii</i>	Восточная Азия	ИЛ
37	<i>Rosa</i>	<i>R. spinosissima</i>	<i>R. davurica</i>	Восточная Азия	ЦСБС
38		<i>R. acicularis</i>	<i>R. rugosa</i>	Восточная Азия, Китай	ЦСБС
39		<i>R. acicularis</i>	<i>R. woodsii</i>	Северная Америка	ЦСБС
40	<i>Tilia</i>	<i>T. sibirica</i>	<i>T. cordata</i>	Европа	ЦСБС
41	<i>Ulmus</i>	<i>U. pumila</i>	<i>U. japonica</i>	Япония	ЦСБС
42		<i>U. pumila</i>	<i>U. laevis</i>	Европа	ЦСБС
43		<i>U. pumila</i>	<i>U. laevis</i>	Европа	ИЛ
44	<i>Viburnum</i>	<i>V. opulus</i>	<i>V. sargentii</i>	Дальний Восток	ЦСБС
45		<i>V. opulus</i>	<i>V. cassinoides</i>	Северная Америка	ЦСБС
46		<i>V. opulus</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	ЦСБС
47		<i>V. opulus</i>	<i>V. sargentii</i>	Восточная Азия	ИЛ
48		<i>V. opulus</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	ИЛ

*В парах аборигенные растения одного вида всегда были представлены разными индивидуумами.

Проведенные исследования подтверждают предположение о том, что степень колонизации древесных растений-интродуцентов зависит от уровня их таксономического родства с местной арборифлорой. Наличие в среде аборигенных родственных видов является важным фактором, влияющим на освоение неместных растений комплексом аборигенных насекомых-фитофагов (Connor et al., 1980; Brändle, Brandl, 2001; Branco et al., 2015; Mech et al., 2019).

Местные насекомые с большей вероятностью переключаются на растения-интродуценты, имеющие родство с местными видами растений, чем на экзотические, таксономически изолированные виды растений (Mitter et al., 1991). Это было показано на разных группах насекомых-фитофагов в разных экспериментальных системах (Dalin, Björkman, 2006; Roques et al., 2006; Harvey et al., 2012; Burghardt, Tallamy, 2013; Grandez-Rios et al., 2015).

Листья таксономически родственных растений чаще всего характеризуются близкими физическими и биохимическими свойствами, имеющими решающее значение для фитофагов при расширении их трофических связей, в особенности тех, которые ведут скрытый образ жизни – живут и питаются в тканях листьев растений (Connor et al., 1980).

Среди чешуекрылых в учетах как на местных, так и на интродуцированных древесных растениях были наиболее представлены грациллярииды (45 % всех видов минеров) (Рисунок 6.6). В сумме 17 из 34 видов минирующих насекомых, найденных на растениях-интродуцентах, которые имели родственные связи с местной арборифлорой, были представлены грацилляриидами.

Даже в пределах рода филогенетические связи между неместными и местными видами растений могут играть роль при их освоении насекомыми-филлофагами. В Северной Америке при изучении повреждаемости дубов (*Quercus* spp.) комплексом минирующих насекомых было установлено, что интродуцированные виды дубов, имеющие большую степень филогенетического родства с аборигенным дубом, осваивались комплексом местных филлофагов интенсивнее, чем виды дубов с более отдаленным родством (Pearse, Hipp, 2009).

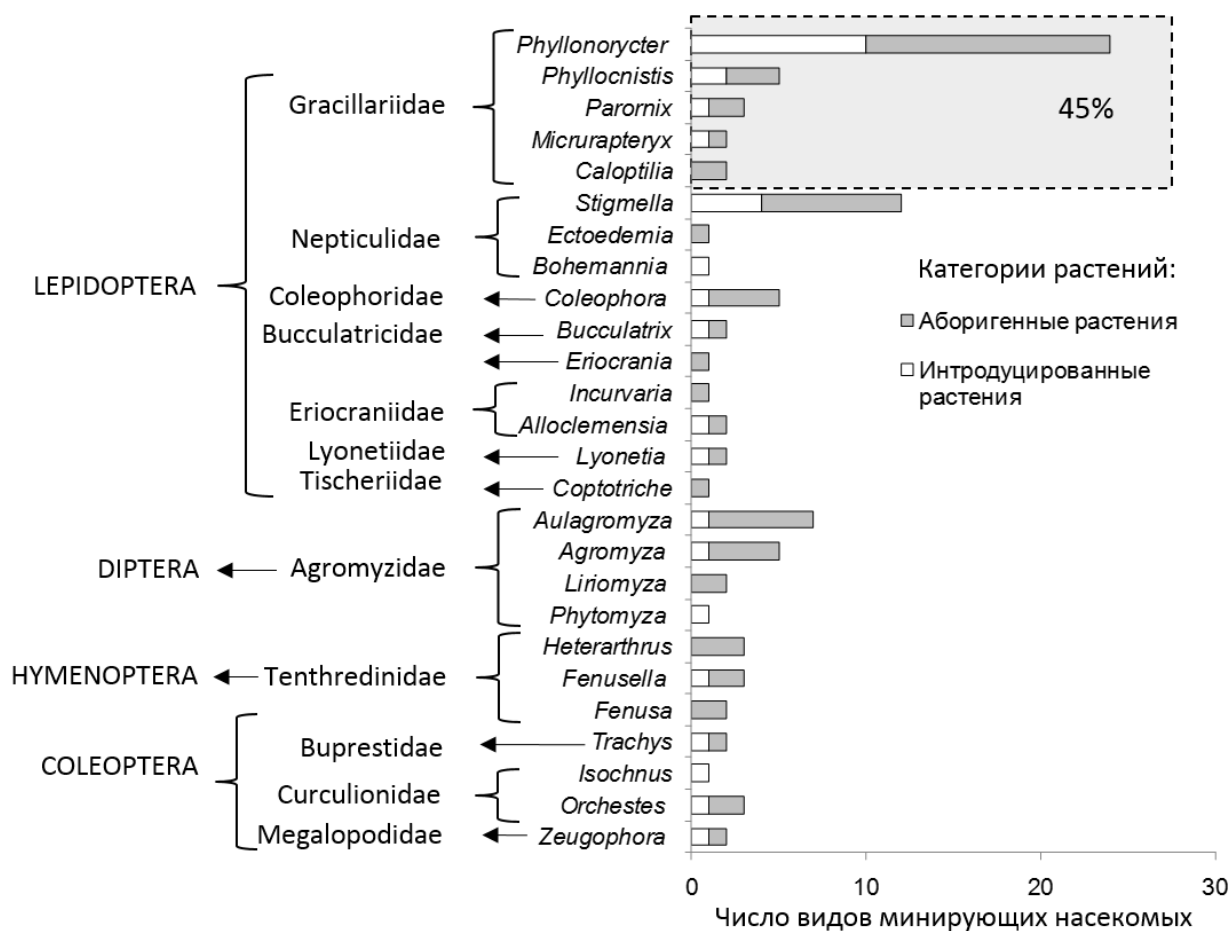


Рисунок 6.6. Таксономическое разнообразие минирующих насекомых на интродуцированных и близкородственных местных видах древесных растений в 2 сибирских дендрариях – Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск) и дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Исследованиями, обобщающими знания о трофических связях местных и инвазионных насекомых с растениями в 44 регионах мира – от небольших океанических островов до целых континентов, – было показано, что количество обосновавшихся в этих регионах инвазионных насекомых в основном обусловлено разнообразием растений, причем богатство как местных, так и неместных видов растений с разной степенью филогенетического родства является самым надежным предиктором инвазий насекомых (Liebhold et al., 2018).

6.5. Роль географического происхождения, давности интродукции и широты введения в культуру чужеродных древесных растений при их освоении местными минирующими насекомыми

На основе коллекции древесных растений ЦСБС (Новосибирск) проверялась гипотеза о том, что чужеродные растения, привнесенные в среду из соседних регионов, осваиваются минирующими насекомыми значительно больше, чем растения, происходящие из географически удаленных регионов. Предполагалось, что растения, ввезенные в Сибирь из Европы, заселяются здесь минирующими насекомыми в большей степени, чем выходцы из Восточной Азии и Северной Америки. Так, на примере грацилляриид нами было показано, что их видовой комплекс в Сибири имеет большую степень сходства с таковым Европы, чем с фауной минирующих грацилляриид Восточной Азии (в частности, РДВ и Японии) (см. раздел 4.6).

Во избежание повтора из расчетов была исключена контрольная группа – близкородственные местные виды растений, поскольку выше по тексту уже было показано, что они осваиваются минирующими насекомыми значительно больше, чем интродуцированные растения тех же родов в Сибири (см. раздел 6.2). Анализировались данные по освоению и видовому составу минирующих насекомых на интродуцированных древесных растениях, имеющих происхождение из Европы, Восточной Азии и Северной Америки.

Анализ данных с применением обобщенной линейной модели GLM, в которой фиксированным фактором являлся вид растения, случайным – регион происхождения, свидетельствует о том, что регион происхождения древесных растений-интродуцентов в целом не является существенным фактором, определяющим степень повреждения растений минирующими насекомыми (критерий Фишера $F_{2,115} = 0,73$; $p = 0,48$). Здесь и ниже с целью отображения результатов данные представлены на графике в виде столбцов (\pm ошибка) для регионов происхождения растений с попарным сравнением столбцов при помощи однофакторного анализа ANOVA с применением теста Тьюки для разного объема выборок (Рисунок 6.7А). С применением этой модели также не выявлено влияния происхождения растений-интродуцентов на видовой состав

населяющих их аборигенных минирующих насекомых ($F_{2,115} = 2,36$; $p = 0,10$). Результаты представлены на Рисунке 6.7Б.

Полученные результаты опровергают выдвинутую гипотезу о том, что растения, интродуцированные в среду из соседних регионов, осваиваются минерами в большей степени, чем растения-интродуценты, происходящие из географически удаленных регионов.

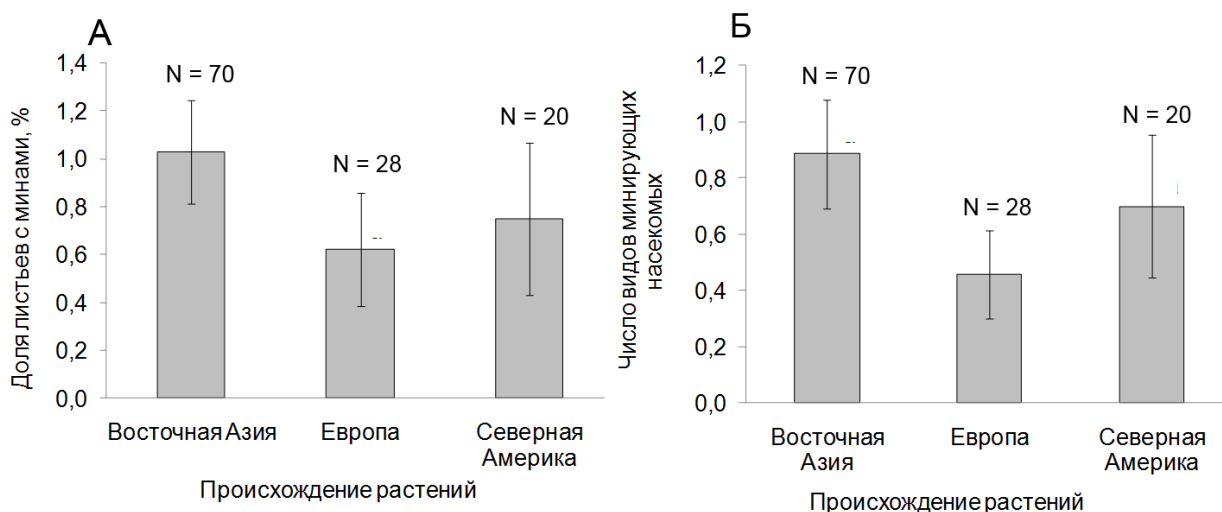


Рисунок 6.7. Освоение листьев (А) и таксономическое разнообразие минирующих насекомых (Б) на растениях, происходящих из разных географических регионов. Над столбцами указаны выборки (N). Столбцы достоверно не различаются (тест Тьюки для разного объема выборок, $p > 0,05$) (по: Kirichenko, Kenis, 2016)

В ранних исследованиях, выполненных в Сибири на примере коллекций других ботанических садов, также не было найдено различий в степени повреждения насекомыми-филлофагами растений, имеющих различное географическое происхождение (Kirichenko et al., 2013). Факторы, объясняющие этот феномен, могут стать предметом дальнейших исследований с привлечением данных по освоению древесных растений аборигенными комплексами филлофагов в Восточной Азии, Европе и Северной Америке – регионах, откуда происходили виды древесных растений, проанализированные в данной работе.

Давность интродукции растений в регион и частота их использования в озеленении, которая обуславливает достаточное наличие кормового ресурса для насекомых, могут положительно сказываться на освоении растений

комплексом местных членистоногих. Положительный эффект таких факторов был установлен для различных групп открытоживущих членистоногих в Европе, осваивающих чужеродные растения (Hawkes, 2007; Bändle et al., 2008). Метаанализ, обобщивший данные разных авторов по оценке интенсивности освоения чужеродных растений местными членистоногими, также показал, что время с момента интродукции может выступать значимым нелинейным предиктором колонизации чужеродной флоры комплексами аборигенных растительноядных организмов (Hawkes, 2007). Вместе с тем другие исследователи такой эффект не обнаружили (Carpenter, Cappuccino, 2005; van Hengstum et al., 2014).

В коллекции древесных растений ЦСБС (Новосибирск) проверялось предположение о том, что по прошествии времени с момента интродукции древесные растения-интродуценты значительно осваиваются комплексом местных минирующих насекомых. Также ожидалось, что интенсивность повреждения древесных растений-интродуцентов минирующими насекомыми связана с широтой введения чужеродных растений в культуру в интродукционном центре.

В архиве этого крупнейшего в Сибири ботанического сада хранятся сведения о географическом происхождении и давности интродукции подавляющего большинства интродуцированных видов растений, что позволяет проверить первое предположение. Новосибирск является одной из известных в Сибири экспериментальных платформ по вводу растений-интродуцентов в культуру (использованию для озеленения). Учеты по использованию растений-интродуцентов в посадках этого города позволили получить данные о частоте их посадок за пределами ЦСБС (что в данной работе трактовалось как широта введения чужеродных растений в культуру) для проверки второго предположения.

Анализ данных по освоению растений-интродуцентов аборигенным комплексом минирующих насекомых и давности интродукции растений в ЦСБС СО РАН (рассматривался период интродукции растений в ботанический сад, охватывающий 31 год – с 1965 по 1994 г.) позволил установить связь между этими параметрами (Рисунок 6.8). Растения, интродуцированные в 1965–1984 гг., несли на себе больше повреждений (критерий Фишера $F_{2,67} = 1,87$; $p = 0,04$) и большее число видов минеров ($F_{2,67} = 2,01$; $p = 0,02$), чем растения, привнесенные в среду позже (в 1985–1994 гг.) (Рисунок 6.8).

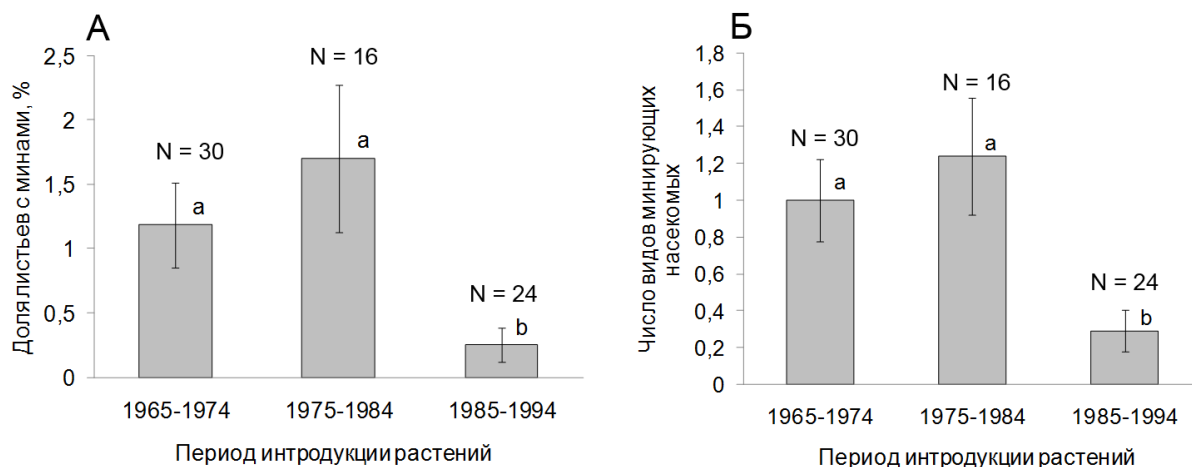


Рисунок 6.8. Освоение листьев (А) и таксономическое разнообразие минирующих насекомых (Б) на растениях-интродуцентах, интродуцированных в ЦСБС (Новосибирск) в разные годы XX века. Над столбцами указаны выборки (N). Столбцы, выделенные разными буквами, достоверно различаются ($p < 0,05$), одинаковыми буквами – нет ($p > 0,05$) (тест Тьюки для разного объема выборок) (по: Kirichenko, Kenis, 2016)

Напротив, широта введения растений-интродуцентов в культуру не являлась значимым фактором, объясняющим уровень повреждения листьев минерами (критерий Фишера $F_{2,115} = 0,82$; $p = 0,48$) (Рисунок 6.9А) и видовой состав минеров в изучаемом регионе ($F_{2,115} = 0,37$; $p = 0,77$) (Рисунок 6.9Б).

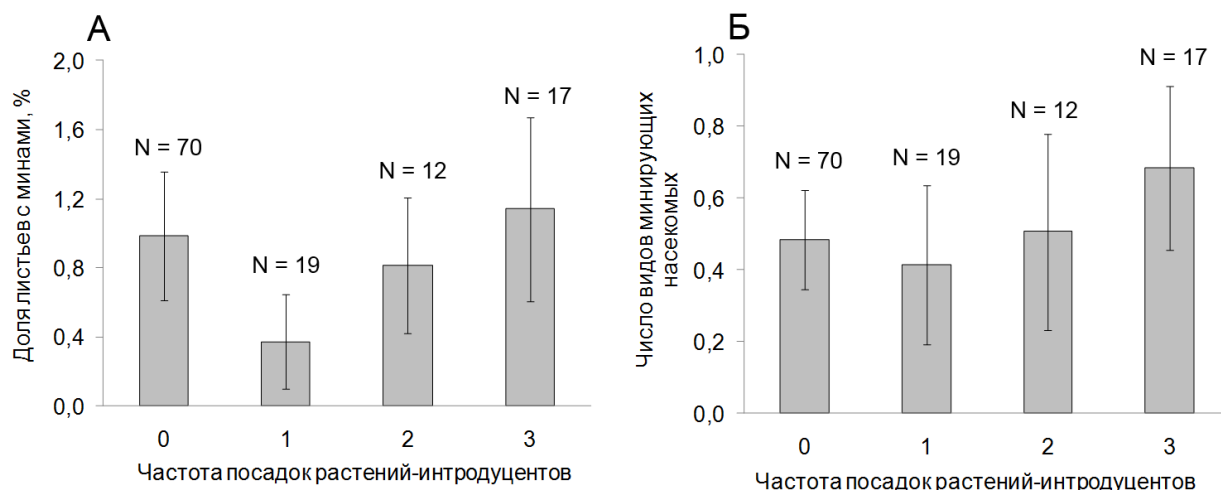


Рисунок 6.9. Освоение листьев (А) и таксономическое разнообразие минирующих насекомых (Б) на растениях-интродуцентах в связи с широтой введения растений-интродуцентов в культуру в Новосибирске. Частота посадок растений: 0 – отсутствует в посадках, 1 – редко (встречается менее чем в 10 % посадок в 22 парках и скверах города); 2 – регулярно (в 10–50 %); 3 – часто (в > 50 %) (Томошевич, Банаев, 2011; Томошевич, 2015). Столбцы достоверно не различаются (тест Тьюки для разного объема выборок, $p > 0,05$) (по: Kirichenko, Kenis, 2016)

Полученные результаты подтвердили предположение о влиянии фактора «давность интродукции» на освоение растений-интродуцентов аборигенными минерами. Гипотеза же о связи уровня повреждения растений-интродуцентов местными насекомыми с частотой использования растений-интродуцентов в озеленении для минирующих насекомых оказалась неподтвержденной.

Если для минирующих насекомых частота посадок потенциально новых кормовых объектов не является существенным фактором при их освоении, то для открытоживущих насекомых этот фактор достоверно значимый (Kirichenko, Kenis, 2016). В отличие от скрытоживущих (минирующих) насекомых, открытоживущие насекомые имеют больше свободы для передвижения (в особенности это касается преимагинальных стадий) и нередко обладают полифагией, что может давать им преимущества при переключении на новые кормовые растения. В связи с этим вполне закономерно, что степень освоения растений-интродуцентов открытоживущими насекомыми может положительно коррелировать с частотой их посадок в среде.

Различия в реакциях фитофагов на доступность в среде нового кормового ресурса ранее были найдены при проведении метаанализа, обобщившего данные по освоению чужеродных растений членистоногими в Германии (Brändle, Brandl, 2001). В другом литературном обзоре было отмечено, что число видов насекомых, питающихся на растениях семейства розовых в Великобритании, увеличивается с ростом размера ареала видов-хозяев (Leather, 1986).

Работы, основанные на метаанализе – обобщении результатов исследований из разных литературных источников, – важный инструмент для понимания направленности трофических взаимодействий членистоногих с новыми кормовыми объектами и особенностей инвазионных процессов. Тем не менее такие анализы базируются на разнородных данных, собранных в разное время, разными авторами, по разным методикам, с вовлечением разных организмов и экосистем, что не может не влиять на результирующие обобщения.

Немногие исследования, нацеленные на изучение взаимодействий комплексов местных членистоногих с чужеродными древесными растениями, имеют в своей основе полевые наблюдения и эксперименты, проведенные по единому протоколу с одномоментным вовлечением большого числа видов

организмов (Bezemer et al., 2014). Крупные ботанические сады и дендрарии являются универсальными полигонами для таких исследований, поскольку в их коллекциях произрастают чужеродные растения сотен видов в окружении аборигенных растений. Такое соседство не может не сказываться на взаимодействии местной флоры и фауны с растениями-интродуцентами. Более того, как было отмечено в нашей работе, в крупных ботанических садах и дендрариях, как правило, хранятся исторические записи о происхождении посадочного материала, времени и успешности интродукции, особенностях акклиматизации, причинах гибели и т. д.

Исследования, выполненные в азиатской части России, базируются на многочисленных полевых данных (в работу было вовлечено 150 видов древесных растений из 43 родов и 21 семейства и вся экологическая группа минирующих насекомых, включающая > 70 видов из 12 семейств и 4 отрядов). Собрать такой объем данных в разных точках Сибири одному исследователю и протестировать различные экологические гипотезы на одних и тех же системах в одно и то же время не представлялось бы возможным. Учитывая такой опыт, коллекции ботанических садов и дендрариев могут служить универсальной платформой для подобных экологических исследований, особенно в регионах, где выполнение полевых работ осложняется значительными расстояниями (Tomoshevich et al., 2013).

Вместе с тем использование ботанических садов в экологических исследованиях может иметь ряд ограничений. Главным из них является невозможность статистической выборки: чужеродные виды растений в ботанических садах нередко представлены единичными индивидуумами, что может осложнять схемы планирования экспериментов и последующий статистический анализ (Kirichenko, Kenis, 2016). Например, в наших исследованиях в Сибири около трети видов растений-интродуцентов было представлено одним образцом, что ограничивало возможности статистической обработки данных. Кроме того, аборигенные виды растений часто количественно преобладают в посадках над растениями-интродуцентами, что может приводить к другому статистическому смещению результатов при сравнении экологических систем (Kirichenko, Kenis, 2016). Наконец, в ботанических садах за растениями-

интродуцентами, в особенности за редкими и экзотическими видами, ведется тщательный уход: осуществляются полив, подкормка, защита от вредителей и возбудителей заболеваний различными препаратами. Поэтому условия произрастания растений в ботанических садах могут в той или иной мере отличаться от таковых в природных экосистемах, что может приводить к различным эффектам при освоении растений-интродуцентов растительноядными организмами. Эти ограничения следует учитывать при интерпретации данных, полученных при изучении тех или иных систем в ботанических садах и дендрариях (Kirichenko, Kenis, 2016).

6.6. Заключение

Ботанические сады и дендрарии, имеющие в своих коллекциях широкий спектр интродуцированных древесных растений, произрастающих в соседстве с аборигенной арборифлорой, могут служить полигонами для изучения процессов становления трофических отношений местных насекомых с новыми кормовыми объектами, тестирования гипотез, связанных с биологическими инвазиями, мониторинга и прогноза инвазий вредителей.

На примере трофических взаимодействий местных насекомых-филлофагов с растениями-интродуцентами в Азии и Европе показано, что в целом минирующие насекомые заселяют интродуцированные древесные растения менее интенсивно, чем местные растения в близкородственных экспериментальных парах, тогда как для грызущих насекомых различий обнаружено не было. Полученное говорит о том, что при интродукции чужеродные растения имеют более низкий пресс со стороны скрытоживущих филлофагов в сравнении с таковым открытоживущих.

С вовлечением всей экологической группы минирующих насекомых, повреждающих в Сибири широкий спектр видов древесных растений, исследованы закономерности освоения новых кормовых объектов – растений-интродуцентов. Исследования, проведенные в ботанических садах и дендрариях Сибири, показали, что при освоении растений-интродуцентов минерами важным фактором является наличие аборигенных родственных растений, которые могут служить донорами

насекомых для растений-интродуцентов. Древесные растения, интродуцированные в Сибирь и не имеющие филогенетических связей с сибирской арборифлорой на уровне рода или семейства, не осваиваются местными видами минирующих насекомых, но могут служить кормовой базой для инвазионных минирующих насекомых, занесенных в Сибирь со своими кормовыми растениями (или пришедших вслед за ними).

Аккумуляция местных видов минеров на новых для них кормовых растениях связана с давностью интродукции растений. На примере крупной коллекции древесных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск) было показано, что растения-интродуценты, привнесенные в регион в 1960–1980-х гг., служат кормовой базой для большего числа таксонов минеров, чем растения, интродуцированные два десятилетия назад.

Трофическая специализация не играет существенной роли в процессе колонизации новых кормовых растений. Минеры, имеющие узкую трофическую специализацию (монофаги), и олигофаги в схожей мере переключаются на новые кормовые объекты, что и насекомые-полифаги. Именно среди насекомых первых двух групп известно наибольшее число видов-инвайдеров. Таксономическое богатство минеров-монофагов и минеров-олигофагов, а также разнообразие растений, на которых они специализируются, могут давать таким насекомым преимущества при установлении связей с растениями-интродуцентами по сравнению с минерами-полифагами.

Регион происхождения древесных растений-интродуцентов (Восточная Азия, Европа, Северная Америка) и широта введения в культуру чужеродных растений в регионе интродукции не являются существенными факторами при колонизации новых кормовых объектов минирующими насекомыми.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко и др., 2009а, 2010, 2011; Кириченко, Томошевич, 2012; Kirichenko et al., 2013; Kirichenko, Kenis, 2016.

ГЛАВА 7. Филогеографический подход к анализу современных ареалов инвазионных видов грацилляриид (на примере липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*)

7.1. Введение

Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – восточно-азиатский вид, известный из Японии, Кореи и РДВ (Kumata, 1963a; Ермолаев, 1977; Kumata et al., 1983). Впервые за пределами природного ареала липовая моль была зарегистрирована в середине 1980-х годов в Москве (Беднова, Белов, 1999). В конце прошлого века вид был выявлен в Восточной Европе (Козлов, 1991; Buszko, Mazurkiewicz, 1998; Noreika, 1998), в начале XXI века – в странах Центральной Европы (Šefrová, 2002; Lehmann, Stuebner, 2004; Perny, 2007; Matošević, 2007; Schreurs, Muus, 2009). Сегодня *Ph. issikii* встречается практически повсеместно в континентальной части Европы, в ЕЧР, на Урале. Вид проник даже в Сибирь (Кириченко, 2013), несмотря на то, что липа здесь имеет точечный природный ареал (Васильев, 1958; Коропачинский, Встовская, 2012); вместе с тем липа используется в озеленении городов Западной Сибири (Бакулин и др., 2008).

Phyllonorycter issikii – единственный представитель рода *Phyllonorycter* в Палеарктике, трофически связанный исключительно с липами *Tilia* spp. (Malvaceae) (Ellis, 2019). Гусеницы моли выгрызают пятновидные мины в паренхиме листьев (см. Рисунок 2.1, глава 2). При массовом повреждении листа усыхают раньше срока, что сказывается на внешнем облике растений в городах (Šefrová, 2002). Насекомое вредит не только в искусственных посадках липы, но и в лесах (Ермолаев, Зорин, 2011).

Вид послужил модельным объектом для изучения инвазий грацилляриид в Палеарктике. В главе проанализировано современное распространение *Ph. issikii*, обсуждены результаты филогенетического анализа, направленного на оценку генетического полиморфизма различных географических популяций, определение регионов-доноров инвазионных популяций, исследованы особенности становления новых трофических связей в регионах экспансии. Полученные данные необходимы для понимания инвазионных процессов у грацилляриид.

7.2. Границы распространения *Ph. issikii* в Сибири

В отличие от ЕЧР, где *Ph. issikii* был зарегистрирован более 30 лет назад (Козлов, 1991; Осипова, 1992; Ермолаев, Мотошкова, 2007; Селиховкин и др., 2012; Тимофеева, 2014; Ермолаев, Рублева, 2017), в Сибири вид был обнаружен сравнительно недавно. Впервые в Сибири характерные повреждения *Ph. issikii* впервые были отмечены на липах в искусственных насаждениях Тюмени в 2006 г. (Гниненко, Козлова, 2006). В 2008 г. характерные мины были найдены на липах в 1100 км от Тюмени – в Новосибирске (Кириченко и др., 2009а). Ко времени находки (конец августа) мины были уже пусты. Подтвердить видовую принадлежность минера удалось лишь на следующий сезон. У бабочек, полученных из мин в августе 2009 г., передние крылья имели золотисто-коричневатый фон с белым рисунком из тонких косых краевых штрихов и длинного прикорневого штриха и были покрыты большим количеством черноватых чешуек (Рисунок 7.1А). Эти характеристики в совокупности с особенностями строения генитального аппарата самцов (резкая асимметрия вальв и цоколевидных выростов с филаментами) (Kumata, 1963a) (Рисунок 7.1Б) и кремастера (последнего сегмента брюшка) куколок (на его вершине 2 характерных шипа с выгнутыми наружу кончиками и широким основанием) (Gregor, Patočka, 2001) подтвердили принадлежность образцов из Новосибирска к *Ph. issikii*.

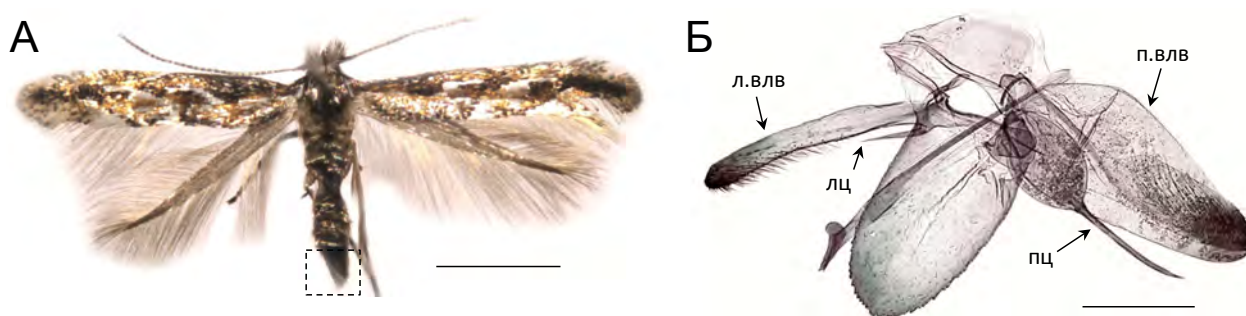


Рисунок 7.1. Диагностические характеристики бабочек *Phyllonorycter issikii*. А – имаго (особенности рисунка передних крыльев см. текст), Б – гениталии самца (обозначения диагностических характеристик: л.влв – левая вальва (узкая); п.влв – правая вальва (широкая); лц – левый цоколевидный вырост с филаментом (короткий); пц – правый цоколевидный вырост с филаментом (длинный)). Масштаб: А – 1 мм, Б – 200 мкм (фото Н.И. Кириченко)

В 2012–2018 гг. особи *Ph. issikii* и следы повреждения на липах были впервые обнаружены в других сибирских регионах: в Томской, Омской, Кемеровской областях, Алтайском и Красноярском краях (Таблица 7.1).

Таблица 7.1. Распространение липовой моли-пестрянки и степень повреждения липовых насаждений в Сибири в 2009–2018 гг. (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Регион Сибири	Место обнаружения ¹	Месяц, год	Вид липы ²	Степень повреждения ³ , %	Источник
1	Тюменская обл.	Тюмень	2006	<i>T. c.</i>	I	Гниненко, Козлова, 2006
		Тюмень, сквер Пацко	VI.2013	<i>T. c.</i>	II	Kirichenko et al., 2017b
		Там же	VI.2013	<i>T. c.</i>	II	НК: ориг.
2	Омская обл.	Омск, парк Победы	VI.2014, VII.2015	<i>T. c.</i>	I	Князев и др., 2018
		Омск, пригород, лес	VIII.2018	<i>T. c.</i>	III	Князев: личное сообщение, 2019
3	Томская обл.	Томск, СБС ТГУ	VI.2017	<i>T. c.</i>	II	Кириченко и др., 2019a
4	Новосибирская обл.	Новосибирск, Академгородок	VIII.2008	<i>T. c.</i>	I	Кириченко и др., 2009a
		ЦСБС СО РАН	VII.2009	<i>T. c.</i>	I	Кириченко, 2013
		Там же	VI.2010	<i>T. c.</i>	I	НК: ориг.
		Там же	VI.2011	<i>T. c.</i>	II	НК: ориг.
		Там же	VI.2012	<i>T. c.</i>	III	НК: ориг.
		Там же	VII.2013	<i>T. c.</i>	III	НК: ориг.
		Там же	VI.2015	<i>T. c.</i>	III	НК: ориг.
		Там же	VI.2015	<i>T. a.</i>	III	НК: ориг.
		Там же	VI.2016	<i>T. c.</i>	IV	НК: ориг.
Там же	VI.2017	<i>T. c.</i>	IV	НК: ориг.		
5	Кемеровская обл.	Кузедеево, липовая роща	VI.2013	<i>T. s.</i>	I	Кириченко и др., 2013
		Барнаул, НИИ СС	VI.2012	<i>T. c.</i>	I	Кириченко, Баранчиков, 2012
			VI.2012	<i>T. am.</i>	I	НК: ориг.
Барнаул, лес	VI.2017	<i>T. c.</i>	II	НК: ориг.		
7	Красноярский край	Академгородок, липовая аллея	IX.2018	<i>T. c.</i>	I	Акулов: личное сообщ., 2018

¹ЦСБС СО РАН – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, НИИ СС – НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко; СБС ТГУ – Сибирский ботанический сад Томского государственного университета. ²Вид липы: *T. c.* – *Tilia cordata*, *T. s.* – *T. sibirica*, *T. a.* – *T. amurensis*, *T. am.* – *T. americana*. ³Степень повреждения: I – слабая (1–24 %), II – средняя (25–49 %), III – сильная (50–75 %), IV – сплошная (> 75 %) (Приказ..., 2017)

Липовая моль-пестрянка здесь освоила местные виды лип – мелколистную *Tilia cordata* Mill. и сибирскую *T. sibirica* Bayer (Таблица 7.1). Мины моли были также найдены на интродуцированных видах лип – амурской *T. amurensis* Rupr. (родина – Восточная Азия) и американской *T. americana* L. (Северная Америка) в ботанических садах в Новосибирске и Барнауле соответственно (Таблица 7.1).

Наиболее регулярные наблюдения за численностью моли проводились в дендрарии ЦСБС СО РАН (Новосибирск) (Таблица 7.1). В период с 2009 по 2017 г. был отмечен заметный рост численности популяции *Ph. issikii* и повышение степени повреждения липовых насаждений: от слабой (1–24 % листьев с минами) в 2009–2010 гг. до сплошной (> 75 % листьев с минами) в 2017 г. (Таблица 7.1).

На севере Западной Сибири, в Томске, липовая моль-пестрянка была обнаружена только в 2017 г. (Таблица 7.1), тогда как в 2009 г. при обследовании тех же модельных площадок в Сибирском ботаническом саду ТГУ не было выявлено ни одной мины. Учитывая, что в 2017 г. вредитель был обнаружен здесь уже при повышенной численности (> 50 % поврежденных листьев), можно предположить, что насекомое пришло в регион несколькими годами раньше.

Впервые для Красноярского края характерные мины моли были обнаружены на липе мелколистной в посадках Академгородка г. Красноярска в сентябре 2018 г. (Кириченко и др., 2019а). По остаткам экзuvia куколки в найденной мине насекомое было идентифицировано как *Ph. issikii*. Появление моли здесь вполне закономерно, учитывая ее наличие в соседних с Красноярским краем Новосибирской и Кемеровской областях. В Красноярске липа используется для озеленения (Вараксин, Кладько, 2010). Кроме того, в окрестностях города встречаются небольшие природные рощицы липы Нащокина *Tilia nasczokinii* Stepanov (Степанов, 1993), которые пока липовой молью не освоены.

Таким образом, липовая моль-пестрянка вторглась во все регионы Западной Сибири, где липа встречается точечно (Коропачинский, Встовская, 2012), и распространилась вплоть до Приенисейской Сибири. В настоящее время граница экспансии вида в Сибири достигает на севере и юге 56,29° с. ш. и 53,0° с. ш. соответственно, на востоке 92,52° в. д. Дальнейшее распространение *Ph. issikii* в Восточную Сибирь – Иркутскую обл., Респ. Бурятию, Забайкальский край – будет лимитировано трофическим фактором. В этих регионах

нет природных липняков (Коропачинский, Встовская, 2012) и липы редко используются в озеленении. Немногочисленные посадки липы известны в основном из Иркутска и ботанического сада ИГУ (Кузеванов, Сизых, 2005; Сизых и др., 2012). Проведенные в 2015–2017 гг. исследования в зеленых насаждениях Иркутска *Ph. issikii* не выявили (Н.И. Кириченко: личные наблюдения).

7.3. Филогеография *Ph. issikii* в Палеарктике и возможные регионы-доноры инвазионных популяций

Для анализа современного ареала вида и определения, сработал ли при инвазии эффект «бутылочного горлышка» (Nei et al., 1975), при котором за успешность распространения отвечают лишь единичные гаплотипы (Puillandre et al., 2007), а также для выяснения, откуда могла произойти инвазия, была проанализирована крупная выборка *Ph. issikii* из современного ареала вида в Палеарктике. Она была представлена 377 особями, собранными с лип в 65 географических точках в 16 странах (список образцов и точки их сбора см. в работе Kirichenko et al., 2017b).

По генетическим характеристикам среди собранных 377 особей к собственно *Ph. issikii* было отнесено 334 особи. Прочие 43 образца были представлены потенциально новым видом, популяционной генетике которого посвящен отдельный раздел (см. раздел 7.5). Из 334 особей *Ph. issikii* 246 особей, находившихся на разных стадиях развития – гусеницы, куколки и имаго, – были собраны в Сибири, ЕЧР и странах Восточной и Западной Европы (где вид известен как инвазионный), 88 особей – в Восточной Азии: на РДВ (59 особей), в Японии (23), Южной Корее (5) и Китае (1).

Анализ последовательностей гена COI мтДНК у *Ph. issikii* из различных географических популяций позволил установить степень внутривидовой генетической изменчивости вида. Ее максимальная величина составила 2,9 %.

На филогенетическом дереве, отображающем родство различных географических популяций *Ph. issikii*, выявлено два кластера с минимальным генетическим расстоянием 1,4 % (Рисунок 7.2).

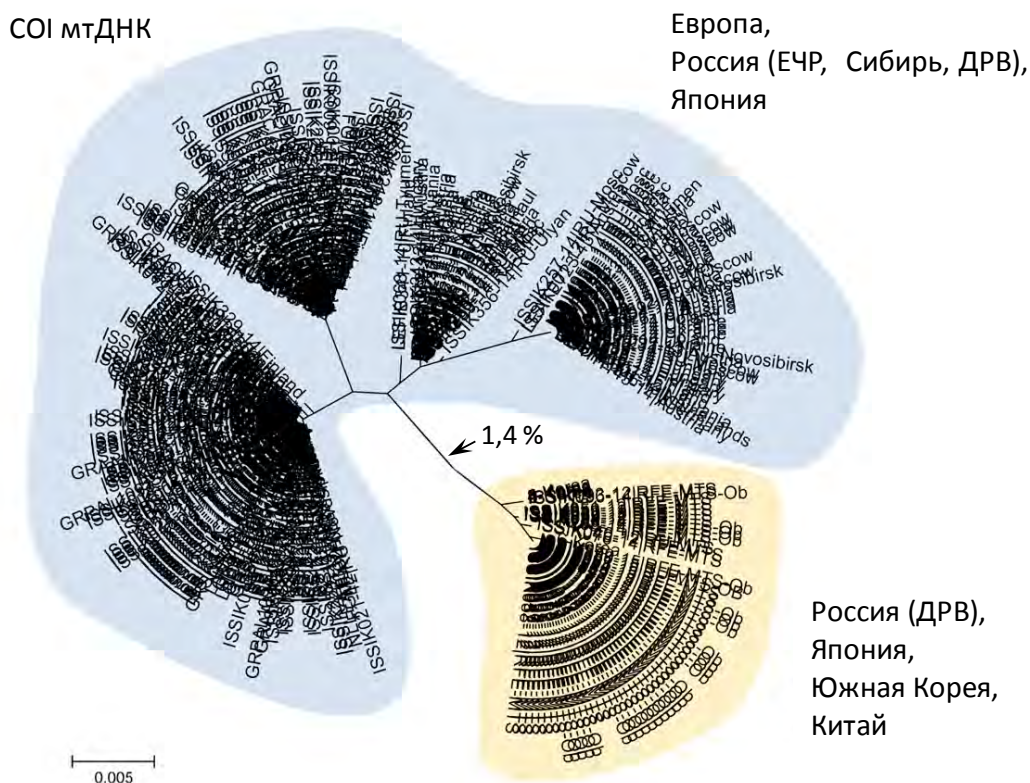


Рисунок 7.2. Филогенетическое дерево, отображающее родство разных географических популяций липовой моли-пестрянки в Палеарктике (на основе анализа гена COI мтДНК с применением алгоритма максимального правдоподобия и бутстрэп-метода с реализацией 2500 итераций, $p < 0,05$). Отдаленные кластеры закрашены разными цветами (по: Kirichenko et al., 2017b, с изменениями)

Первый кластер, наиболее крупный, был образован 271 особью *Ph. issikii* из Европы, ЕЧР и Сибири, где вид известен как инвазионный, а также образцами моли из Японии и РДВ – регионов, где вид известен как аборигенный (Рисунок 7.2, синий кластер). Второй, меньший по величине кластер был сформирован 63 особями – с РДВ, Японии, Южной Кореи и Китая (Рисунок 7.2, желтый кластер). По морфологии бабочек – рисунку передних крыльев, строению генитального аппарата самцов и самок (диагностическим характеристикам вида) – особи *Ph. issikii* из этих двух кластеров не отличались (Kirichenko et al., 2017b).

Обнаружен неожиданно высокий генетический полиморфизм в инвазионных популяциях *Ph. issikii* – в Сибири, ЕЧР и странах Европы (Рисунок 7.3). Здесь было выявлено 23 гаплотипа (N = 246 особей). В Восточной Азии – на РДВ, в Японии, Южной Корее и Китае – было установлено 10 гаплотипов (N = 88 особей) (Рисунок 7.3, Таблица 7.2).

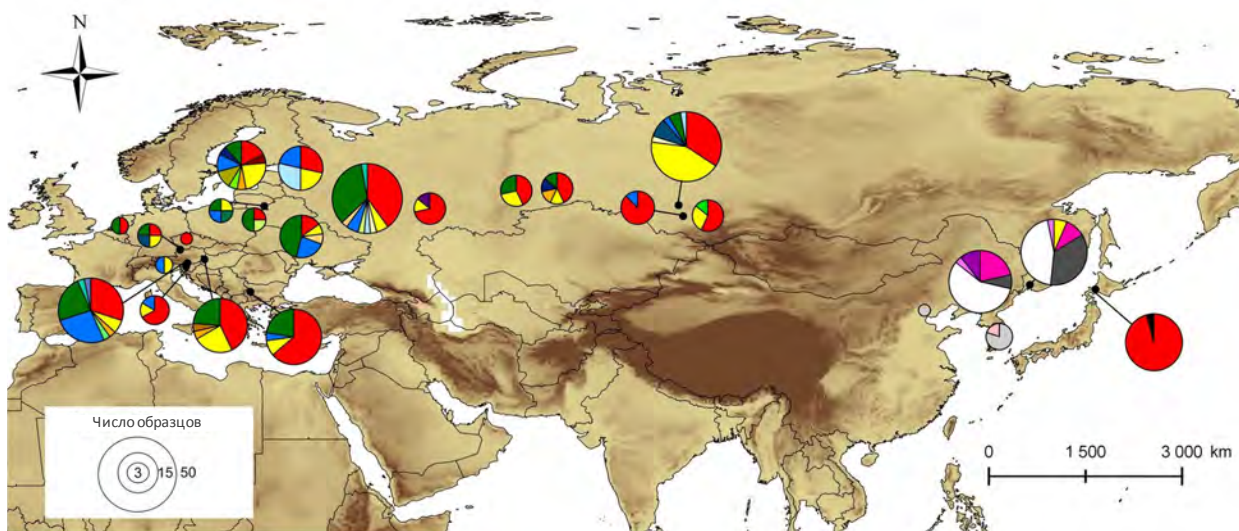


Рисунок 7.3. Встречаемость гаплотипов, диагностированных по гену COI мтДНК, в популяциях липовой моли-пестрянки в Палеарктике. Круговые диаграммы соответствуют странам, исключая Россию (в ней круговыми диаграммами отмечены географически удаленные точки сборов образцов). Размер круговой диаграммы отражает число исследованных образцов моли (см. легенду). Цветные сектора на круговых диаграммах соответствуют разным гаплотипам (всего 31 гаплотип). Распределение гаплотипов по странам приведено в Таблице 7.2 (по: Kirichenko et al., 2017b)

В Восточной Азии наибольшее генетическое разнообразие популяций *Ph. issikii* было отмечено на РДВ (6 гаплотипов), тогда как в регионах инвазии моли – в Финляндии и в России (Московская обл.) – по 10 гаплотипов в каждом случае (Таблица 7.2). В целом гаплотипическое разнообразие популяций моли (рассчитанное с учетом выборки особей) в Восточной Азии не отличалось от такового в регионах инвазии моли: $0,82 \pm 0,02$ против $0,77 \pm 0,02$ (U-критерий Манна – Уитни, $Z = -0,84$, $p = 0,40$). Отсутствие различий между западом и востоком Палеарктики по данному показателю свидетельствует об отсутствии сокращения генетического разнообразия при инвазии вредителя на запад. Вместе с тем, в отличие от запада Палеарктики, на востоке (в Восточной Азии) отмечались преимущественно уникальные (эндемичные) гаплотипы. Из 10 гаплотипов в Восточной Азии 8 гаплотипов являлись эндемичными и были выявлены на РДВ (5 гаплотипов), в Японии, Южной Корее и Китае (по 1 гаплотипу) (Рисунок 7.3). Эндемичность гаплотипов – нередкий феномен в географически изолированных природных популяциях членистоногих (Sinhg et al., 2012).

Таблица 7.2. Гаплотипы *Phyllonorycter issikii*, выделенные на основе анализа гена COI мтДНК в разных регионах Палеарктики (по: Kirichenko et al., 2017b)

№	Страна, регион ¹	Гаплотипы и число образцов <i>Ph. issikii</i> (в скобках)	Итого	
			гаплогрупп	образцов <i>Ph. issikii</i>
Восточная Азия (предполагаемый природный ареал моли)				
1	РДВ (ГТС)	H25(3), H26(6), H28(2), H30(16), H31(1)	5	28
2	РДВ (УАО)	H8(2), H26(3), H28(11), H30(14), H31(1)	5	31
3	Япония (Саппоро)	H1(22), H4(1)	2	23
4	Южная Корея (Пюнь)	H27(1), H29(4)	2	5
5	Китай China (Тяньцзинь)	H29(1)	1	1
Регионы инвазии				
1	Австрия	H1(9), H5(1), H8(2), H14(1), H17(8), H18(1), H23(7), H24(1)	8	30
2	Болгария	H1(14), H8(2), H17(1), H23(5)	4	22
3	Чехия	H1(1)	1	1
4	Финляндия	H1(3), H7(1), H8(4), H10(2), H12(1), H14(1), H17(2), H19(1), H23(2)	9	17
5	Германия	H1(1), H3(1), H15(1), H26(1)	4	4
6	Венгрия	H1(9), H8(5), H14(1), H20(1), H23(5)	5	21
7	Италия	H8(1), H17(1)	2	2
8	Литва	H6(1), H8(1), H17(1), H23(1)	4	4
9	Нидерланды	H1(1), H23(1)	2	2
10	Польша	H1(1), H11(1), H23(2)	3	4
11	Словения	H1(4), H8(1), H17(1)	3	6
12	Украина	H1(2), H8(1), H15(1), H17(3), H23(6)	5	13
13	Россия (Москва)	H1(14), H8(2), H9(1), H11(1), H16(1), H17(2), H22(1), H23(12), H24(1)	9	35
14	Санкт-Петербург	H1(4), H8(3), H16(4), H17(3)	4	14
15	Ульяновск	H1(5), H8(1), H21(1)	3	7
16	Екатеринбург	H1(3), H8(2), H23(2)	3	7
17	Новосибирск	H1(12), H2(1), H3(3), H8(15), H9(1), H17(1), H23(2)	7	35
18	Барнаул	H1(7), H17(1)	2	8
19	Кемеровская обл. (Кузедеево)	H1(4), H8(2), H13(1)	3	7
20	Тюмень	H1(3), H8(1), H14(1), H19(1), H23(1)	5	7

¹ГТС – Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения РАН; УАО – Уссурийская астрофизическая обсерватория (с. Горнотаежное, Приморский край).

Анализ медианной сети гаплотипов позволил получить наиболее точную картину филогенетических связей гаплотипов *Ph. issikii* в современном ареале вида

в Палеарктике (Рисунок 7.4). На медианной сети гаплотипов выделено 2 основных кластера – А и Б, разделенных 7 мутационными узлами (Рисунок 7.4). Наиболее крупный кластер, А, включал 27 гаплотипов, выявленных в регионах инвазии. Сюда же вошли 2 гаплотипа из Японии и РДВ. Второй кластер, Б, был образован гаплотипами с РДВ, из Южной Кореи и Китая.

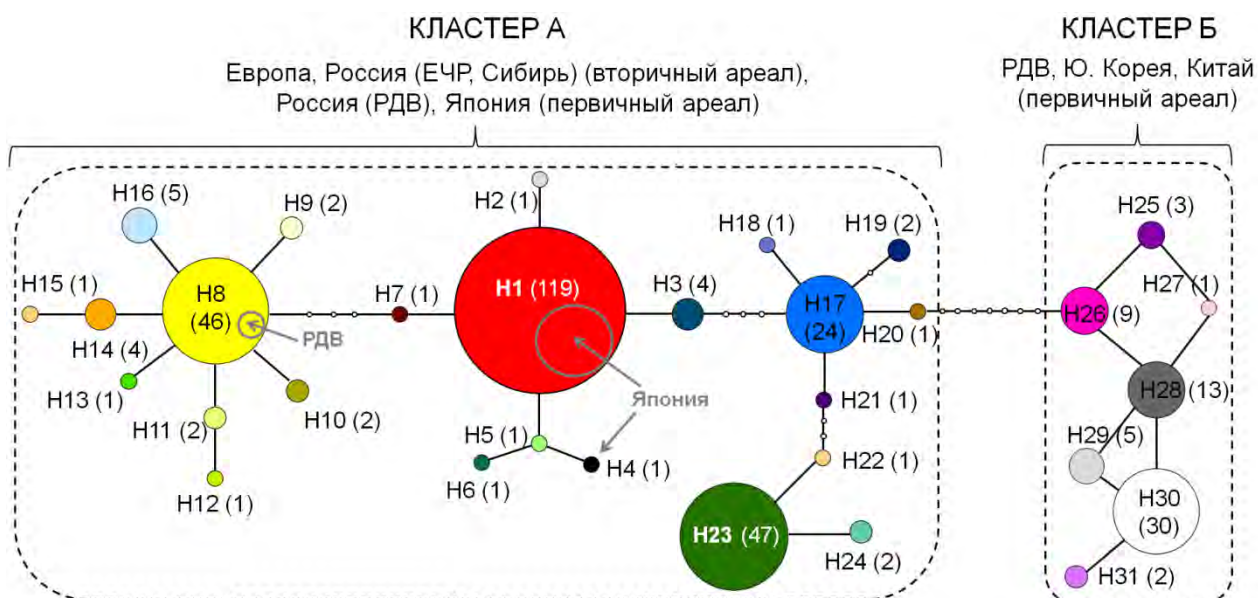


Рисунок 7.4. Медианная сеть гаплотипов *Phyllonorycter issikii* в Палеарктике, построенная на основе анализа гена COI мтДНК с применением алгоритма парсимонии, $p < 0,05$. Разные цвета соответствуют разным гаплотипам (Н1–Н31); размер кругов – числу исследованных особей моли (указано в скобках для каждого гаплотипа). Отрезок линии, соединяющий круги, представляет собой одну мутацию. Точками (°) обозначены промежуточные (невывявленные по фактическим данным) гаплотипы. Пунктирной окантовкой обозначены 2 основных кластера – А и Б, в которые вошли образцы моли из разных регионов. Кругами с серой окантовкой отмечен вклад популяций с РДВ и из Японии в инвазию вида на запад. Распределение гаплотипов по странам см. Таблицу 7.3 (по: Kirichenko et al., 2017b)

Кластер А был образован доминирующим гаплотипом Н1 (красный), который встречался в 10 из 12 европейских стран, повсеместно в России и был представлен в совокупности 40 % особей *Ph. issikii* в регионах инвазии (Рисунок 7.4). Другими распространенными гаплотипами являлись: Н8 (желтый) – 19 %, Н17 (синий) – 17 % и Н23 (зеленый) – 10 % всех особей из регионов инвазии моли. Распространенные гаплотипы Н1, Н8, Н17, Н23 размещались в центре звездчатых подкластеров, которые не имели четкой географической структуры (Рисунок 7.4).

Таблица 7.3. Набор COI мтДНК гаплотипов *Phyllonorycter issikii* в разных странах и регионах Европы и Азии (по: Kirichenko et al., 2017b)

Гаплотип	Страны ¹
H1	Австрия, Болгария, Чехия, Финляндия, Германия, Япония , Венгрия, Нидерланды, Польша, Россия (ЕЧР), Словения, Украина
H2	Россия (Сибирь)
H3	Германия, Россия (Сибирь)
H4	Япония
H5	Австрия
H6	Литва
H7	Финляндия
H8	Австрия, Болгария, Финляндия, Германия, Венгрия, Италия, Литва, Россия (ЕЧР, Сибирь, РДВ), Словения, Украина
H9	Россия (ЕЧР, Сибирь)
H10	Финляндия
H11	Польша, Россия (ЕЧР)
H12	Финляндия
H13	Россия (Сибирь)
H14	Австрия, Финляндия, Венгрия, Россия (Сибирь)
H15	Украина
H16	Россия (ЕЧР)
H17	Австрия, Болгария, Финляндия, Италия, Литва, Россия (ЕЧР, Сибирь), Словения, Украина
H18	Австрия
H19	Финляндия, Россия (Сибирь)
H20	Венгрия
H21	Россия (ЕЧР)
H22	Россия (ЕЧР)
H23	Австрия, Болгария, Финляндия, Германия, Венгрия, Литва, Нидерланды, Польша, Россия (ЕЧР, Сибирь), Украина
H24	Австрия, Россия (ЕЧР)
H25	Россия (РДВ)
H26	Россия (РДВ)
H27	Китай
H28	Россия (РДВ)
H28	Южная Корея
H30	Россия (РДВ)
H31	Россия (РДВ)

¹Страны и регионы, выделенные жирным шрифтом, – предполагаемый природный (первичный) ареал *Ph. issikii*, остальные – регионы, страны инвазии *Ph. issikii* (вторичный ареал).

Эти подкластеры были связаны друг с другом 2–3 мутационными узлами. Из 31 обнаруженного гаплотипа только 2 гаплотипа, H1 (красный) и H8 (желтый), являлись общими для природного ареала и регионов инвазии вида. В природном ареале H1 был обнаружен только в Японии, причем 96 % исследованных японских особей *Ph. issikii* несли именно этот гаплотип. Гаплотип H17 был выявлен только на РДВ (Рисунок 7.4, Таблица 7.4).

Кластер Б состоял из 7 эндемичных гаплотипов, 5 из которых были обнаружены только на РДВ, 2 других – в Южной Корее и Китае (Рисунок 7.4). Общим являлся только один гаплотип, H29, который был выявлен в Южной Корее и Китае. Самым распространенным эндемичным гаплотипом являлся H30 (белый), представленный 51 % особей *Ph. issikii* с РДВ, за которым следовал гаплотип H28 (серый) (22 % особей), также с РДВ (Рисунок 7.4).

На медианной сети установлено 16 промежуточных гаплотипов, которые в исследованных выборках особей липовой моли-пестрянки выявлены не были (обозначены точками на Рисунке 7.4).

Для выявления источников генетической variability гена COI мтДНК в географических популяциях на протяжении современного ареала *Ph. issikii* использовался дисперсионный анализ молекулярно-генетической изменчивости (AMOVA). Во внимание принималось 3 источника генетической variability: географическая группа (природная часть ареала vs. инвазионная часть ареала), популяции в вышеуказанных группах, особи в популяциях.

Проведенный анализ выявил значимость всех рассмотренных параметров изменчивости (Таблица 7.4). Различие между регионами распространения *Ph. issikii* – первичным (природным) и вторичным (инвазионным) по variability гена COI мтДНК составляло 11,25 % ($p < 0,05$) (Таблица 7.4). Эти различия объясняются разным набором гаплотипов в разных частях ареала вида и присутствием значительного числа эндемичных гаплотипов в Восточной Азии (в частности, на РДВ). Variability гена COI мтДНК была в значительной степени обусловлена внутрипопуляционными различиями (степень различия составляла 75,27 %) (Таблица 7.4).

Таблица 7.4. Дисперсионный анализ молекулярно-генетической вариабельности (АМОВА) популяций липовой моли-пестрянки в Палеарктике (по гену COI мтДНК) (по: Kirichenko et al., 2017b)

Показатели изменчивости по географическим группам*	Степень различия, %	F-критерий	Порог достоверности, <i>p</i>
Между группами (Φ_{ST})	11,25	0,112	< 0,05
Между популяциями в группе (Φ_{SC})	13,48	0,152	< 0,001
Внутри популяции (Φ_{ST})	75,27	0,247	< 0,001

*Анализировались 2 группы: 1 – предполагаемый природный ареал (РДВ, Япония, Южная Корея, Китай) и 2 – регионы инвазии (Сибирь, ЕЧР, страны Европы).

Гипотеза о том, что при заселении новой территории происходит значительная потеря внутривидового генетического разнообразия организмов – так называемый эффект «бутылочного горлышка» (Lee, 2002; Catford et al., 2009), – в случае с *Ph. issikii* не подтвердилась. Подобный эффект был отмечен у некоторых инвазионных растительноядных насекомых (Puillandre et al., 2008; Lesieur et al., 2018), включая другого представителя грацилляриид – охридского минера *Cameraria ohridella* (Valade et al., 2009). В последнем случае филогеографический анализ позволил установить пути расселения вида в Европе и выявить его балканское происхождение (Valade et al., 2009). Число гаплотипов в современном ареале *Ph. issikii* (31 гаплотип при выборке 334 особи; 0,09 гаплотипов/особь) (Kirichenko et al., 2017b) немногим выше такового в ареале *Cameraria ohridella* в Европе (28 гаплотипов при выборке 577 особей; 0,05) (Valade et al., 2009). При этом в регионах инвазии в популяциях *Ph. issikii* отмечена значительно большая генетическая вариабельность (23 гаплотипа) в сравнении с таковой в инвазионных популяциях *C. ohridella* (3 гаплотипа).

Объяснением высокого разнообразия гаплотипов в регионах инвазии *Ph. issikii* может быть многократность заноса популяций вида из Восточной Азии на запад Палеарктики с последующей гибридизацией (Kirichenko et al., 2017b). Звездообразные структуры кластеров гаплотипов в популяциях *P. issikii* на западе Палеарктики (Рисунок 7.4) могут являться свидетельством такой гибридизации.

Доминирование одного гаплотипа (H1) в Восточной Азии и, в частности, его высокая встречаемость в Японии (Рисунок 7.5) свидетельствует в пользу того, что распространение вредителя на запад могло происходить из Японии.

Присутствие другого, чуть менее распространенного гаплотипа (Н17) в Сибири, ЕЧР и странах Европы и его нахождение на РДВ указывает также на возможный вклад популяций моли с РДВ в экспансию вида на запад (Рисунок 7.5).

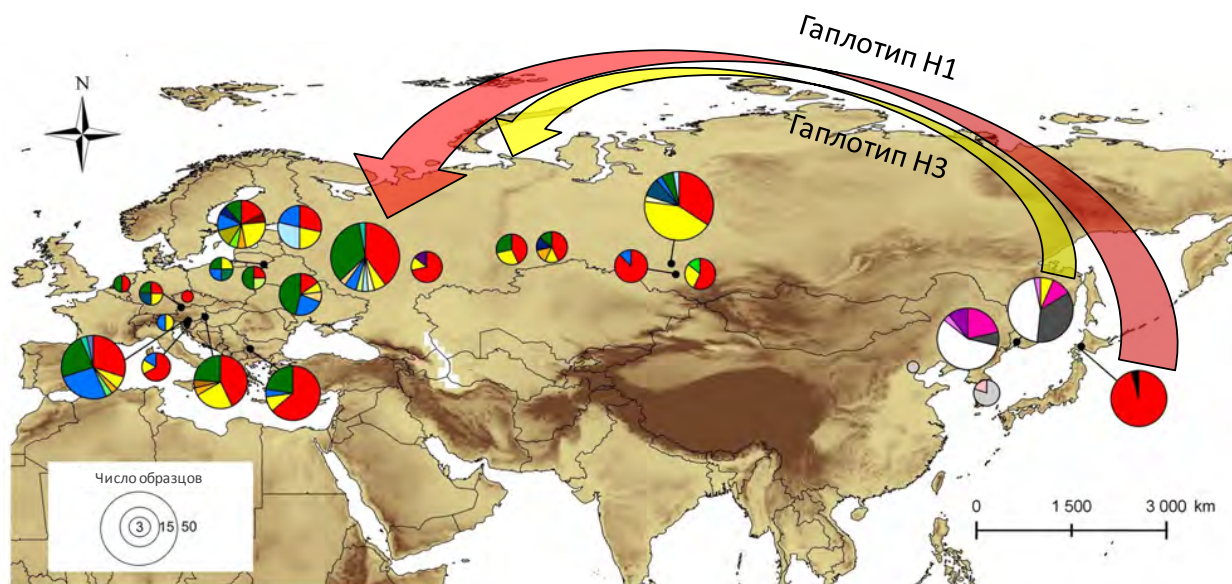


Рисунок 7.5. Наиболее вероятные сценарии инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в Палеарктике – занос (красная стрелка) доминирующего гаплотипа Н1 (обозначен красным цветом на круговых диаграммах) из Японии и занос (желтая стрелка) гаплотипа НЗ (обозначен желтым цветом на круговых диаграммах) с РДВ в Сибирь, европейскую часть России и Европу. Обозначения см. Рисунок 7.3 (по: Kirichenko et al., 2017b, с изменениями)

Появление *Ph. issikii* в Сибири – скорее всего, результат распространения вида из ЕЧР. Почти половина всех гаплотипов, обнаруженных в популяциях вида на западе России, была выявлена и в Сибири (10 из 23 гаплотипов: Н1–НЗ, Н8, Н9, Н13, Н14, Н17, Н19, Н23) (Рисунок 7.5).

В Сибири вид был замечен примерно на 20 лет позже, чем в ЕЧР: в 2006 г. в Тюмени (Гниненко, Козлова, 2006) против первой находки моли в 1985 г. в Москве (Беднова, Белов, 1999). Дальнейшие находки *Ph. issikii* в Сибири регистрировались в направлении с запада на восток – от Тюмени (2006 г.) до Красноярска (2018 г.) (Кириченко и др., 2019а). По югу Западной Сибири находки характерных мин на листьях и бабочек *Ph. issikii* регистрировались в близкие годы в пунктах вдоль Транссибирской магистрали, которая могла

выступать коридором распространения моли (Рисунок 7.6). Учитывая, что бабочки грацилляриид любят прятаться в щелях и трещинах под корой (Šefrová, 2002, 2003), при массовом размножении убежищами для этих насекомых являются многие объекты, в том числе и составы вагонов, которые могут выступать вектором распространения бабочек.

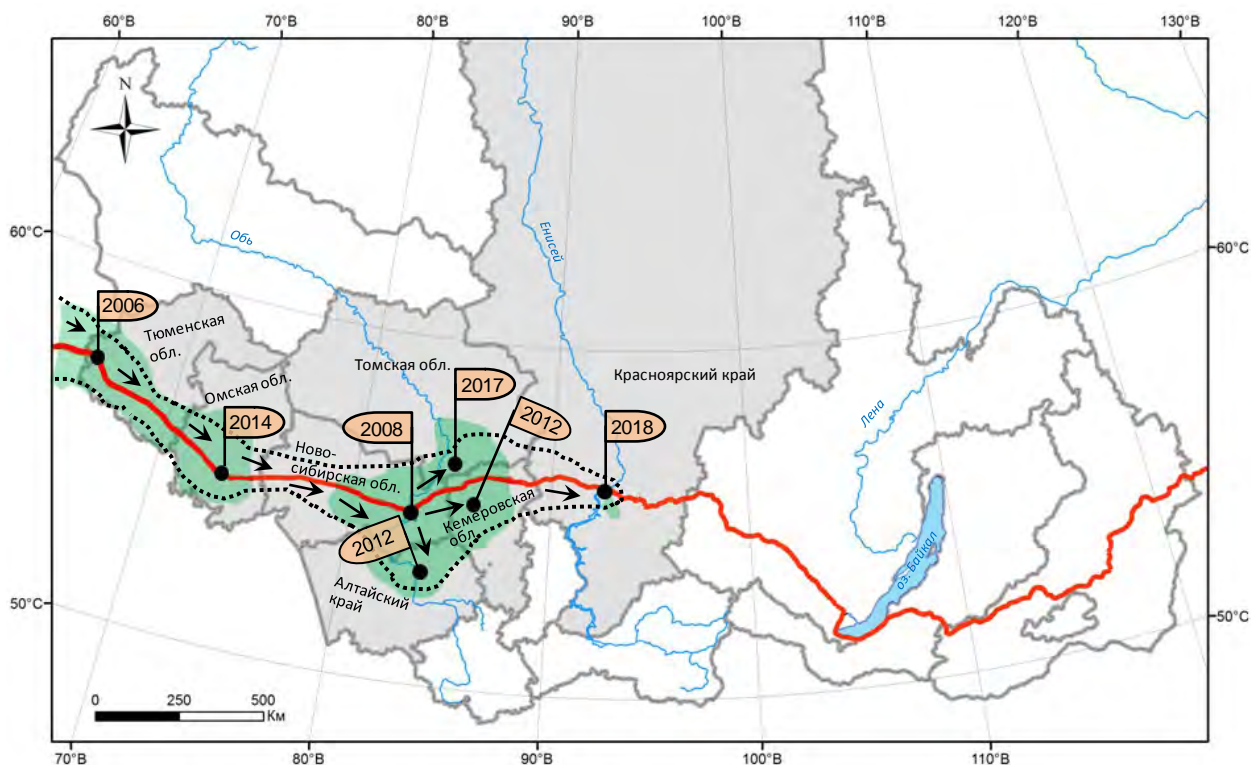


Рисунок 7.6. Распространение липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в Сибири: динамика регистрации первых находок вида в регионах (годы находок указаны во флажках в соответствующих пунктах) и предполагаемый маршрут экспансии (черные стрелки). Зеленой заливкой показан природный ареал липы (Степанов, 1993; Коропачинский, Встовская, 2012). Красной линией обозначена Транссибирская магистраль (Н.И. Кириченко: ориг.)

Учитывая высокий генетический полиморфизм инвазионных популяций *Ph. issikii*, моль могла бы рассматриваться на Западе Палеарктики как местный вид (Kirichenko et al., 2017b). Действительно, в природных ареалах, где виды существуют длительно, популяции насекомых чаще всего характеризуются более высоким уровнем генетического полиморфизма в сравнении с таковым в регионах инвазий видов (Valade et al., 2009; Tóth, Lakatos, 2018). На западе Палеарктики и в Сибири *Ph. issikii* мог оставаться невыявленным на протяжении долгих лет

в связи с возможной крайне низкой численностью его популяций. Вместе с тем в Европе и в ЕЧР фауна грацилляриид, включая редкие виды, изучена достаточно подробно (Hering, 1951; Кузнецов, 1981; Кузнецов, Барышникова, 1998; Csóka, 2003; Барышникова, 2008; J. De Prins, W. De Prins, 2019; Ellis, 2019). Маловероятно, что исследователи могли упустить из виду заметные повреждения *Ph. issikii* на липах – растениях, широко распространенных в странах Европы, а также в ЕЧР.

В Западной Сибири, где ареал лип очень фрагментарный, *Ph. issikii* сегодня встречается даже в отдаленных природных липовых рощах, которые сохранились здесь со времен доледникового периода (Крылов, 1934; Хлонов, 1965; Положий, Крапивкина, 1985; Крапивкина, 1996). Реликтовые липовые рощи на территории Западной Сибири (в Тюменской, Томской, Кемеровской, Новосибирской областях, Алтайском крае) являются памятниками природы, которые внесены в Красные книги регионов и подвергаются долгосрочному мониторингу (Крапивкина, 1996; Ревякина, 2006; Баранова, 2019; Казанцева, 2019). Характерных для *Ph. issikii* повреждений на них в предыдущие десятилетия отмечено не было (Куприянов: личное сообщение). Мины *Ph. issikii* на листьях лип в сибирских регионах стали отмечать совсем недавно (Гниненко, Козлова, 2006; Кириченко, 2013; Кириченко и др., 2013; Kirichenko et al., 2017b; Князев и др., 2018). Ко всему прочему, в европейских странах, в ЕЧР и в Сибири липовая моль-пестрянка имеет крайне низкую степень заражения паразитоидами (Szócs et al., 2015), что может являться дополнительным подтверждением чужеродности вида и его недавней экспансии в эти регионы (Kirichenko et al., 2017b).

Почему значительная часть гаплотипов (21 из 23 гаплотипов, 91 %), найденная в регионах инвазии вида, не была выявлена в Восточной Азии – предполагаемом природном ареале *Ph. issikii*? В Восточной Азии наши исследования были сфокусированы в основном на Японии (Хоккайдо), откуда вид был формально описан в 1963 г. (Kumata, 1963a), и на РДВ (Приморский край) (Ермолаев, 1977), откуда, согласно ранним предположениям, могла произойти инвазия (Ермолаев, 2014). Вполне возможно, что центр генетического разнообразия вида расположен отнюдь не в этих регионах, а, к примеру, в Корее или Китае. Поиск вида в Северной Корее, где нахождение *Ph. issikii* вполне закономерно, учитывая его распространение в приграничном Приморском крае

(Ермолаев, 1977), не представился возможным. В Южной Корее и Китае удалось собрать лишь несколько экземпляров *Ph. issikii*. В 2015–2017 гг. в этих странах были обнаружены только единичные экземпляры липовой моли-пестрянки (Kirichenko et al., 2017b). Более того, до наших исследований *Ph. issikii* даже не был известен в Китае (из-за малой изученности грацилляриид в стране), но, предположительно, имеет там естественный ареал. *Phyllonorycter issikii* был впервые обнаружен в Китае лишь в 2015 г. Единичные бабочки были получены нами из мин на листьях липы с северо-востока страны, из природного заповедника Басянь, Тяньцзинь (40.09' с. ш., 117.43' в. д) (Kirichenko et al., 2017b). Вполне вероятно, что вид распространен и в других северо-восточных провинциях Китая, учитывая широкую представленность лип в этом районе (Scientific database of China plant..., 2015). Вопросы о происхождении инвазионных популяций *Ph. issikii*, путях распространения и времени его вторжения на запад Палеарктики удалось прояснить при изучении исторического ареала вида с применением вековых гербарных коллекций (см. главу 8).

7.4. Расширение трофических связей липовой моли-пестрянки при инвазии

Успешность инвазионных видов во многом зависит от их способности расширять трофические ниши и переключаться в регионах инвазии на новые кормовые растения, не имеющие механизмов защиты от новых вредителей (Garnas, 2015; Cipollini, Peterson, 2018).

В ходе исследований в Палеарктике 303 из 334 образцов липовой моли-пестрянки (91 %) были получены непосредственно из мин на листьях лип, что позволило установить кормовые растения *Ph. issikii* на протяжении всего современного ареала вида (Таблица 7.5).

В совокупности в 65 географических точках (в 16 странах) в Палеарктике мины *Ph. issikii* были найдены на 10 видах лип (Таблица 7.5). В Восточной Азии особи *Ph. issikii* были получены с 6 восточноазиатских видов лип: амурской *T. amurensis*, японской *T. japonica*, маньчжурской *T. mandshurica*, Максимовича *T. maximowicziana*, монгольской *T. mongolica* и Таке *T. taquetii* (Таблица 7.5).

Таблица 7.5. Обнаружение гусениц и куколок *Phyllonorycter issikii* в листовых минах на разных видах лип в Палеарктике (по: Kirichenko et al., 2017b)

№	Кормовое растение	Страна (регион) [число образцов]	Всего образцов
Восточная Азия [88]			
1	<i>T. amurensis</i>	Россия (РДВ) [3]	3
2	<i>T. japonica</i>	Япония [1]	1
3	<i>T. mandshurica</i>	Россия (РДВ) [49], Южная Корея [5]	54
4	<i>T. maximowicziana</i>	Япония [22]	22
5	<i>T. mongolica</i>	Китай [1]	1
6	<i>T. taquetii</i>	Россия (РДВ) [7]	7
Страны Европы, Россия (ЕЧР, Сибирь) [215]			
	<i>T. americana</i>	Россия (ЕЧР) [8]	8
7	<i>T. amurensis</i>	Россия (Сибирь) [9]	9
8	<i>T. cordata</i>	Австрия [4], Болгария [20], Венгрия [17], Нидерланды [1], Россия (ЕЧР, Сибирь) [83], Словения [4], Украина [13], Финляндия [13]	155
8	<i>T. dasystyla</i>	Россия (ЕЧР) [11]	11
10	<i>T. platyphyllos</i>	Австрия [7], Чехия [1], Венгрия [4], Литва [3]	15
11	<i>T. sibirica</i>	Россия (Сибирь) [17]	17
Итого			303

В различных странах Европы, в ЕЧР и Сибири гусеницы и куколки *Ph. issikii* были собраны с 4 видов лип: мелколистной *T. cordata*, опушённо-столбиковой *T. dasystyla*, крупнолистной *T. platyphyllos* и сибирской *T. sibirica* (Таблица 7.5). Дополнительно в ЕЧР и в Сибири несколько образцов моли было выведено из мин с лип американской *T. americana* и амурской *T. amurensis* (Таблица 7.5), интродуцированных в некоторые отечественные ботанические сады.

В Восточной Азии 61 % образцов липовой моли-пестрянки происходил с липы маньчжурской, 25 % – с липы Максимовича, 8 % – с липы Таке и 4 % – с липы амурской (Рисунок 7.7). Оставшиеся 2 % особей моли были получены из мин с лип японской и монгольской (по 1 особи *Ph. issikii* с каждого вида растения в Японии и Китае соответственно) (Рисунок 7.7, Таблица 7.5).

В регионах инвазии наибольшее число образцов *Ph. issikii* (69 %) было получено с липы мелколистной (Рисунок 7.7Б). С большим отрывом за ней следовали липа сибирская (8 %), липа крупнолистная (5 %) (Рисунок 7.7Б).

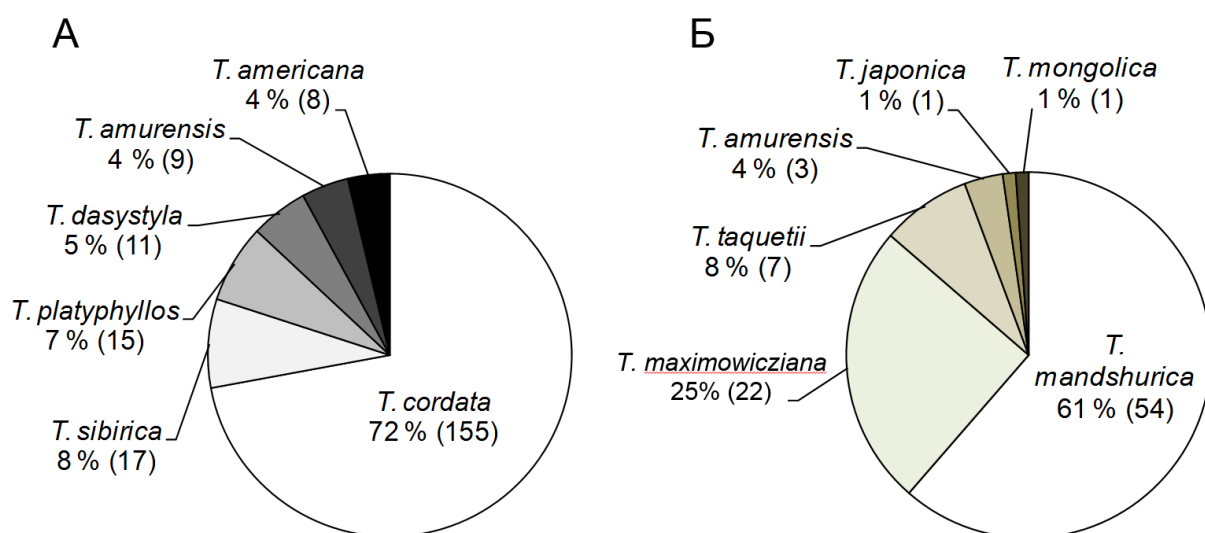


Рисунок 7.7. Относительное и абсолютное (в скобках) число образцов *Phyllonorycter issikii*, полученных из листовых мин на разных видах лип в Восточной Азии (где вид известен как аборигенный) (А), Европе, ЕЧР и Сибири (где вид известен как инвазионный) (Б) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Согласно литературе, липовая моль-пестрянка известна в Палеарктике с 12 видов лип (Ермолаев и др., 2018). Липы, произрастающие в регионах инвазии вида – *T. cordata*, *T. dasystyla*, *T. platyphyllos*, *T. sibirica*, *T. tomentosa*, *T. × europaea*, – новый трофический ресурс для минера (Šefrová, 2002; Кириченко, 2013; Kirichenko et al., 2017b; Ермолаев и др., 2018). Из них моль интенсивнее всего повреждает *T. cordata* (Šefrová, 2002; Кириченко, 2013; Ермолаев и др., 2018). В ЕЧР и странах Европы *T. cordata* доминирует по сравнению с другими видами лип (Jensen, 2003). В Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (Москва) мины *Ph. issikii* неоднократно обнаруживались на североамериканской липе *T. americana* L. (Рисунок 7.7Б).

На примере коллекции лип ГБС проведена оценка степени заселения листьев 3 видов лип, имеющих разное происхождение: липы Максимовича *T. maximowicziana* (из Восточной Азии), липы мелколистной *T. cordata* (из Европы, ЕЧР и Сибири – регионов инвазии моли) и липы американской *T. americana* (из Северной Америки, откуда липовая моль-пестрянка пока не известна). В ГБС *Ph. issikii* в меньшей степени заселяла листья своего привычного хозяина (липы Максимовича), отдавая явное предпочтение липе мелколистной, произрастающей по соседству в ботаническом саду (Рисунок 7.8).

На липе американской было отмечено в 2,5 раза меньше мин *Ph. issikii*, чем на липе мелколистной, и почти в 3 раза больше, чем на липе Максимовича (Рисунок 7.8).

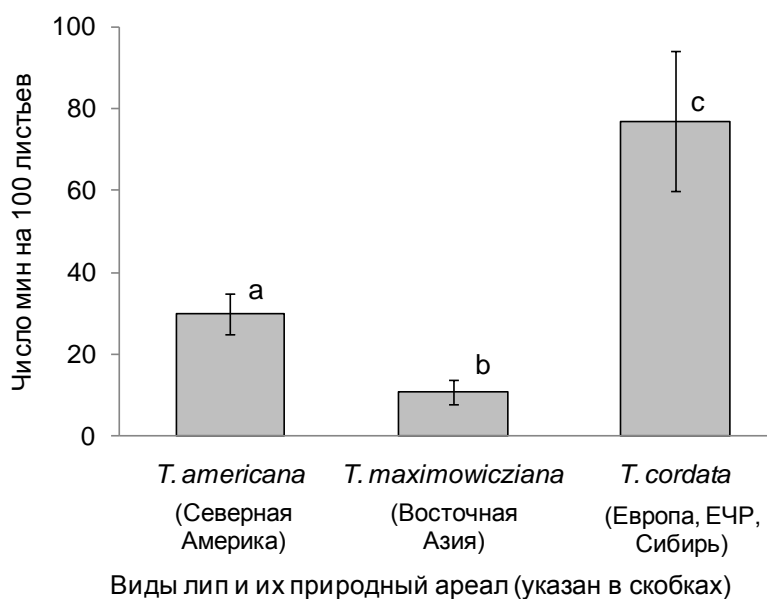


Рисунок 7.8. Освоение листьев разных видов лип липовой молью-пестрянкой в дендрарии Главного ботанического сада РАН (Москва, июнь 2009 г.), среднее ± стандартная ошибка. Столбцы, обозначенные разными буквами, достоверно отличаются (U-критерий Манна – Уитни, $p < 0,05$). Для каждого вида липы число повторностей (деревьев) составляло $N = 10$ (Н.И. Кириченко: ориг.)

Полученные результаты свидетельствуют о достоверно более высокой степени освоения новых хозяев в сравнении с заселением листьев липы из природного ареала моли и, таким образом, наглядно демонстрируют привлекательность новых видов кормовых растений для моли в сравнении с привычным кормом.

Одним из объяснений полученного результата может быть различие морфологических характеристик листьев исследованных видов растений. У разных видов лип степень опушения листьев варьирует (Коропачинский, Встовская, 2012). Она зависит от размеров трихом (волосков – выростов клеток эпидермиса, образующих опушение на поверхности разных органов растений) и степени их концентрации на листовой поверхности (Лотова, 2010). Листья липы Максимовича имеют выраженное опушение на нижней стороне по всей площади листа (Jones, 1968; Коропачинский, Встовская, 2012),

тогда как листья *T. cordata* и *T. americana* характеризуются относительно гладкими покровами с бороздками волосков лишь в углах жилок (Коропачинский, Встовская, 2012; Элайс, 2014).

Характерной чертой *Ph. issikii* является откладка яиц на нижнюю сторону листьев и развитие гусениц в нижнесторонних минах (Šefrová, 2002). Откладка яиц на верхнюю сторону листьев и образование верхнесторонних мин отмечаются редко и только при значительном повышении численности популяции вредителя (Н.И. Кириченко: личное наблюдение).

Известно, что листья с более гладкой поверхностью наиболее привлекательны для самок минирующих молей при откладке яиц (Wagner, Doak, 2017). Откладка яиц – важный этап жизненного цикла минирующих насекомых (Hering, 1951). При размещении яиц на листьях самки многих видов минеров надежно фиксируют их клейким, быстро застывающим секретом (Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997). Плотное прилегание яйца к эпидермису листа позволяет отродившимся гусеницам быстро внедриться во внутренние ткани листьев путем прогрызания оболочки яйца и подлежащего эпидермиса листа в месте прикрепления яйца к листовой поверхности (Wagner, Doak, 2017). На листьях со значительным опушением надежная фиксация яиц к поверхности и последующее проникновение отродившихся гусениц внутрь тканей могут быть проблематичными (Wagner, Doak, 2017).

Более гладкие покровы листьев липы мелколистной и американской могут способствовать освоению липовой молью-пестрянкой этих новых для нее кормовых растений. Важную роль при этом, несомненно, играют и биохимические характеристики листьев, однако же в данной работе они исследованы не были. Липовая моль-пестрянка способна к вспышкам массового размножения на липе мелколистной и успешно развивается на липе американской, что говорит о благоприятности этих растений для развития вредителя. Возможность успешного развития *Ph. issikii* на листьях *T. americana* может сделать эту породу уязвимой к повреждениям моли при ее проникновении в Северную Америку.

7.5. Обнаружение потенциально нового криптического вида из рода *Phyllonorycter* на липах в Восточной Азии

При исследовании молекулярно-генетических характеристик популяций липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в Японии и на РДВ была выявлена группа особей (43 из 377, 11%), первоначально собранных как *Ph. issikii* (Рисунок 7.9) (список образцов и точки сборов см. Kirichenko et al., 2019b).

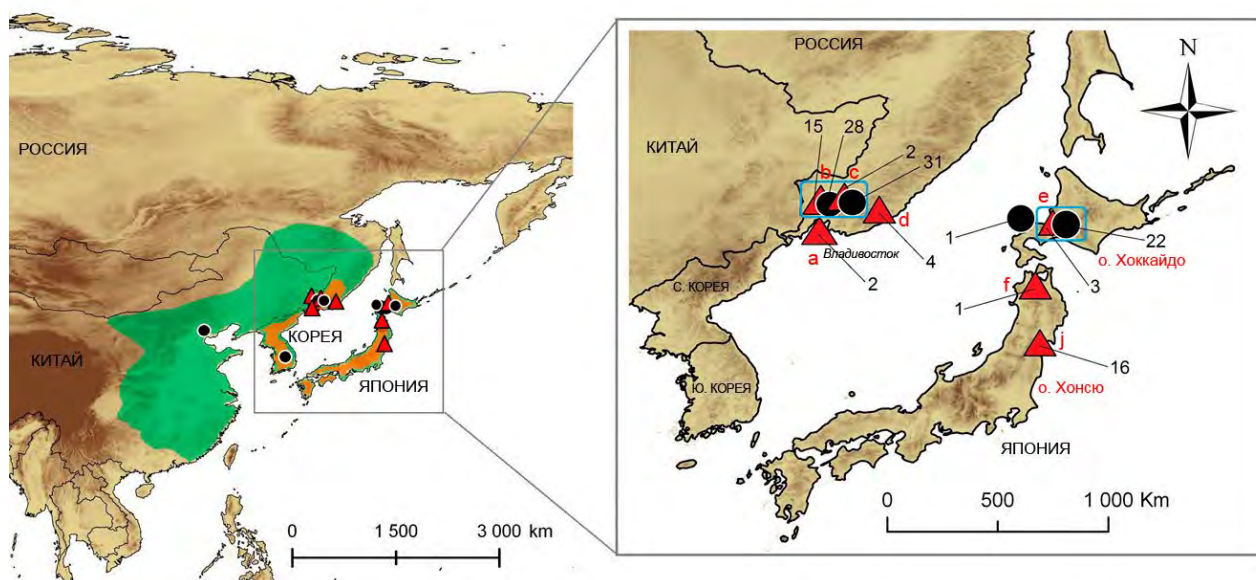


Рисунок 7.9. Регион обнаружения *Phyllonorycter* sp. в Восточной Азии. Зеленым цветом обозначен ареал липы, оранжевым – регион, в котором *Ph. issikii* известен как местный вид. Места сборов: красные треугольники – *Phyllonorycter* sp., черные точки – *Ph. issikii*. Во врезке указано число образцов из каждого пункта сбора: а – лесопарк в Академгородке (Владивосток), б – Уссурийская астрофизическая обсерватория, с – ГТС, с. Горнотаежное Приморского края, d – Национальный парк «Зов Тигра», Сихотэ-Алинь, е – Саппоро, f – г. Куроиси, j – Сендай. Голубой обводкой отмечены точки, в которых одновременно были собраны образцы *Ph. issikii* и *Phyllonorycter* sp.(по: Kirichenko et al., 2017b)

На платформе генетической базы BOLD образцам были присвоены разные видовые коды – BIN (Barcode Index Number) – BOLD:AAC9940 и BOLD:ACC3074. Первый BIN соответствует виду *Ph. issikii* (N = 344 особи с запада и востока Палеарктики), второй (новый BIN) – родственной генетической линии (N = 43 образца из Японии и РДВ). Во втором случае образцы могут принадлежать потенциально новому для науки виду моли (обозначен как *Phyllonorycter* sp.).

Phyllonorycter sp. имеет ограниченный ареал в Восточной Азии и пока за его пределами обнаружен не был (Рисунок 7.9). В совокупности 23 из 43 образцов *Phyllonorycter* sp. происходили из Приморского края (из 4 точек во Владивостоке, 2 точек около с. Горнотаежное и 1 точки в горах Сихотэ-Алинь на высоте 690 м н. у. м.), 20 образцов – с о. Хоккайдо (1 точки) и о. Хонсю (2 точек) (Рисунок 7.9). На РДВ и в Японии особи *Phyllonorycter* sp. встречались как в искусственных посадках лип (участки a, b, f, j), так и в лесу (участки c, d, e) (Рисунок 7.9).

На РДВ соотношение числа особей *Phyllonorycter* sp. к *Ph. issikii* составляло 1:3 (23 и 59 образцов), в Японии – 1:1 (20 и 22 образца) (Рисунок 7.10, см. врезку).

На филогенетическом дереве, построенном на основе анализа сиквенсов гена COI мтДНК с применением алгоритма максимального правдоподобия, выявлено 2 генетически обособленных кластера (Рисунок 7.10). Дистальный кластер (окрашен красным цветом), сформированный 43 особями *Phyllonorycter* sp., был ограничен генетической дистанцией $5,13 \pm 0,003$ % (или 20 мутациями) от кластера собственно *Ph. issikii* (окрашен синим цветом), представленного 344 образцами с запада и востока Палеарктики (Рисунок 7.10). Минимальная генетическая дистанция между данными кластерами составила 3,66 %. Максимальная величина внутривидовой изменчивости по гену COI мтДНК у *Phyllonorycter* sp. составила 1,38 % против ранее оцененной внутривидовой генетической изменчивости 2,96 % для *Ph. issikii*.

Дополнительно для выборок особей *Ph. issikii* и *Phyllonorycter* sp. был проведен анализ более консервативных генов – гистона 3 (H3) и 28S для проверки родства в комплексе липовых молей-пестрянок.

На дереве, построенном на основе анализа гена гистон 3, выявлено 7 мутаций, на дереве 28S – 3 мутации. По ним анализируемые выборки молей достоверно разделяются на 2 кластера, соответствующих *Ph. issikii* (первый) и *Phyllonorycter* sp. (второй) (Рисунок 7.11). Таким образом, разделение кластеров *Ph. issikii* и *Phyllonorycter* sp. по гену COI мтДНК согласовалось с таковым при анализе ядерных генов – H3 и 28S, проведенном на одних и тех же образцах молей (выборка N = 26 для *Ph. issikii*; N = 23 для *Phyllonorycter* sp.) (Рисунок 7.11).

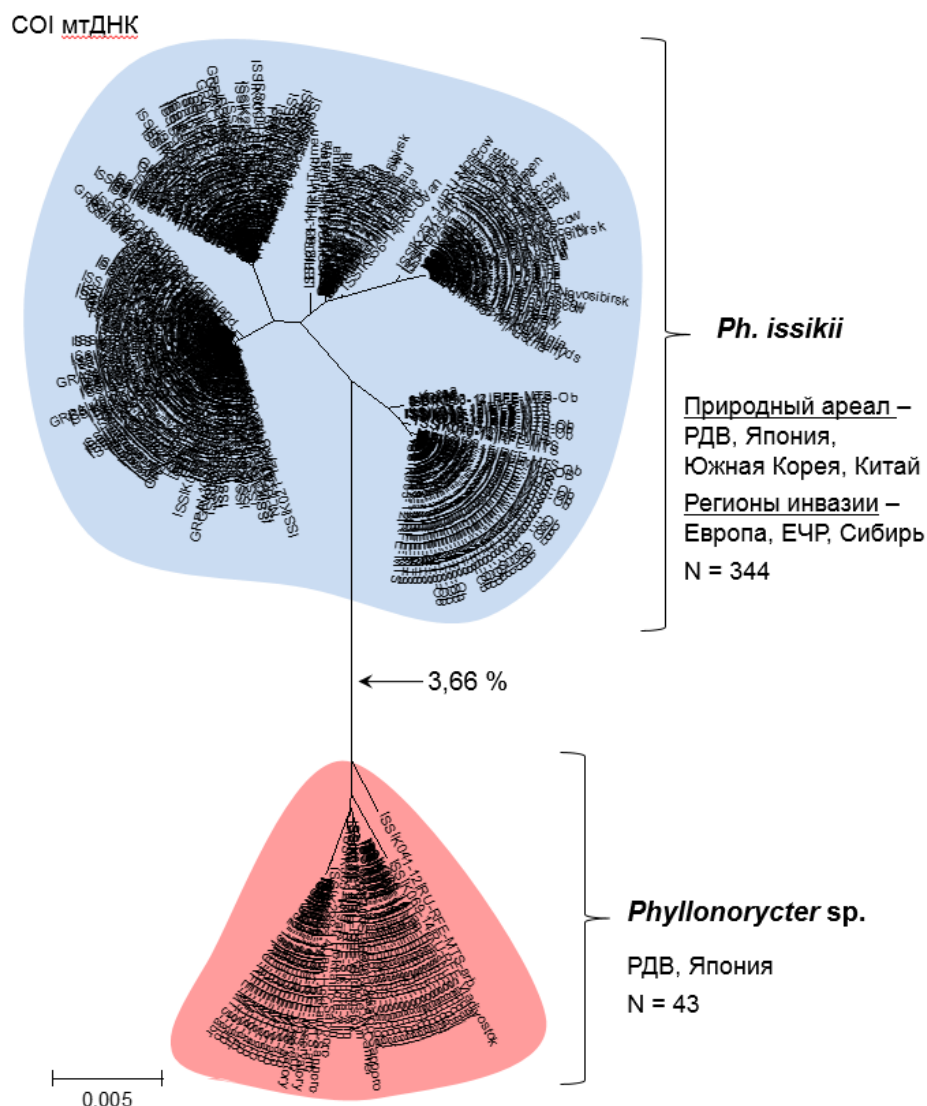


Рисунок 7.10. Филогенетическое дерево, отображающее родство *Phyllonorycter issikii* и *Phyllonorycter* sp. из Восточной Азии (построенное на основе анализа гена COI мтДНК с применением метода максимального правдоподобия и бутстрэп-метода с реализацией 2500 итераций, $p < 0,05$). Генетически отдаленные кластеры выделены цветами – синим (*Ph. issikii*) и красным (*Phyllonorycter* sp.). Регионы происхождения образцов молей указаны рядом с кластерами (по: Kirichenko et al., 2017b)

Phyllonorycter sp. имеет очевидные генетические отличия от *Ph. issikii*. Вместе с тем по морфологическим признакам особи этих таксонов разграничить невозможно. Рисунок передних крыльев, строение генитального аппарата самцов и самок (характеристики, используемые для идентификации видов из рода *Phyllonorycter*) у *Ph. issikii* и *Phyllonorycter* sp. схожи (Kirichenko et al., 2017b).

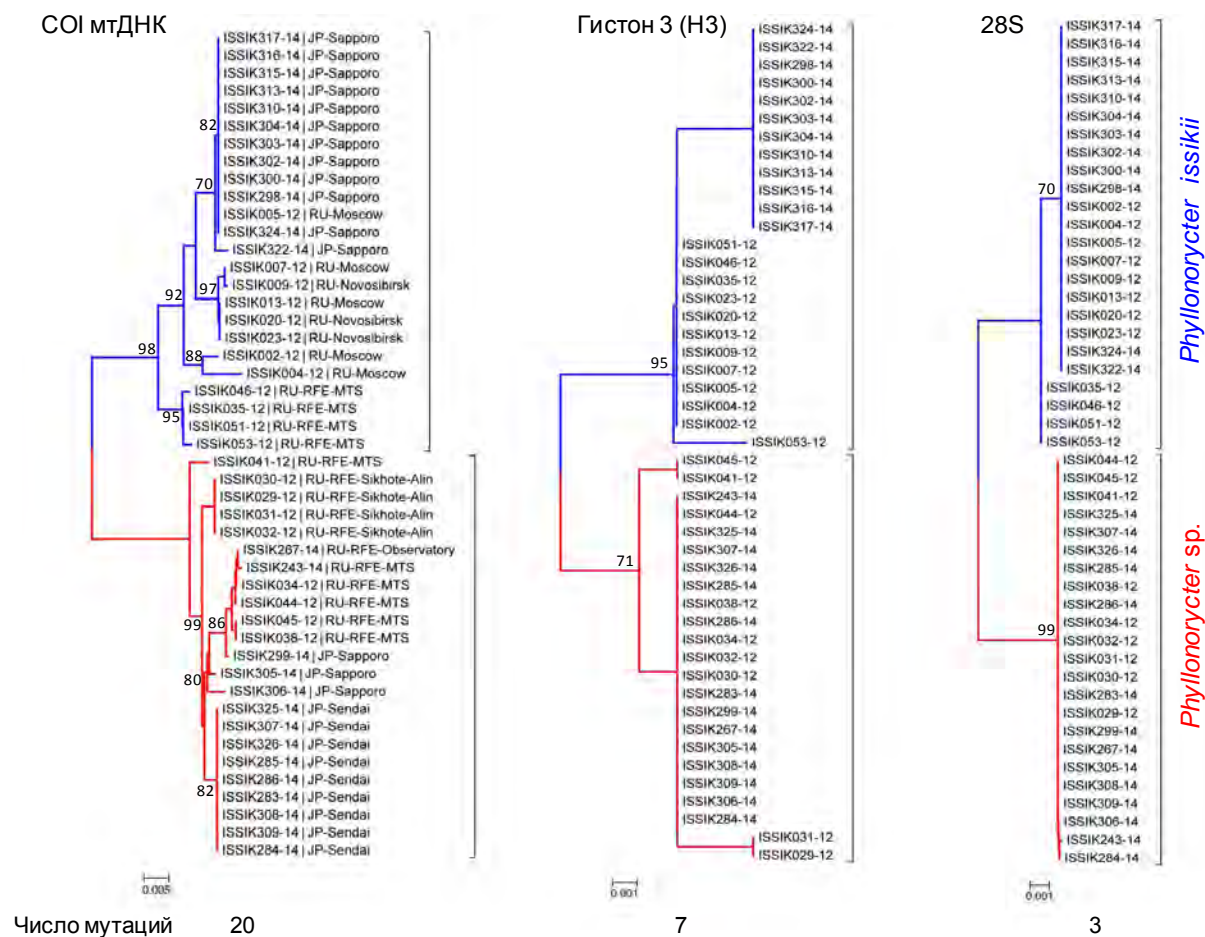


Рисунок 7.11. Филогенетические деревья, отображающие родство *Phyllonorycter issikii* (n = 26) и *Phyllonorycter sp.* (n = 23) (на основе анализа генов COI мтДНК, гистон 3 и 28S применением метода максимального правдоподобия и бутстрэп-метода с реализацией 2500 итераций, $p < 0,05$). Метки на базальных ветвях указаны для величин > 70 . Географическая принадлежность образцов указана на дереве COI: RU – Россия, RFE – российский Дальний Восток, JP – Япония; SK – Южная Корея, CN – Китай (по: Kirichenko et al., 2017b)

Восточноазиатские популяции *Phyllonorycter sp.* были представлены 11 гаплотипами, установленными по гену COI мтДНК: 6 гаплотипов на РДВ и 7 в Японии (Рисунок 7.12, гаплотипы обозначены разными цветами). У *Phyllonorycter sp.* ни один из гаплотипов не был общим для РДВ и Японии. На наиболее распространенные гаплотипы – А (на РДВ) и К (в Японии) приходилось 30 % и 37 % всех особей *Phyllonorycter sp.*, собранных в Восточной Азии (Рисунок 7.13). Девять из 11 гаплотипов были представлены 1–3 особями на РДВ и в Японии.

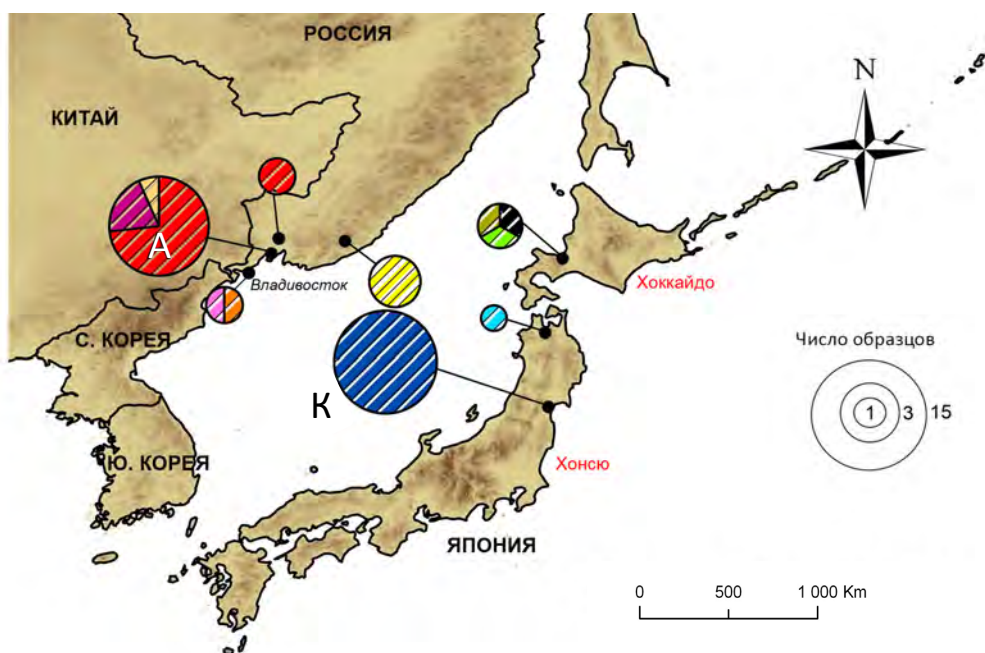


Рисунок 7.12. География гаплотипов гена COI мтДНК у *Phyllonorycter* sp. в Восточной Азии. Размер круговой диаграммы отражает число исследованных особей (см. легенду). Сектора на круговых диаграммах, закрашенные разными цветами, соответствуют разным гаплотипам (всего 11 гаплотипов). А и К – доминирующие гаплотипы на РДВ и в Японии соответственно (по: Kirichenko et al., 2017b)

Медианная сеть гаплотипов *Phyllonorycter* sp. имеет разветвленную структуру с 2 основными гаплотипами А и К, разделенными 5 мутациями (Рисунок 7.13). Несмотря на то, что 13 гаплотипов являлись уникальными (6 гаплотипов было найдено только на РДВ, прочие 7 – только в Японии), сеть гаплотипов не имела четкой географической структуры. Отдельные гаплотипы с РДВ имели более близкие генетические связи с гаплотипами из Японии, чем с прочими гаплотипами с РДВ, что может свидетельствовать об общности их происхождения. Например, гаплотип В, представленный одним образцом моли из г. Саппоро (Япония), дивергировал от доминирующего на РДВ гаплотипа А, тогда как гаплотип F из Владивостока был отделен от основного японского гаплотипа К всего 2 мутациями (Рисунок 7.13). Анализ медианной сети выявил 12 гаплотипов, которые при анализе фактического материала установлены не были. Вполне вероятно, что некоторые из них могут быть общими для обоих географических регионов.

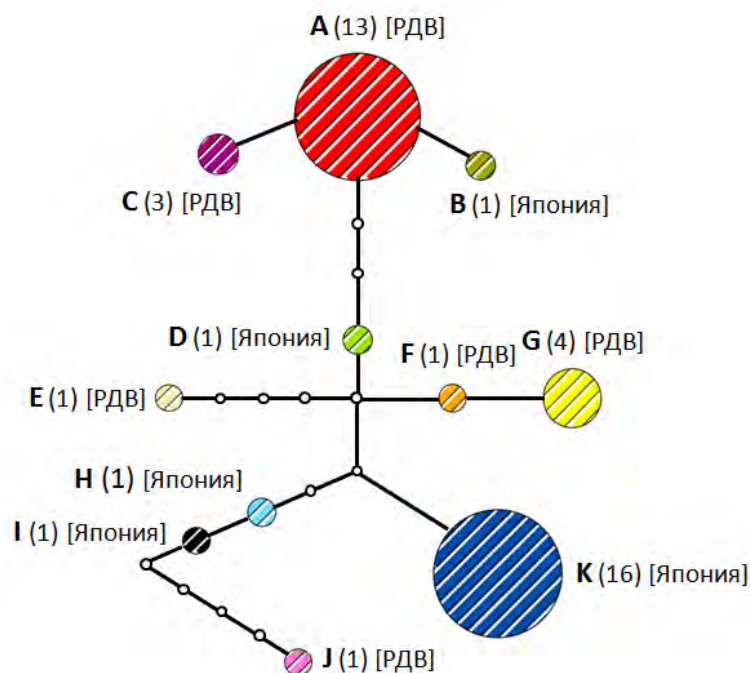


Рисунок 7.13. Медианная сеть гаплотипов *Phyllonorycter* sp. в Восточной Азии, построенная на основе анализа гена COI мтДНК с применением алгоритма парсимонии, $p < 0,05$. Разные цвета соответствуют разным гаплотипам (А–К); размер кругов – числу исследованных особей моли (указано в скобках для каждого гаплотипа). В квадратных скобках указаны регионы происхождения гаплотипов – российский Дальний Восток (РДВ), Япония. Отрезок линии, соединяющий круги, представляет собой одну мутацию. Точками (o) обозначены промежуточные (невыявленные по фактическим данным) гаплотипы (по: Kirichenko et al., 2017b)

На РДВ и в Японии *Phyllonorycter* sp. обитает в симпатрии с *Ph. issikii*. Особи обеих молей были найдены в одних и тех же пунктах – в дендрарии ГТС, в лесном массиве Уссурийской астрофизической обсерватории (Приморский край) и в пригороде Саппоро (Хоккайдо). Более того, они развивались на одних и тех же видах лип: *T. amurensis*, *T. mandshurica*, *T. taquetii* на РДВ, *T. japonica* и *T. maximowicziana* в Японии (Рисунок 7.14).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в комплексе липовых молей-пестрянок на РДВ и в Японии идет процесс видообразования, который уже затронул генетический уровень, но пока не нашел выраженного фенотипического проявления у *Phyllonorycter* sp. Несмотря на обследование значительной выборки, между *Ph. issikii* и *Phyllonorycter* sp. не зафиксировано ни одного случая гибридизации, что предполагает наличие между ними полового барьера.

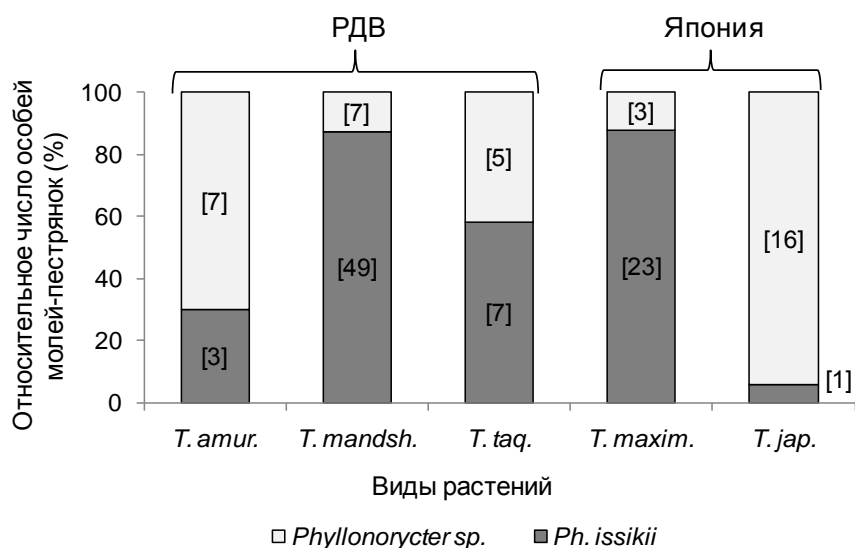


Рисунок 7.14. Общие кормовые растения *Phyllonorycter issikii* и *Phyllonorycter* sp. на российском Дальнем Востоке и в Японии. В квадратных скобках указано фактическое число особей. Названия видов см. текст (Н.И. Кириченко: ориг.)

Приморский край и простирающийся от Владивостока вдоль побережья к северо-востоку от Приморского края Сихотэ-Алинский хребет длиной 900 км благодаря своим климатическим особенностям и характерной геологической истории (Урусов, 1993; Krestov, 2003) – известный район эндемизма различных организмов (Гричук, Борисова, 2009; Новенко, 2009). Действительно, в фауне грацилляриид РДВ (преимущественно из Приморского края) известно 18 эндемичных видов грацилляриид, в том числе 7 видов из рода *Phyllonorycter* (Барышникова, 2016; Kirichenko et al., 2019a).

Сравнительное изучение инвазионного вида *Ph. issikii* и потенциально нового близкородственного вида *Phyllonorycter* sp., ареал которого ограничен Восточной Азией, может послужить хорошей моделью для определения факторов, отвечающих за успешность инвазий у грацилляриид.

7.6. Заключение

Филогеографический анализ липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* свидетельствует о вкладе популяций из Японии и с российского Дальнего Востока в инвазию вида на запад Палеарктики. Отсутствие потери внутривидового генетического разнообразия при экспансии *Ph. issikii* говорит о комплексном

течении процесса инвазии со множественными повторными заносами популяций из Восточной Азии в европейскую часть России, Сибирь и страны Европы с возможной последующей гибридизацией.

Инвазия *Ph. issikii* в Западной Сибири, отмечаемая здесь с начала XXI века, достигла своего максимума с установлением современной границы распространения на севере в Томской обл. и на востоке в Приенисейской Сибири. Дальнейшее распространение липовой моли-пестрянки на север и в Восточную Сибирь будет лимитировано трофическим фактором.

На западе Палеарктики отмечено формирование новых трофических связей у *Ph. issikii* с европейскими и североамериканскими видами лип, которые оказались подходящим кормовым ресурсом для развития вредителя. Их привлекательность для моли может быть обусловлена гладкой листовой поверхностью, благоприятствующей реализации важного этапа жизненного цикла – откладки яиц (надежного прикрепления яиц к поверхности и последующего проникновения гусениц из яиц во внутренние ткани листа). Возможность успешного развития *Ph. issikii* на листьях североамериканской липы *Tilia americana* может сделать эту породу уязвимой к повреждениям моли при ее экспансии в Северную Америку.

На РДВ и в Японии в симпатрии с *Ph. issikii* обитает близкородственный потенциально новый для науки вид *Phyllonorycter* sp., установленный по молекулярно-генетическим характеристикам (анализу 3 генов – COI мтДНК, H3 и 28S). Моли *Phyllonorycter issikii* и *Phyllonorycter* sp. заселяют одни и те же восточноазиатские виды лип и не несут признаков гибридизации. Отсутствие надежных морфологических отличий у *Phyllonorycter* sp. от *Ph. issikii* говорит о том, что в комплексе липовых молей-пестрянок в Восточной Азии идет процесс видообразования, который пока не нашел проявлений на фенотипическом уровне, но диагностируется на генетическом уровне.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко и др., 2009а, 2019а; Кириченко, 2013; Kirichenko et al., 2017b, 2019а.

ГЛАВА 8. Ретроспективный анализ ареалов и поиск ранних свидетельств инвазий грацилляриид с применением исторических гербарных коллекций (на примере липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*)

8.1. Введение

С использованием крупных гербарных коллекций, хранящих образцы липы *Tilia* (Malvaceae) 2,5-вековой давности, проведена работа по уточнению исторического ареала липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* – установлению природного распространения вида на востоке Палеарктики и поиску ранних свидетельств его проникновения на запад Палеарктики. На основе полученных данных изучены связи *Ph. issikii* с липами и получены количественные оценки, позволяющие судить об относительной численности моли в разные годы в историческом прошлом. Архивные образцы гусениц, собранные из мин на гербаризированных листьях, послужили ценным материалом для видовой диагностики и изучения генетических характеристик различных географических популяций моли с применением секвенирования нового поколения (СПН), что стало ключом к пониманию картины экспансии вида в Палеарктике.

8.2. Географическое происхождение гербарных образцов лип и обнаружение типичных мин молей-пестрянок

География гербарных сборов. В современном ареале *Ph. issikii* – в Палеарктике – кормовыми растениями для вида могут выступать многие виды лип (Kumata, 1963a; Kirichenko et al., 2017b; Ермолаев и др., 2018). Учитывая этот факт, а также принимая во внимание возможность *Ph. issikii* развиваться на североамериканских липах (Кириченко, 2013), в исследования были включены исторические гербарные образцы лип, собранные как в Палеарктике, так и в Неарктике¹². Именно в этих биогеографических регионах представители рода *Tilia* имеют широкое распространение; как исключение, отдельные виды встречаются в субтропической зоне Северного полушария (Pigott, 2012).

¹²Палеарктика охватывает Европу, Азию (к северу от Гималаев, без Аравийского полуострова) и север Северной Африки, Неарктика – Гренландию, почти всю Северную Америку и Мексику.

Гербарные коллекции из Палеарктики и Неарктики были представлены сборами, выполненными за близкие временные отрезки. Самые продолжительные сборы – на протяжении 253 лет (в период с 1764 по 2016 г.) – были осуществлены на западе Палеарктики, в регионе, где липовая моль-пестрянка известна как инвазионный вид (Рисунок 8.1). В Восточной Палеарктике, в частности, в Восточной Азии, где вид считается аборигенным, и в Неарктике, где *Ph. issikii* из литературы неизвестен, гербарные образцы были собраны на протяжении 193 и 191 года соответственно. Общим интервалом сборов образцов во всех регионах являлся период с 1824 по 2008 г. (185 лет) (Рисунок 8.1).

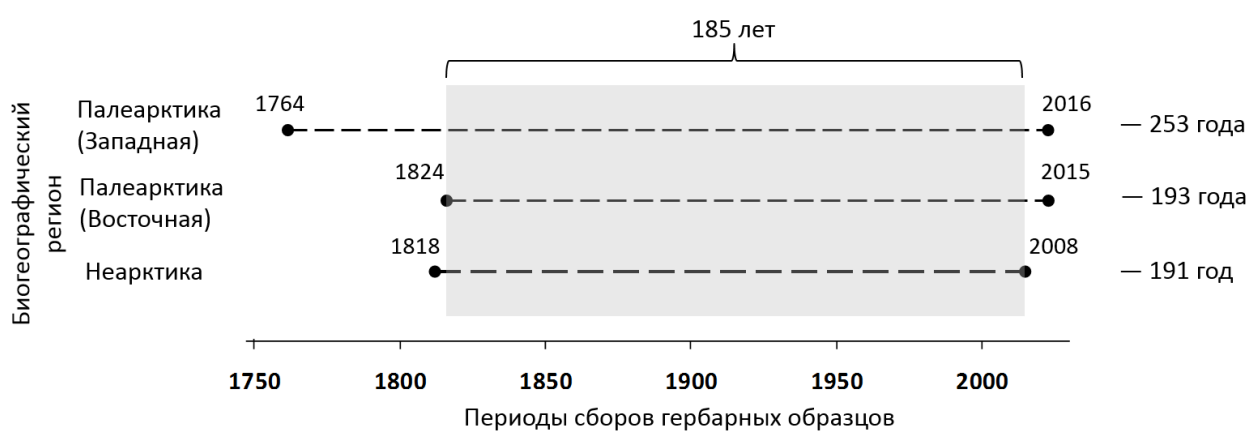


Рисунок 8.1. Периоды сборов гербарных образцов липы *Tilia* spp. в Палеарктике и Неарктике. Серым цветом выделен общий интервал времени для исследуемых регионов, охватывающий 185 лет (Кириченко и др., 2019в, с изменениями)

Эти сборы были выполнены задолго до первого упоминания в литературе об инвазии *Ph. issikii* (Москва, 1985 г.) (Беднова, Белов, 1999) и послужили репрезентативным материалом для реконструкции распространения вида в прошлом. В совокупности из Палеарктики и Неарктики был исследован 15691 гербарный образец¹³. 15008 образцов (96 % всех образцов в исследовании), содержащих в общей сложности 1,4 миллиона листьев лип, происходили из Палеарктики. В регионах, где вид считается инвазионным – в Европе, России (ЕЧР) и Сибири, сборы были представлены 11459 гербарными образцами (76 % всех гербарных образцов из Палеарктики) (Рисунок 8.2).

¹³Под гербарным образцом понимается биологический материал (листья лип с веточкой или без нее), смонтированный на одном гербарном листе (подложке) (Скворцов, 1977).

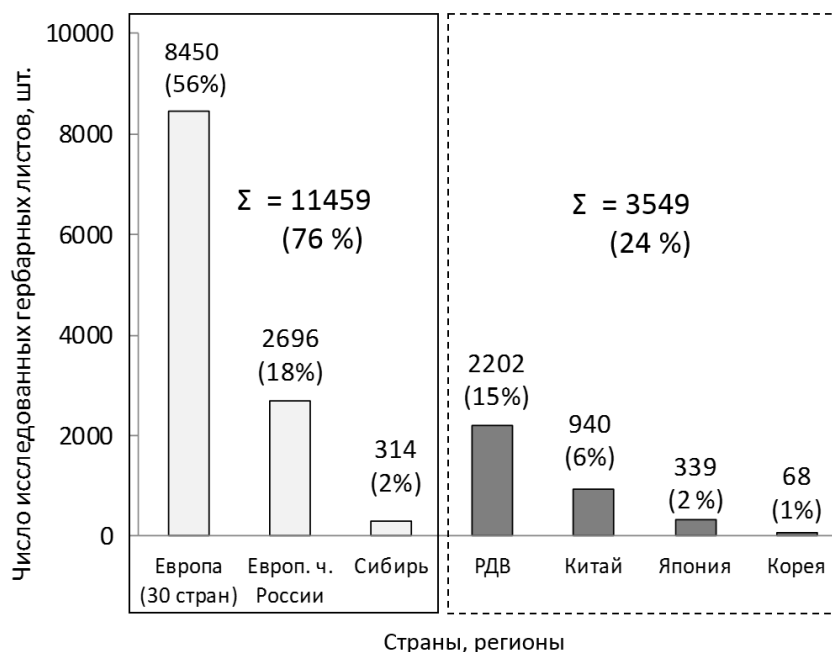


Рисунок 8.2. Распределение гербарных образцов лип по странам и регионам. Сплошной обводкой указаны регионы, в которых *Phyllonorycter issikii* известен как инвазионный вид, пунктирной обводкой – регионы, в которых вид считается аборигенным. В скобках отмечена доля (%) гербарных образцов в регионе или стране от всего числа образцов в исследовании. Каждый гербарный образец содержал от 7 до 61 листьев липы (по данным: Kirichenko, Lopez-Vaamonde, 2019, с изменениями)

Значительная часть гербарных образцов (60 % всех образцов из Палеарктики) происходила из Европы – 30 восточно- и западноевропейских стран. Практически во всех этих странах факты обнаружения *Ph. issikii* известны из современной литературы (Šefrová, 2002; Ермолаев, Рублева, 2017; Kirichenko et al., 2017b; Ермолаев и др., 2018). Исключение составляют Скандинавские страны и Англия, откуда достоверных данных о находках вида нет. Гербарные сборы из ЕЧР и Сибири были представлены 3010 образцами (20 % всех образцов) из 27 административных регионов (с наибольшим числом образцов из Московской обл.).

Гербарный материал из Восточной Азии был представлен 3549 образцами (24 % всех образцов) и происходил из регионов и стран, где *Ph. issikii* считается местным видом – с РДВ (14 % от всех образцов), из Японии и Кореи (в совокупности 2,3 % образцов) (Рисунок 8.2). Доля гербарных образцов из Китая составляла 5 % от всего числа образцов в исследовании.

Из Неарктики происходило 683 гербарных образца, собранных с североамериканских видов лип. Из них 638 образцов были получены из 16 штатов США (604 образца) и 2 провинций Канады (34 образца). Прочие 45 гербарных образцов происходили из Северной и Северо-Восточной Мексики.

Изученные гербарные образцы из Палеарктики и Неарктики, собранные за последние 2,5 века, были отнесены к 120 видам лип и более чем 80 гибридным формам (Таблица 8.1).

Таблица 8.1. Виды лип в изученных гербарных коллекциях из разных биогеографических регионов* (Н.И. Кириченко: ориг.)

Виды лип ¹	Число видов
ПАЛЕАРКТИКА (Западная)	
Европа, Россия (ЕЧР)²: <i>Tilia alba</i> , <i>T. apiculata</i> , <i>T. argentea</i> , <i>T. asplenifolia</i> , <i>T. aurea</i> , <i>T. blockiana</i> , <i>T. budensis</i> , <i>T. calvescens</i> , <i>T. caucasica</i> , <i>T. cordata</i> , <i>T. cordifolia</i> , <i>T. dasystyla</i> , <i>T. dictyoneura</i> , <i>T. euchlora</i> , <i>T. flava</i> , <i>T. flavescens</i> , <i>T. floribunda</i> , <i>T. furedensis</i> , <i>T. gizellae</i> , <i>T. glabra</i> , <i>T. grandifolia</i> , <i>T. haringiana</i> , <i>T. haszlinzkyana</i> , <i>T. haynaldiana</i> , <i>T. heterophylla</i> , <i>T. insularis</i> , <i>T. intercedens</i> , <i>T. intermedia</i> , <i>T. komarovi</i> , <i>T. latebracteata</i> , <i>T. latifolia</i> , <i>T. laxiflora</i> , <i>T. ledebourii</i> , <i>T. leptocarya</i> , <i>T. microphylla</i> , <i>T. mollis</i> , <i>T. moltkei</i> , <i>T. mutabilis</i> , <i>T. neglecta</i> , <i>T. nickerlii</i> , <i>T. nobilis</i> , <i>T. oblique</i> , <i>T. obricularis</i> , <i>T. oxycarpa</i> , <i>T. pallida</i> , <i>T. parvifolia</i> , <i>T. perneckensis</i> , <i>T. pilosa</i> , <i>T. platyphyllos</i> , <i>T. praecox</i> , <i>T. pubescens</i> , <i>T. pyramidalis</i> , <i>T. rubescens</i> , <i>T. rubra</i> , <i>T. ruprechtii</i> , <i>T. septemtrionalis</i> , <i>T. spectabilis</i> , <i>T. sphaerocarpa</i> , <i>T. stenocarpa</i> , <i>T. stohlii</i> , <i>T. subangulata</i> , <i>T. subflavescens</i> , <i>T. sublanata</i> , <i>T. sylvestris</i> , <i>T. sythensis</i> , <i>T. tennifolia</i> , <i>T. tomentosa</i> , <i>T. trichoclados</i> , <i>T. truncate</i> , <i>T. tucekii</i> , <i>T. turbinata</i> , <i>T. ulmifolia</i> , <i>T. vestita</i> , <i>T. viridis</i> , <i>T. vitifolia</i> , <i>T. vulgaris</i>	76
ПАЛЕАРКТИКА (Восточная)	
Россия (Сибирь)²: <i>T. cordata</i> , <i>T. nasczokinii</i> , <i>T. sibirica</i>	3
Восточная Азия³: <i>T. amurensis</i> , <i>T. chinensis</i> , <i>T. chingiana</i> , <i>T. concinna</i> , <i>T. divaricata</i> , <i>T. endochrysea</i> , <i>T. henryana</i> , <i>T. intonsa</i> , <i>T. japonica</i> , <i>T. kiusiana</i> , <i>T. koreana</i> , <i>T. laetevirens</i> , <i>T. leptocarya</i> , <i>T. mandshurica</i> , <i>T. maximowicziana</i> , <i>T. miqueliana</i> , <i>T. mongolica</i> , <i>T. nobilis</i> , <i>T. oblongifolia</i> , <i>T. oliveri</i> , <i>T. paucicostata</i> , <i>T. pekinensis</i> , <i>T. rufa</i> , <i>T. taquetii</i> , <i>T. tuan</i>	25
<i>Tilia</i> spp. (гибридные формы)	> 80
НЕАРКТИКА	
США, Канада: <i>T. americana</i> , <i>T. californiana</i> , <i>T. canadensis</i> , <i>T. caroliniana</i> , <i>T. floridana</i> , <i>T. glabra</i> , <i>T. heterophylla</i> , <i>T. lasioclada</i> , <i>T. leptophylla</i> , <i>T. littoralis</i> , <i>T. mexicana</i> , <i>T. michauxii</i> , <i>T. monticola</i> , <i>T. nuda</i> , <i>T. relictata</i> , <i>T. venulosa</i>	16
Всего видов (исключая гибридные формы):	120**

*По результатам исследования исторических гербарных коллекций (список депозитариев см. раздел 2.9). ¹Жирным шрифтом выделены виды лип, образцы которых преобладали по числу в гербарных коллекциях (суммарная доля образцов этих видов составляла 50 % от всего исследованного материала). Регионы, в которых *Ph. issikii* известна как ²инвазионный вид и ³аборигенный вид. **При суммировании липа мелколистная *T. cordata*, указанная одновременно для Западной и Восточной Палеарктики, учитывалась 1 раз.

Классификация рода липа неоднократно пересматривалась и продолжает претерпевать изменения. Если раньше нижеуказанные восточноазиатские виды лип рассматривали в качестве самостоятельных таксонов, то сегодня *Tilia divaricata*, *T. koreana* и *T. taquetii* считают младшими синонимами вида *T. amurensis*, *T. sibirica* – младшим синонимом *T. cordata* (Коропачинский, Встовская, 2012), *T. pekinensis* – младшим синонимом *T. mandshurica* (Qian et al., 2003). Значительная часть видовых названий в таблице 8.1 была синонимизирована. Не оспаривая мнение ведущих специалистов, для сохранения исторического аспекта и во избежание неверной трактовки первичных определений в работе отсылка идет к оригинальным определениям – названиям видов с этикеток гербарных образцов.

Около половины гербарных образцов были представлены 7 видами лип (Таблица 8.1, выделенные жирным шрифтом). Среди них 4 восточноазиатских вида – *T. amurensis*, *T. mandshurica*, *T. maximowicziana*, *T. taquetii*, 2 европейских – *T. cordata*, *T. platyphyllos* и 1 североамериканский – *T. americana*. Эти виды лип наиболее представлены в соответствующих регионах (Pigott, 2012).

Обнаружение мин липовых молей-пестрянок на исторических гербарных образцах. Типичные мины молей рода *Phyllonorycter* были обнаружены на 270 (из 15691) гербарных образцах из Палеарктики и Неарктики (1,7 % всех гербарных образцов) (Таблица 8.2). В Палеарктике типичные мины были выявлены на 233 (из 15008) гербарных образцах (1,5 % всех гербарных образцов из этого региона). В странах Европы, ЕЧР и Сибири (где *Ph. issikii* считается инвазионным) мины были найдены на 20 (из 11459) гербарных образцах (0,2 %), в Восточной Азии (где вид считается местным) – на 211 (из 3549) гербарных образцах (5,9 %).

В Палеарктике повреждения молей были установлены на гербарных образцах 23 видов лип (Таблица 8.2). На всех палеарктических образцах насчитывалась 1301 мина. В 7 из 10 случаев на одном листе липы находилась 1 мина. На западе Палеарктики мины были обнаружены исключительно в образцах европейских видов лип (5 видов). Наиболее поврежденными были гербарные образцы *T. cordata* и *T. platyphyllos* – в среднем на одном гербарном образце находилось от 5 до 7 мин (Таблица 8.2). Возраст гербарных образцов с минами в странах Европы варьировал от 5 до 105 лет, в ЕЧР и Сибири – от 4 до 33 лет.

Таблица 8.2. Гербарные образцы лип с типичными минами молей-пестрянок *Phyllonorycter* spp. в Палеарктике и Неарктике* (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Вид липы	Число образцов ¹ с минами	Абсолютное число мин	Относительное число мин ²	Годы сборов гербарных образцов
ПАЛЕАРКТИКА					
Европа, Россия (ЕЧР, Сибирь)³					
1	<i>T. cordata</i>	15	102	7	1987–2016
2	<i>T. platyphyllos</i>	7	32	5	2006–2015
3	<i>T. petiolaris</i>	1	1	1	1915
4	<i>T. vulgaris</i>	2	4	2	1927, 1987
5	<i>T. tomentosa</i>	3	6	2	1927–1942
6	<i>T. cordata</i>	3	3	1	2007–2016
Россия (РДВ), Китай, Корея, Япония⁴					
7	<i>T. amurensis</i>	74	661	9	1859–2015
8	<i>T. taquetii</i>	42	312	7	1903–1999
9	<i>T. mandshurica</i>	24	36	2	1860–2007
10	<i>T. japonica</i>	11	15	1	1886–2011
11	<i>T. chinensis</i>	8	11	1	1913–1993
12	<i>T. maximowicziana</i>	7	14	2	1885–1974
13	<i>T. mongolica</i>	6	6	1	1890–1993
14	<i>T. tuan</i>	5	10	2	1903–1993
15	<i>T. laetevirens</i>	3	26	9	1911
16	<i>T. kiusiana</i>	2	5	3	1963, 1998
17	<i>T. divaricata</i>	1	1	1	1979
18	<i>T. intonsa</i>	1	2	2	1933
19	<i>T. koreana</i>	1	1	1	1951
20	<i>T. leptocarya</i>	1	1	1	1935
21	<i>T. miqueliana</i>	1	1	1	1947
22	<i>T. paucicostata</i>	1	1	1	1904
23	<i>T. pekinensis</i>	1	3	3	1978
24	<i>T. rufa</i>	1	3	3	1936
25	<i>Tilia</i> sp.	15	47	3	1886–1993
НЕАРКТИКА					
26	<i>T. americana</i>	17	37	2	1824–2010
27	<i>T. caroliniana</i>	12	40	3	1994–2008
28	<i>T. heterophylla</i>	2	2	1	1924–1948
29	<i>T. glabra</i>	1	1	1	1941
30	<i>Tilia</i> sp.	5	8	2	1850–1980
(1) Всего в Палеарктике		233	1301		
(2) Всего в Неарктике		37	88		
ИТОГО (1) + (2)		270	1389		

*По результатам исследования исторических гербарных коллекций (список депозитариев см. раздел 2.8). ¹Один гербарный образец содержал от 3 до 55 листьев липы. ²Расчитано на гербарный образец. Регионы, в которых *Ph. issikii* считается ³инвазионным видом, ⁴аборигенным видом.

В Восточной Азии характерные мины были выявлены на гербарных образцах 18 восточноазиатских видов лип, с наибольшим числом мин на образцах *T. amurensis* и *T. taquetii* (Таблица 8.2). Возраст гербарных образцов с минами варьировал от 5 до 161 года (Таблица 8.2).

В Неарктике мины молей рода *Phyllonorycter* были выявлены на 37 гербарных образцах из США и Канады (5,3 % всех образцов из Неарктики). На всех североамериканских образцах насчитывалось 88 мин (Таблица 8.2). В 9 из 10 случаев на одном листе липы находилась 1 мина. Возраст гербарных образцов составлял от 10 до 196 лет. На гербарных образцах лип из Мексики (на *T. mexicana*) характерных мин молей-пестрянок найдено не было.

8.3. Идентификация исторических образцов липовых молей-пестрянок

8.3.1. Морфологическая диагностика архивных образцов липовых молей и их мин в исторических гербариях

По характеристикам мин и по морфологии куколок мины на листьях лип из Палеарктики были отнесены к 2 видам – восточноазиатскому *Phyllonorycter issikii* и европейскому *Ph. messaniella* (Zeller). Мины этих видов различаются по продольной складке на эпидермисе – она присутствует у *Ph. messaniella* и отсутствует у *Ph. issikii* (Рисунок 8.3А, Б). При сушке листьев в гербарном прессе характерная складка на минах остается хорошо заметной.

Куколки этих видов различаются по строению кремастера (Gregor, Patočka, 2001). У *Ph. issikii* на вершине кремастера имеется 2 шипа с широким основанием и кончиками, выгнутыми наружу, у *Ph. messaniella* – 4 шипа: 2 крючкообразных длинных с узким основанием и между ними 2 коротких прямых (Рисунок 8.4А–В).

В Северной Америке по морфологии мин и куколок повреждения на листьях были предварительно отнесены к 2 североамериканским видам – *Phyllonorycter lucetiella* (Clemens) и *Ph. tiliacella* (Chambers). Мины этих видов отличаются от мин *Ph. issikii* по форме и расположению на листе (Рисунок 8.3В, Г).



Рисунок 8.3. Типичные мины липовых молей-пестрянок *Phyllonorycter* spp.: А – восточноазиатской *Ph. issikii* (Kumata), Новосибирск; Б – европейской *Ph. messaniella* (Zeller), Англия, Кент; североамериканских В–Г – *Ph. lucetiella* (Clemens) и Д–Е – *Ph. tiliacella* (Chambers), США. Стрелками обозначены: с – продольная складка на эпидермисе мины, э – экскременты на эпидермисе мины (по: Кириченко, 2013) [А], Pendleton, Pendleton, 2020 [В, Г], Eiseman, 2019 [Д, Е])

Строение кремастера куколок также отлично от такового у *Ph. issikii* (Рисунок 8.4Б, Г). Мин и куколок, характерных для *Ph. issikii*, равно как таковых *Ph. messaniella*, в образцах из Неарктики выявлено не было.

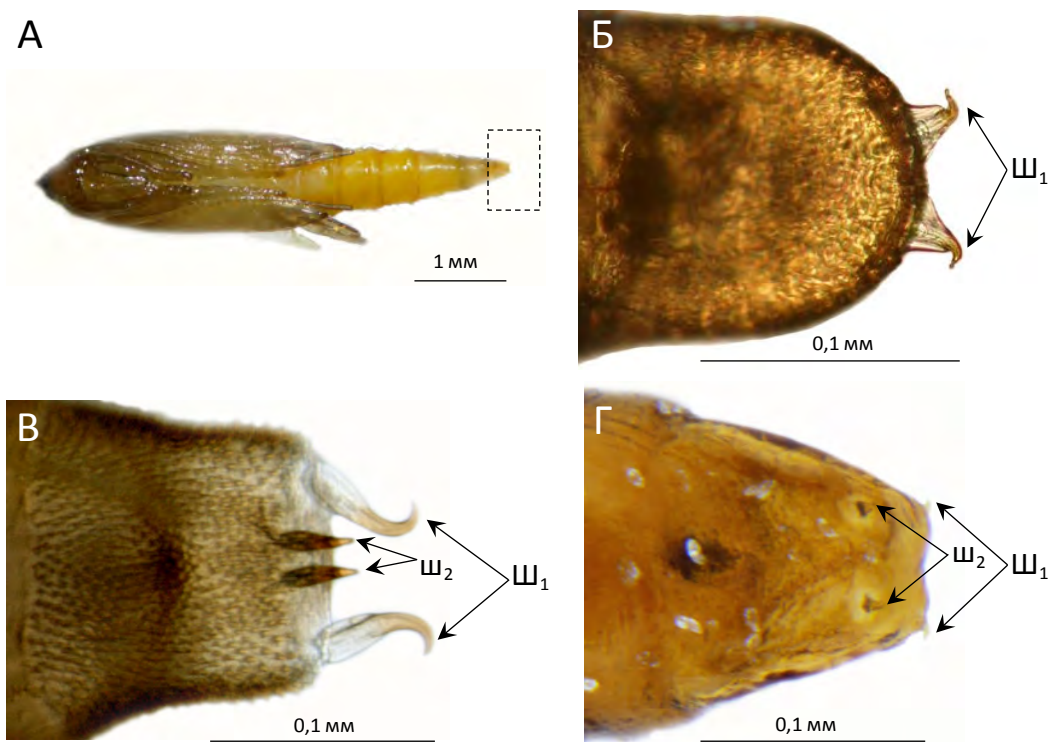


Рисунок 8.4. Морфология кремастера куколок липовых молей-пестрянок. А – куколка *Phyllonorycter issikii* (кремастер отмечен пунктирной обводкой); кремастер: Б – *Ph. issikii*, В – *Ph. messaniella*, Г – *Ph. lucetiella*. Стрелками обозначены: ш₁ – первая пара шипов, ш₂ – вторая пара шипов (по: Кириченко, 2013 [А–Б]; Ellis, 2019 [В]; фото из личной коллекции J.-F. Landry, Канада [Г])

На сегодняшний день в Палеарктике *Ph. issikii* – единственный вид из своего рода, связанный только с липой (J. De Prins, W. De Prins, 2019).

Мины, найденные на гербарных образцах в 226 из 232 точек в Европе, ЕЧР, Сибири и Восточной Азии (Рисунок 8.5), по их внешним характеристикам и по морфологии куколок были отнесены к *Ph. issikii*. Мины на гербарных образцах в прочих 6 точках – в Англии (3 точки), Франции (2) и Италии (1) – были отнесены к *Ph. messaniella* (Рисунок 8.5, Таблица 8.3). Гербарные сборы из этих стран датировались 1915–1987 гг. На листьях находилось по 1 мине, кроме гербарных образцов № 4 из Италии и № 6 из Франции (Таблица 8.3).

Phyllonorycter messaniella – вид-полифаг с природным ареалом в Европе и ЕЧР (Барышникова, 2008; J. De Prins, W. De Prins, 2019). Трофически связанный с дубами и каштанами (Fagaceae), в редких случаях этот вид заселяет липы (Malvaceae) (Emmet, 1979; Кузнецов, 1999; Ellis, 2019). Более полувека назад он проник в Новую Зеландию и Австралию (Sinclair, Hughes, 2010).

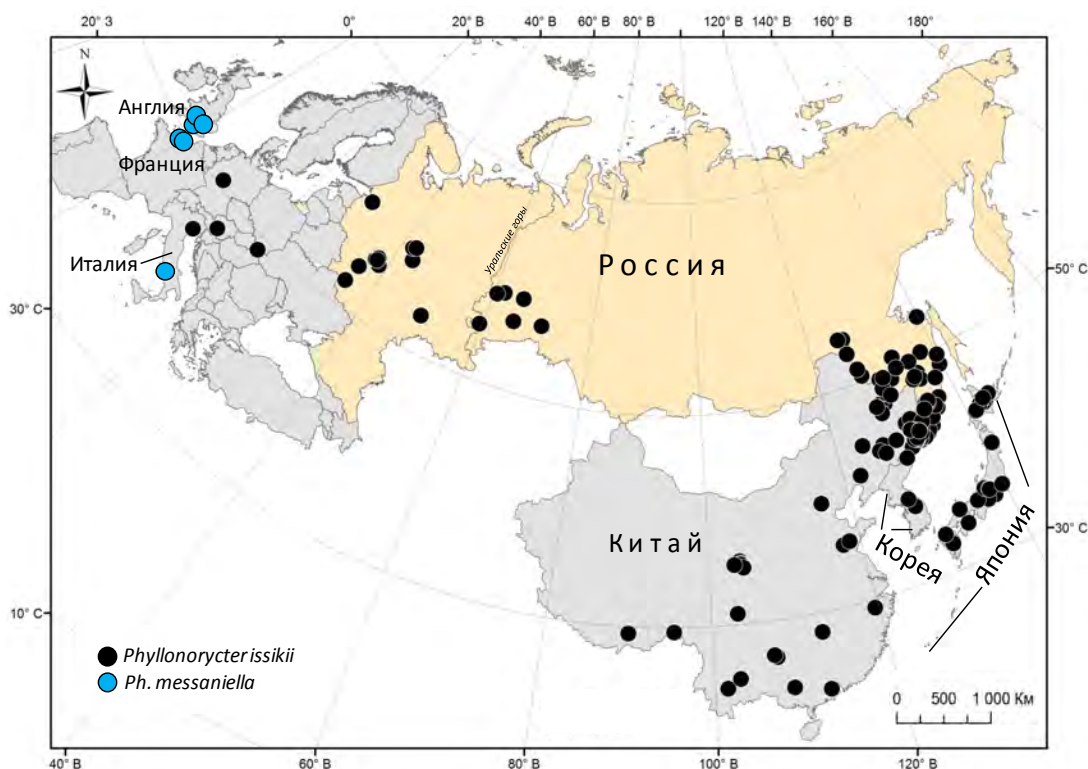


Рисунок 8.5. Регионы находок типичных мин липовых молей на листьях лип в гербарных коллекциях XIX–XXI веков в Палеарктике. Места исторических находок отмечены точками согласно установленным видам молей. Места находок *Ph. messaniella* см. Таблицу 8.3 (по данным Kirichenko et al., 2019d, с изменениями)

В гербарных сборах из России и стран Восточной Азии, составляющих современный ареал *Ph. issikii*, повреждений *Ph. messaniella* на гербарных образцах лип выявлено не было.

Таблица 8.3. Находки мин *Phyllonorycter messaniella* на листьях лип в гербарных сборах из Европы, 1915–1987 гг. (по данным Kirichenko et al., 2019d, с изменениями)

№	Страна	Регион (город)	Число			Год	Вид липы
			мин	листьев с минами	листьев в образце		
1	Англия	Гэмпшир	1	1	10	1915	<i>T. petiolaris</i>
2	Англия	Глостершир	3	3	12	1927	<i>T. tomentosa</i>
3	Англия	Хартфордшир	1	1	8	1987	<i>T. vulgaris</i>
4	Италия	Кампания (Портичи)	3	1	2	1927	<i>T. × vulgaris</i> ¹
5	Франция	Нормандия (Кан)	1	1	2	1942	<i>T. tomentosa</i>
6	Франция	Нормандия (Венуа)	2	1	1	1942	<i>T. tomentosa</i>

¹*T. x vulgaris* считается младшим синонимом *T. × europaea* (гибрид *T. cordata* и *T. platyphyllos*).

В США и Канаде мины молей, отнесенных к *Ph. lucetiella*, были выявлены на гербарных образцах в 35 (из 37) точках – в 2 канадских провинциях и в 11 штатах США, мины *Ph. tiliacella* – в 2 точках из Огайо и Пенсильвании (Рисунок 8.6). Находки мин моли *Ph. lucetiella* впервые приводятся для 6 штатов (Арканзаса, Виргинии, Миссисипи, Миссури, Огайо и Северной Каролины). Моль *Ph. tiliacella* впервые регистрируется в 2 вышеуказанных штатах.

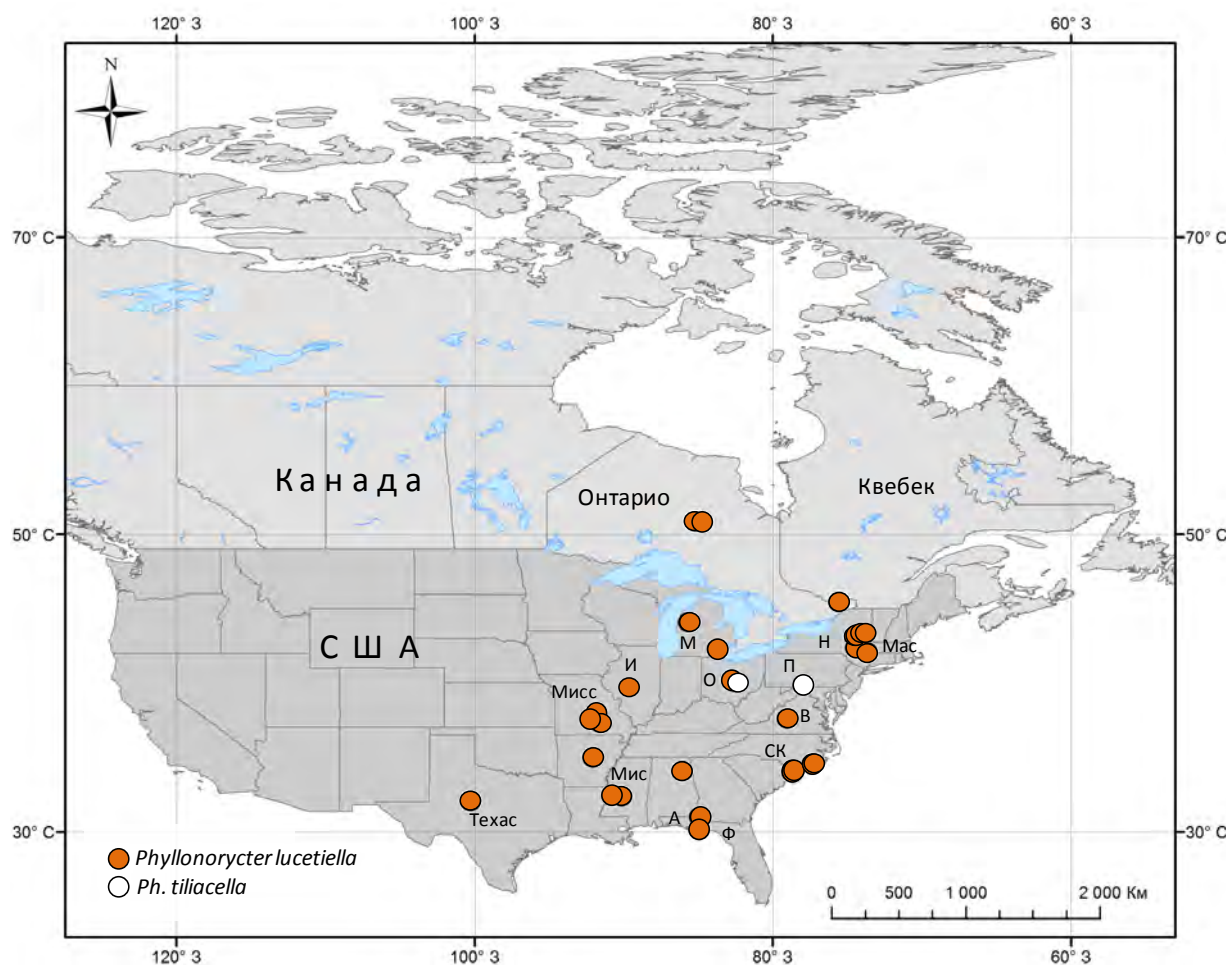


Рисунок 8.6. Регионы находок мин липовых молей *Phyllonorycter* spp. на листьях лип в гербарных коллекциях XIX–XXI веков в Северной Америке. Сокращения штатов: А – Арканзас, В – Виргиния, И – Иллинойс, М – Мичиган, Мас – Массачусетс, Мисс – Миссисипи, Мисс – Миссури, Н – Нью-Йорк, О – Огайо, П – Пенсильвания, СК – Северная Каролина, Ф – Флорида (Н.И. Кириченко: ориг.)

По гербарным материалам следов повреждений *Ph. issikii* в Северной Америке не было выявлено. Современных данных о проникновении *Ph. issikii* на североамериканский континент пока нет (Centre for invasive species..., 2020).

8.3.2. Идентификация образцов липовых молей вековой давности с применением секвенирования нового поколения

Применение секвенирования нового поколения позволило идентифицировать виды молей по их гусеницам и подтвердить виды, предварительно определенные по куколкам и минам, а также исследовать гаплотипическое разнообразие географических популяций *Ph. issikii* в прошлом.

Секвенированные отрезки COI мтДНК были получены для 86 из 99 образцов (87 %) возрастом 6–170 лет. Прочие 13 образцов амплифицировать не удалось. Успешность прочтения участка гена COI мтДНК (658 п. н.) была обратно пропорциональна возрасту образцов (Рисунок 8.7).

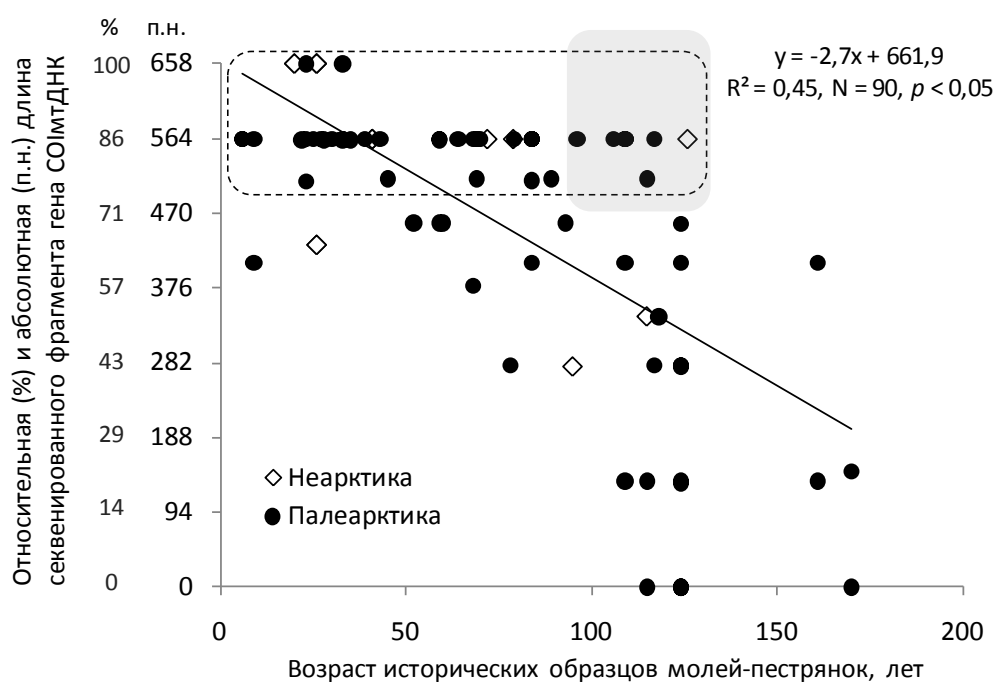


Рисунок 8.7. Успешность секвенирования архивных образцов липовых молей, найденных в гербарных образцах из Палеарктики и Неарктики, в зависимости от их возраста. Пунктирной линией выделены образцы с относительно высокой степенью прочтения фрагмента гена COI мтДНК, выполненного с помощью секвенирования нового поколения (> 70 % покрытия); затенением отмечены образцы более чем векового возраста с высокой степенью прочтения (Н.И. Кириченко: ориг.)

Относительно высокая степень прочтения (> 70 % длины исследуемого участка гена) была достигнута у 63 образцов (Рисунок 8.7, образцы с пунктирной обводкой), включая 6 более чем вековых образцов (возраст 106–126 лет)

(Рисунок 8.7, точки выделены затенением). Для самых старых образцов (170-летней давности) степень прочтения не превышала 22 %.

Похожая отрицательная линейная связь была установлена при секвенировании музейных образцов бабочек-пядениц (Lepidoptera: Geometridae) возрастом до 157 лет (Strutzenberger et al., 2012). Возраст образцов, несомненно, сказывается на деградации ДНК (Sutrisno, 2012), но при этом значение имеют и условия хранения материала. У недавних образцов, хранящихся в малопригодных условиях, ДНК деградирует значительно сильнее, чем у более давних образцов, сохраненных в оптимальных для фиксации ДНК условиях (Mandrioli et al., 2006).

Дальнейшие биоинформатические анализы были сосредоточены на 71 образце молей (возраст 6–161 год), имевшем наилучшую степень прочтения гена COI. На филогенетическом дереве исторические образцы образовали 5 кластеров сообразно видам молей (Рисунок 8.8). В анализируемой выборке было установлено 4 вида – 2 вида из Палеарктики (*Ph. issikii* и *Ph. messaniella*) и 2 вида из Неарктики (*Ph. lucetiella* и *Ph. tiliacella*). Пятый кластер, образованный сиквенсами с РДВ (1987–1997 гг.), соответствовал *Phyllonorycter* sp. – предполагаемому новому виду, обнаруженному нами в современных сборах на РДВ и в Японии (см. раздел 7.5).

Наиболее крупный кластер был представлен 50 архивными особями *Ph. issikii* из Палеарктики (Рисунок 8.8). Из них 43 образца происходили с востока: с РДВ (32), Китая (9) и Японии (2), прочие 7 образцов – с запада: из ЕЧР (4), Германии и Италии (по 1 образцу) (Рисунок 8.8).

Степень сходства сиквенсов исторических образцов липовых молей с референсными ДНК-баркодами из генбанка NCBI и BOLD составляла 98–100 %. Исторические образцы *Ph. issikii*, датируемые 1896–2014 гг., безошибочно группировались с референсными сиквенсами из Японии, России (ЕЧР и РДВ) и Италии; образцы *Ph. messaniella* из Италии и Франции (1927 и 1942 гг.) – с референсным сиквенсом из Франции; *Ph. lucetiella* из Северной Америки (1941–2000 гг.) – с референсным сиквенсом из Канады (Рисунок 8.8). Архивные образцы *Ph. tiliacella* из Пенсильвании (1894 г.) и Огайо (1960 г.) показали высокое сходство с единственным ДНК-баркодом вида из Канады (недоступным для заимствования).



Рисунок 8.8. Филогенетическое дерево липовых молей-пестрянок, построенное на основе анализа гена COI мтДНК исторических образцов (гусениц и куколок) с применением метода максимального правдоподобия, двухпараметрической модели Кимуры и бутстрэп-метода (2500 итераций), $p < 0,05$. Вертикальными линиями, окрашенными разным цветом, обозначены кластеры: *Phyllonorycter issikii*, *Ph. messaniella*, *Ph. tiliacella*, *Ph. lucetiella*, *Phyllonorycter* sp. На дереве указаны величины топологии ветвей ≥ 70 . В строках слева направо: номер образца в генетической базе BOLD | вид насекомого (для референсных сиквенсов – выделены синим цветом) | страна | регион | кормовое растение | год | номер в генбанке (для референсных сиквенсов) или указание на источник материала (HERBARIUM) – для исторических образцов (Н.И. Кириченко: ориг.)

Для исследованных видов были определены максимальные значения внутривидовых различий и минимальные значения межвидовых различий по гену COI. Степень внутривидового генетического полиморфизма у видов варьировала, достигая максимального значения 3,1 % у *Ph. issikii* (Таблица 8.4).

Таблица 8.4. Внутри- и межвидовые генетические дистанции (%) у липовых молей-пестрянок *Phyllonorycter* spp. из Палеарктики и Неарктики, рассчитанные на основе анализа сиквенсов гена COI мтДНК у исторических образцов с применением двухпараметрической модели Кимуры* (Н.И. Кириченко: ориг.)

Вид (регион) ¹	Вид				
	<i>Ph. issikii</i>	<i>Ph. messaniella</i>	<i>Ph. tiliacella</i>	<i>Ph. lucetiella</i>	<i>Ph. sp.</i>
<i>Ph. issikii</i> (П)	[3,1]**				
<i>Ph. messaniella</i> (П)	5,75	[0,72]			
<i>Ph. tiliacella</i> (Н)	9,69	10,48	[0,18]		
<i>Ph. lucetiella</i> (Н)	11,04	7,58	10,48	[1,86]	
<i>Ph. sp.</i> (П)	4,79	6,11	13,14	11,55	[1,06]

*В ячейках приведены минимальные межвидовые значения генетических дистанций для каждой сравниваемой пары видов; в квадратных скобках – максимальные значения внутривидовых различий. Выборка (число секвенированных образцов) N = 46 для *Ph. issikii*, 13 *Ph. lucetiella*, 2 *Ph. messaniella*, 2 *Ph. tiliacella*, 4 *Phyllonorycter* sp. ¹Регион: П – Палеарктика, Н – Неарктика. **На основе расчета генетических дистанций для сиквенсов > 470 п. н.

В современном ареале внутривидовая вариабельность по гену COI у *Ph. issikii* достигает близкого значения – 2,9 % (Kirichenko et al., 2017b). Минимальные межвидовые генетические дистанции были отмечены в парах молей: *Ph. issikii* – *Phyllonorycter* sp. (4,79 %), *Ph. issikii* – *Ph. messaniella*, *Ph. messaniella* – *Phyllonorycter* sp. (6,11 %) (Таблица 8.4). Минимальная генетическая дистанция между *Ph. lucetiella* и *Ph. tiliacella* составляла 10,48 % (Таблица 8.4).

Результаты молекулярно-генетической диагностики исторических образцов липовых молей хорошо согласуются с таковыми морфологической диагностики мин и куколок молей, найденных в гербарных образцах. Исследованный исторический материал из Северной Америки, где липы имеют широкое распространение, убеждает в отсутствии заноса *Ph. issikii* в эту биогеографическую зону в историческом аспекте и свидетельствует в пользу того, что ареал *Ph. issikii* пока все еще ограничен Палеарктикой.

8.4. Исторический ареал и реконструкция инвазии *Ph. issikii* в Палеарктике

8.4.1. Филогеографический анализ исторического ареала вида

На основе полученных сиквенсов архивных образцов *Ph. issikii* был проанализирован состав гаплотипов, их родство и распределение в разных географических популяциях вида в историческом прошлом в Палеарктике. В совокупности по секвенированным фрагментам гена COI архивных образцов *Ph. issikii* было установлено 25 исторических гаплотипов (Рисунок 8.9А). Среди них 9 гаплотипов оказались общими с таковыми, выявленными в современном ареале *Ph. issikii* в Палеарктике, а именно гаплотипы Н1, Н2, Н8, Н13, Н22, Н23, Н26, Н28, Н30 (Рисунок 8.9, Таблица 8.5). Примечательно, что наиболее встречаемыми гаплотипами моли в историческом прошлом являлись Н1 (показан красным) и Н23 (темно-зеленым), которые доминировали в современном ареале моли (Рисунок 8.9А, Б). Прочие 16 исторических гаплотипов были установлены для вида впервые (Рисунок 8.9, Таблица 8.6).

На медианной сети, реконструированной для исторических гаплотипов *Ph. issikii*, отмечена тенденция к образованию 2 географически обусловленных кластеров (А и Б), разделенных 5 мутациями (Рисунок 8.9А). Кластер А состоял из гаплотипов, которые одновременно обнаруживались в популяциях моли на западе и востоке Палеарктики, или же дивергированных от них гаплотипов, встречавшихся в одной из этих частей ареала вида (Рисунок 8.9А). В кластер Б попали исключительно гаплотипы моли, встреченные в историческом прошлом в Восточной Азии (Рисунок 8.9А). Выделение этих кластеров (А и Б) прослеживалось в прошлом ареале моли даже с учетом существования ряда неразрешимых взаимосвязей исторических гаплотипов (отмечены серой пунктирной линией, Рисунок 8.9А). Такие неясные связи между историческими гаплотипами, скорее всего, являлись следствием пропусков нуклеотидов в сиквенсах архивных образцов. Похожие географические кластеры (также обозначенные А и Б) были выделены нами и в современных популяциях вида (Рисунок 8.9Б).

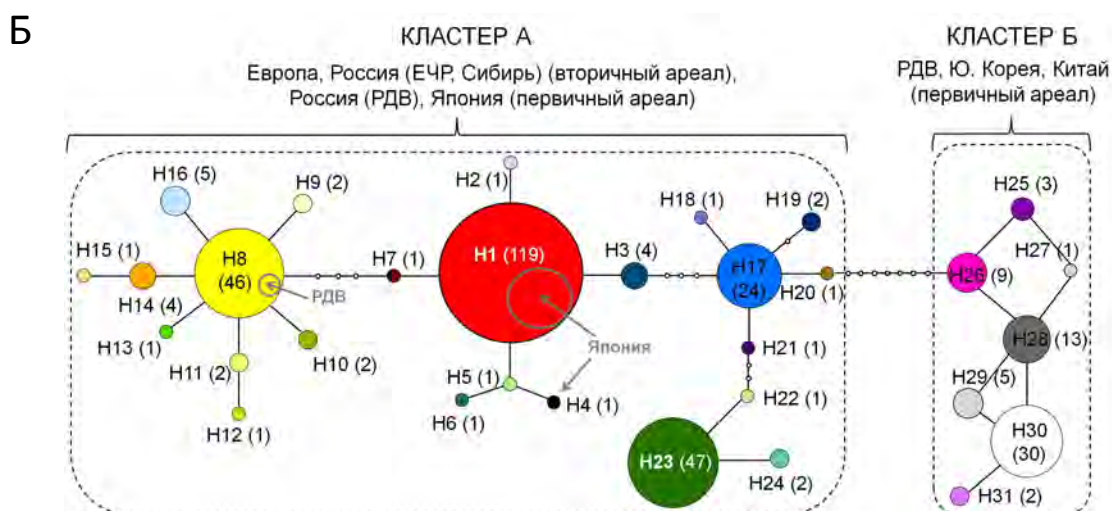
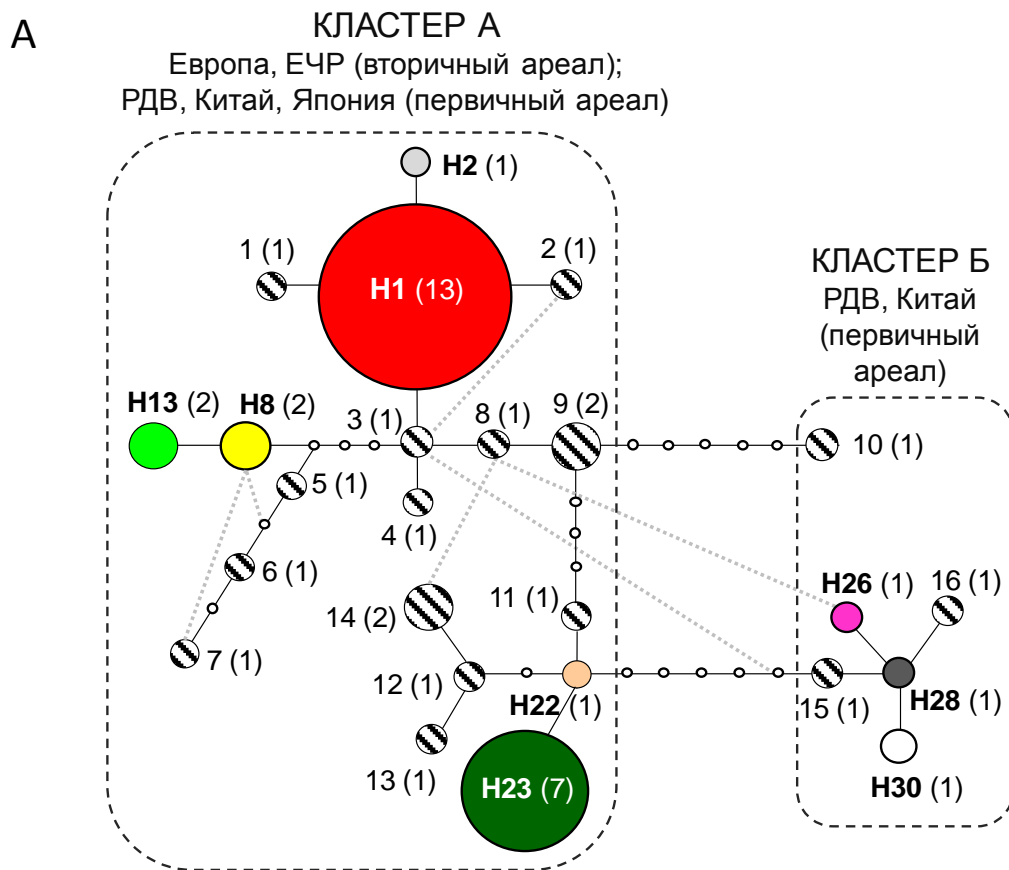


Рисунок 8.9. Медианная сеть гаплотипов, реконструированная на основе анализа гена COI мтДНК архивных образцов *Phyllonorycter issikii* из вековых гербарных коллекций (А) и полученная для вида по современным сборам в Палеарктике (Б), ($p < 0,05$). Каждая линия, соединяющая кружки, представляет собой одну мутацию. Исторические гаплотипы, соответствующие современным (Н1, Н8, Н13, Н23, Н26, Н28, Н30), на медианной сети А выделены теми же цветами, что и на медианной сети Б. Рядом с кодом гаплотипа Н (для общих гаплотипов) в скобках указано число особей. Уникальные исторические гаплотипы (№ 1–16) указаны кружками со штриховкой. Точки без заливки (о) – промежуточные, невыявленные по фактическим данным гаплотипы. Пунктирными прямоугольниками обозначены два основных географических кластера (А, Б), в которые вошли образцы моли из разных регионов (по: Kirichenko et al., 2017b, с изменениями)

Таблица 8.5. Исторические гаплотипы *Phyllonorycter issikii*, установленные по гену COI мтДНК в Палеарктике, и их соответствие таковым в современном ареале моли (Н.И. Кириченко: ориг.)

Гап-ло-тип №	Страна, регион ¹	Годы	Прочитанный участок гена, п. н.	Номер образца	Распространение гаплотипа в современном ареале моли ² (по: Kirichenko et al., 2017b)
Н1	Россия, ПК	1951	563	LMINH007-19	Австрия, Болгария, Венгрия, <u>Германия</u> , Нидерланды, Польша, <u>Россия</u> (ЕЧР), Словения, Украина, Финляндия, Чехия, <u>Япония</u> (Хоккайдо)
	Россия, ПК	1951	563	LMINH006-19	
	Россия, ПК	1952	563	LMINH009-19	
	Россия, ПК	1950	563	LMINH011-19	
	Россия, ПК	1936	563	LMINH013-19	
	Россия, ПК	1951	563	LMINH015-19	
	Россия, ПК	1936	563	LMINH016-19	
	Россия, ПК	1936	511	LMIMH019-19	
	Россия, ПК	1951	511	LMIMH055-19	
	<u>Япония, о. Хоккайдо</u>	1956	563	LMINH123-19	
	<u>Россия, ЧО</u>	1987	563	LMINH003-19	
	<u>Германия, Гессен</u>	2014	563	LMINH143-19	
	<u>Германия, Гессен</u>	2014	563	LMINH144-19	
	Н2	Россия, ПК	1981	563	
Н8	<u>Россия, ПК</u>	1936	563	LMINH018-19	Австрия, Болгария, Венгрия, Германия, <u>Италия</u> , Литва, <u>Россия</u> (ЕЧР, Сибирь, РДВ), Словения, Украина, Финляндия
	<u>Италия, Венето</u>	2011	563	LMINH052-19	
Н13	Россия, ПК	1951	563	LMINH008-19	Россия (Сибирь)
	Россия, ПК	1992	563	LMINH105-19	
Н22	Китай, Хэйлунцзян	1903	278	LMINH023-19	Россия (ЕЧР)
Н23	Россия, ПК	1987	563	LMINH103-19	Австрия, Болгария, Венгрия, Германия, Литва, Нидерланды, Польша, <u>Россия</u> (ЕЧР, Сибирь), Украина, Финляндия
	Россия, ПК	1951	563	LMINH014-19	
	Россия, ПК	1992	563	LMIMH106-19	
	Россия, ПК	1951	563	LMINH147-19	
	Россия, ХК	1961	563	LMINH108-19	
	<u>Россия, КО</u>	2014	563	LMINH001-19	
	Россия, СО	1990	563	LMINH004-19	
Н26	Китай, Гирин	1951	563	LMINH020-19	Россия (ПК)
Н28	<u>Россия, ПК</u>	1975	513	LMINH113-19	<u>Россия (ПК)</u>
Н30	<u>Россия, ПК</u>	1998	563	LMINH104-19	<u>Россия (ПК)</u>

^{1,2}Страны и регионы, в которых одни и те же гаплотипы были найдены в историческом и в современном ареале *Ph. issikii*, подчеркнуты. ЕЧР – европейская часть России, РДВ – российский Дальний Восток, КО – Костромская обл., СО – Самарская обл., ЧО – Челябинская обл., ПК – Приморский край, ХК – Хабаровский край. Для Китая указаны провинции.

Таблица 8.6. Уникальные исторические гаплотипы *Ph. issikii*, полученные при анализе гена COI мтДНК в разных странах и регионах в Палеарктике в прошлом (Н.И. Кириченко: ориг.)

Гаплогруппа №	Страна, регион ¹	Годы	Прочитанный участок гена, п. н.	Кормовое растение	Номер образца
1	Россия, ПК	1951	563	<i>T. maximowicziana</i>	LMINH007-19
2	Россия, ХК	1985	563	<i>T. amurensis</i>	LMINH107-19
3	Россия, ПК	1952	379	<i>T. amurensis</i>	LMINH010-19
4	Россия, ХК	1961	458	<i>T. amurensis</i>	LMINH109-19
5	Россия, ХК	1977	563	<i>T. amurensis</i>	LMINH111-19
6	Россия, АО	1859	408	<i>T. amurensis</i>	LMINH119-19
7	Россия, ХК	1961	563	<i>T. amurensis</i>	LMINH110-19
8	Япония, Хоккайдо	1905	133	<i>T. maximowicziana</i>	LMINH039-19
9	Китай, Гирин	1896	133	<i>T. mandshurica</i>	LMINH038-19
	Китай, Хэйлунцзян	1903	563	<i>Tilia</i> sp.	LMINH026-19
10	Китай, Гирин	1896	278	<i>T. amurensis</i>	LMINH030-19
11	Китай, Гирин	1896	131	<i>T. amurensis</i>	LMINH032-19
12	Россия, ПК	1941	563	<i>T. amurensis</i>	LMINH047-19
13	Россия, КО	2014	563	<i>T. cordata</i>	LMINH002-19
14	Россия, ПК	1936	563	<i>T. taquetii</i>	LMINH017-19
15	Россия, ПК	1968	458	<i>T. taquetii</i>	LMINH098-19
16	Китай, Шаньдун	1924	563	<i>T. mandshurica</i>	LMINH022-19

¹КО – Костромская обл., ПК – Приморский край, ХК – Хабаровский край, АО – Амурская обл. Для Китая указаны провинции.

Анализ географии исторических гаплотипов позволил уточнить вопрос о происхождении инвазионных популяций *Ph. issikii* (Рисунок 8.10).

В историческом ареале в Восточной Азии (первичном ареале вида) и в регионах инвазии на западе Палеарктики было выявлено 3 общих гаплотипа – Н1 (красный), Н8 (желтый), Н23 (зеленый) (Рисунок 8.10А). Красный гаплотип был выявлен по архивным образцам моли из гербарных сборов из Японии и с РДВ, желтый – с РДВ, зеленый – с РДВ и из Китая (Рисунок 8.10А, Таблица 8.7). Именно эти 3 гаплотипа имеют наибольшее распространение в регионах инвазии вредителя в его современном ареале (Рисунок 8.10Б).

Боле того, 2 других гаплотипа – Н13 (салатовый) и Н22 (бежевый), обнаруженные в историческом ареале только в Восточной Азии, в частности, на РДВ, сегодня встречаются в Сибири и ЕЧР. Изучение генетической структуры

исторических популяций *Ph. issikii* в Восточной Азии позволило выявить гаплотипы, общие с таковыми в регионах инвазии вида, что в значительной степени дополнило картину экспансии вида на запад.

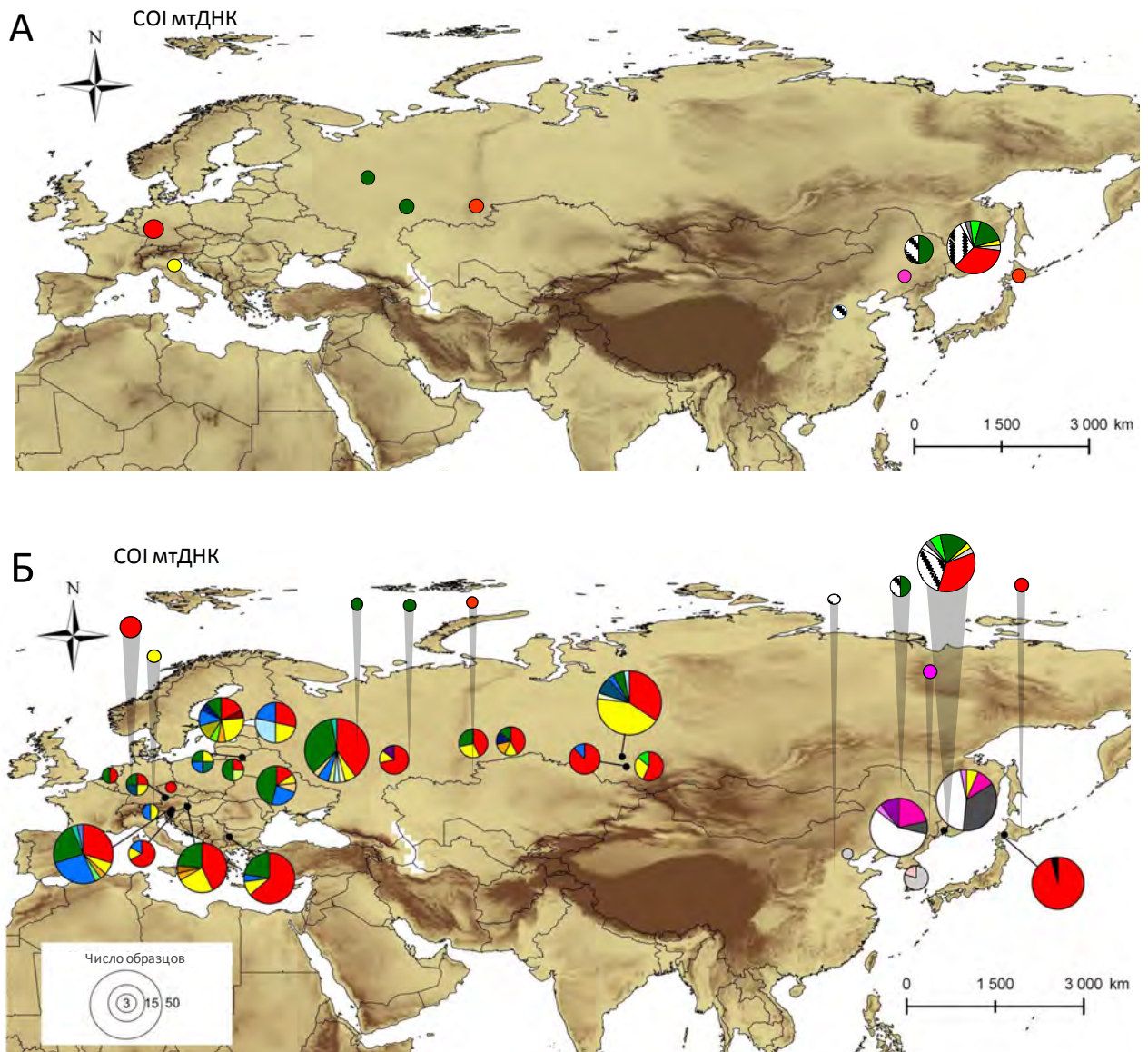


Рисунок 8.10. Гаплотипическое разнообразие географических популяций *Phyllonorycter issikii* по результатам изучения архивных образцов моли из вековых гербарных коллекций (А) и на основе анализа современных сборов особей моли (Б) в Палеарктике. На рисунке Б серыми выносками указаны гаплотипы из исторического ареала. Круговые диаграммы соответствуют странам, кроме России и Китая; в последних отмечены дальние точки сборов образцов (близкие точки объединены). Сектора на круговых диаграммах, закрашенные разными цветами, соответствуют разным гаплотипам (распределение гаплотипов по странам и регионам в историческом ареале см. в Таблице 8.8, в современном – в главе 7, Таблице 7.3) (по: Kirichenko et al., 2017b, с изменениями)

Таблица 8.7. Гаплотипы *Phyllonorycter issikii*, установленные по анализу гена COI мтДНК в современном ареале вида в Палеарктике (Н.И. Кириченко: ориг.)

№	Страна (в России и Китае – регионы сборов) ¹	Гаплотипы ² и число образцов <i>Ph. issikii</i> (в скобках)	Всего гаплотипов	
			общих с современным ареалом	уникальных
Регионы естественного распространения (Восточная Азия)				
1	Россия, ПК	H1 (9), H2(1), H8 (1), H23 (4), H28(1), H30(1), 6 У(6)	6	6
2	Россия, ХК	H23(1), 4 УГ(4)	1	4
3	Россия, АО	1 УГ	0	1
4	Япония, Хоккайдо	H1 (1), 1 УГ(1)	1	1
5	Китай, пров. Хэйлунцзян	H22(1), 1 УГ(1)	1	1
6	Китай, пров. Гирин	H26(1), 1 УГ(1)	1	1
7	Китай, пров. Шаньдун	1 УГ(1)	0	1
Регионы инвазии				
8	Россия, СО	H1 (1)	1	1
9	Россия, КО	H23 (1), 1 УГ(1)	1	1
10	Россия, ЧО	H1 (1)	0	1
11	Германия, Гессен	H1 (2)	1	0
12	Италия, Венето	H8 (1)	1	0

¹РДВ – российский Дальний Восток, ЕЧР – европейская часть России, КО – Костромская обл., СО – Самарская обл., ЧО – Челябинская обл., ПК – Приморский край, ХК – Хабаровский край, АО – Амурская обл. ²Общие для востока и запада Палеарктики гаплотипы в историческом ареале отмечены одинаковыми цветами (см. Рисунок 8.10А и Б).

Результаты исследования архивных образцов липовой моли-пестрянки подтверждают азиатское происхождение ее гаплотипов, имеющих значительное распространение в современном ареале вида в Европе, ЕЧР и Западной Сибири, и свидетельствуют о вкладе дальневосточных (РДВ), японских и китайских популяций *Ph. issikii* в инвазию на запад Палеарктики.

Ранее нами выдвигалась гипотеза о возможной местной природе липовой моли-пестрянки в Европе, принимая во внимание такое высокое гаплотипическое разнообразие в популяциях моли в Европе и ЕЧР (Kirichenko et al., 2017b). Многочисленные данные, полученные при изучении исторического гербарного материала, это предположение не подтвердили.

8.4.2. Реконструкция ареала *Ph. issikii* в Восточной Азии

Результаты, полученные в ходе анализа 250-летних гербарных коллекций липы и молекулярно-генетических исследований архивных образцов *Ph. issikii*, послужили важным источником данных для реконструкции ареала вида и свидетельствами расширения его границ в Палеарктике с течением времени. Полученные данные обобщены и обсуждены ниже в ретроспективном аспекте.

В Восточной Азии – регионе, где *Ph. issikii* известен как аборигенный вид, характерные мины регулярно обнаруживались на гербарных образцах, собранных на протяжении почти 2 веков (начиная с 1824 г.) на РДВ, в Японии, Корее и Китае (Рисунок 8.11). Нет сомнений, что мины могли быть найдены ранее, но сборов более ранних лет из этих регионов в музеях и ботанических садах не представлено.

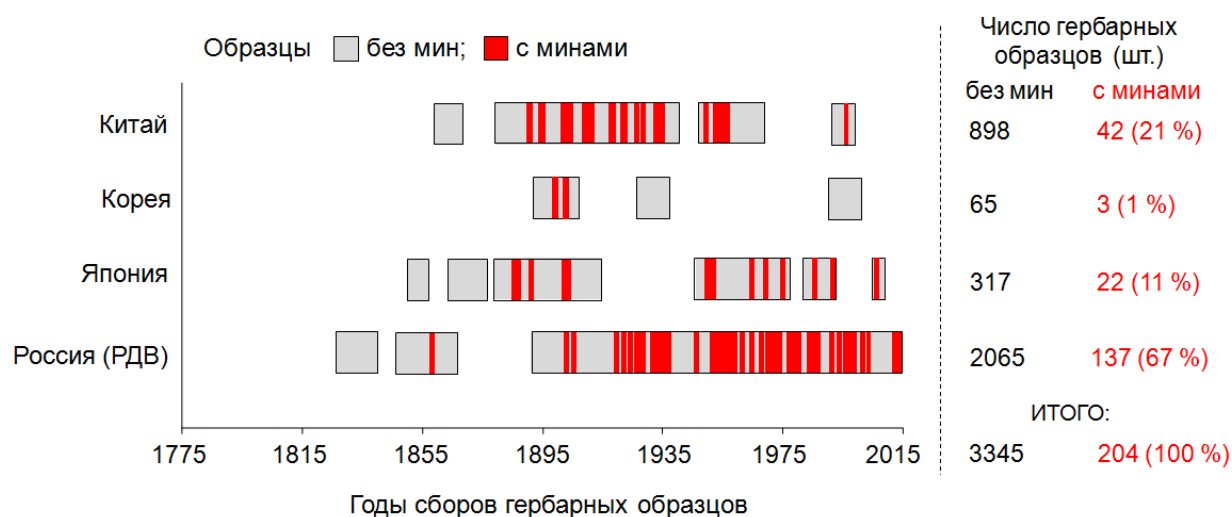


Рисунок 8.11. Число гербарных образцов липы с характерными минами липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в сборах из Восточной Азии за последние 2 века. *Примечание:* незакрашенные пропуски – отсутствие образцов в гербарных коллекциях. Справа для каждой страны/региона указано число исследованных гербарных образцов, на которых мины не были обнаружены, и образцов, на которых мины присутствовали; в скобках обозначена доля образцов с минами от всех образцов с минами (по данным: Кириченко и др., 2019в, с изменениями)

В Восточной Азии было выявлено 204 гербарных образца липы с минами (Рисунок 8.11). Наибольшее число таких гербарных образцов происходило с РДВ (67 %), за которым следовали Китай (21 %), Япония (11 %) и Корея (1 %) (Рисунок 8.11). В совокупности на всех восточноазиатских гербарных образцах лип насчитывалась 1301 мина: 1144 мины на гербарных образцах с РДВ (88 %),

112 – из Китая (8,5 %), 39 – из Японии (3 %) и 6 – из Кореи (0,5 %). Наибольшее относительное число мин было отмечено на РДВ – в среднем 8 мин на один гербарный образец, представленный 5–25 листьями липы. В Японии, Китае и Корее относительное число мин не превышало 2 на гербарный образец.

В историческом ареале в Восточной Азии типичные мины липовой моли-пестрянки были обнаружены преимущественно на *Tilia amurensis*, *T. mandshurica* и *T. taquetii* и составляли в совокупности 68 % в учетах (Рисунок 8.12).

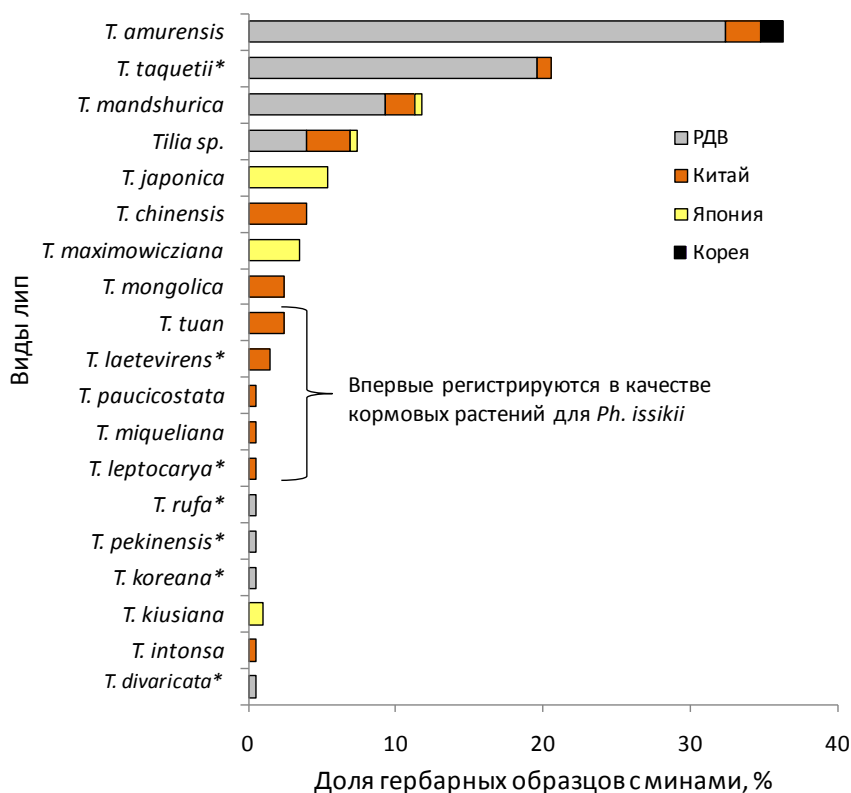


Рисунок 8.12. Трофические связи липовой моли-пестрянки в Восточной Азии по результатам обследования исторических гербарных образцов, собранных за последние 2 века. Виды лип со звездочкой (*) рассматриваются в качестве младших синонимов: *Tilia taquetii*, *T. divaricata*, *T. koreana*, *T. rufa* – в качестве младших синонимов *T. amurensis*; *T. laetevirens* – *T. chinensis*; *T. leptocarya* – *T. endochrysea*; *T. pekinensis* – *T. mandshurica* (Н.И. Кириченко: ориг.)

На прочих восточноазиатских видах липы мины также обнаруживались, но значительно реже, например, на *T. chinensis*, *T. japonica*, *T. maximowicziana*, *T. tuan* и др. (Рисунок 8.12). В качестве возможных кормовых растений липовой моли-пестрянки в Китае впервые регистрируется 5 видов лип: *T. chinensis*, *T. intonsa*, *T. leptocarya*, *T. miqueliana* и *T. paucicostata* (Рисунок 8.12).

Российский Дальний Восток. На РДВ характерные повреждения *Ph. issikii* были отмечены на образцах липы из гербарных сборов 1859–2005 гг. в 137 точках в Приморской обл., Хабаровском крае, Еврейской АО и Амурской обл. (Рисунок 8.13). До наших находок вид из Еврейской АО и Амурской обл. известен не был (первое упоминание см. Kirichenko et al., 2019c).

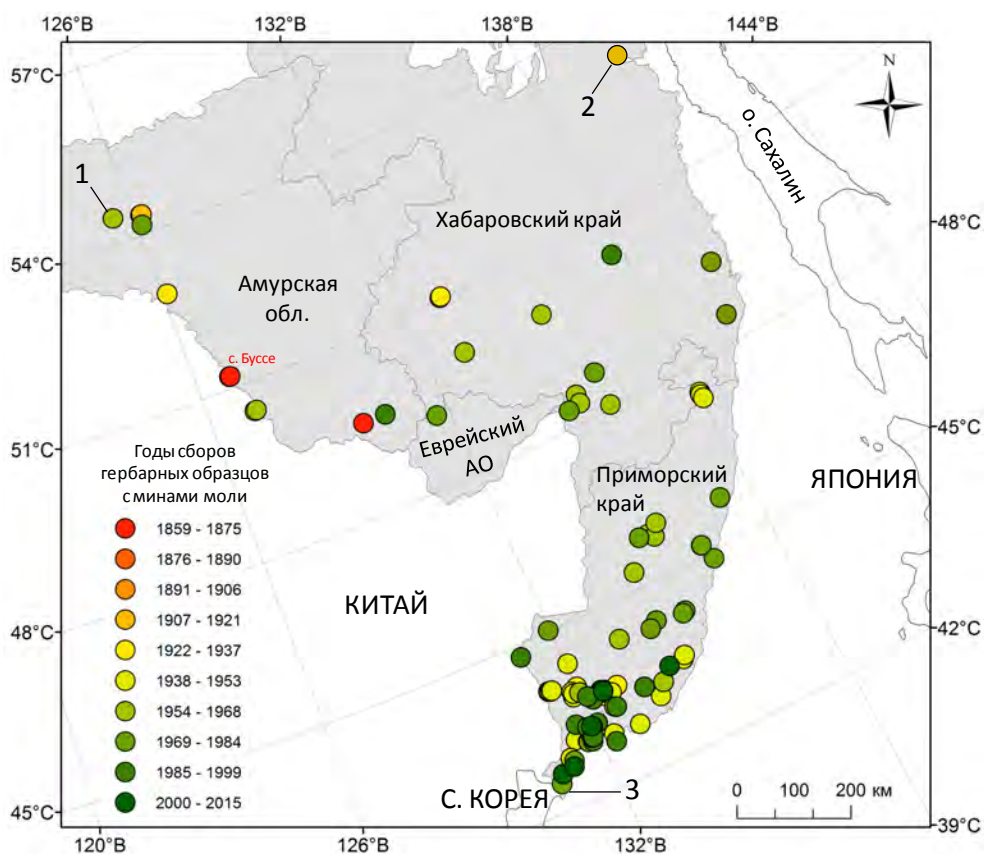


Рисунок 8.13. Исторический ареал *Ph. issikii* на РДВ, реконструированный по данным гербарных коллекций (1859–2015 гг.). Село Буссе – самая ранняя находка мин моли (1859 г.). Цифрами обозначены самые крайние точки обнаружения вида по минам в исторических гербариях: на западе (1), северо-востоке (2) и юге (3). Пояснение в тексте (по: Kirichenko et al., 2019c, с изменениями)

По анализу гербарных коллекций крайней западной точкой распространения *Ph. issikii* на РДВ являлся Зейский заповедник, расположенный в восточной оконечности хребта Тукурингра в Амурской обл. (время сбора – 1977 г.) (Рисунок 8.13, точка 1), крайней северо-восточной – окрестности с. Красное Николаевского р-на Хабаровского края (1916 г.) (Рисунок 8.13, точка 2). Самым южным пунктом находок мин *Ph. issikii* явился полуостров Краббе, располагающийся всего в 20 км

от границы с Китаем и ~ 40 км от границы с Северной Кореей (Рисунок 8.13, точка 3). Мины *Ph. issikii* регулярно обнаруживались в гербарных сборах из Амурской обл. и Приморского края, граничащих с Китаем и Северной Кореей (Рисунок 8.13), предполагая наличие *Ph. issikii* в составе местной фауны на северных территориях этих стран. Помимо фактов распространения *Ph. issikii* в континентальной части РДВ, были впервые получены свидетельства обитания *Ph. issikii* на островах – таких как Русский, Попова, Аскольд (сборы 1973–1998 гг.).

На РДВ самый ранний гербарный образец, в котором были найдены мины *Ph. issikii*, датирован 1859 г. (Рисунок 8.14).

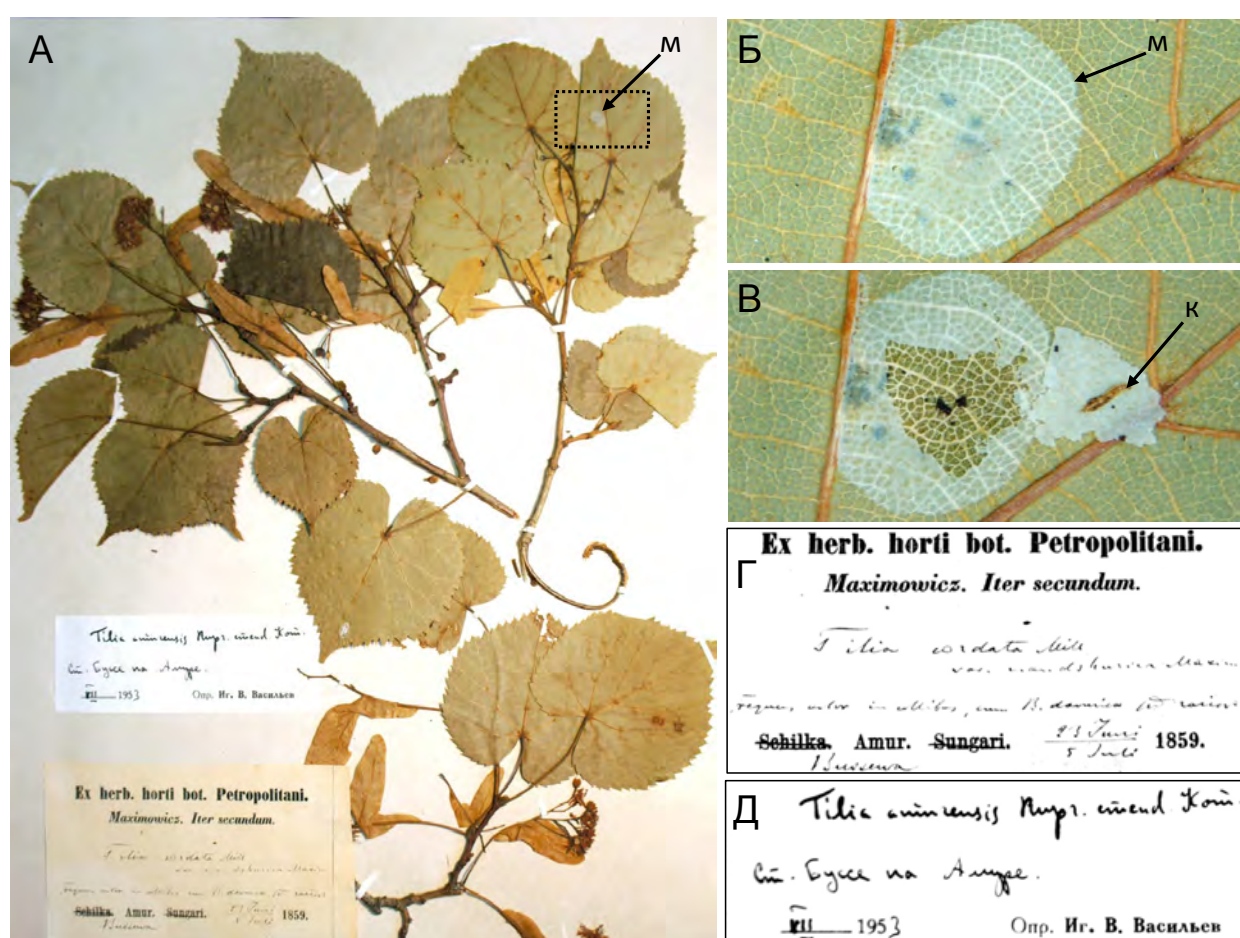


Рисунок 8.14. Самая ранняя историческая находка мин *Phyllonorycter issikii* на гербарном образце в Восточной Азии (РДВ, Амурская обл.). А – лист с миной (прямоугольником обозначен фрагмент листа с миной); Б – мина; В – вскрытая мина с куколкой (к); Г – этикетка с биогеографической информацией (*Tilia cordata* var. *mandshurica*, Амур, станция Буссе, 23.06–5.07.1859), Д – этикетка с данными ревизии образца (*T. amurensis*, ст. Буссе на Амуре, VII.1953, определил И.В. Васильев). Обозначения: м – мина, к – куколка (фото Н.И. Кириченко)

Принадлежность гусеницы, найденной в mine, к *Ph. issikii* была подтверждена по генетическому маркеру (номер образца в генетической базе BOLD LMINH119-19, см. Рисунок 8.8). Гербарный образец со следами повреждения *Ph. issikii* происходил из Амурской обл., из окрестностей Буссе (Рисунок 8.14Д) – села, расположенного на левом берегу Амура на российско-китайской границе, в 1,5 км от границы с китайской провинцией Хэйлуцзян. Эта историческая находка является самой ранней для всей Восточной Азии.

В литературе о первой находке *Ph. issikii* на РДВ известно по сборам 1932 г. из Уссурийска (Приморский край) (Ермолаев, 1977). Видовая принадлежность этих образцов долгое время оставалась неустановленной. Вид же получил свое формальное описание лишь в 1963 г. по находкам в Японии (Kumata, 1963a). Существование *Ph. issikii* в Приморском крае было подтверждено лишь в 1974 г. (Ермолаев, 1977). Возраст сделанной нами находки мин и особей *Ph. issikii* в гербарных образцах из Амурской обл. на 103 года превосходит возраст типового образца *Ph. issikii* из Японии и на 73 года – самой ранней находки моли на РДВ (в Уссурийске), упомянутой в литературе.

Реконструированный исторический ареал *Ph. issikii* на РДВ охватывал (и, скорее всего, продолжает охватывать) значительную территорию, ограниченную на севере и юге $54,5^{\circ}$ и 42° с. ш., на западе и востоке – 126° и 139° в. д. соответственно. Ранний ареал вида на РДВ значительно шире такового, известного по отрывочным данным из литературы – по отдельным точкам находок вида в Приморском и Хабаровском краях (Ермолаев, 1977; Барышникова, Дубатолов, 2007; Kirichenko et al., 2019a, 2019c) – и имеющего географические привязки в широтном диапазоне к $45,5\text{--}49^{\circ}$ с. ш. и в долготном к $130\text{--}134^{\circ}$ в. д.

Анализ исторических гербарных материалов позволил получить уникальные данные о прошлом ареале *Ph. issikii* на РДВ. Получить же репрезентативные выборки для того, чтобы дать косвенную оценку относительной численности вида в прошлом, оказалось сложнее, учитывая нерегулярность гербарных сборов в привязке к определенному локалитету. Исключением явились обнаруженные в 10 депозитариях Европы (LECB, Санкт-Петербург; МНА и MW, Москва; R, Кью, Англия; G, Женева и ZT, Цюрих, Швейцария; BM, Лондон; В, Берлин) и Азии (VBGI и VLA, Владивосток; NS, Новосибирск; ТК, Томск) гербарные образцы лип,

собиравшиеся регулярно в Приморском крае – в Уссурийском р-не (ныне Уссурийский городской округ) и в Шкотовском районе – в окрестностях и на территории организованного в 1934 г. Супутинского заповедника (ныне Уссурийского заповедника). По результатам анализа гербарных материалов из этих пунктов были получены данные по степени повреждения листьев лип, на основании которых можно косвенно судить о вероятных подъемах численности *Ph. issikii* в прошлом (Kirichenko, Lopez-Vaamonde, 2019; Kirichenko et al., 2019c).

По гербарным материалам, датируемым 1914–1958 гг., на юге Приморского края отмечено 4 эпизода подъема численности моли с интервалом 12–15 лет (Рисунок 8.15). Степень повреждения, выраженная в данной работе средним числом листьев с минами, в исследуемом регионе превышала порог в 25 % в 1914 и 1926 г., 50 % – в 1937 г. и 75 % – в 1951–1952 гг. (Рисунок 8.15).

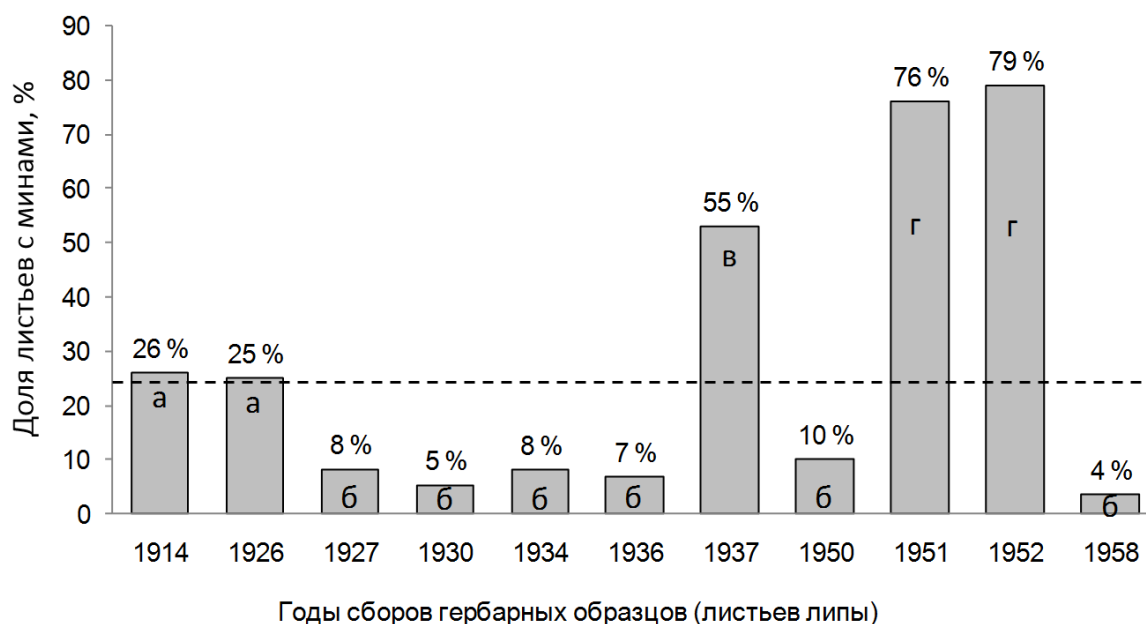


Рисунок 8.15. Степень повреждения листьев лип липовой молью-пестрянкой *Ph. issikii* в 1914–1958 гг. в Приморском крае по данным исторических гербариев. Каждый столбец представлен выборкой 3–8 образцов липы амурской *Tilia amurensis*. Чертой обозначен порог, отделяющий слабую (1–24 %) степень повреждения от средней (25–49 %), сильной (50–75 %) и сплошной (> 75 %) согласно принятой градации (Приказ..., 2017). Разными буквами отмечены достоверно различающиеся столбцы (тест Манна – Уитни, $p < 0,05$) (по данным: Kirichenko et al., 2019c, с изменениями)

В 1951 и 1952 г. отдельные гербарные образцы, собранные с территории Супутинского заповедника, были сплошь покрыты минами *Ph. issikii* (Рисунок 8.16).

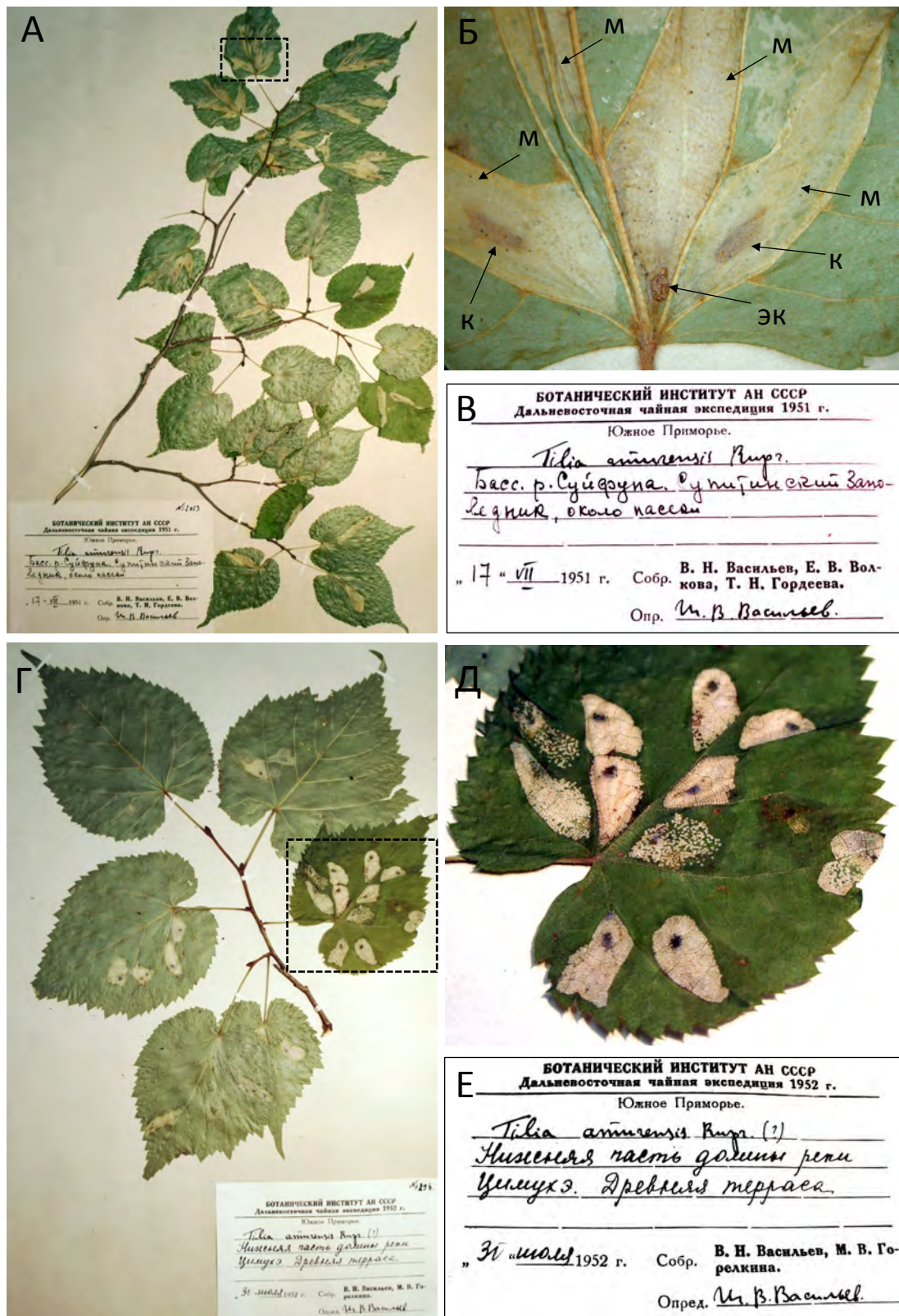


Рисунок 8.16. Исторические гербарные образцы липы *Tilia amurensis* со множественными повреждениями липовой моли-пестрянки *Ph. issikii*, собранные в Супутинском (ныне Уссурийском) заповеднике в 1951–1952 гг., сборщики В.Н. Васильев, М.В. Горелкина. А, Г – гербарные образцы (прямоугольником обозначено место минирования); Б, Д – мины; В, Е – этикетки. Обозначения: м – мина, к – куколка, эк – экзувий куколки (фото Н.И. Кириченко)

Мины несли даже листья проростков и поросли лип под пологом леса, собранные в этот период в Супутинском заповеднике.

Данные, свидетельствующие о подъемах численности природных популяций липовой моли-пестрянки на юге Приморского края в прошлом, получены впервые. До сих пор сведений о повышении численности *Ph. issikii* на РДВ, равно как и в других регионах Восточной Азии, в литературе указано не было, за единственным исключением, относящимся к Японии (см. ниже раздел Япония).

До сегодняшнего дня о высокой численности вредителя было известно только из регионов инвазии в Европе, ЕЧР и Западной Сибири (см. обзор Ермолаев, Рублева, 2017; Кириченко: личные наблюдения в Сибири). Флуктуирующая численность *Ph. issikii* на юге Приморского края в прошлом говорит о склонности моли к вспышкам массового размножения также и в природном ареале. В регионах инвазии от момента обоснования вида до его перехода в продромальную фазу, знаменующую подъемом численности, требуется от 3 лет (в ЕЧР) (Ермолаев, Рублева, 2017) до 5–7 лет (в Сибири) (Н.И. Кириченко: личное наблюдение). В природном ареале зафиксированная по гербарным сборам периодичность повышения численности в 12–15 лет говорит о менее стремительном наборе численности в популяциях моли.

Паразитоиды считаются важным регулятором численности грацилляриид (Paiva, Yamamoto, 2015). По всей видимости, в естественном ареале паразитоиды способны, хотя и с запаздыванием, контролировать численность *Ph. issikii*. В регионах инвазии *Ph. issikii* стремительный набор численности, длительные, хронические очаги массового размножения вида могут объясняться уходом вредителя из-под пресса естественных врагов (специализированных паразитоидов). Действительно, в регионах инвазии в популяциях *Ph. issikii* уровень паразитизма невелик (5–10%), и комплекс паразитоидов состоит из видов, перешедших на инвайдера с местных видов рода *Phyllonorycter*, обитающих в регионах инвазии *Ph. issikii* (Szöcs et al., 2015; Ермолаев, Рублева, 2017).

Япония. Находки мин, гусениц и куколок в исторических гербарных коллекциях свидетельствуют о широком распространении вида в Японии в прошлом (Рисунок 8.17). Ранние находки мин *Ph. issikii* на гербарных образцах

относятся к сборам с о. Хоккайдо и датируются 1886 г. На протяжении последующих 125 лет характерные повреждения были выявлены на 3 других островах – Хонсю, Кюсю и Сикоку (Рисунок 8.17). Согласно историческим гербарным коллекциям, в Японии ареал *Ph. issikii* простирается с севера на юг (32–45°N) и с запада на восток (130–145°E) (Рисунок 8.17).

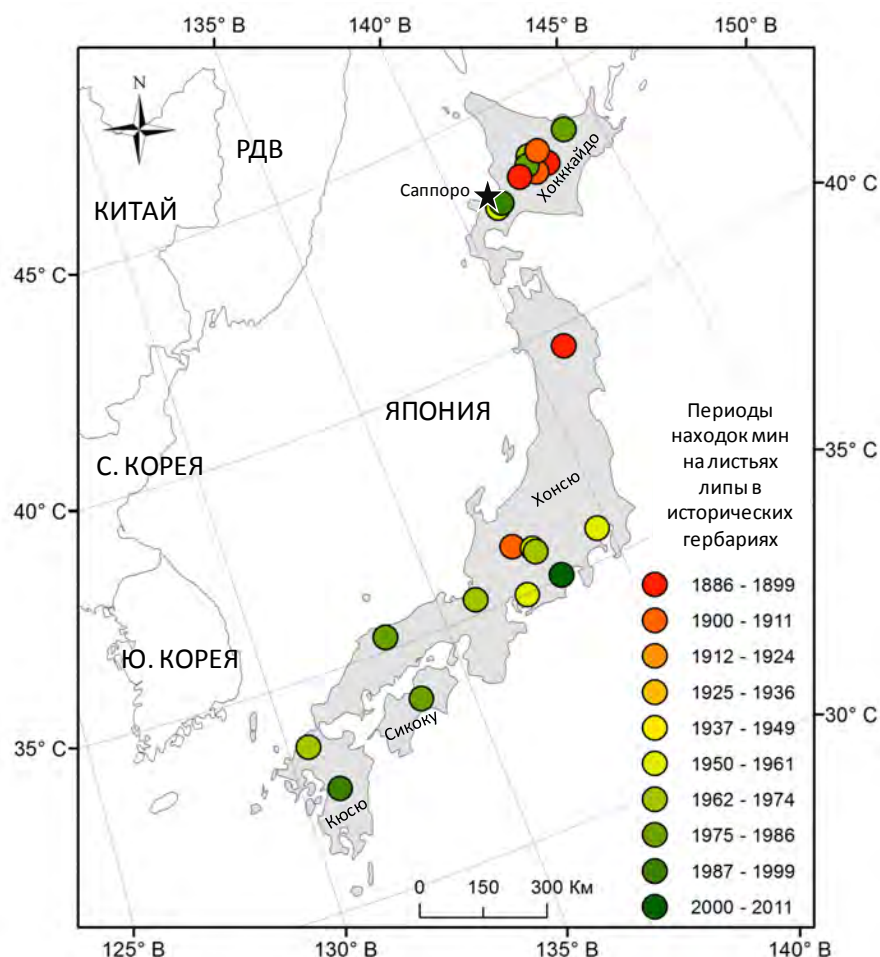


Рисунок 8.17. Исторический ареал липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в Японии, реконструированный по результатам исследования гербарных образцов 1886–2011 гг. Звездой с черной заливкой отмечен г. Саппоро, откуда *Ph. issikii* был описан в 1963 г. (Kumata, 1963a) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Полученные данные согласуются с литературными: на Хоккайдо, Хонсю и Кюсю находки моли были сделаны в 1954–1958 гг. (Kumata, 1963a); позднее вид был выявлен на Сикоку (Kumata et al., 1983). Находки с первых 3 островов легли в основу описания вида в 1963 г. с типовым образцом с Хоккайдо и паратипами с Хонсю и Кюсю (Kumata, 1963a). Находки мин *Ph. issikii* на гербарных образцах

превосходят по возрасту первые упоминания вида в Японии почти на 70 лет. В целом полученные данные говорят о давнем существовании вида в Японии и его широком здесь распространении.

На гербарных образцах из Японии многочисленности мин не отмечалось. Сведения о массовых размножениях *Ph. issikii* в Японии известны только по личным сообщениям – в 2002 г. на о. Хоккайдо в районе Саппоро фиксировалось повышение численности вида в природных популяциях (I. Ohshima, C. Lopez-Vaamonde: личное сообщение, цит. по: Kirichenko et al., 2017b).

Корея. Сборы гербарных образцов липы из Кореи были самыми малочисленными. Из 68 гербарных образцов липы лишь на 3 образцах *T. amurensis* были обнаружены мины, отнесенные к *Ph. issikii*. Образцы, датированные 1900–1902 гг., были собраны в ходе Корейско-Сахалинской экспедиции, снаряженной Императорским Русским географическим обществом под началом П.Ю. Шмидта, и несли на себе по 1 мине *Ph. issikii*. На 1 образце, датированном 1909 г., с указанием места сбора (Корея), было выявлено 4 мины (по одной на 4 из 16 листьев). Точные пункты сбора образцов установить невозможно в связи со скудными записями на этикетках при гербарных образцах.

Согласно литературным данным, *Ph. issikii* был выявлен в Южной Корее в 1983 г. в горной местности, тянущейся вдоль провинций Чхунчхон-Пукто и Кёнсан-Пукто (Kumata et al., 1983). Находки недавних лет свидетельствуют об обитании *Ph. issikii* в Южной Корее, по крайней мере, в 2 провинциях: Чхунчхон-Пукто (в центральной части) и Канвондо (на северо-востоке Южной Кореи), граничащей с Северной Кореей (Kim, Byun, 2017).

Китай. Обнаружения типичных мин *Ph. issikii* на гербарных образцах из Китая явились значимыми историческими находками, учитывая тот факт, что в этой стране долгое время вид известен не был. Липовая моль-пестрянка была впервые выявлена в Китае сравнительно недавно (в 2015 г.) по сборам особей моли из окрестностей г. Тяньцзинь (Kirichenko et al., 2017b) (Рисунок 8.18). Исследования же исторических гербарных образцов говорят о широком распространении вида в стране (Рисунок 8.18) (Kirichenko, Lopez-Vaamonde, 2019; Kirichenko et al., 2019d).

Типичные следы повреждений липовой моли-пестрянки на листьях лип были впервые найдены в 15 (!) провинциях – от Хэйлунцзян на северо-востоке до Юньнань, Гуандун и Гуанси-Чжуанского автономного района на юге (Рисунок 8.18). Видовую принадлежность образцов моли, полученных из мин из гербарных образцов, удалось подтвердить по молекулярно-генетическому маркеру только для 4 провинций: Хэйлунцзян, Гирин, Шаньдун (на северо-востоке страны) и Ганьсу (в центральной части страны) (Рисунок 8.18, провинции отмечены звездочкой *). Образцы из этих провинций (LMINH020-19, LMINH022-19, LMINH023-19, LMINH026-19, LMINH030-19, LMINH031-19, LMINH036-19, LMINH038-19) указаны на филогенетическом дереве (Рисунок 8.8). В прочих провинциях по характеристикам мины не отличались от таковых *Ph. issikii*.

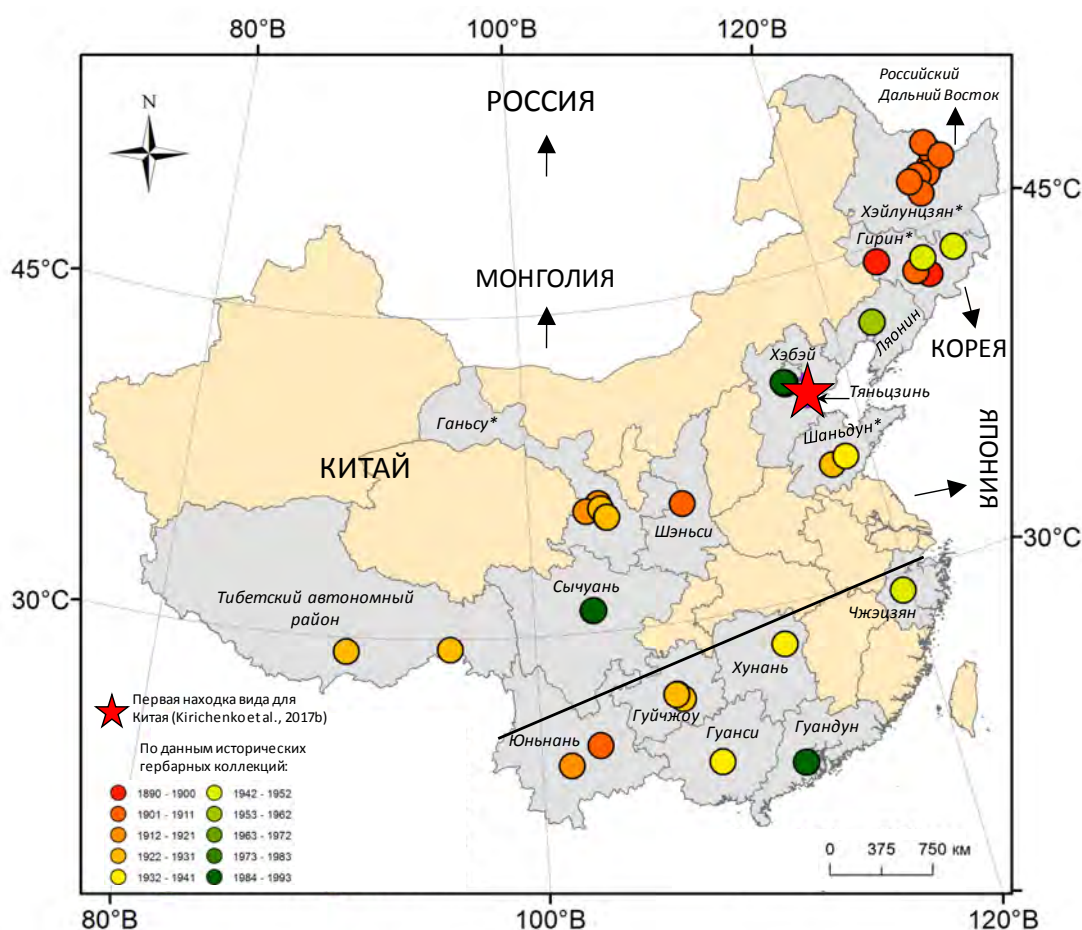


Рисунок 8.18. Исторический ареал липовой моли-пестрянки в Китае, реконструированный на основе данных гербарных коллекций 1890–1993 гг. Провинции, в которых типичные мины были обнаружены на гербарных образцах, закрашены серым цветом и подписаны; в провинциях, отмеченных звездочкой *, видовая принадлежность образцов к *Ph. issikii* подтверждена по генетическому маркеру. Прямой чертой показана условная граница между Палеарктикой (выше черты) и Индомалайской зоной (ниже черты) (Н.И. Кириченко: ориг.)

Вполне вероятно, что *Ph. issikii* распространен во всех провинциях на северо-востоке и в центральной части Китая, являющихся частью Палеарктики. По внешним признакам мины, найденные на гербарных образцах из провинций на юге и юго-востоке страны, входящих в другую биогеографическую зону (Индомалайскую), не отличались от таковых *Ph. issikii*. Может ли *Ph. issikii* иметь распространение в южных китайских провинциях? На этот вопрос пока нет ответа. Вместе с тем отвергать наличие вида там нельзя. Ареал некоторых представителей рода *Phyllonorycter*, характерных для Палеарктики, может заходить и на север Индомалайской зоны (S. Pathour: личное сообщение, 2019).

Возраст гербарных образцов, на которых были выявлены типичные мины липовой моли-пестрянки в Китае, варьировал от 27 до 130 лет (сборы 1890–1993 гг.) (Рисунок 8.18). Наиболее старые образцы с минами моли происходили из северо-восточных провинций Хэйлунцзян (начало XX века) и Гирич (конец XIX – середина XX века). Учитывая давность таких находок, можно с уверенностью говорить, что в Китае *Ph. issikii* – местный вид, который, скорее всего, распространен в значительной части страны и по сей день.

Полученные результаты свидетельствуют об аборигенности вида в Китае, учитывая тот факт, что находки вида в этой стране в историческом аспекте совпадают по времени с таковыми в Японии и на РДВ. Данные также говорят о широкой встречаемости *Ph. issikii* в Китае. Если отбросить провинции, материал из которых был исследован только по морфологии, и судить об ареале по определениям, подтвержденным с помощью ДНК-баркодинга, ареал вида в Китае простирается с севера на восток в диапазоне 47–32° с. ш. и 105–125° в. д.

При обобщении географии исторических находок вида в Китае, на РДВ и в Японии ареал естественных границ обитания *Ph. issikii* был увеличен на 5,5° севернее (до 54-й параллели) и на 25° западнее (до 105-го меридиана) в сравнении с ранее известным диапазоном распространения *Ph. issikii* на востоке (Ермолаев, 1977; Kumata, 1963a; Kumata et al., 1983; Барышникова, Дубатолов, 2007).

Почему вид не был выявлен в Китае и прочих регионах Восточной Азии ранее? Ответ на этот вопрос очевиден. Молям-пестрянкам – мелким бабочкам – стали уделять пристальное внимание лишь в последние несколько десятилетий, и в большей степени на западе Палеарктики. В Восточной Азии эта группа

в некоторой степени исследована в Японии и на РДВ. В Корее, и особенно в Китае, накопленные знания по грацилляриидам настолько отрывочны, что по ним невозможно судить о видовом составе этой группы.

8.4.3. Реконструкция инвазии *Ph. issikii* на западе Палеарктики

В странах Европы, ЕЧР и Западной Сибири – регионах, в которых *Ph. issikii* известен как инвазионный вид, – характерные мины были найдены на листьях лип в гербарных коллекциях, собранных недавно – в 1987–2015 гг. (Рисунок 8.19).



Рисунок 8.19. Число гербарных образцов липы с характерными минами липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* в сборах из стран Европы и России (ЕЧР и Сибири) за последние 2,5 века. *Примечание:* см. в подписи к Рисунку 8.11 (по данным: Кириченко и др., 2019в, с изменениями)

В образцах из многочисленных гербарных сборов из Европы в предшествующий период времени (1764 –1986 гг.) не было обнаружено ни одной мины *Ph. issikii* (Рисунок 8.19). Вместе с тем сегодня липовая моль-пестрянка известна в странах Европы и ЕЧР практически повсеместно, где произрастают липы (Ермолаев, Рублева, 2017; Kirichenko et al., 2017b).

Наиболее ранние находки типичных мин на гербаризированных листьях лип *T. tomentosa* и *T. vulgaris* в Англии (1915–1987 гг.), Франции (1927 г.) и Италии (1942 г.), казалось бы, могли скорректировать время обнаружения липовой моли-пестрянки в Европе в прошлом (Рисунок 8.20).

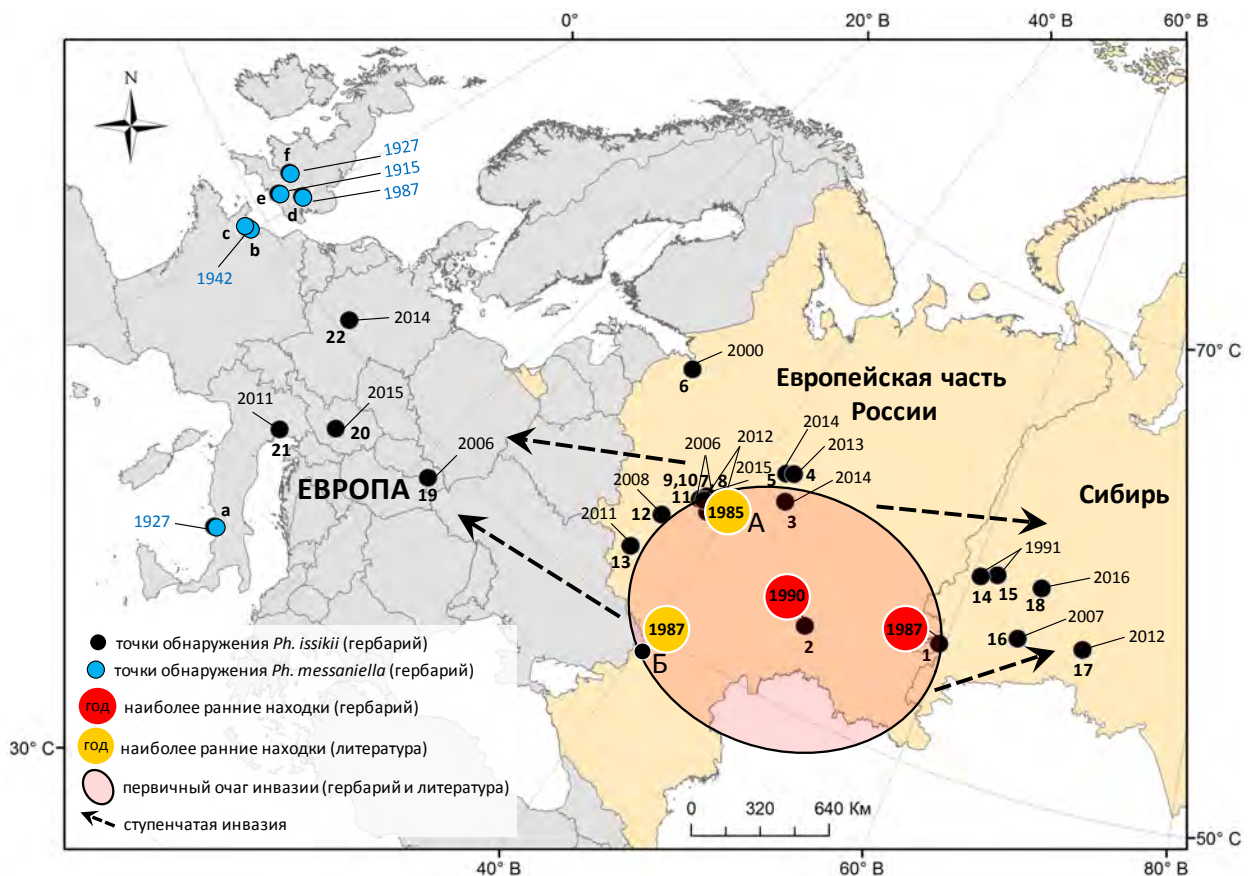


Рисунок 8.20. Реконструкция инвазии *Phyllonorycter issikii* на западе Палеарктики по данным исторических гербарных коллекций и регионы находок европейского вида *Ph. messaniella* (голубые точки). Цифрами (1–22) обозначены регионы/страны исторических находок, рядом с ними указаны годы сборов гербарных образцов с минами *Ph. issikii*: 1 – Челябинская обл., 2 – Самарская обл., 3–5 – Костромская обл., 6 – Ленинградская обл. (Павловск), 7–11 – Московская обл., 12 – Калужская обл., 13 – Курская обл., 14–15 – Свердловская обл., 16–18 – Тюменская обл., 19 – Словакия, 20 – Австрия (регион Штирия), 21 – Италия (Венето), 22 – Германия (Гессен); *Ph. messaniella*: а – Италия (Портичи), б–с – Франция (Нормандия, б – Кан, с – Вена), d–f – Англия (d – Хартфордшир, е – Хэмпшир, f – Глостершир). Черными стрелками показаны возможные маршруты экспансии *Ph. issikii* при ступенчатой экспансии из первичного очага (Н.И. Кириченко: ориг.)

Однако молекулярно-генетический анализ найденных в минах особей моли подтвердил их принадлежность к европейскому политрофному виду *Ph. messaniella*, изредка минирующему липы (Рисунок 8.8). Вместе с тем в Италии и Франции, из которых происходили ранние гербарные образцы с минами *Ph. messaniella*, восточноазиатская липовая моль-пестрянка *Ph. issikii* известна по литературе с 2007 г. (Huemer, 2007; Reinhardt, Rennwald, 2007). Указание

Ph. issikii для Великобритании в литературе ошибочно в связи с отсутствием фактических данных. Сведений о проникновении вида в это островное государство нет (D. Lees: личное сообщение, 2019).

В наших исследованиях наиболее ранние гербарные образцы – листья с минами липовой моли, датированные 1987 г., – происходили из Челябинской обл. (г. Златоуст) (Рисунок 8.20, 8.21). В последующие годы имела место череда находок мин липовой моли-пестрянки на гербарных образцах из Самарской (1990 г.), Свердловской (1991 г.), Ленинградской (2000 г.), Московской (2006–2015 гг.), Калужской (2008 г.), Курской (2011 г.) и Костромской (2013–2014 гг.) областей (Рисунок 8.20).

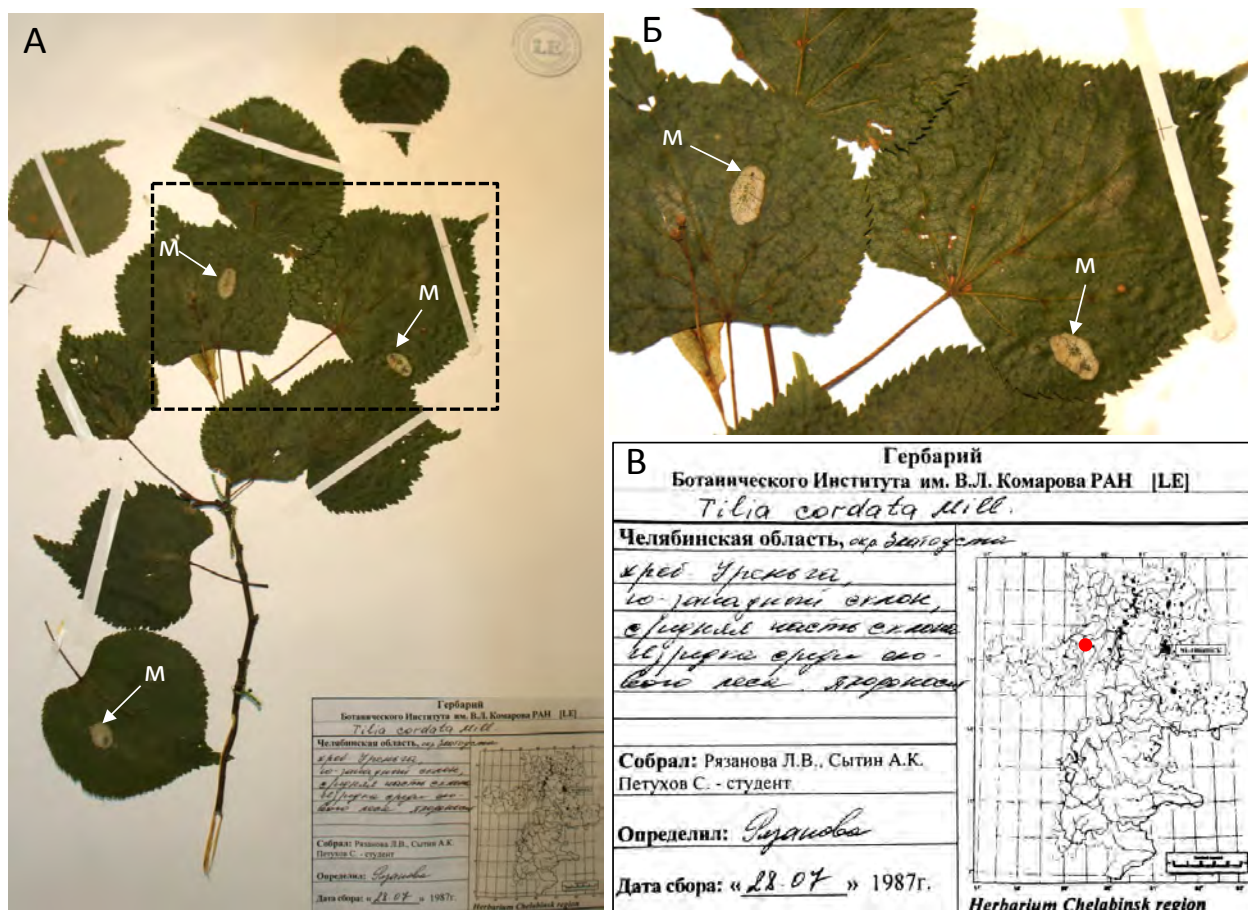


Рисунок 8.21. Самая ранняя историческая находка мин *Phyllonorycter issikii* на гербарных образцах из Западной Палеарктики. А, Б – листья с минами, м – мина; В – этикетка, красной точкой на карте-врезке отмечен пункт сбора (*Tilia cordata*, Челябинская обл., окрестности Златоуста, хребт Уреньга, 28.07.1987, сборщики Л.В. Рязанова, А.К. Сытин, С. Петухов) (фото Н.И. Кириченко)

Полученные результаты хорошо согласуются со временем документирования *Ph. issikii* на западе Палеарктики в литературе. Первая находка вредителя за пределами его родного (восточноазиатского) ареала датируется 1985 г. (Рисунок 8.20). В этот год единичные мины *Ph. issikii* были выявлены в зеленых насаждениях Москвы – в лесопарковой зоне и скверах на северо-востоке, юго-востоке и западе города (Беднова, Белов, 1999). Нахождение вредителя в нескольких далеко отстоящих точках говорит о том, что на территорию Москвы моль была занесена годами ранее. Спустя 2 года после выявления *Ph. issikii* в Москве, в 1987 г., очаги массового размножения вида были зафиксированы в 500 км на юго-запад от Москвы – в Воронежской обл. (Козлов, 1991) (Рисунок 8.20). Здесь повреждения лип уже носили массовый характер (Козлов, 1991). В последующие годы вид был найден в Самаре, Кирове, Уфе (Козлов, 1991), а в последующие 2 десятилетия зафиксирован в ЕЧР практически повсеместно (Ермолаев, Рублева, 2017).

Сроки первых находок вида по литературе и по историческим гербариям близки – 1985 г. (Москва) и 1987 г. (Златоуст) соответственно. География же самых ранних находок различается значительно. Москва и Златоуст находятся в противоположных частях – на западе и востоке – ЕЧР, с расстоянием между ними около 1400 км по прямой. Большая дистанция между пунктами первых находок говорит о том, что к моменту их регистрации вид был уже значительно распространен по территории ЕЧР. Об этом же свидетельствует находка вида уже при высокой численности в Воронежской обл. в 1987 г. (Козлов, 1991). Все последующие находки в ЕЧР являлись вполне закономерными.

Наличие мин на исторических гербарных образцах имеет связь с прошлой численностью вида. Ко времени сбора гербарных образцов *Ph. issikii* уже имел в регионах ЕЧР значительную численность, следовательно, вид мог проникнуть в эти регионы годами ранее. Хронология обнаружения мин липовой моли-пестрянки в ЕЧР по данным, полученным в ходе исследования гербарных коллекций, не может отражать истинного времени проникновения вида в регионы, поскольку сбор гербарных образцов там осуществлялся спорадически в разные временные интервалы. Более того, в отдельные периоды, наиболее критичные для точного установления времени проникновения *Ph. issikii* на запад

Палеарктики, сборы гербарных образцов не проводились или проводились нерегулярно (как, например, в период 1940–1980 гг.) (Рисунок 8.19). В связи с этим установить точную дату проникновения липовой моли-пестрянки в ЕЧР, базируясь только на имеющихся материалах, не представляется возможным.

Вместе с тем, учитывая наиболее раннее время документирования (как по гербариям, так и по литературным данным) липовой моли-пестрянки в ЕЧР и более поздние годы выявления вида в Европе и Сибири, первичным очагом *Ph. issikii* можно считать ЕЧР, а появление вида западнее и восточнее ЕЧР – событиями, произошедшими вследствие ступенчатой инвазии *Ph. issikii* из первичного очага (Рисунок 8.20).

Непреднамеренный занос вредителя в ЕЧР мог иметь место после Второй мировой войны, когда развитие зеленой инфраструктуры городов и населенных пунктов требовало быстрых и эффективных программ по озеленению (Лебедев, 1948; Протопопова, 1972) и высокими темпами создавались ботанические сады, осуществлялась многочисленная интродукция древесных растений на запад страны, в том числе и с востока (Лапин и др., 1979). Занос вредителя мог произойти с завозом восточноазиатских видов лип в ЕЧР. Липы амурская *T. amurensis* и маньчжурская *T. mandshurica*, имеющие природный ареал на РДВ, в Японии и Китае, известны в культуре в Московской, Ленинградской, Воронежской обл. и ряде других регионов ЕЧР со второй половины прошлого века (Васильев, 1958). Случайный завоз бабочек *Ph. issikii* также мог быть осуществлен с любой тарой и упаковкой при перевозке грузов по железной дороге с востока на запад страны. Есть мнение, что имаго липовой моли-пестрянки могли быть непреднамеренно занесены из Японии авиационным транспортом (см. Ермолаев, Рублева, 2017).

Такому вспышечному виду, как *Ph. issikii*, для набора численности не требуются десятилетия, набор численности может происходить в течение минимум 3 лет (Ермолаев, Рублева, 2017). Кроме того, вид может быстро распространяться. По нашим ранним оценкам и расчетам других авторов, скорость распространения *Ph. issikii* составляет 80–110 км/год (Šefrová, 2003; Lehmann, 2009; Kirichenko et al., 2014; Ермолаев, Рублева, 2017), что близко к таковой другого инвазионного вида молей-пестрянок в Европе – каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* (Buszko, 2006).

Учитывая эти факты и время первых находок вредителя в ЕЧР в 1980-х гг. (уже при повышенной численности), инвазия липовой моли-пестрянки сюда могла состояться минимум десятилетием ранее, в 1970-х гг. Ранее в литературе выдвигалось предположение, что инвазия вредителя в Европу могла произойти в 1980–1984 гг. (Ермолаев, Рублева, 2017). Авторы указывали этот период, отталкиваясь от того, что *Ph. issikii* способна стремительно набирать численность и распространяться. Однако как быстро могло идти обоснование вида при его первом появлении в новой среде, остается неизвестным.

Хотя анализ гербарных образцов не позволил выявить более ранних свидетельств проникновения липовой моли-пестрянки на запад, по результатам изучения вековых гербарных сборов становится понятным направление экспансии липовой моли-пестрянки. По всей видимости, в ЕЧР вредитель был занесен одновременно в несколько точек, как минимум, в Московскую, Воронежскую, Челябинскую обл. (где находки вида по литературе и исследованиям гербариев датируются 1985–1987 гг.). Из этих районов вид мог распространиться западнее (в страны Европы) и восточнее (в Сибирь) (Рисунок 8.20). Действительно, в странах Европы вид регистрировали позже времени его находок в ЕЧР (Šefrová, 2002; Гниненко, Козлова, 2006; Ермолаев, Рублева, 2017), что подтверждается также результатами обследования гербарных образцов липы. В Европе мины на гербарных образцах были обнаружены нами в сборах из Словакии (2006 г.), Италии (2011 г.), Германии (2014 г.) и Австрии (2015 г.). Хотя, согласно литературе, в этих европейских странах липовая моль-пестрянка была обнаружена на 4–15 лет раньше (в 2000 г. в Словакии и Австрии, в 2001 г. в Германии, в 2007 г. в Италии) (цит. по: Ермолаев, Рублева, 2016), эти находки состоялись как минимум на 15 лет позже первой находки вида в ЕЧР (Московская обл., 1985 г.). В Восточной Европе вид известен с 1990-х гг. (см. обзор Ермолаев, Рублева, 2017).

Первые находки вида на Урале по гербарным образцам из Свердловской обл. (из окрестностей Свердловска, ныне Екатеринбурга) относятся к 1991 г., что на 15 лет раньше регистрации липовой моли-пестрянки в регионе по литературе. В Екатеринбурге и его окрестностях впервые моль была найдена в 2006 г. (Богачева, 2012). Остается неясным, распространился ли вид в Свердловскую обл. из соседней Челябинской обл., где первые находки мин моли

на гербарных образцах относились к 1987 г., или же занос *Ph. issikii* на Урал состоялся одновременно с его случайной интродукцией в ЕЧР.

В Западной Сибири самые ранние находки мин на гербарных образцах датируются 2007 г. по сборам из Тюменской обл. (Рисунок 8.20). Единичные мины были обнаружены на листьях лип в лесной зоне в Викуловском районе. Из литературы о первой находке *Ph. issikii* в Сибири стало известно всего на год раньше, в 2006 г., также из Тюменской обл. (Гниненко, Козлова, 2006). Единичные мины были обнаружены в Тюмени (Гниненко, Козлова, 2006), что на 300 км западнее точки обнаружения мин на гербарных образцах из Викуловского р-на. Учитывая давность находки повреждений липовой моли на гербарных образцах на Урале, экспансия вида в Тюменскую обл. могла идти из Свердловской обл. Согласно находкам единичных мин в гербарных сборах 1991 г. из Свердловской обл., вредитель имел низкую численность. Учитывая время, необходимое *Ph. issikii* для наращивания численности (в среднем 5 лет) и покрытия расстояния в 300 км (расстояние между точками обнаружения – Екатеринбург и Тюмень), и принимая во внимание среднюю скорость распространения вида (около 100 км в год), липовой моли-пестрянке могло потребоваться около 8 лет, чтобы проникнуть в Тюмень. Тюмени вредитель мог достичь уже к 1999 г. До 2006 г. вид мог оставаться незамеченным в городе лишь потому, что до этого времени специальных исследований в регионе не проводилось.

Выполненные исследования убеждают в чужеродном происхождении липовой моли-пестрянки на западе Палеарктики, а также говорят в пользу заноса вида сразу в несколько отдаленных пунктов в ЕЧР и последующей его экспансии на запад (в Европу) и на восток (в Сибирь) из пунктов первичного десантирования вредителя.

8.5. Заключение

В ходе анализа 250-летних гербарных образцов из Палеарктики получены уникальные данные, послужившие основой для реконструкции истории ареала вредоносной липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*.

С помощью секвенирования нового поколения (СНП) подтверждена видовая принадлежность архивных образцов (гусениц и куколок, обнаруженных в вековых

гербарных коллекциях) к *Ph. issikii* как на востоке, так и на западе Палеарктики. Степень прочтения целевого участка гена COI мтДНК имела обратную связь с возрастом образцов. Наиболее древние образцы, которые удалось идентифицировать до вида по молекулярно-генетическому маркеру (с помощью СПН), имели возраст 161–170 лет.

Анализ исторических гербарных образцов позволил сделать ряд важных исторических находок – свидетельств обитания липовой моли-пестрянки в XIX–XX веках в регионах/странах Восточной Азии, в которых до сегодняшнего времени вид не был известен. Впервые указывается обнаружение *Ph. issikii* на российском Дальнем Востоке – в Амурской обл. и Еврейской АО, а также приводятся данные об относительно широком ареале вида в Китае (где вид до наших исследований известен не был) – в северо-восточных и центральных провинциях. По находкам, сделанным в исторических гербариях, границы естественного обитания вида в Восточной Азии расширены на 5,5 градуса на север (до 54-й параллели) и на 25 градусов на запад (до 105-го меридиана).

При анализе исторических гербарных образцов впервые получены данные, свидетельствующие о повышении численности *Ph. issikii* на РДВ в прошлом. В Приморском крае в природных экосистемах в 1914–1952 гг. было выявлено 4 подъема численности вида с периодичностью между вспышками 12–15 лет. Ранее сведений о повышенных численностях вида в его естественном ареале не было и считалось, будто массовые размножения моль начала давать при инвазии на западе Палеарктики, что опровергнуто полученными данными.

Анализ генетического полиморфизма архивных образцов *Ph. issikii* (имевших 6–170-летний возраст) позволил установить 25 исторических гаплотипов, 9 из которых присутствуют в современном ареале вредителя в Восточной Азии, а среди последних 5 гаплотипов найдены в инвазионном ареале вида в ЕЧР и странах Европы. Обнаружение общих для востока и запада Палеарктики исторических гаплотипов и их пространственно-временная приуроченность говорят в пользу недавнего появления вида в Европе, ЕЧР и Западной Сибири (на протяжении последних 30–40 лет), подтверждая инвазионный статус вида в этих регионах. Исторически длительное существование вида в регионах Восточной Азии, зафиксированное по гербарным сборам

(> 150 лет), свидетельствует об аборигенном статусе *Ph. issikii* на востоке Палеарктики. Молекулярно-генетический анализ исторических образцов *Ph. issikii*, полученных из гербарных коллекций, впервые демонстрирует причастность популяций липовой моли-пестрянки с северо-востока Китая к процессу экспансии вида на запад, а также подтверждает вклад в этот процесс дальневосточных (с РДВ) и японских популяций.

Согласно находкам образцов *Ph. issikii* в гербариях, по местам обнаружения, разделенным значительными расстояниями, но приуроченным к близким датам сборов, происходил множественный занос вредителя в отдаленные пункты в ЕЧР, что находит подтверждение в высоком гаплотипическом разнообразии *Ph. issikii* в регионах инвазии. Наиболее вероятными пунктами инвазии вредителя являлись Московская, Воронежская и Челябинская обл., где вредитель был зарегистрирован уже при повышенной численности в 1985–1987 гг. Оттуда вид продолжил распространение на запад и восток и в течение последних 30 лет оккупировал практически всю материковую Европу, а также проник во все регионы Западной Сибири, где произрастает липа. Таким образом, полученные данные свидетельствуют в пользу первичного, трансрегионального множественного заноса липовой моли-пестрянки (с востока на запад страны), с последующей ступенчатой инвазией вида из ЕЧР в страны Европы и в Сибирь.

Изученный гербарный материал из Северной Америки, датированный 1850–2010 гг., и молекулярно-генетический анализ обнаруженных в гербариях образцов особей липовых молей (возрастом 10–170 лет) указывают на новые области распространения здесь 2 североамериканских видов липовых молей *Phyllonorycter lucetiella* и *Ph. tiliacella* и в то же время убеждают в отсутствии заноса *Ph. issikii* на этот материк в прошлом.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Kirichenko, Lopez-Vaamonde, 2019; Kirichenko et al., 2019c.

ГЛАВА 9. Закономерности инвазионного процесса у дендрофильных грацилляриид в азиатской части России

9.1. Введение

В главе проанализированы закономерности инвазионного процесса у дендрофильных грацилляриид. Для их выявления обобщены знания о таксономическом составе, трофических связях, происхождении и географических путях экспансии грацилляриид в глобальном масштабе (для мира) с акцентом на анализ маршрутов проникновения молей-пестрянок в азиатскую часть России. Проанализированные материалы важны не только для понимания особенностей инвазий грацилляриид, они также необходимы для прогноза путей и направлений заносов вредоносных видов молей-пестрянок в азиатской части России.

В главе также рассмотрены сценарии инвазий, обусловленные трофическим фактором, и особенности формирования новых трофических связей молей-пестрянок с чужеродными древесными растениями в АЧР, что может являться важным предиктором инвазионного потенциала видов. Здесь также обсуждена значимость дозорных насаждений чужеродных древесных растений (sentinel plantings) для определения новых трофических связей аборигенных насекомых с чужеродными видами древесных растений, что имеет важное значение для раннего выявления потенциально вредоносных видов насекомых.

9.2. Таксономический состав, регионы-доноры и географические пути распространения инвазионных грацилляриид

Для определения регионов, откуда может идти распространение видов-инвайдеров, и географических путей проникновения инвазионных грацилляриид в Россию (в особенности в ее азиатскую часть) обобщены сведения о видовом разнообразии инвазионных видов молей-пестрянок, регионах их происхождения, трофических связях с древесными растениями и составлена схема путей их распространения в мире. Для дендрофильных грацилляриид такой анализ, обобщающий разные характеристики инвазионного процесса, проводится впервые.

Данные по инвазиям проанализированы в совокупности для 15 видов грацилляриид, имеющих в разных регионах мира хозяйственное значение, – вредителей декоративных древесных растений и плодовых сельскохозяйственных культур (Таблица 9.1).

В силу слабой изученности инвазионных процессов у грацилляриид, повреждающих древесные растения, а также в связи с недостатком сведений о локальных фаунах молей-пестрянок в Южном полушарии и в части Северного полушария (в Азии) обобщения носят предварительный характер и в будущем будут уточнены.

Таксономический состав инвазионных грацилляриид. В мировой фауне инвазионные дендрофильные виды известны в 5 из 8 подсемейств молей-пестрянок (Таблица 9.1). В оставшихся 3 подсемействах (Parornichinae, Margarinae и Oesophyllembiinae) до сих пор инвазионных видов выявлено не было.

Наибольшее число инвазионных видов грацилляриид, повреждающих древесные растения, принадлежит к подсемейству Lithocolletinae – 8 из 15 видов (54 %) в мире и 5 из 11 видов (45 %) в России (Рисунок 9.1А, Б).

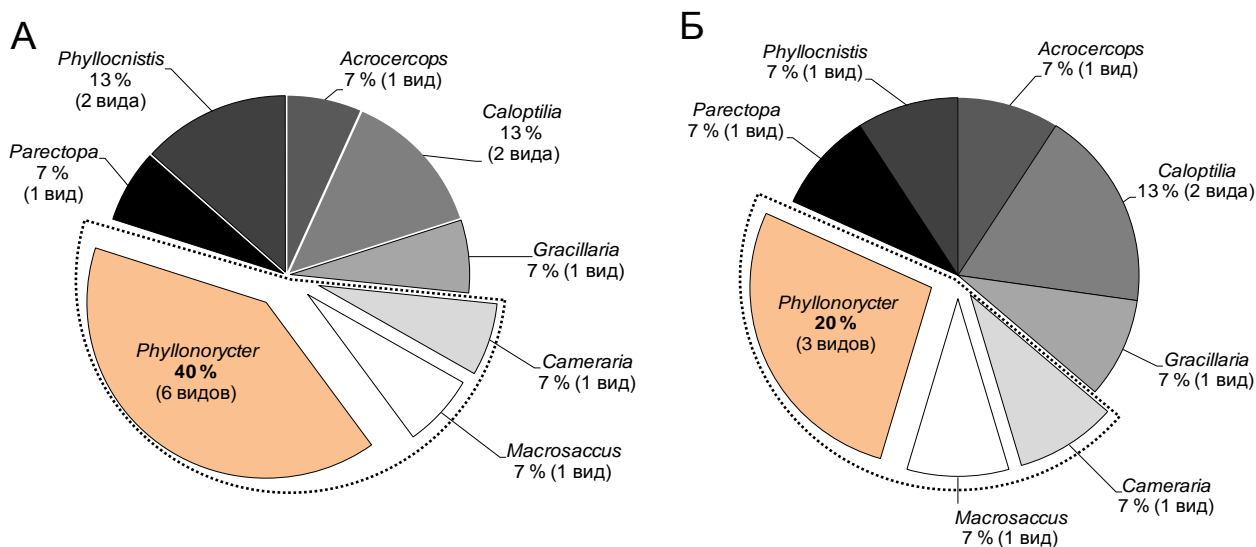


Рисунок 9.1. Таксономический состав инвазионных видов грацилляриид в мире (А) и в России (Б). Прозрачным сектором с пунктирной обводкой обозначено подсемейство Lithocolletinae (по данным: Kirichenko et al., 2018a, с изменениями)

Таблица 9.1. Инвазионные виды грациллариид: регионы происхождения, инвазий в мире и в России и трофические связи с древесными растениями (по: Kirichenko et al., 2018a, с изменениями)

№	Вид	Регион происхождения ¹	Регионы/страны инвазии (год первого обнаружения)		Растение			Ссылки
			в мире	в России	род	семейство	сфера использования	
Подсем. ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima								
1	<i>Acrocercops bronniardella</i> (Fabricius, 1798)	Зарубежная Европа, ЕЧР	Сибирь, (2013)		<i>Quercus</i>	Fagaceae	озеленение	Кузнецов, 1981; Чурсина и др., 2016
Подсем. GRACILLARIINAE Stainton								
2	<i>Caloptilia azaleella</i> (Brants, 1913)	Япония	Зарубежная Европа, Северная Америка, Австралия, Новая Зеландия (1920-е)	ЕЧР (год не известен)	<i>Rhododendron</i>	Ericaceae	озеленение	Johnson, Lyon, 1994; Ахатов, Ижевский, 2004
3	<i>Caloptilia roscipennella</i> (Hübner, 1796)	Юг Европы, Центральная Азия	Значительная часть зарубежной Европы (намного ранее XIX века)	ЕЧР (год не известен)	<i>Juglans</i> spp.	Juglandaceae	озеленение, садоводство	Масляков, Ижевский, 2011
4	<i>Gracillaria syringella</i> (Fabricius, 1794)	Зарубежная Европа	Северная Америка 1923	Сибирь (2009)	<i>Syringa, Fraxinus</i>	Oleaceae	озеленение	Кузнецов, 1999; Murdoch, 1967; Кириченко: ориг.
Подсем. LITHOCOLLETTINAE Stainton								
5	<i>Cameraria ohridella</i> Deschka & Dimić (1986)	Балканский п-ов	Значительная часть зарубежной Европы (1980-е)	ЕЧР (2000-е)	<i>Aesculus</i>	Sapindaceae	озеленение	Valade et al., 2009; Голосова и др., 2008
6	<i>Macrosaccus robinella</i> (Clemens, 1859)	Северная Америка	Европа (1983)	ЕЧР (2000-е)	<i>Robinia</i>	Fabaceae	озеленение	Davis, De Prins, 2011; Гниненко и др., 2011
7	<i>Phyllonorycter blancardella</i> (Fabricius, 1781)	Зарубежная Европа	Северная Америка (год неизвестен)	местный вид	<i>Malus</i>	Rosaceae	озеленение, садоводство	Maier, 2001; Кузнецов, 1999

№	Вид	Регион происхождения ¹	Регионы/страны инвазии (год первого обнаружения)		Растение			Ссылки
			в мире	в России	род	семейство	сфера использования	
8	<i>Ph. issikii</i> (Kumata, 1963)	Восточная Азия	Зарубежная Европа (конец 1980-х – начало 1990-х)	ЕЧР (1985) Сибирь (2000-е)	<i>Tilia</i>	Malvaceae	озеленение	Šefrová, 2002; Ермолаев, 2014; Kirichenko et al., 2017b
9	<i>Ph. leucographella</i> (Zeller, 1850)	Средиземноморье, Зап. Европа	Значительная часть зарубежной Европы (1970)*	ЕЧР (2000-е)	<i>Pyracantha</i>	Malvaceae	озеленение	Šefrová, 2001
10	<i>Ph. messaniella</i> (Zeller, 1846)	Зарубежная Европа	Австралия, Новая Зеландия, (1950-е)	местный вид в ЕЧР	<i>Quercus</i>	Fagaceae	озеленение	Sinclair, Hughes, 2010; Кузнецов, 1999
11	<i>Ph. mespilella</i> (Hübner, 1805)	Зарубежная Европа	Северная Америка (год неизвестен)	отсутствует	<i>Malus, Prunus, Pyrus</i>	Rosaceae	озеленение, садоводство	Maier, 2001; Кузнецов, 1999
12	<i>Ph. platani</i> (Staudinger, 1870)	Балканский п-ов, Кавказ	Значительная часть зарубежной Европы (XIX век)	ЕЧР (конец 1990–2000-е)	<i>Platanus</i>	Platanaceae	озеленение	Šefrová, 2001; Стрюкова, 2016
Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova								
13	<i>Paractopa robiniiella</i> Clemens, 1863	Северная Америка	Зарубежная Европа (1970-е)	ЕЧР (2000-е)	<i>Robinia</i>	Fabaceae	озеленение	Csóka et al., 2009; Гниненко и др., 2011
Подсем. PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer								
14	<i>Phyllocnistis citrella</i> Stainton, 1856	Ю.-В. Азия	5 континентов** (1993)	ЕЧР (конец 1990-х –2000-е)	<i>Citrus</i>	Rutaceae	озеленение	SABI, 2019; Игнатова, 2009
15	<i>Ph. vitegenella</i> Clemens, 1859	Северная Америка	Зарубежная Европа (1997)	отсутствует	<i>Parthenocissus, Vitis</i>	Vitaceae	озеленение, садоводство	Marchesini et al., 2000

¹Зап. Европа – Западная Европа, ЕЧР – европейская часть России, Ю.-В. Азия – Юго-Восточная Азия. *В Европе вид был впервые указан из Северной Италии (1850 г.), вместе с тем активная экспансия вида в Европе отмечена с 1970-х гг. (Šefrová, 2001). **Регионы культивирования цитрусовых.

Среди представителей подсем. Lithocolletinae наиболее богат инвазионными видами род *Phyllonorycter*. На его долю приходится 40 % всех инвазионных грацилляриид в мире и 20 % таковых в России (Рисунок 9.1А, Б). Это неудивительно, учитывая, что данный род лидирует по числу входящих в него видов; его представители трофически связаны со значительным числом видов древесных растений в сравнении с представителями грацилляриид из прочих родов (J. De Prins, W. De Prins, 2019).

В совокупности указанные 15 видов дендрофильных грацилляриид (Таблица 9.1.) ныне известны в зарубежной Европе, где они составляют 6 % от 259 обитающих там видов этого семейства (Lopez-Vaamonde: личное сообщение). Одиннадцать из 15 видов известны своими инвазиями в России: 9 видов – зарегистрированы как инвазионные виды в ЕЧР, 3 вида – как инвазионные в Сибири (при этом 1 вид – *Phyllonorycter issikii* – вид-инвайдер, общий для ЕЧР и Сибири) (Таблица 9.1). Учитывая, что в ЕЧР и Сибири фауна молей-пестрянок в совокупности насчитывает 140 видов (см. главу 4, раздел 4.6), доля дендрофильных инвазионных видов грацилляриид здесь составляет 8 %.

Регионы-доноры, регионы-реципиенты и географические пути инвазий грацилляриид. Инвазионные грациллярииды являются выходцами из зарубежной Европы, Северной Америки и Азии (Рисунок 9.2).

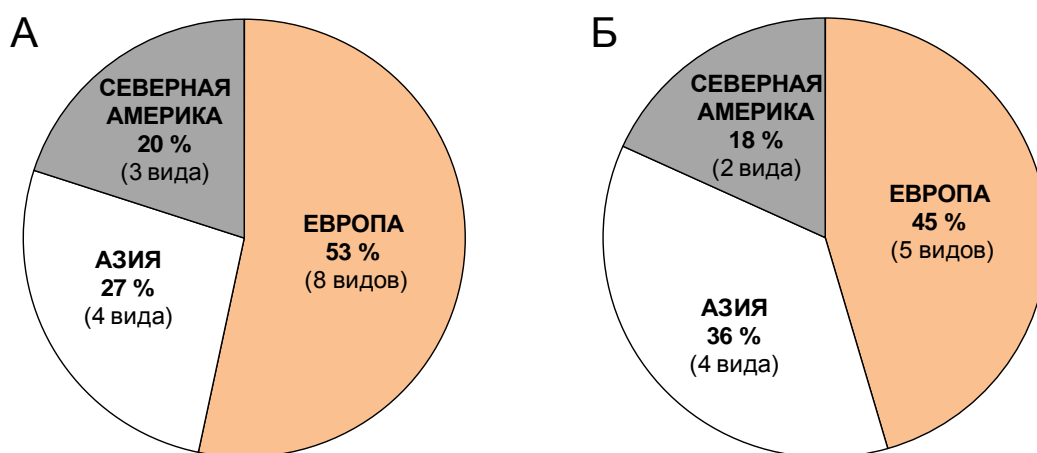


Рисунок 9.2. Естественный ареал инвазионных грацилляриид, обосновавшихся в разных регионах мира (А) и в России (Б) (по данным: Kirichenko et al., 2018a, с изменениями)

Виды, природный ареал которых находится в зарубежной Европе, составляют около половины всех инвазионных грацилляриид в мире (Рисунок 9.2А) и в России (Рисунок 9.2Б). Вторая половина приходится на виды молей-пестрянок из Северной Америки и Азии (Центральной, Восточной и Юго-Восточной). Соотношение видов, происходящих из этих регионов и распространившихся в мире и проникших в Россию, близко (Рисунок 9.2А, Б).

Регионы мира имеют неодинаковое значение в распространении грацилляриид. Азия (Центральная, Восточная и Юго-Восточная) до сих пор известна только в качестве донора инвазионных видов молей-пестрянок, тогда как Океания, Северная Африка и Южная Америка – исключительно как реципиенты (Рисунок 9.3). Северная Америка, зарубежная Европа и ЕЧР являются одновременно и донорами, и реципиентами инвазионных видов (Рисунок 9.3).

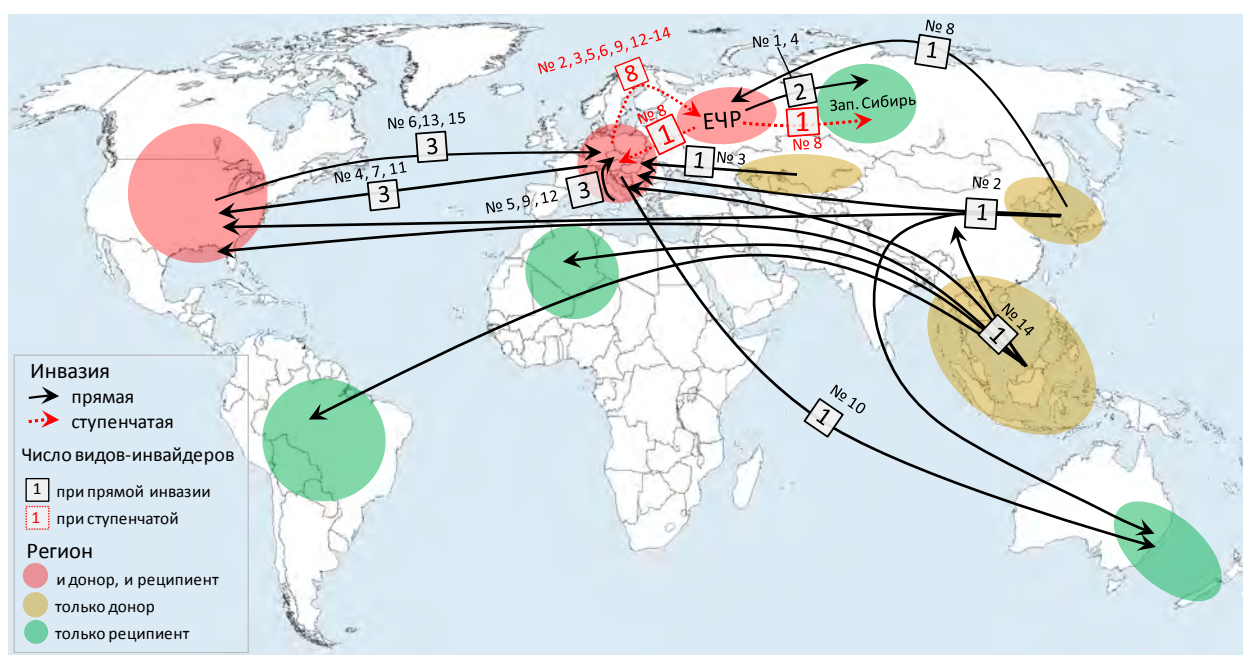


Рисунок 9.3. Основные регионы-доноры, регионы-реципиенты и географические пути инвазий дендрофильных грацилляриид. Регионы-доноры и регионы-реципиенты обозначены областями, окрашенными разным цветом (см. легенду). Стрелками схематично показаны географические пути инвазий: черными – прямые инвазии, красными пунктирными – ступенчатые инвазии (последние рассмотрены только для России). На стрелках в квадратах отмечено число видов-инвайдеров: черным цветом – число видов в процессе первичной инвазии, красным – видов в процессе вторичной инвазии. Над квадратами указаны порядковые номера инвазионных видов грацилляриид, подробная информация о которых дана в Таблице 9.1 (по данным: Kirichenko et al., 2018a, с изменениями)

Тот факт, что азиатские страны выступают только донорами инвазионных грацилляриид, можно объяснить хозяйственно-торговой деятельностью и значительным потоком коммерческих грузов, идущих с востока на запад (с которыми возможна непреднамеренная интродукция микромолей).

Своими инвазиями грациллярииды могут охватывать сразу несколько континентов. Среди грацилляриид известно, по крайней мере, 2 таких примера. Глобальной экспансией известна цитрусовая моль-пестрянка *Phyllocnistis citrella* – вредитель из Юго-Восточной Азии (Рисунок 9.3, № 14). За последние 30 лет этот вид распространился по 5 континентам – проник практически во все регионы, где выращивают цитрусовые (апельсины, лимоны, мандарины и т. д.) (CABI, 2019). *Phyllocnistis citrella* наносит значительный урон посадкам цитрусовых – приводит к преждевременному опадению листьев и значительной потере урожая (Schaffer et al., 1997). Вид проник также и в ЕЧР – в регион субтропиков, где существенно вредит цитрусовым как в открытом, так и в защищенном грунте (Игнатова, 2009). Другой вид – азалиевая моль *Caloptilia azaleella*, японский эндемик, – проник в зарубежную Европу, США, Австралию и Новую Зеландию, где наносит заметный вред рододендронам (Johnson, Lyon, 1994). Вид был также занесен в ЕЧР (Масляков, Ижевский, 2011).

Трансконтинентальные инвазии грацилляриид с охватом 2 континентов известны в Северном полушарии – в Евразии и Северной Америке. Каждый из этих континентов является друг для друга донором 3 инвазионных видов молей-пестрянок. Из зарубежной Европы в Северную Америку проникли моли-пестрянки – сиреневая *Gracillaria syringella* и плодовые *Phyllonorycter blancardella* и *Ph. mespilella* (Рисунок 9.3, № 4, 7, 11). В свою очередь из Северной Америки в зарубежную Европу вторглись моли-пестрянки – робиниевые *Macrosaccus robiniella* и *Parectopa robiniella* и виноградная *Phyllocnistis vitegenella* (Рисунок 9.3, № 6, 13, 15). Один случай инвазий с охватом 2 континентов – одного в Северном полушарии, другого в Южном – известен для моли-пестрянки *Phyllonorycter messaniella* (вида, развивающегося преимущественно на дубах). Этот вид из зарубежной Европы проник в Австралию и Новую Зеландию (Рисунок 9.3, № 10).

Внутриконтинентальными инвазиями наиболее известна зарубежная Европа. В ней 4 вида молей-пестрянок распространились из первично ограниченных ареалов и теперь имеют практически повсеместное распространение в европейских странах (где они известны в качестве лесопарковых или садовых вредителей). Среди них виды *Cameraria ohridella*, *Phyllonorycter platani* и *Ph. leucographella* – вредители каштана конского, платанов и пираканты, а также *Caloptilia roscipennella* – минер листьев грецкого ореха (Valade et al., 2009; Šefrová, 2001, 2002; Šefrová, Laštůvka, 2005).

В ЕЧР инвазионные виды грацилляриид попадают не напрямую из других частей света, а опосредованно – в процессе ступенчатой инвазии из зарубежной Европы (Рисунок 9.3). История проникновения в ЕЧР ореховой моли *Caloptilia roscipennella* остается неизвестной (Масляков, Ижевский, 2011). Сюда этот вид мог проникнуть как из стран зарубежной Европы (в процессе ступенчатой инвазии), так и из Центральной Азии – региона природного происхождения его кормового растения, *Juglans regia* (Рисунок 9.3, № 3).

Прочие же 7 видов молей-пестрянок, проникших за последнее десятилетие в ЕЧР, пришли сюда вследствие ступенчатой инвазии из зарубежной Европы (Рисунок 9.3, № 2, 5, 6, 9, 12–14). Из них 2 вида оказались трансконтинентальными инвайдерами (прибыли в Центральную Европу из Северной Америки – *Macrosaccus robiniella* и *Parectopa robiniella*), 1 вид проник из Японии – *Caloptilia azaleella* (Рисунок 9.3, № 2, 6, 13). Другие 4 вида явились внутриевропейскими инвайдерами – *Cameraria ohridella*, *Phyllonorycter platani*, *Ph. leucographella*, *Phyllocnistis citrella* (Рисунок 9.3, № 5, 9, 12, 14). Распространившись практически по всей территории зарубежной Европы, все эти виды проникли в западные регионы ЕЧР (Рисунок 9.3, Таблица 9.1). Каштановая минирующая моль, или охридский минер *Cameraria ohridella*, продолжает расширять ареал в ЕЧР: за последнее десятилетие вид распространился на 700 км восточнее Москвы (где он был впервые зарегистрирован в РФ), достигнув Поволжья (Anikin, 2019).

Европейская часть России выступает основным и пока единственным донором инвазионных грацилляриид для Сибири (Рисунок 9.3). В Сибирь проникли моли-пестрянки, которые для ЕЧР являются аборигенными

(дубовая *Acrocercops brongniardella* и сиреневая *Gracillaria syringella*), и вид, являющийся для ЕЧР чужеродным, – липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii*.

Если распространение первых двух видов, судя по всему, имело характер прямой инвазии (распространение шло напрямую из ЕЧР в Сибирь), то инвазия липовой моли-пестрянки – восточноазиатского вредителя – шла, как показали наши исследования, из ЕЧР ступенчато (см. главы 7, 8). Из природного ареала – Дальнего Востока вид проник в европейскую часть страны, откуда затем распространился западнее (в Европу) и восточнее (в Западную Сибирь).

Два прочих вида грацилляриид, упоминавшихся в работе (см. главу 5, раздел 5.5) – *Phyllonorycter lantanella* (вредитель калины) и *Ph. medicaginella* (вредитель люцерны), инвазионный статус которых в Сибири требует подтверждения, – могли проникнуть в Сибирь также из ЕЧР.

Вполне ожидаемо, что основным источником чужеродных видов для Сибири выступает ЕЧР. Анализ таксономического разнообразия и распространения грацилляриид в АЧР свидетельствует о том, что фауна молей-пестрянок Западной Сибири состоит преимущественно из элементов европейской фауны и что Уральские горы не являются существенной преградой для распространения видов из ЕЧР в Сибирь (см. главу 4, разделы 4.3–4.6). Моли-пестрянки могут проникать в Сибирь при благоприятных для их развития климатических условиях и наличии здесь кормовой базы. Учитывая такую ареалогическую специфику, можно ожидать, что основным регионом-донором чужеродных видов для Сибири будет и в дальнейшем выступать ЕЧР.

Вместе с тем нельзя пренебрегать потенциальной возможностью заноса чужеродных видов грацилляриид в Сибирь напрямую и с Дальнего Востока (как российского, так и зарубежного). В других группах насекомых, в частности, у ксилофагов, такие случаи известны. Примером служит зафиксированная в начале XXI века инвазия короода – уссурийского полиграфа, *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae), с РДВ в Южную Сибирь (Баранчиков и др., 2011). При инвазии этот вид, изначально связанный с дальневосточными пихтами, переключился на аборигенную пихту сибирскую, *Abies sibirica*, которая оказалась неустойчивой к новому вредителю (Баранчиков и др., 2011).

Периоды инвазий грацилляриид. Точные сроки вселения инвазионных грацилляриид установить сложно. Годы первых находок видов в регионах, указанные в литературных источниках, не всегда отражают истинные сроки экспансии видов в эти регионы. Вместе с тем анализ истории инвазии грацилляриид (выполненный нами на примере липовой моли-пестрянки в Палеарктике) указывает на то, что годы упоминания первых находок видов в литературе (ассоциируемые с началом инвазии видов) могут быть близкими к таковым, установленным по результатам изучения альтернативных источников (в нашем случае исторических гербарных коллекций). Так, для липовой моли-пестрянки в обоих случаях это 1980-е годы – время, когда регистрировалось вселение этого восточноазиатского вида в ЕЧР и его распространение по территории этой части страны (см. главу 8).

Из 15 видов грацилляриид, известных своими инвазиями в разных регионах мира, время начала инвазий не задокументировано только для 2 видов – плодовых молей-пестрянок – *Phyllonorycter blancardella* и *Ph. mespilella*, проникших из Европы в Северную Америку (Рисунок 9.4А).

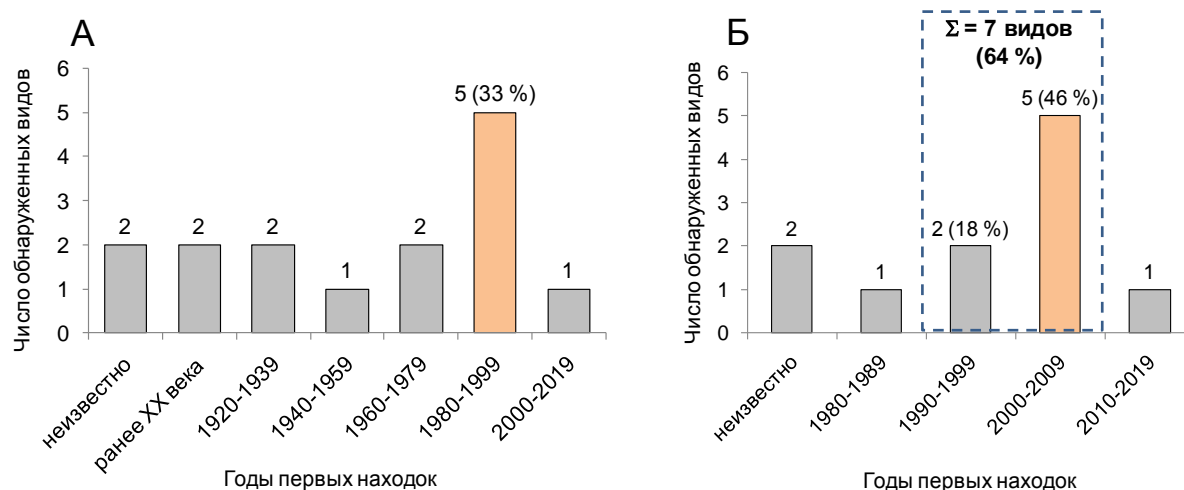


Рисунок 9.4. Периоды первых находок инвазионных грацилляриид в мире (А) и в России (Б). Столбцы с наибольшим числом инвазионных видов окрашены оранжевым цветом. На рисунке Б прямоугольником с пунктирной обводкой указан промежуток времени, в который на территорию России вселилось наибольшее число инвазионных видов из числа всех известных инвазионных видов молей-пестрянок в стране (по данным: Kirichenko et al., 2018a, с изменениями)

Другие 2 вида молей-пестрянок – ореховая *Caloptilia roscipennella* и платановая *Ph. plantani* – стали расширять свои ареалы до начала XX века. История экспансии ореховой моли-пестрянки – вида, имеющего в Европе длительную историю существования и давно натурализовавшегося во многих европейских регионах (Šefrová, Laštůvka, 2005), тесно связана с давним введением в культуру грецкого ореха *Juglans regia* (кормового растения моли). Инвазии прочих 11 видов (73 % всех инвазионных грацилляриид) приходится на XX век и начало XXI, со значительным числом находок инвазионных видов молей-пестрянок (5 видов) в период 1980–1999 гг. (Рисунок 9.4А).

В России из 11 инвазионных грацилляриид 7 видов (64 %) были выявлены в конце XX – начале XXI века (Рисунок 9.4Б). Шесть из них – *Cameraria ohridella*, *Macrosaccus robiniella*, *Phyllonorycter leucographella*, *Ph. platani*, *Parectopa robiniella*, *Phyllocnistis citrella* – вселились в Россию (а именно в ее европейскую часть) из зарубежной Европы (Таблица 9.1).

Опосредованный занос чужеродных видов грацилляриид из стран Европы и приуроченность их инвазий к концу 1990-х – началу 2000-х гг. может объясняться ходом исторических событий страны. Падение так называемого «железного занавеса» (политического и пограничного барьера, изолировавшего бывший СССР от стран Запада), завершившееся к 1993 г., способствовало открытию границ и международной интеграции (прежде всего с зарубежной Европой) во всех ее проявлениях – коммерческих, туристических и прочих межгосударственных связях. Как известно, торговая деятельность неминуемо ведет к непреднамеренной интродукции чужеродных организмов, вектором распространения которых могут быть любые товары, а для растительных организмов – в первую очередь растения и их производные (Масляков, Ижевский, 2011).

Отмеченный пик регистрации вселения инвазионных грацилляриид в ЕЧР из стран Европы в конце XX – начале XXI века отнюдь не единственный такой пример. Похожая закономерность – проникновение чужеродных видов в ЕЧР через зарубежную Европу и рост случаев инвазий в ЕЧР после 1990-х гг. – отмечена также у жуков (Орлова-Беньковская, 2017).

Интродукция кормовых растений как основной вектор инвазии грацилляриид. Рассмотренные инвазионные виды грацилляриид имеют трофические связи с древесными растениями из 12 родов и 10 семейств (Таблица 9.1). Среди них наибольшее число видов известно с растений 3 семейств – розовых (3 вида грацилляриид), буковых (2 вида) и бобовых (2 вида). Все 15 инвазионных видов грацилляриид, приведенных в Таблице 9.1, связаны с активно используемыми в Северном полушарии для озеленения древесными растениями: деревьями (дубами, каштанами, платанами, липами, робинией, цитрусовыми, яблонями), кустарниками (сиренями, азалями, пиракантой), многолетними кустарниковыми лианами (декоративными и культурными сортами винограда). Кроме того, культуры растений 4 родов (*Citrus*, *Malus*, *Juglans*, *Vitis*) широко используются в плодоводстве. Учитывая, что грациллярииды имеют трофические связи с конкретным видом или родом растений (см. главу 5, раздел 5.2–5.3), их инвазии могут быть ассоциированы с историей интродукции их кормовых растений. Введение древесных растений в культуру и их интродукция в различные регионы Европы со временем способствовали и распространению ассоциированных с ними грацилляриид, что было показано для молей-пестрянок – платановой *Phyllonorycter platani*, ореховой *Caloptilia roscipennella*, каштановой *Cameraria ohridella*, робиниевых *Macrosaccus robiniella*, *Parectopa robiniella* и других (Šefrová, 2001, 2003; Šefrová, Laštůvka, 2005). Эти и другие виды распространились и в ЕЧР – в регионы, где имеются кормовые растения.

Отсутствие подходящих кормовых растений, на которых могут развиваться чужеродные грациллярииды, лимитирует проникновение из ЕЧР в Сибирь большинства видов грацилляриид, проникших в западные регионы России. Такие виды молей-пестрянок, как *Macrosaccus robiniella*, *Parectopa robiniella* (оба вида развиваются на робинии *Robinia*, сем. Fabaceae), *Phyllocnistis vitegenella* (на винограде, *Vitis* spp., Vitaceae), *Cameraria ohridella* (на каштане конском *Aesculus hippocastanum*, Sapindaceae), *Phyllonorycter platani* (платаны *Platanus* spp., Platanaceae), *Ph. leucographella* (пираканта *Pyracantha*, Rosaceae) и *Caloptilia roscipennella* (грецкий орех *Juglans regia*, Juglandaceae), – преимущественные монофаги – распространиться сюда не смогут из-за отсутствия в Сибири соответствующих кормовых растений.

Вместе с тем наличие подходящей кормовой базы в Сибири для развития других видов грацилляриид, имеющих распространение в ЕЧР, может благоприятствовать их проникновению в сибирские регионы. В частности, это касается видов молей-пестрянок, для которых в Сибири имеется кормовой ресурс среди местных видов древесных растений (общих с ЕЧР), – например, видов молей, обитающих в ЕЧР на растениях семейства розовых (*Parornix anguliferella* (Zeller), *P. finitimella* (Zeller), *P. torquillella* (Zeller), *Phyllonorycter cydoniella* (Denis & Schiffermüller)), березовых (*Caloptilia falconipennella* (Hübner), *Phyllonorycter froelichiella* (Zeller), *Phyllonorycter rajella* (Linnaeus), *Ph. stettinensis* (Nicelli)), ивовых (*Callisto coffeella* (Zetterstedt), *Phyllonorycter viminetorum* (Stainton)). Кроме того, невозможно исключить и внедрение в Сибирь грацилляриид, способных осваивать чужеродные виды древесных растений, широко представленных в Сибири. Натурализовавшийся в Сибири интродуцент – североамериканский клен ясенелистный *Acer negundo*, имеющий здесь повсеместное распространение, может служить мишенью для европейской моли-пестрянки *Caloptilia rufipennella* (Hübner), встречающейся в ЕЧР и связанной с данным видом клена в странах Центральной Европы (Ellis, 2019).

9.3. Сценарии инвазий и формирования новых трофических связей грацилляриид с древесными растениями в азиатской части России

Наличие в среде благоприятного кормового субстрата – значимый фактор для становления популяций инвайдера (Roques et al., 2006; Liebhold et al., 2018). Даже если абиотические условия будут благоприятствовать обоснованию чужеродного вида, отсутствие в среде подходящего кормового ресурса будет лимитировать его распространение (Кириченко и др., 2008; Kirichenko et al., 2011). Для минирующих насекомых (не только инвазионных видов молей, но и минирующих жуков, мух и пилильщиков) основным вектором распространения чаще всего выступают их кормовые растения, завозимые в новую среду (см. обзор Kirichenko et al., 2018a; Кириченко, 2018).

Попадание в среду чужеродных насекомых может способствовать установлению новых трофических связей с аборигенными растениями, нередко

с нанесением таким растениям значительного вреда. С другой стороны, интродукция в среду новых растений может подталкивать местные виды к переходу на такие растения, в особенности когда новое кормовое растение имеет тесную филогенетическую связь с привычным кормовым объектом насекомых (см. главы 5–7). Как было показано в главе 6, местные виды насекомых, способные переключиться на растения-интродуценты и существенно им вредить, могут представлять угрозу таким растениям в их естественном ареале при случайном завозе. Возникновение новых трофических связей, в которых кормовыми для местного насекомого служат чужеродные растения, может служить одним из важных предикторов реализации инвазионного потенциала насекомого (Kirichenko et al., 2008, 2009; Branco et al., 2015).

Все эти случаи (завоз чужеродных видов насекомых с их кормовыми растениями в новую среду, переключение чужеродных видов на новые кормовые объекты – местные растения, переход местных видов насекомых на интродуцированные растения) учтены при разработке сценариев распространения и формирования новых трофических ассоциаций грацилляриид. Эти сценарии в той или иной мере позволяют объяснить течение инвазионного процесса видов или выявить инвазионные предпосылки у местных видов, учитывая их способность благополучно развиваться на чужеродных растениях и давать на них повышения численности. Основой для выделения таких сценариев послужили примеры экспансий грацилляриид и формирования чужеродными и местными видами молей новых трофических связей в АЧР. Вместе с тем они могут описывать некоторые закономерности экспансии и возникновения предпосылок инвазий у минирующих насекомых в глобальном масштабе.

Обобщая сведения об инвазиях и трофических взаимодействиях грацилляриид с новыми кормовыми растениями, рассмотренные в главах 5–7, можно выделить 5 основных сценариев инвазий и формирования новых трофических ассоциаций в АЧР (Рисунок 9.5).

Первый сценарий рассматривает занос чужеродных грацилляриид в АЧР с их привычными растениями-хозяевами из региона естественного обитания молей с нанесением значительного вреда этим растениям в интродукционных центрах (Рисунок 9.5, сценарий I).

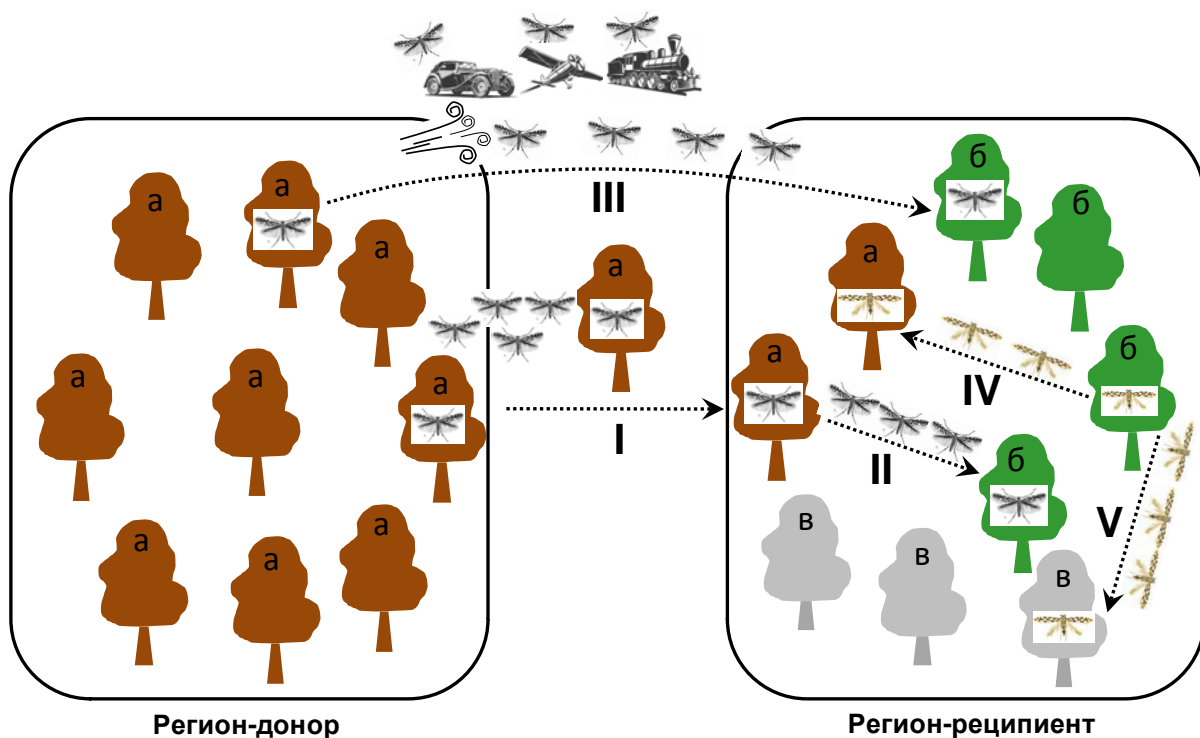




Рисунок. 9.5. Сценарии распространения дендрофильных грацилляриид и формирования ими новых трофических связей. Растения: а – местный вид для региона-донора, б, в – местные виды для региона-реципиента. Виды молей в регионе-реципиенте:  – чужеродный,  – местный вид. Реализация сценариев: I – непреднамеренный занос чужеродного вида моли с растением-хозяином (или приход вслед за ним) в регион-реципиент; II – непреднамеренный занос чужеродного вида моли с растением-хозяином с переходом моли на новый кормовой объект – близкородственный местный вид растения в регионе-реципиенте; III – распространение чужеродного вида моли (разлетом бабочек с воздушными потоками или в результате непреднамеренной транспортировки человеком) с установлением в регионе-реципиенте связи с новым кормовым растением, имеющим таксономическое родство с растением-хозяином моли в регионе-доноре; IV – переход аборигенного вида моли со своего привычного кормового растения на новый, родственник вид растения, интродуцированный в среду; V – переход аборигенного вида моли с местного кормового растения на другое местное растение, родственное растению-хозяину насекомого (Н.И. Кириченко: ориг.)

Непреднамеренный завоз минирующих молей может происходить на личиночной стадии вместе с их кормовым растением (при наличии листьев на молодых деревцах), или с растительными остатками (листьями с минами, внутри которых окукливаются многие грациллярииды), или с бабочками, укрывающимися в щелях и трещинах тары, в которой транспортируются растения (Šefrová, 2002, 2003; Gilbert et al., 2004). Моли-пестрянки могут также прийти вслед

за своим кормовым растением годами позже (в результате разноса имаго ветром или опосредованно человеком, например, с перевозимыми грузами) (Agassiz, 1996, 2002; van Nieukerken et al., 2012). Активное использование растений-интродуцентов в озеленении может способствовать распространению инвазионных видов минирующих насекомых (см. обзор Kirichenko et al., 2018a).

Наглядными примерами такой экспансии являются дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongniardella* и сиреневая моль-пестрянка *Gracillaria syringella*, которые повреждают в Западной Сибири растения-интродуценты – дуб черешчатый *Quercus robur* (дубовая моль), сирени – обыкновенную *Syringa vulgaris* и венгерскую *S. josikaea* и их формы, и ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* (сиреневая моль). Эти виды растений имеют природный ареал в Европе и в ЕЧР (в последнем случае кроме сирени, которая в ЕЧР – интродуцент) (Euro+Med PlantBase, 2006). В Западной Сибири у этих растений нет филогенетических связей с местной арборифлорой ни на уровне рода (*Quercus*, *Syringa*, *Fraxinus*), ни на уровне семейства (Fagaceae, Oleaceae), что убеждает в заносном происхождении *A. brongniardella* и *G. syringella* в Сибири.

Эти виды, скорее всего, были занесены из ЕЧР или Европы вместе со своими растениями-хозяевами или же пришли вслед за ними спустя какое-то время. В отличие от дуба черешчатого, который имеет в Западной Сибири точечную интродукцию, сирени (венгерская и обыкновенная) активно используются для озеленения населенных пунктов Сибири и получили здесь очень широкое распространение (Бакулин и др., 2008). Неудивительно, что сиреневая моль в Сибири сейчас встречается почти так же широко, как ее растение-хозяин, более того, вид способен повышать численность и вредить (см. главу 5, раздел 5.5). Оба вида – известные вредители своих растений-хозяев также в Европе и ЕЧР (Кузнецов, 1999; Alford, 2012). С 1923 г. *G. syringella* известен также из Северной Америки, куда вид, по всей видимости, был занесен с европейскими сиренями и где он также причиняет им значительный вред (Murdoch, 1967).

Первый сценарий инвазии (Рисунок 9.5, сценарий I) является наиболее распространенным для насекомых, минирующих листья древесных растений (Kirichenko et al., 2018a). Многие виды минеров населяют декоративные древесные растения, используемые для озеленения и ландшафтного дизайна. Недостаточный

приграничный контроль, в особенности в соседних странах, может в значительной степени способствовать распространению минирующих насекомых посредством завоза растений в интродукционные центры.

При развитии сценария II завоз чужеродного вида моли происходит с его растением-хозяином схожим образом со сценарием I, но с последующим переходом моли на близкородственный местный вид растения в регионе интродукции (Рисунок 9.5, сценарий II). Примером реализации такого сценария в Сибири может являться инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonoycter issikii*.

История экспансии этого вида была подробно изучена на основе исследований в современном ареале моли в Палеарктике и архивных данных, полученных при изучении мировых гербарных коллекций (см. главы 7 и 8). Создание ботанических садов в европейской части страны и активная интродукция древесных растений с востока на запад России в прошлом веке могли способствовать случайному заносу с саженцами растений инвазионных видов насекомых, в том числе липовой моли-пестрянки (см. главу 8). Переход последней с завезенных восточноазиатских видов лип – привычных кормовых объектов моли (липы амурской *Tilia amurensis*, маньчжурской *T. mandshurica* и других) – в ЕЧР на местную липу (мелколистную *T. cordata*) мог способствовать формированию новой трофической ассоциации: чужеродный минер – растение-абориген. Фактически этот вид липы оказался благоприятным трофическим ресурсом для *Ph. issikii* – это послужило основой для подъема численности вида и его дальнейшей экспансии на запад Палеарктики, где липа имеет широкое распространение и активно используется в озеленении, а также в Сибирь, где липа встречается точечно (Kirichenko et al., 2017b). Успех установления трофических связей чужеродных насекомых с новыми для них кормовыми растениями часто объясняют отсутствием у них коэволюции и, как следствие, отсутствием или недостаточной выраженностью у вторых защитных механизмов против новых вредителей (Agosta, 2006). В результате чужеродные виды насекомых получают от таких связей очевидную выгоду, которая выражается в их благоприятном развитии, повышении численности и последующем распространении (Morrison, Nay, 2011).

При реализации сценария III занос чужеродного вида грацилляриид в новую для них среду происходит без участия кормового растения, естественным путем –

разлетом, разносом ветром бабочек или посредством человеческого фактора – при перевозке товаров и грузов. Занос вредителя без участия его растения-хозяина в регион с благоприятными абиотическими и биотическими условиями и наличием подходящего субстрата для развития может способствовать формированию здесь новой трофической ассоциации с аборигенным растением, имеющим близкие филогенетические связи с хозяином моли (Рисунок 9.5, сценарий III).

Инвазия липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* могла идти в том числе и по этому пути, что в особенности характерно для процесса распространения вида из регионов первичной интродукции в соседние регионы и страны, т. е. в ходе реализации ступенчатой инвазии из первичного очага инвазии (Šefrová, 2003). Сочетание двух сценариев (II и III) при реализации инвазии липовой моли-пестрянки способствовало распространению вида как на дальние расстояния – с востока на запад Палеарктики, так и на более короткие – при реализации ступенчатой инвазии, в ходе движения фронта распространения вида в соседние регионы и страны.

Для другой моли-пестрянки – каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella*, инвазионного вида для некоторых стран Европы, – было также показано, что распространение вредителя внутри Европы могло происходить ступенчато. Не последнюю роль в этом сыграл и автомобильный транспорт, с помощью которого могла осуществляться непреднамеренная транспортировка бабочек *C. ohridella* (в щелях и прочих углублениях корпусов автомобилей) и листьев с окуклившимися внутри особями моли (Gilbert et al., 2004, 2005).

Четвертый сценарий разворачивается при переходе аборигенного вида моли со своего растения-хозяина на новый для него вид растения, интродуцированный в среду (Рисунок 9.5, сценарий IV). В АЧР нами отмечено 12 трофических ассоциаций с участием 12 местных видов грацилляриид и древесных растений-интродуцентов (в основном североамериканского происхождения) (см. главу 5, раздел 5.2). В Сибири наиболее ярким примером реализации такого сценария является формирование новой трофической ассоциации местного вида, тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* с интродуцентом – североамериканским тополем бальзамическим *Populus balsamifera* и его гибридами с местными тополями, на которых эта моль дает регулярные вспышки массового

размножения. На РДВ случаи установления трофических связей по сценарию IV были отмечены нами у местных видов молей *Phyllonorycter orientalis* и *Ph. pseudojezoniella*, освоивших интродуцированный в их среду североамериканский клен сахарный *Acer saccharum*, на который они, судя по всему, перешли со своих привычных кормовых растений – дальневосточных видов кленов (см. главу 5, раздел 5.2).

Присутствие чужеродных растений в окружающей среде, несомненно, благоприятствует расширению трофических связей минирующих насекомых и их переходу на растения-интродуценты (Kirichenko, Kenis, 2016). Формирование таких трофических связей (в которых насекомое является местным видом, а кормовой объект – неместным), в особенности тех, которые благоприятствуют повышению численности насекомого, является важным прогностическим элементом при оценке риска инвазии насекомого в регионы естественного произрастания таких кормовых растений (Кириченко и др., 2008; Kirichenko et al., 2008, 2009; Roques et al., 2015; Kenis et al., 2018). Именно этот фактор был положен в основу разработки концепции дозорных насаждений для раннего выявления потенциально инвазионных видов насекомых (см. ниже раздел 9.4).

При освоении новых кормовых объектов значение могут иметь различные факторы. При изучении формирования трофических связей местных видов минирующих насекомых с неместными видами древесных растений было показано, что решающую роль при этом играют степень филогенетического родства растений-интродуцентов с местной арборифлорой, давность интродукции растений в среду (см. главу 6, разделы 6.2–6.5).

Реализация пятого сценария подразумевает переход грацилляриид с их привычных растений-хозяев на другие местные растения, которые ранее кормовыми для них не являлись (Рисунок 9.5, сценарий V). Такой сценарий наблюдается с участием как местных, так и инвазионных видов грацилляриид. Трофические переходы чаще всего отмечаются у минеров-олигофагов, часть популяции которых в определенных условиях переключается на растения того же ботанического семейства, откуда происходит их привычное растение-хозяин. К расширению трофических связей могут подталкивать, например, чрезмерная плотность популяций минирующих насекомых. В Сибири расширение

трофических связей, протекавшее по сценарию V, было отмечено при массовом размножении карагановой моли *Micrurapteryx caraganella*, а именно переход вида с привычного кормового растения караганы древовидной *Caragana arborescens* на люцерну *Medicago* sp. (оба из сем. Fabaceae) (Kirichenko et al., 2016). Ранее такие переходы были отмечены также в очагах массового размножения инвазионного охридского минера *Cameraria ochridella* в Европе, в частности, переход части вспышечной популяции минера с каштана конского *Aesculus hippocastanum* на клен ложноплатановый *Acer pseudoplatanus* (оба из сем. Sapindaceae) (Péré et al., 2010).

Подобные случаи расширения трофических связей у грацилляриид, как правило, наблюдаются при соседстве новых кормовых растений с растениями-хозяевами молей в среде. Вместе с тем нам неизвестны примеры, когда такие трофические переходы у грацилляриид благоприятствовали бы подъемам численности и дальнейшему распространению видов. Подобные трофические переходы могут иметь экологическое значение. В частности, служить своеобразным уходом из-под пресса естественных врагов (например, паразитоидов) и таким образом способствовать выживанию части популяции на новых кормовых растениях при высоком паразитизме в популяции на привычных кормовых растениях (Hébert et al., 2016), что важно для вспышечных видов.

9.4. Подходы к раннему выявлению потенциально вредоносных и инвазионных видов насекомых-дендрофагов: концепция дозорных насаждений

Инвазии – проникновение чужеродных вредоносных организмов на новые территории – могут оказывать значительное влияние на местные экосистемы, нередко приводя к значительным экологическим и экономическим последствиям (Pimentel et al., 2005; Aukema et al., 2010, 2011; Bradshaw et al., 2016; Dueñas et al., 2018). Как правило, инвазионные насекомые становятся объектом исследований после проникновения и обоснования в новом для них регионе с нанесением значимого вреда местным экосистемам, когда справиться с нашествием

чужеродных вредителей оказывается проблематично или невозможно из-за упущенного времени. Многообещающими могут стать исследования, проводимые в ареале естественного распространения потенциально вредоносных насекомых до их проникновения в другие регионы, страны или на другие континенты (Britton et al., 2010; Roques et al., 2015; Vettraino et al., 2015, 2017; Kenis et al., 2018; Eschen et al., 2019; Morales-Rodríguez et al., 2019).

В связи с обострившимися проблемами инвазий насекомых, которые нередко не являются серьезными вредителями в своем природном ареале, но становятся таковыми при заселении новых территорий, развитие подходов к раннему выявлению вредителей до момента их распространения и/или случайного завоза в новую для них среду является чрезвычайно актуальным.

Для раннего выявления потенциально вредоносных организмов (вредоносных членистоногих и фитопатогенов) рассматривалось использование чужеродных древесных растений, которые могут служить живыми мишенями для аборигенных вредоносных видов организмов (Fagan et al., 2008; Britton et al., 2010). С тех пор эта концепция получила свое развитие и превратилась в международную признанную тактику выявления потенциальных вредителей с помощью дозорных насаждений чужеродных растений (Eschen et al., 2019; Morales-Rodríguez et al., 2019).

Дозорные насаждения (ориг. *sentinel plantings*) создаются в регионах (или странах), которые могут являться потенциальными донорами вредоносных организмов для других регионов/стран (реципиентов) (Eschen et al., 2019). Донорами вредоносных насекомых могут выступать регионы/страны, в которых ведется активное производство товаров на экспорт и с которыми налажены тесные коммерческие связи, что априори повышает риск непреднамеренного заноса потенциально вредоносных видов с семенами, посадочным материалом и древесной продукцией в регион/страну-реципиент (Eschen et al., 2019). Так, для Европы основным источником инвазионных организмов выступает Азия – регион, с которым ведутся активные торговые взаимодействия (Roques, 2010).

Дозорные насаждения формируются в регионах-донорах из саженцев чужеродных (интродуцированных) древесных растений (ориг. *ex-patria plantings* – дословно «насаждения за пределами родины») (Eschen et al., 2019) (Рисунок 9.6).

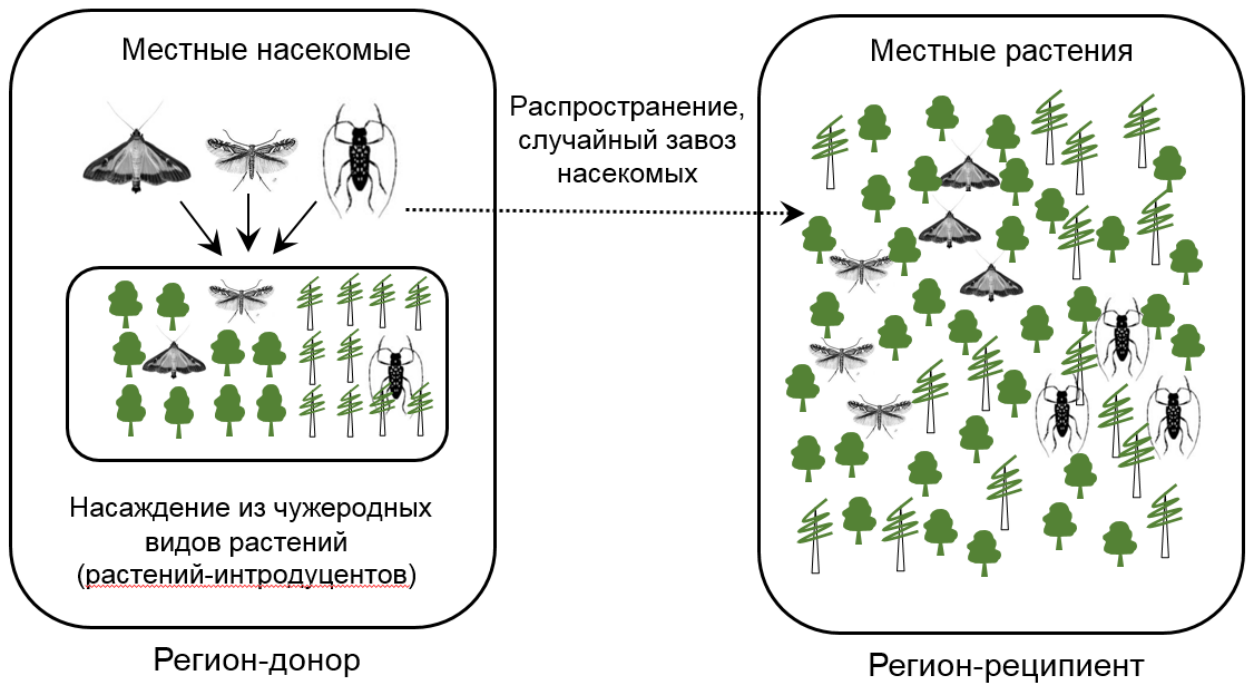


Рисунок 9.6. Схема дозорного насаждения чужеродных (интродуцированных) растений (*ex-patria* plantings). Дозорное насаждение сформировано из саженцев чужеродных (интродуцированных) видов древесных растений (местных для региона-реципиента) в регионе-доноре и служит для выявления аборигенных вредоносных насекомых, которые могут проникнуть из региона-донора в регион-реципиент (регион естественного произрастания таких растений). Роль дозорных насаждений в регионе-доноре могут выполнять ботанические сады и дендрарии, в которых произрастают растения-интродуценты (по своему происхождению местные для региона-реципиента) (по: Eschen et al., 2019, с изменениями)

Такие насаждения – привлекательный объект для различных аборигенных насекомых, способных к смене кормового объекта и проявлению вредоносных качеств (как правило, в силу того, что чужеродные растения не имеют с новыми вредителями общей истории сосуществования и, соответственно, лишены механизмов защиты от них), представляя потенциальный риск таким растениям в регионе их естественного произрастания (регионе-реципиенте) (Eschen et al., 2019). Таким образом, целью дозорных насаждений является раннее выявление потенциально вредоносных местных видов членистоногих на чужеродных (интродуцированных) видах растений для предотвращения их распространения в регионы/страны естественного произрастания таких растений.

Ботанические сады и дендрарии, в которых собран широкий спектр видов древесных растений, являются частным примером дозорных насаждений чужеродных (интродуцированных) древесных растений (Eschen et al., 2019). Еще десятилетие назад был сделан призыв к созданию глобальной сети дозорных насаждений на базе ботанических садов и дендрариев различных стран мира (Britton et al., 2010).

Впервые для Азии эта концепция была апробирована на примере экспериментальных площадок ботанических садов и дендрариев АЧР: в Сибири это дендрарий ИЛ СО РАН (Красноярск), ЦСБС СО РАН (Новосибирск), Сибирский ботанический сад (Томск); на РДВ – ГТС ДВО РАН (Приморский край), в коллекциях которых произрастают растения из разных биогеографических регионов (Kirichenko et al., 2013; Tomoshevich et al., 2013; Kirichenko, Kenis, 2016). На базе этих ботанических садов выполнены исследования, подтверждающие ценность применения коллекций чужеродных (интродуцированных) древесных растений для раннего выявления потенциально вредоносных аборигенных организмов – насекомых и фитопатогенов на древесных растениях-интродуцентах (Кириченко и др., 2011; Tomoshevich et al., 2013; Kirichenko, Kenis, 2016), исследованы факторы, способствующие формированию новых трофических связей (на примере скрытоживущих насекомых-филлофагов – минирующих насекомых) (см. главу 6, см. также работы Kirichenko et al., 2013; Kirichenko, Kenis, 2016).

На примере только одних минирующих молей, грацилляриид, в данной работе были выявлены 22 новые для науки трофические ассоциации местных видов молей с древесными растениями в АЧР, 21 (95 %) из которых были задокументированы благодаря обследованию древесных растений в ботанических садах (Рисунок 9.7А). В 13 из 21 трофических ассоциациях (62 %) кормовыми для местных молей-пестрянок являлись чужеродные для Сибири и РДВ виды древесных растений (Рисунок 9.7Б).

В Сибири инвазионными признано пока 3 вида грацилляриид, вместе с тем все они были найдены в сибирских ботанических садах и парках на чужеродных видах растений (Князев и др., 2018; Кириченко и др., 2019а). Так, дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongiardella* была выявлена в массе на европейском дубе (*Quercus robur*), сиреневая моль-пестрянка *Gracillaria*

syringella – на европейских сиренях (*Syringa* spp.) и ясене (*Fraxinus excelsior*), липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* – на европейской (*Tilia cordata*), восточноазиатской (*T. mandshurica*), американской (*T. americana*) видах лип.

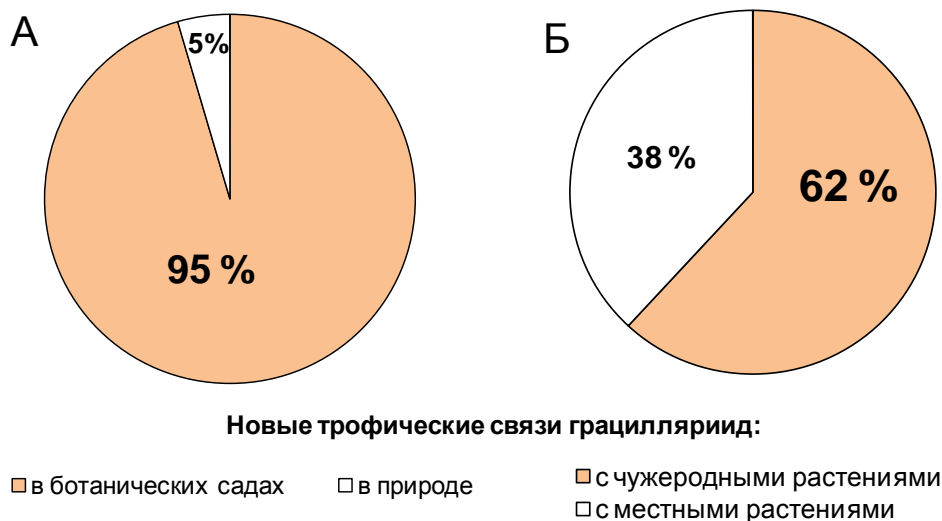


Рисунок 9.7. Выявление новых трофических связей аборигенных дендрофильных грацилляриид в ботанических садах азиатской части России (А) с местными и чужеродными видами древесных растений (Б); список садов см. текст (по данным: Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а, с изменениями)

Если для первых двух видов молей дубы, сирени и ясени являются их привычным кормом на родине в Европе, то для восточноазиатской липовой моли-пестрянки европейский и американский виды лип – новые кормовые растения. Эти примеры указывают, с одной стороны, на важность обследования неместных видов растений для обнаружения инвазионных видов насекомых, которые могли быть занесены в среду со своими растениями-хозяевами (моли *A. brongniardella*, *G. syringella*, возможно, также *Ph. issikii*), а с другой стороны, могут предупреждать о потенциале дальнейшего распространения инвазионных видов (как случай выявления в Сибири *Ph. issikii* на американской липе).

Исследования, направленные на выявление новых трофических связей местных насекомых с чужеродными для них растениями, и определение степени их воздействия на новые кормовые объекты могут иметь прогностическую ценность для оценки фитосанитарного риска (Eschen et al., 2019).

Такие исследования особенно актуальны, когда речь идет о насекомых, способных при инвазиях ставить под угрозу исчезновения виды растений, которые оказались неспособными противостоять натиску нового вредителя. Своевременное внедрение дозорных насаждений в практику могло бы позволить выявить новые трофические связи ряда разрушительных восточноазиатских насекомых-инвайдеров с новыми для них кормовыми объектами ранее и предупредить возможное появление вредителей в новых для них регионах (Кириченко и др., 2011; Kenis et al., 2018).

Использование дозорных насаждений чужеродных (интродуцированных) древесных растений (*ex-patria* plantings) показывает свою эффективность не только для мониторинга и выявления вредоносных членистоногих, но и, как продемонстрировали наши исследования, для установления комплексов аборигенных фитопатогенов (возбудителей заболеваний древесных растений) на чужеродных растениях и позволяет рекомендовать этот метод для выявления потенциально опасных возбудителей заболевания древесных растений до их распространения в другие регионы (Tomoshevich et al., 2013).

Дозорные насаждения чужеродных (интродуцированных) растений, созданные из саженцев древесных растений, и дозорные насаждения, представленные готовыми коллекциями древесных растений-интродуцентов (как правило, взрослыми деревьями) в ботанических садах, имеют комплементарные достоинства и недостатки (Таблица 9.2).

Так, если создание и обслуживание дозорных насаждений из саженцев – трудозатратный подход, то коллекции древесных растений-интродуцентов в ботанических садах – это готовые к исследованиям дозорные насаждения (Таблица 9.2). При создании дозорных насаждений из саженцев возможно планирование посадок с репрезентативным числом повторностей каждого вида растения для статистической оценки случаев выявления и степени повреждения растений вредоносными агентами. В ботанических садах чужеродные виды растений чаще всего представлены единичными экземплярами, что лимитирует получение статистических выборок.

Таблица 9.2. Достоинства и недостатки дозорных насаждений чужеродных древесных растений (*ex-patria plantings*) двух типов (по: Eschen et al., 2019)*

№	Характеристики	Типы дозорных насаждений и их достоинства (+) и недостатки (-)	
		создание посадок из саженцев	использование коллекций ботанических садов
1	Низкозатратный подход	–	+
2	Представленность растений в репрезентативных повторностях	+	–
3	Вовлечение большого числа чужеродных видов растений в исследования	–	+
4	Выявление вредоносных видов насекомых любых экологических групп	–	+
5	Исключение использования инсектицидов, внесения удобрений и т. п.	+	–
6	Проведение исследований в долгосрочной перспективе	–	+

*Пояснения см. текст.

Вместе с тем в коллекциях ботанических садов, как правило, представлено большое число видов растений-интродуцентов из разных биогеографических регионов, что является неоспоримым достоинством и стратегической значимостью коллекций ботанических садов в решении вопросов раннего выявления вредоносных видов членистоногих (Таблица 9.2). В отличие от ботанических садов, на дозорных насаждениях, сформированных из саженцев чужеродных растений, выращивание большого числа видов растений в репрезентативных повторностях сильно лимитировано (трудозатратами на создание и обслуживание таких посадок).

Дозорные насаждения, сформированные из саженцев чужеродных растений, являются живыми мишенями преимущественно для филофагов, а также видов, повреждающих молодые побеги и корни. В отличие от них взрослые деревья в ботанических садах – мишени для насекомых любых экологических групп (Юрченко, Турова, 2007; Баранчиков и др., 2014, 2015; Серая и др., 2014; Roques et al., 2015), в том числе и благоприятный субстрат для ксилофагов (Таблица 9.2). Среди последних известно немало опасных инвайдеров (Økland et al., 2007; Coccempot, Lindelöw, 2010; Баранчиков, 2011; Eyre, Naak, 2017).

В отличие от ботанических садов в дозорных насаждениях, сформированных из саженцев растений, изначально возможны контроль условий произрастания растений и исключение использования средств их защиты против аборигенных вредителей (Таблица 9.2). В ботанических же садах существует риск невыявления значимых вредоносных видов из-за использования инсектицидов, обрезки поврежденных частей растений, элиминации из коллекции растений целиком из-за их массовых повреждений в ранние годы и т. п. Значительным недостатком дозорных насаждений, сформированных из саженцев древесных растений, в сравнении с ботаническими садами является ограниченность использования таких посадок для исследований (как правило, оно лимитировано периодом работы программы или проекта по поддержанию жизнеспособности таких насаждений).

Обобщая вышесказанное, использование коллекции растений-интродуцентов в ботанических садах и дендрариях можно рассматривать как весомый комплементарный подход к исследованиям в дозорных насаждениях, представленных саженцами чужеродных видов растений (Таблица 9.2). Большим преимуществом живых коллекций взрослых растений-интродуцентов является возможность осуществления исследований в долгосрочной перспективе, что повышает шансы выявления аборигенных организмов, которые ранее для таких растений вредоносными не являлись, но таковыми стали (или станут со временем), а также ведения длительного мониторинга их воздействия на чужеродные растения.

9.5. Заключение

В мировой фауне известно по крайней мере 15 инвазионных дендрофильных видов грацилляриид из 5 подсемейств (Acrocercorinae, Gracillariinae, Lithocolletinae, Ornixolinae, Phyllocnistinae), среди которых доминирующим по числу видов-инвайдеров является подсем. Lithocolletinae, а в нем – род *Phyllonorycter*. Инвазионные виды всех этих подсемейств проникли и на территорию России, преимущественно в ее европейскую часть. На сегодняшнее время в России известно 11 инвазионных видов молей-пестрянок: 9 – инвайдеры в ЕЧР, 3 – в Сибири (1 вид – *Phyllonorycter issikii* – вид-инвайдер, общий для ЕЧР и Сибири).

Регионы мира играют разную роль в инвазионном процессе грацилляриид. Азия до сих пор известна только в качестве донора инвазионных видов молей-пестрянок; Океания, Северная Африка и Южная Америка – как реципиенты; Северная Америка, зарубежная Европа, ЕЧР – одновременно и как доноры, и как реципиенты инвазионных видов.

В Россию, в особенности в ее европейскую часть, чужеродные грациллярииды попадают преимущественно в ходе ступенчатой инвазии из зарубежной Европы. В последнюю они проникают с других континентов (прежде всего из Северной Америки) или же являются в Европе изначально местными видами, распространившимися в последние десятилетия из ограниченных первичных ареалов по странам Европы.

Основным и пока единственным донором чужеродных грацилляриид для Сибири является ЕЧР. Проникновение чужеродных видов молей осуществляется сюда посредством прямой инвазии (напрямую из ЕЧР) или опосредованно (при реализации ступенчатой инвазии) через проникновение видов-инвайдеров сначала в ЕЧР и далее в Сибирь. Учитывая ареалогическую специфику фауны грацилляриид Сибири – участие в региональном фауногенезе преимущественно элементов европейской фауны и слабую выраженность зоогеографических барьеров в направлении запад – восток (при продвижении из европейской части России в Сибирь), – можно ожидать, что при экспансии видов грацилляриид основным регионом-донором чужеродных для Сибири видов и в дальнейшем будет выступать преимущественно ЕЧР.

Наибольший прирост инвазионных видов грацилляриид в России отмечен в конце XX – начале XXI века, что может быть связано с открытием границ страны, а именно с падением «железного занавеса», политического и пограничного барьера, изолировавшего бывший СССР от стран Запада.

Интродукция древесных растений является важным вектором инвазии грацилляриид и способствует их дальнейшей экспансии. Отсутствие подходящих кормовых растений в Сибири, на которых могут развиваться чужеродные грациллярииды, ограничивает проникновение сюда большинства видов молей-пестрянок, вторгшихся в ЕЧР.

Возникновение новых трофических связей, в которых кормовыми для местного вида грацилляриид служат чужеродные растения, может являться одним из важных предикторов реализации инвазионного потенциала дендрофильных минирующих молей.

Выделено 5 основных сценариев инвазий грацилляриид и формирования ими новых трофических ассоциаций в АЧР. Два из 5 сценариев связаны с интродукцией растений-хозяев чужеродных грацилляриид в новый регион – с последующим введением растений в культуру, которое может способствовать распространению чужеродных видов молей (I), или же с последующим переключением таких видов молей с их растений-хозяев на новые кормовые объекты – местные виды растений в регионе интродукции (II). Сценарий III связан с заносом чужеродных видов молей (без участия растения-хозяина) с формированием в регионе интродукции новых трофических ассоциаций с аборигенным растением, имеющим близкие филогенетические связи с растениями-хозяевами моли. Два оставшихся сценария имеют место при переходе местных видов грацилляриид с аборигенных растений-хозяев на интродуцированные чужеродные родственные растения (IV) или же на прочие аборигенные виды растений, имеющие определенную степень филогенетического родства с растениями-хозяевами молей (V).

На примере коллекций ботанических садов и дендрариев АЧР показана значимость дозорных насаждений чужеродных древесных растений (*sentinel plantings*) для обнаружения новых трофических ассоциаций аборигенных насекомых с чужеродными видами древесных растений, что играет важную роль для выявления потенциально вредоносных видов насекомых и разработки мер контроля и снижения риска их проникновения в новые экосистемы.

Основные положения и результаты работы, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях, которые вошли в список основных работ по теме диссертации: Кириченко и др., 2011; Кириченко, Томошевич, 2012; Tomoshevich et al., 2013; Kirichenko et al., 2013; Kirichenko, Kenis, 2016; Kirichenko et al., 2018a; Eschen et al., 2019; Morales-Rodríguez et al., 2019.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе проведен анализ фауны, ареалов, трофических связей и закономерностей инвазий скрытоживущих насекомых-филлофагов на примере обширной экономически важной группы минирующих насекомых – молей-пестрянок, или грацилляриид (*Lepidoptera: Gracillariidae*), ассоциированных с древесными растениями в азиатской части России.

Изучение закономерностей становления новых трофических связей и формирования современных ареалов важно для понимания особенностей инвазий дендрофильных членистоногих, поиска путей раннего обнаружения вредоносных видов. Выполнение таких исследований невозможно без ревизии фауны. Анализ фауны грацилляриид послужил фундаментом для оценки видового разнообразия насекомых этого семейства на территории азиатской части России, изучения трофических связей и факторов их формирования, а также анализа закономерностей распространения видов и инвазионных процессов.

Исследование видового состава молей-пестрянок, чаще всего встречающихся на неполовозрелых стадиях, которые плохо поддаются морфологической идентификации, было бы невозможным без применения современных молекулярно-генетических методов, в частности, ДНК-баркодинга. В диссертации значительное внимание уделяется разработке молекулярно-генетических библиотек грацилляриид – для азиатской части России они созданы впервые. Молекулярно-генетические библиотеки являются важным элементом генетической каталогизации организмов и необходимы как для оценки биоразнообразия, так и для выявления и оперативного определения аборигенных и инвазионных видов.

В работе подчеркивается важность использования ДНК-баркодинга в интеграции с традиционными морфологическими и экологическими подходами. Благодаря использованию комплекса этих методов были существенно пополнены знания о составе региональных фаун грацилляриид. Так, фаунистический список грацилляриид Сибири был увеличен с 57 до 80 видов. С учетом находок новых видов для науки, фактически каждый четвертый вид, выявленный в Сибири в процессе исследования, – является новым для этого макрорегиона. Эти находки в подавляющем большинстве случаев не являются свидетельством расширения ареалов молей-пестрянок в сибирских регионах, а скорее отражают недостаточную

изученность региональных фаун. С применением ДНК-баркодинга в Сибири и на российском Дальнем Востоке было выявлено 6 новых для науки видов, 2 из которых – *Phyllonorycter ivani* и *Phyllocnistis verae* – были формально описаны с применением интегративных подходов. *Micrurapteryx caraganella* – значимый вредитель караганы древовидной в Сибири, которого ранее путали с европейским видом, – получил формальное переописание.

Анализ фауны и географии находок позволил исследовать ареалогическую структуру грацилляриид, определить зоогеографические рубежи и закономерности распространения видов в азиатской части России. Показано, что фауна грацилляриид азиатской части России не является цельным образованием. Западная и Восточная Сибирь разнятся по вкладу видов западного и восточного генезиса в формирование региональных фаун, при этом фауна молей-пестрянок Западной Сибири имеет мало общего с фауной дальневосточных регионов. Выявлено, что зоогеографические рубежи распространения грацилляриид в долготном градиенте с востока на запад проявляются значительно сильнее таковых при направлении с запада на восток. Это объясняет проникновение многих западнопалеарктических видов глубоко в Сибирь и сдержанное внедрение сюда восточноазиатских видов. Отмечено, что фауна грацилляриид Сибири ближе к таковой европейской части России, чем к фауне грацилляриид российского Дальнего Востока, тогда как последняя имеет большую степень сходства с видовым составом молей-пестрянок Японии. Выявленные закономерности регионального фауногенеза могут предопределять дальнейшую трансформацию фауны грацилляриид азиатской части России при инвазии видов.

В Сибири и на российском Дальнем Востоке грациллярииды трофически связаны с древесными растениями из 43 родов (17 семейств и 12 порядков). В общей сложности они осваивают около 60 % всей арборифлоры азиатской части России. В Сибири и на российском Дальнем Востоке выявлены новые для науки трофические ассоциации молей-пестрянок с древесными растениями (в совокупности 22 ассоциации). В половине из них новыми кормовыми растениями для грацилляриид выступают чужеродные виды древесных растений: в Сибири – растения-интродуценты из Восточной Азии и Северной Америки, на РДВ – из Северной Америки.

Исследования, проведенные на базе ботанических садов и дендрариев, позволили выявить факторы, влияющие на освоение интродуцированных (чужеродных) древесных растений местными (аборигенными) видами минирующих насекомых. Показано, что филогенетическое родство растений-интродуцентов с местной арборифлорой является значимым фактором при установлении аборигенными минерами трофических связей с такими растениями. Таксономически изолированные виды древесных растений-интродуцентов (т. е. не имеющие связей с сибирской арборифлорой ни на уровне рода, ни на уровне семейства) местными минирующими насекомыми не осваиваются, но вместе с тем служат кормовой базой для занесенных в Сибирь инвазионных видов минеров (привнесенных сюда вместе с этими растениями или пришедших вслед за ними). Давность интродукции древесных растений также положительно сказывается на их освоении аборигенными видами минеров, тогда как широта введения в культуру (частота посадок) и географическое происхождение растений значимой роли в этом процессе не играют. На новые трофические ресурсы переключаются как виды-полифаги, так и узкоспециализированные виды минирующих насекомых. Последних среди минеров большинство, и чаще всего именно среди них встречаются вредоносные и инвазионные виды.

Обобщенные данные по видовому разнообразию, ареалам, трофическим связям, вредоносности и инвазионности минирующих насекомых из отрядов *Lepidoptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera* и *Diptera* (среди всех четырех отрядов в совокупности 45 % видов приходится на грацилляриид) легли в основу разработки электронного каталога минеров Сибири. Систематизация видов минирующих насекомых согласно их трофическим связям и подробные иллюстрации наносимых ими повреждений позволяют использовать этот каталог в качестве определителя таксонов минеров. Этот первый отечественный электронный каталог минирующих насекомых, содержащий очерки о 215 видах минирующих насекомых, – ценное пособие для решения различных научных, практических и образовательных задач.

Показано, что вспышки массового размножения грацилляриид в основном приурочены к искусственным экосистемам – насаждениям населенных пунктов, паркам, дендрариям, ботаническим садам, лесопитомникам. Инвазионные виды молей-пестрянок, проникшие в Сибирь, способны вредить как местным,

так и чужеродным древесным растениям также преимущественно в урбоэкосистемах.

На примере модельного вида – липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, вредителя лип в Палеарктике, – было показано, что инвазии грацилляриид могут происходить вследствие многократного заноса генетически разнородных популяций с последующим расселением в соседние регионы.

Анализ молекулярно-генетических характеристик разных географических популяций липовой моли-пестрянки в ее современном ареале, базирующийся на изучении полевого материала, который был собран на протяжении последнего десятилетия, свидетельствует о значимом вкладе японских популяций в инвазию вида на запад Палеарктики. Показано, что современная граница распространения *Ph. issikii* в Сибири в результате инвазии, отмечаемой здесь с начала текущего столетия, достигает Томской области на севере и Приенисейской Сибири на востоке. Дальнейшая экспансия вида на север и в Восточную Сибирь будет лимитирована трофическим фактором.

Исследование исторических гербарных коллекций с молекулярно-генетическим анализом архивных образцов гусениц и куколок липовой моли-пестрянки, найденных в минах на гербаризированных образцах, свидетельствует о более чем вековом обитании *Ph. issikii* в Восточной Азии и его недавнем появлении на территории европейской части России, в Европе и Сибири. Это подтверждает восточноазиатское происхождение вида и его инвазионный статус в прочих частях Палеарктики. Исторические находки говорят о широком распространении *Ph. issikii* в Китае в прошлых столетиях и о роли китайских популяций в реализации инвазии вида на запад, в то время как до наших исследований этот вид в Китае известен не был. Более того, исторические материалы, датируемые первой половиной прошлого века, говорят в пользу периодических подъемов численности популяций липовой моли-пестрянки на РДВ, в Приморском крае (природном ареале вида) в прошлом, тогда как до недавнего времени считалось, что *Ph. issikii* вредит только в регионах инвазии. Наконец, показано, что проникновение вида в Сибирь шло не напрямую из Восточной Азии, а вследствие ступенчатой инвазии из европейской части России (т.е. в результате распространения вида из Восточной Азии сначала на запад страны, а затем в Сибирь).

Полученные результаты убеждают в эффективности использования исторических гербарных коллекций для изучения распространения организмов, обитающих в листовых пластинках, в прошлом и реконструкции путей их инвазий.

Обобщение данных по инвазиям грацилляриид в мире, в частности, сведений о регионах-донорах, регионах-реципиентах и географических путях экспансии чужеродных видов, позволяет заключить, что в Россию последние попадают чаще опосредованно – в ходе ступенчатой инвазии из Европы. В Европу же инвазионные виды проникают с других континентов (прежде всего из Северной Америки) или вовсе являются внутренними инвайдерами. Последние, будучи местными видами, распространяются по территории Европы из ограниченных первичных ареалов – отдельных европейских регионов и/или стран. Европейская часть России является единственным донором инвазионных видов грацилляриид для Сибири. Занос видов в Сибирь происходит как напрямую (это касается видов, имеющих естественное распространение в европейской части России), так и опосредованно – через проникновение видов-инвайдеров извне сначала в европейскую часть России, а затем в сибирские регионы.

Занос чужеродных видов в ходе интродукции растений с последующим широким введением таких растений в культуру, а также переключение видов-пришельцев на аборигенные растения являются важными звеньями реализации инвазии. В свою очередь возникновение новых трофических связей, в которых кормовыми для местных видов молей служат чужеродные растения, может явиться одним из важных предикторов инвазионного потенциала насекомых этой группы.

Накопленные знания о формировании новых трофических связей местной энтомофауны с чужеродными древесными растениями в азиатской части России и процессах инвазий грацилляриид подтверждают действенность концепции дозорных насаждений – подхода к выявлению потенциально вредоносных видов дендрофильных насекомых до момента их внедрения в новые экосистемы. Древесные растения в дозорных насаждениях (частным примером таких насаждений могут служить ботанические сады и дендрарии) могут являться эффективными мишенями для потенциально вредоносных видов членистоногих, раннее выявление которых способно сыграть значительную роль в снижении риска их инвазий.

ВЫВОДЫ

1. Для молей-пестрянок (Gracillariidae) азиатской части России разработаны молекулярно-генетические библиотеки с покрытием трети фауны грацилляриид этого макрорегиона (57 из 173 видов). Они позволяют оперативно и точно идентифицировать виды грацилляриид по любым стадиям развития. В Сибири и на РДВ выявлено 6 новых для науки видов грацилляриид, 2 из которых получили формальное описание, 1 вредоносный вид переописан.
2. Четверть всех видов грацилляриид, обнаруженных в Сибири (23 из 80 видов региональной фауны), являются новыми для данного региона, что в подавляющем большинстве случаев не свидетельствует о расширении их ареалов, а отражает недостаточную изученность региональной фауны и распространения молей-пестрянок.
3. При продвижении с запада на восток отмечается плавное замещение видов грацилляриид западного генезиса таковыми восточного генезиса. Зоогеографические барьеры распространения молей-пестрянок более выражены при продвижении с востока на запад азиатской части России, чем в противоположном направлении, что отражается в выбывании значительного числа видов восточного генезиса при переходе от российского Дальнего Востока к Сибири и в то же время позволяет видам западного генезиса проникать глубоко в Сибирь.
4. В азиатской части России грациллярииды трофически связаны с древесными растениями из 43 родов, 24 семейств и 14 порядков. Выявлены 22 новые трофические ассоциации грацилляриид с древесными растениями, в половине из которых местные виды молей-пестрянок связаны с чужеродными видами древесных растений. Грациллярииды проявляют тенденцию к массовым размножениям на древесных растениях в искусственных экосистемах (парках, арборетумах, ботанических садах, лесопитомниках).
5. Впервые для Сибири разработан электронный аннотированный каталог дендрофильных минирующих насекомых, содержащий экологические очерки о 215 видах из 4 отрядов. Он совмещает функции регулярно обновляемого справочника и определителя, облегчая идентификацию таксонов минирующих

насекомых по повреждениям листьев и трофическим связям минеров с древесными растениями в Сибири.

6. В азиатской части России интенсивность освоения чужеродных древесных растений комплексом аборигенных минирующих насекомых определяется степенью филогенетического родства чужеродных растений с местной арборифлорой и давностью их интродукции. Регион происхождения и широта введения в культуру (частота посадок) растений-интродуцентов не являются значимыми факторами повреждения таких растений местными видами минеров.
7. Отсутствие потери внутривидового генетического разнообразия при экспансии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, вредителя лип в Палеарктике, говорит в пользу комплексного течения инвазии со множественными повторными заносами популяций вида из Восточной Азии в европейскую часть России с последующей ступенчатой инвазией в страны Европы и в Сибирь. Основным регионом-донором инвазионных популяций *Ph. issikii*, наряду с Японией и РДВ, является Китай, где вид ранее известен не был.
8. Согласно анализу исторических гербарных коллекций липовая моль-пестрянка существовала в Восточной Азии как минимум за полтора века до ее инвазии на запад Палеарктики, что подтверждает восточноазиатское происхождение вида и его инвазионный статус в прочих регионах Палеарктики.
9. Европейская часть России является единственным донором чужеродных видов грацилляриид для Сибири. Проникновение чужеродных видов молей-пестрянок в Сибирь происходит оттуда как напрямую, так и опосредованно – при реализации ступенчатой инвазии – проникновении видов-инвайдеров сначала в европейскую часть России, а затем в Сибирь. Основным вектором инвазии чужеродных грацилляриид является интродукция их растений-хозяев с последующим введением таких растений в культуру.
10. На примере ботанических садов и дендрариев азиатской части России показана действенность концепции дозорных насаждений для обнаружения новых трофических ассоциаций аборигенных видов грацилляриид с чужеродными древесными растениями и раннего выявления потенциально вредоносных и инвазионных видов дендрофильных насекомых.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- ЕЧР – европейская часть России
АЧР – азиатская часть России
РДВ – российский Дальний Восток
ХМАО – Ханты-Мансийский автономный округ – Югра
АО – автономный округ
Респ. – Республика¹⁴
обл. – область¹⁴
пров. – провинция¹⁴
п-ов – полуостров¹⁴
о. – остров¹⁴
гос. ун-т – государственный университет¹⁴
бот. сад – ботанический сад¹⁴
ЦСБС – Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск
ИЛ – Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск
ГТС – Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения РАН,
Приморский край
МЕВ – Музей естествознания Вероны, Италия
ИНРА (INRA)¹⁵ – Французский национальный институт сельскохозяйственных
исследований, Орлеан, Франция
сем. – семейство (растений, насекомых)
подсем. – подсемейство (насекомых)
BOLD (The Barcode of Life Data System) – международная система хранения
и анализа ДНК-баркодов
NCBI (National Center for Biotechnology Information) – Национальный центр
биотехнологической информации
БИН, BIN (Barcode Index Number) – баркодинговый индекс (уникальный числовой
код вида)
OTE, OUT (operational taxonomic unit) – оперативная таксономическая единица
(в работе использована исключительно для видового уровня)
СНП – секвенирование нового поколения
п. н. – пары нуклеотидов

¹⁴При использовании во множественном числе данные слова в тексте не сокращались.

¹⁵С начала 2020 г. организация переименована в ИНРАЕ (INRAE) – Французский национальный исследовательский институт сельского хозяйства, продовольствия и окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Электронный ресурс] / под. ред. А.Н. Афолина, С.Л. Грина; Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролова. – [Интернет-версия 2.0]. – 2019. – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru>.
2. Акулов, Е.Н. К фауне молевидных чешуекрылых (Microlepidoptera) юга Красноярского края и Республики Хакасия / Е.Н. Акулов, Н.И. Кириченко, М.Г. Пономаренко // Энтомологическое обозрение. – 2018. – Т. ХСVII. – Вып. 1. – С. 110–146.
3. Аникин, В.В. Минирующие моли-пестрянки (Lepidoptera: Gracillariidae) Среднего и Нижнего Поволжья / В.В. Аникин, В.В. Золотухин, Н.И. Кириченко; отв. ред. Ю. Де Принс. – Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2016. – 152 с.
4. Аннотированный каталог чешуекрылых Дальнего Востока России. Т. II. Lepidoptera – Чешуекрылые / под ред. А.С. Лелея. – Владивосток: Дальнаука, 2016. – 812 с.
5. Атлас мира / под ред. С.И. Серегина, В.М. Антонова. – М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1990. – 337 с.
6. Ахатов, А.К. Вредители тепличных и оранжерейных растений (морфология, образ жизни, вредоносность, борьба) / А.К. Ахатов; под ред. С.С. Ижевского. – М.: Товарищество научных изданий, 2004. – 307 с.
7. Бабич, Н.А. Интродуценты в зеленом строительстве северных городов / Н.А. Бабич, О.С. Залывская, Г.И. Травникова. – Архангельск: Архангельский государственный технический университет, 2008. – 144 с.
8. Бакулин, В.Т. Древесные растения для озеленения Новосибирска / В.Т. Бакулин, Е.В. Банаев, Т.Н. Встовская, Т.И. Киселева, И.Ю. Коропачинский, Н.П. Лаптева, Р.И. Лоскутов, Е.Н. Лях, О.Н. Потемкин, Л.Н. Чиндяева. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2008. – 304 с.
9. Баранник, А.П. Насекомые зеленых насаждений промышленных городов Кемеровской области / А.П. Баранник. – Кемерово: Кемеровский государственный университет, 1981. – 191 с.

10. Баранова, А.Л. Липа сердцелистная – *Tilia cordata* Miller / А.Л. Баранова // Красная книга Томской области [Электронный ресурс]. – Томск: ОГБУ «Облкомприрода». – 2019. – Режим доступа: <http://green.tsu.ru/redbook/?p=929>.
11. Баранчиков, Ю.Н. Точечное освоение кормового ресурса гусеницами лиственничной чехлоноски: следствие антибиоза дерева или поведенческая преадаптация? / Ю.Н. Баранчиков // Материалы Всесоюзного совещания «Растительноядные животные в биогеоценозах суши», Валдай, 3–6 июня 1984. – М.: Наука, 1986. – С. 45–48.
12. Баранчиков, Ю.Н. Факторы динамики популяций насекомых-минеров. Энтомологические исследования в Сибири / Ю.Н. Баранчиков, И.В. Ермолаев. – Красноярск: КФ СО РАН, 1998. – Вып. 1. – С. 4–32.
13. Баранчиков, Ю.Н. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири / Ю.Н. Баранчиков, В.М. Петько, С.А. Астапенко, Е.Н. Акулов, С.А. Кривец // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной Вестник. – 2011. – № 4. – С. 78–81.
14. Баранчиков, Ю.Н. Все виды европейских ясеней неустойчивы к узкотелой златке *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera, Buprestidae) – дальневосточному инвайдеру / Ю.Н. Баранчиков, Л.Г. Серая, М.Н. Гринаш // Сибирский лесной журнал. – 2014. – Вып. 6. – С. 80–85.
15. Баранчиков, Ю.Н. Ботанические сады и концепция «деревьев-стражников»: экспериментальная оценка угрозы дальневосточных вредителей для европейских видов пихт и ясеней / Ю.Н. Баранчиков, Н.В. Пашенова, Л.Г. Серая // Современные системы и методы фитосанитарной экспертизы и управления защитой растений. – Материалы международной конференции, 24–27 ноября 2015 г., Большие Вяземы, Московская обл. – Большие Вяземы: ВНИИФ, 2015. – С. 194–200.
16. Барышникова, С.В. Дополнения к фауне Microlepidoptera юга Хабаровского края: семейства Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetidae / С.В. Барышникова, В.В. Дубатолов // Амурский зоологический журнал. – 2016. – Т. VIII. – № 4. – С. 292–298.
17. Барышникова, С.В. К изучению молевидных чешуекрылых (Microlepidoptera) Большехехцирского заповедника (Хабаровский район). Сообщение 2. Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae / С.В. Барышникова, В.В. Дубатолов // Животный мир Дальнего Востока. – Благовещенск, 2007. – Вып. 6. – С. 47–50.

18. Барышникова, С.В. Сем. Gracillariidae / С.В. Барышникова; под ред. С.Ю. Синёва // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 38–45.
19. Барышникова, С.В. Сем. Gracillariidae / С.В. Барышникова; под ред. А.С. Лилея // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. II. Lepidoptera – Чешуекрылые. – Владивосток: Дальнаука, 2016. – 812 с.
20. Барышникова, С.В. Сем. Gracillariidae / С.В. Барышникова; под ред. С.Ю. Синёва // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. – 2-е изд. – Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2019. – С. 36–43.
21. Беднова, О.В. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) в зеленых насаждениях Москвы и Подмосковья. Вестник Московского государственного университета леса / О.В. Беднова, Д.А. Белов // Лесной вестник. – 1999. – № 2. – С. 172–177.
22. Бельшев, Б.Ф. Зоогеографическое районирование Сибири на основании распространения стрекоз (Odonata, Insecta) / Б.Ф. Бельшев; под ред. Б.С. Юдина // Фауна Сибири. Труды Биологического института. – Новосибирск: Наука, СО РАН, 1973. – Вып. 16. – Ч. II. – С. 32–51.
23. Беляев, Е.А. «Зимние» пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Япономорского региона: таксономический состав, особенности морфологии и биологии, биогеографический анализ / Е.А. Беляев // Чтения памяти А.И. Куренцова. – 1996. – № 6. – С. 33–76.
24. Бикбулатова, Г.Г. Исследование распределения атмосферного увлажнения на территории Сибири и Дальнего Востока / Г.Г. Бикбулатова // Омский научный вестник. – 2011. – № 1 (104). – С. 232–235.
25. Богачева, И.А. Обзор насекомых-филлофагов зеленых насаждений г. Екатеринбурга: сезонная динамика сообществ и факторы, ее модифицирующие / И.А. Богачева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – Вып. 200. – С. 129–137.
26. Бондаренко, Е.А. Массовое размножение тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) на территории г. Санкт-Петербурга / Е.А. Бондаренко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2008. – Вып. 182. – С. 45–55.
27. Боровиков, В.П. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере / В.П. Боровиков. – СПб.: Питер, 2003. – 688 с.
28. Будашкин, Ю.И. К фауне микрочешуекрылых (Microlepidoptera) Забайкалья. Чешуекрылые Забайкалья / Ю.И. Будашкин, И.Ю. Костюк

- // Труды заповедника «Даурский». – Киев: Институт зоологии НАН Украины, 1994. – Вып. 2. – С. 5–30.
29. Бурнашева, А.П. Ареалогический анализ и история формирования фауны пядениц Якутии (Lepidoptera, Geometridae) / А.П. Бурнашева, Е.А. Беляев // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2011. – Т. 2. – № 26. – С. 60–68.
 30. Буторина, Т.Н. Липа сибирская в заповеднике «Столбы» / Т.Н. Буторина, В.Д. Нащокин // Труды государственного заповедника «Столбы». – Красноярск, 1958. – С. 152–167.
 31. Вараксин, Г.С. Особенности фенологического развития липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в различных экологических условиях города Красноярска / Г.С. Вараксин, Ю.В. Кладько // Вестник КрасГАУ. – 2010. – № 8. – С. 73–77.
 32. Васильев, И.В. Липовые – Tiliaceae Juss. / И.В. Васильев; под ред. С.Я. Соколова // Деревья и кустарники СССР. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Т. 4. – С. 659–727.
 33. Верещагина, В.В. Минирующие моли *Lithocolletis corylifoliella* Haw. и *Lithocolletis pyrifoliella* Grsm., вредящие плодовым культурам в Молдавии / В.В. Верещагина, Б.В. Верещагин, Д.И. Савов // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47. – № 3. – С. 387–394.
 34. Винокуров, Н.Н. Наземные полужесткокрылые (Heteroptera) Сибири (фауна, зоогеографический анализ, особенности распространения по региону): автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.09 / Винокуров Николай Николаевич. – СПб., 1996. – 46 с.
 35. Вредители леса. 1955. Справочник / сост. Л.В. Арнольди, Г.Я. Бей-Биенко, Н.С. Борхсениус и др.; под ред. А.А. Штакельберга. – Т. I, II. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 1097 с.
 36. Герасимов, А.М. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые / А.М. Герасимов. – Т. I. – Вып. 2. Гусеницы. – Ч. I. – Л.: ЗИН АН СССР, 1952. – 339 с.
 37. Гниненко, Ю.И. Липовая моль-пестрянка в России и проблемы биологического контроля / Ю.И. Гниненко, Е.И. Козлова // Тезисы конференции МОББ/ВПРС. Польша, Познань, 15–19 мая 2006 г. – С. 16.
 38. Гниненко, Ю.И. Новые инвазивные минирующие чешуекрылые (Lepidoptera) белой акации (*Robinia pseudoacacia* L.): прогноз вредоносности и пути использования энтомофагов / Ю.И. Гниненко, В.В. Костюков, О.В. Кошелева, Н.А. Щербаков // Информационный бюллетень ВПРС МОББ, СПб. – 2011. – Т. 42. – С. 53–57.

39. Голосова, М.А. Каштановый минер *Cameraria ohridella* – опасный карантинный вредитель на объектах городского озеленения / М.А. Голосова, Ю.И. Гниненко, Е.И. Голосова. – М.: ВПРС МОББ, МГУЛ, ВНИИЛМ, 2008. – 26 с.
40. Голуб, В.В. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.В. Голуб, М.Н. Цуриков, А.А. Прокин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 339 с.
41. Голубева, Л.В. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР / Л.В. Голубева, Л.П. Караулова // Труды Института геологии и геофизики. – М.: Наука, 1983. – Т. 366. – 140 с.
42. Горбунов, П.Ю. Пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea) Урала / П.Ю. Горбунов, А.Г. Татаринцов // Фауна Урала и Сибири. – 2015. – № 1. – С. 48–76.
43. Городков, К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / К.Б. Городков; под ред. К.Б. Городкова // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179–221. – Л.: Наука, 1984. – 21 с.
44. Городков, К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири / К.Б. Городков // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). – СПб.: Изд-во Зоологического ин-та РАН, 1992. – С. 45–55.
45. Гречачевский, И.В. Растительность / И.В. Гречачевский // Природные условия Сахалина. – Сб. статей. – Л., 1976. – С. 29–37.
46. Гричук, В.П. Глава 9. Растительный покров. Поздний плейстоцен (карты 20–21) / В.П. Гричук, О.К. Борисова; под ред. А.А. Величко // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 70–74.
47. Гуреева, И.И. Лектотипификация названия *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov / И.И. Гуреева, А.В. Климов, В.Ф. Балашова // Систематические заметки. – 2016. – №. 114. – С. 8–10.
48. Гусев, В.И. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР / В.И. Гусев, М.Н. Римский-Корсаков. – 3-е изд. – М. – Л.: Гослесбумиздат, 1951. – 580 с.
49. Гусев, В.И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников / В.И. Гусев. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 472 с.

50. Гусев, В.И. Определитель повреждений деревьев и кустарников, применяемых в зеленом строительстве / В.И. Гусев. – М.: Агропромиздат, 1989. – 208 с.
51. Гусев, В.И. Определитель повреждений плодовых деревьев и кустарников / В.И. Гусев; под ред. О.А. Кочетова. – М.: Агропромиздат, 1990. – 238 с.
52. Довнар-Запольский, Д.П. Минирующие насекомые на растениях Киргизии и сопредельных территорий / Д.П. Довнар-Запольский. – Фрунзе, 1969. – 148 с.
53. Довнар-Запольский, Д.П. Минирующие насекомые Сибири и соседних территорий. Насекомые Восточной Сибири: межвузовский сборник / Д.П. Довнар-Запольский, В.Н. Томилова. – Иркутский государственный университет им. А.А. Жданова, 1978. – С. 20–51.
54. Дубатолов, В.В. Ночные чешуекрылые / В.В. Дубатолов; под ред. И.Ф. Жимулева // Динамика экосистем Новосибирского Академгородка. – Новосибирск: СО РАН, 2013. – С. 229–258.
55. Дубатолов, В.В. Опыт анализа распределения насекомых в Северном полушарии на примере чешуекрылых подсемейства Arctiinae (Lepidoptera, Arctiidae). Уровень видов / В.В. Дубатолов // Сибирский экологический журнал. – 2006. – № 4. – С. 469–481.
56. Дэйвисон, М. Многомерное шкалирование: методы наглядного представления данных / М.М. Дэйвисон. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 254 с.
57. Емельянов, А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А.Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53. – Вып. 3. – С. 497–522.
58. Еремеева, Н.И. Факторы регуляции состояния городских популяций тополевой моли *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) / Н.И. Еремеева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2008. – Вып 182. – С. 104–113.
59. Ермаков, Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация / Н.Б. Ермаков. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. – 232 с.
60. Ермолаев, В.П. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья / В.П. Ермолаев // Фауна насекомых Дальнего Востока: сборник статей. Труды Зоологического института АН СССР. – Л.: ЗИН АН СССР, 1977. – Т. 70. – С. 98–116.

61. Ермолаев, В.П. К изучению молей-минеров семейства Gracillariidae (Lepidoptera) юга Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Наземные членистоногие Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979а. – С. 23–26.
62. Ермолаев, В.П. *Caloptilia monticola* Cum. (Lepidoptera, Gracillariidae) – новый вредитель клена (*Acer*) на юге Приморского края / В.П. Ермолаев // Наземные членистоногие Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979б. – С. 28–31.
63. Ермолаев, В.П. К фауне минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) юга Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. – Владивосток, 1981а. – С. 37–41.
64. Ермолаев, В.П. Новые виды минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) с Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Труды Зоологического института АН СССР. – 1981б. – Т. 103. С. 84–88.
65. Ермолаев, В.П. Новые данные по фауне и экологии минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) юга Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Новые сведения о насекомых Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981в. – С. 80–85.
66. Ермолаев, В.П. Обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae), повреждающих бобовые (Fabaceae) в Южном Приморье, с описанием двух новых видов / В.П. Ермолаев // Энтомологическое обозрение. – 1982. – Т. 61. – Вып. 3. – С. 572–581.
67. Ермолаев, В.П. Новые виды молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) с Сахалина / В.П. Ермолаев // Систематика насекомых Дальнего Востока. – Владивосток, 1984. С. 51–55.
68. Ермолаев, В.П. Два новых вида молей-пестрянок рода *Lithocolletis* Hbn. (Lepidoptera, Gracillariidae), повреждающих дуб и карагану в Южном Приморье / В.П. Ермолаев; под ред. П.А. Лера, В.С. Кононенко // Систематика и экология чешуекрылых Дальнего Востока СССР. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986а. – Т. 128. – № 231. – С. 26–30.
69. Ермолаев, В.П. Новые и малоизвестные виды молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) из Южного Приморья / В.П. Ермолаев // Энтомологическое обозрение. – 1986б. – Т. 65. – Вып. 4. – С. 741–752.
70. Ермолаев, В.П. Материалы к фауне молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Сахалина и Южно-Курильских островов / В.П. Ермолаев // Чешуекрылые Дальнего Востока СССР. – Владивосток, 1987а. – С. 25–36.

71. Ермолаев, В.П. Моли-пестрянки рода *Aristaea* Meyrick (Lepidoptera, Gracillariidae) в фауне Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Новые данные по систематике насекомых Дальнего Востока. – Владивосток, 1987б. – С. 130–132.
72. Ермолаев, В.П. Моли-сокоедки (Lepidoptera, Phyllocnistidae) Дальнего Востока с описанием двух новых видов / В.П. Ермолаев // Чешуекрылые Дальнего Востока СССР. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1987в. – С. 37–40.
73. Ермолаев, В.П. *Liocrobyla* Meyrick – новый для фауны СССР род молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) из Южного Приморья / В.П. Ермолаев // Энтомологическое обозрение. – 1987г. – Т. 66. – № 2. – С. 369–372.
74. Ермолаев, В.П. Моли-сокоедки (Lepidoptera, Phyllocnistidae) Дальнего Востока с описанием двух новых видов / В.П. Ермолаев; под ред. П.А. Лера, В.А. Кирпичникова, В.С. Кононенко // Чешуекрылые Дальнего Востока России. – Владивосток, 1987д. – С. 37–40.
75. Ермолаев, В.П. Моли-пестрянки рода *Lithocolletis* Hbn. (Lepidoptera, Gracillariidae), трофически связанные с ильмами и кленами на юге Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Энтомологическое обозрение. – 1988. – Т. 67. – № 2. – С. 346–359.
76. Ермолаев, В.П. Моли-пестрянки рода *Parornix* Spuler. (Lepidoptera, Gracillariidae) Дальнего Востока / В.П. Ермолаев // Энтомологическое обозрение. – 1993. – Т. 72. – № 3. – С. 644–647.
77. Ермолаев, И.В. Липовая моль-пестрянка / И.В. Ермолаев, Н.В. Мотошкова (Ижболдина) // Защита и карантин растений. – 2007. – № 5. – С. 40–41.
78. Ермолаев, И.В. Биоценотические механизмы существования хронических очагов на примере листовенничной чехлоноски / И.В. Ермолаев // Вестник Удмуртского университета. Биология, науки о Земле. – 2009. – Вып. 1. – С. 23–30.
79. Ермолаев, И.В. Экологические последствия инвазии *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в липовых лесах Удмуртии / И.В. Ермолаев, Д.А. Зорин // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 6. – С. 717–723.
80. Ермолаев, И.В. Биологическая инвазия липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) в Европе / И.В. Ермолаев // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 3. – С. 423–433.
81. Ермолаев, И.В. История, скорость и факторы инвазии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae)

- в Евразии / И.В. Ермолаев, Е.А. Рублева // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – № 1. – С. 2–19.
82. Ермолаев, И.В. Кормовые растения липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) / И.В. Ермолаев, Е.А. Рублева, С.Л. Рысин, М.В. Ермолаева // Российский журнал биологических инвазий. – 2018. – № 2. – С. 2–13.
83. Земцова, А.И. Климат Сахалина / А.И. Земцова. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – 197 с.
84. Игнатова, Е.А. Цитрусовая минирующая моль (сокоедка) в субтропиках РФ / Е.А. Игнатова // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2009. – Т. 42. – № 2. – Р. 260–265.
85. Ижевский, С.С. Прогнозирование заноса чужеземных вредителей растений / С.С. Ижевский // Карантин и защита растений. – 1998. – № 4. – С. 39–41.
86. Казанцева, М.Н. Липа сердцелистная *Tilia cordata* Mill. [Электронный ресурс] / М.Н. Казанцева // Красная книга Тюменской области. – Институт геоинформационных систем. – 2019. – Режим доступа: <http://краснаякнига.игс.рф/plant/523/>.
87. Карпун, Н.Н. Особенности формирования фауны дендрофильных инвазионных вредителей во влажных субтропиках России в начале XXI века / Н.Н. Карпун // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – Вып. 228. – С. 104–119.
88. Карпун, Н.Н. Структура комплексов вредных организмов древесных растений во влажных субтропиках России и биологическое обоснование мер защиты: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 06.01.07 / Карпун Наталья Николаевна. – Сочи, 2018. – 43 с.
89. Кириченко, Н.И. Может ли трофический фактор ограничить распространение сибирского шелкопряда в Европе? / Н.И. Кириченко, Ж.-К. Грегуйри, Ж. Фламент, М. Кенис // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2008. – Вып. 182. – С. 148–159.
90. Кириченко, Н.И. Освоение листьев древесных растений-интродуцентов насекомыми-минерами в сибирских дендрариях / Н.И. Кириченко, М. Кенис, Р.И. Лоскутов, М.Л. Седаева, М.В. Томошевич // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2009а. – Вып. 187. – С. 140–148.
91. Кириченко, Н.И. Роль ботанических садов в выявлении вредителей и возбудителей заболеваний интродуцированных древесных растений / Н.И. Кириченко, Ю.Н. Баранчиков, М.А. Томошевич, М. Кенис // Материалы

- всероссийской конференции «Проблемы и стратегии сохранения растительного биоразнообразия в Северной Азии», Новосибирск, 9–11 сентября 2009 г. – Новосибирск, 2009б. – С. 113–115.
92. Кириченко, Н.И. Насекомые-минеры на древесных растениях-интродуцентах в Сибири: закономерности заселения новых экологических ниш / Н.И. Кириченко, К. Пере, М. Кенис // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – Вып. 192. – С.118–126.
93. Кириченко, Н.И. Заселение древесных растений насекомыми-филлофагами и случаи гибели интродуцированных растений в дендрарии Горнотаежной станции ДВО РАН / Н.И. Кириченко, С.В. Горохова, П.Г. Остроградский, М. Кенис // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2011. – Вып. 196. – С. 54–61.
94. Кириченко, Н.И. Разнообразие насекомых-филлофагов и патогенных грибов на древесных растениях-интродуцентах в Сибири / Н.И. Кириченко, М.А. Томошевич // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – Вып. 200. – С. 185–196.
95. Кириченко, Н.И. О находке липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera: Gracillariidae) в Новосибирске и Барнауле / Н.И. Кириченко, Ю.Н. Баранчиков // XIV съезд Русского энтомологического общества, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. – СПб., 2012. – С. 180.
96. Кириченко, Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* в Западной Сибири: некоторые экологические характеристики популяции недавнего инвайдера / Н.И. Кириченко // Сибирский экологический журнал. – 2013. – №. 6. – С. 813–822.
97. Кириченко, Н.И. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* продолжает осваивать Сибирь: находки вредителя в реликтовой липовой роще Кемеровской области / Н.И. Кириченко, А.Н. Куприянов, М.А. Томошевич // Международная конференция «Вредители и болезни древесных растений России». VII Чтения памяти О.А. Катаева, Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2013 г. – СПб.: СПбГЛТУ, 2013. – С. 47–48.
98. Кириченко, Н.И. Методические подходы к исследованию насекомых, минирующих листья древесных растений / Н.И. Кириченко // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – Вып. 207. – С. 235–246, 296–297 (синопсис).

99. Кириченко, Н.И. Обзор минирующих насекомых – вредителей древесных растений в Азиатской России / Н.И. Кириченко, Е.Н. Акулов, М.Г. Пономаренко // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения», Красноярск, 19–23 сентября 2016 г. – Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. – С. 103–106.
100. Кириченко, Н.И. Видовое разнообразие и распространение насекомых – минеров листьев березы (*Betula* spp.) в Сибири / Н.И. Кириченко, В.М. Петько, Э. Маню, К. Лопес-Ваамонде // Энтомологическое обозрение. – 2017. – Т. ХСVI. – № 1. – С. 86–104.
101. Кириченко, Н.И. Использование коллекций экзотических древесных растений для выявления инвазивных вредителей / Н.И. Кириченко // X чтения памяти О.А. Катаева «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах», Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г. – СПб.: СПбГЛТУ, 2018. – С. 46–47.
102. Кириченко, Н.И. Насекомые, минирующие листья растений семейства ивовых (*Salicaceae*) в Сибири: распространение, трофические связи и вредоносность / Н.И. Кириченко, М.В. Скворцов, В.М. Петько, М.Г. Пономаренко, К. Лопес-Ваамонде // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 6. – С. 677–699.
103. Кириченко, Н.И. Современные сведения о таксономическом составе, распространении и трофических связях минирующих молей-пестрянок сем. *Gracillariidae* (Lepidoptera) в Сибири на основе ДНК-баркодинга / Н.И. Кириченко, П. Трибурти, Е.Н. Акулов, М.Г. Пономаренко, К. Лопес-Ваамонде // Энтомологическое обозрение. – 2019а. – Т. 98. – № 3. – С. 600–631.
104. Кириченко, Н.И. Молекулярно-генетическая каталогизация минирующих молей-пестрянок *Gracillariidae* (Lepidoptera) азиатской части России и прилегающих территорий / Н.И. Кириченко, Е.Н. Акулов, М.Г. Пономаренко, К. Лопес-Ваамонде // Чтения памяти А.И. Куренцова. – 2019б. – 30. – С. 51–62.
105. Кириченко, Н.И. Гербарная коллекция Главного ботанического сада в исследовании прошлых ареалов насекомых-филлофагов – вредителей древесных растений / Н.И. Кириченко, Е.Н. Акулов, М.Г. Пономаренко // Материалы 2-й Всероссийской конференции с международным участием «Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов

- древесных растений: от теории к практике», Москва, 22–26 апреля 2019 г. – М.: ГБС РАН, 2019в. – С. 89–90.
106. Кириченко, Н.И. Минирующие насекомые на древесных растениях в Сибири [Электронный ресурс] / Н.И. Кириченко // Красноярск: ИЛ СО РАН, СФУ. – 2020. – Режим доступа: <http://leafminerssiberia.ru/>.
 107. Климат Красноярска / под ред. Ц.А. Швер, А.С. Герасимовой // Красноярская гидрометеорологическая обсерватория. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1982. – 230 с.
 108. Князев, С.А. Первые сведения о таксономическом разнообразии минирующих молей семейства Gracillariidae (Insecta, Lepidoptera) Омской области / С.А. Князев, Н.И. Кириченко, С.В. Барышникова, П. Триберти // Евразийский энтомологический журнал. – 2018. – Т. 17. – № 4. – Р. 261–272.
 109. Козлов, М.В. Минирующая моль-пестрянка – вредитель липы / М.В. Козлов // Защита растений. – 1991. – № 4. – С. 46.
 110. Колмакова, В.Д. Чешуекрылые, повреждающие плодово-ягодные растения в Забайкалье / В.Д. Колмакова; под ред. В.О. Болдаруева // Вредители леса и плодово-ягодных культур Забайкалья. – Улан-Удэ: Бурятский комплексный НИИ, 1962. – С. 96–140.
 111. Конвенция о биологическом разнообразии [Электронный ресурс] // ООН: Конвенции и соглашения. – 2015. – Режим доступа: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml.
 112. Конституция Российской Федерации / Гл. 3. Федеративное устройство. Ст. 65 [Электронный ресурс]. – НПП «Гарант-Сервис». – 2001. – Режим доступа: <http://www.constitution.ru/10003000/10003000-5.htm>.
 113. Коржов В. Многоуровневые системы клиент-сервер [Электронный ресурс] / В. Коржов // Сети/Networkworld. – Издательство «Открытые системы». – 2019. – № 6. – Режим доступа: <https://www.osp.ru/nets/1997/06/142618/>.
 114. Коропачинский, И.Ю. Древесные растения Азиатской России / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. – 2-е изд. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2012. – 707 с.
 115. Коропачинский, И.Ю. Современные проблемы интродукции древесных растений в Сибири / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская, М.А. Томошевич. – Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2013. – 91 с.

116. Коропачинский, И.Ю. Древесные растения для озеленения Красноярска / И.Ю. Коропачинский, Р.И. Лоскутов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2014. – 320 с.
117. Короткий, А.М. Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен – голоцен) / А.М. Короткий, С.П. Плетнев, В.С. Пушкарь, Т.А. Гребенникова, Н.Г. Разжигаева, Е.Д. Сахэбгареева, Л.М. Мохова. – М.: Наука, 1988. – 240 с.
118. Котелова, Н.В. Тополя и их использование в зеленых насаждениях / Н.В. Котелова, М.Л. Стельмахович. – М.: Сельхозгиз, 1963. – 128 с.
119. Крапивкина, Э.Д. Липовый кустарниковый папоротниково-широкотравный лес / Э.Д. Крапивкина; под ред. И.Ю. Коропачинского // Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. – Новосибирск: Наука, 1996. – С. 58–80.
120. Криволицкая Г.О. Осинная минирующая моль-пестрянка (*Lithocolletis apparella* H.-S.) в лесах Западной Сибири // Труды биологического института СО АН СССР. – 1962. – Вып. 8.
121. Криволицкая, Г.О. Вредители зеленых насаждений г. Новосибирска / Г.О. Криволицкая // Растительные богатства Новосибирской области. – Новосибирск, СО АН СССР, 1961. – С. 199–207.
122. Крыжановский, А.Б. Влияние инсектицидов на основе *Bacillus thuringiensis* на вредную энтомофауну в яблоневом саду / А.Б. Крыжановский // Агрэкологический журнал. – 2013. – № 4. – С. 127–129.
123. Крылов, П.Н. Семейство Tiliaceae – Липовые / П.Н. Крылов // Флора Западной Сибири: руководство к определению западносибирских растений. – Вып. 8. Geraniaceae – Compositae. – Томск: Наука, 1934. – С. 1891–1894.
124. Крюкова, А.В. Минирующие моли – вредители яблони на северо-западе России и биоэкологическое обоснование мер борьбы с ними: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11 / Крюкова Анна Владимировна. – СПб., 2004. – 157 с.
125. Кузеванов, В.Я. Ресурсы ботанического сада Иркутского государственного университета: научные, образовательные и социально-экологические аспекты / В.Я. Кузеванов, С.В. Сизых. – Иркутск: Изд-во Иркутского государственного университета, 2005. – 243 с.
126. Кузнецов, В.И. Биология и стациональное распределение амурской минирующей моли *Acrocercops amurensis* Kuznetzov, sp. n. (Lepidoptera, Lithocolletidae) – серьезного вредителя монгольского дуба / В.И. Кузнецов // Зоологический журнал. – 1960. – Т. 39. – № 6. – С. 858–865.

127. Кузнецов, В.И. Новые подроды и виды молей (Lepidoptera: Gelechiidae, Gracillariidae) Сибири и Дальнего Востока / В.И. Кузнецов // Труды Зоологического института АН СССР. – 1979а. – Т. 81. – С. 87–102.
128. Кузнецов, В.И. Обзор родов минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) палеарктической фауны / В.И. Кузнецов // Энтомологическое обозрение. – 1979б. – Т. 58. – Вып. 4. – С. 835–856.
129. Кузнецов, В.И. Семейство Gracillariidae – моли-пестрянки / В.И. Кузнецов // Определитель насекомых европейской части СССР / под общей ред. Г.С. Медведева. – Т. 4. Чешуекрылые. – Ч. 2. – Л.: Наука, 1981. – С. 149–311.
130. Кузнецов, В.И. Обзор минирующих молей рода *Micrurapteryx* Spuler (Lepidoptera: Gracillariidae) палеарктической фауны / В.И. Кузнецов, Н.И. Тристан // Энтомологическое обозрение. – 1985. – Т. 64. – Вып. 1. – С. 177–192.
131. Кузнецов, В.И. Функциональная морфология гениталий самцов и замечания о системе и филогенетических отношениях минирующих молей подсем. Gracillariidae (Lepidoptera) / В.И. Кузнецов, А.А. Стекольников // Энтомологическое обозрение. – 1987. – Т. 66. – Вып. 1. – С. 52–65.
132. Кузнецов, В.И. Краткий каталог минирующих молей сем. Gracillariidae (Lepidoptera) фауны России и сопредельных стран / В.И. Кузнецов, С.В. Барышникова (Сексяева). – СПб.: СПбГУ, 1998. – 60 с.
133. Кузнецов, В.И. Семейство Phyllocnistidae – моли-сокоедки / В.И. Кузнецов, С.В. Сексяева // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / под общей ред. В.И. Кузнецова. – Т. 3. Чешуекрылые. – Ч. 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 245.
134. Кузнецов, В.И. Сем. Gracillariidae (Lithocolletidae) – моли-пестрянки / В.И. Кузнецов; под ред. В.И. Кузнецова // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. – Т. III. Чешуекрылые. – Ч. 2. – СПб.: Наука, 1999. – С. 9–45.
135. Кузнецов, В.И. Обзор палеарктических родов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) с описанием нового подсем. *Ornixolinae* Kuznetsov et Baryshnikova subfam. n. / В.И. Кузнецов, С.В. Барышникова // Энтомологическое обозрение. – 2001. – Т. 80. – Вып. 1. – С. 96–119.
136. Куренцов, А.И. Зоогеография Дальнего Востока СССР на примере распространения чешуекрылых – Rhopalocera / А.И. Куренцов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1974. – 156 с.

137. Лавров, С.Д. Материалы к изучению энтомофауны окрестностей Омска / С.Д. Лавров // Труды Сибирского института сельского хозяйства и лесов. – Омск, 1927. – Т. VIII. – Вып. 3. – С. 51–100.
138. Лапин, П.И. Интродукция лесных пород / П.И. Лапин, К.К. Калущкий, О.Н. Калущкая. – М.: Лесн. промышленность, 1979. – 224 с.
139. Лебедев, Г.И. Зеленое строительство в городах РСФСР / Г.И. Лебедев. – М. – Л.: Издательство Министерства коммунального хозяйства РСФСР, 1948. – 48 с.
140. Лотова, Л.И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. – 4-е изд., доп. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2010. – 512 с.
141. Лучицкая, И.О. Климат Новосибирска и его изменения / И.О. Лучицкая, Н.И. Белая, С.А. Арбузов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. – 224 с.
142. Макаркин, В.Н. Зоогеография гемеробиид (Neuroptera, Hemerobiidae) Япономорского региона / В.Н. Макаркин // Чтения памяти А.И. Куренцова. – Вып. 4. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – С. 1–20.
143. Масляков, В.Ю. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России / В.Ю. Масляков, С.С. Ижевский. – М.: ИГРАН, 2011. – 272 с.
144. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Международный союз биологических наук / пер. с англ. И.М. Кержнер; ред. перевода А.П. Андрияшев, Я.И. Старобогатов. – 4-е изд. – 2-е испр. изд. русского перевода. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 223 с.
145. Митлюченко, К.З. Материалы к изучению вредной энтомофауны древесных и кустарниковых насаждений Новосибирска / К.З. Митлюченко // Труды Новосибирского сельскохозяйственного института. – Новосибирск, 1946. – Вып. 6. – С. 225–235.
146. Митлюченко, К.З. Энтомофауна зеленых насаждений Новосибирска / К.З. Митлюченко // Труды Новосибирского сельскохозяйственного института. – Новосибирск, 1951. – Т. VIII. – Вып. 6. – С. 159–166.
147. Назаренко, А.А. Орнитофаунистический обмен между Южной и Северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл / А.А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 1. – С. 89–106.
148. Назимова, Д.И. Секторно-зональные закономерности структуры лесного покрова (на примере гор Южной Сибири и Бореальной Евразии): дис. в виде научного доклада. Рукопись / Назимова Дина Ивановна. – Красноярск, 1998. – 50 с.

149. Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / под ред. В.И. Кузнецова. – Т. 3. Чешуекрылые. – СПб.: Наука, 1999. – 410 с.
150. Новенко, Е.Ю. Глава 9. Растительный покров. Голоцен (карта 22) / Е.Ю. Новенко; под ред. А.А. Величко // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 74–78.
151. Норейка, Р.В. Семейство Gracillariidae – моли-пестрянки / Р.В. Норейка; под общей ред. П.А. Лера // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. – Т. V. Ручейники и чешуекрылые. – Ч. 1. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – С. 373–429.
152. Определитель насекомых европейской части СССР / под ред. Г.С. Медведева. – Т. 4. Чешуекрылые. – Ч. 1–2. – Л.: Наука, 1978. – 788 с.
153. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР / под ред. П.А. Лера. – Т. V. Ручейники и чешуекрылые. – Ч. 1. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 572 с.
154. Определитель насекомых Дальнего Востока России / под ред. П.А. Лера. – Т. V. Ручейники и чешуекрылые. – Ч. 5. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 575 с.
155. Орлова-Беньковская, М.Я. Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России / М.Я. Орлова-Беньковская // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – № 1. – С. 35–56.
156. Осипова, А.С. Липовая моль-пестрянка – распространяющийся вредитель липы / А.С. Осипова // Экология и защита леса. – СПб.: СПбЛТА, 1992. – С. 75–77.
157. Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 288 с.
158. Погода и климат [Электронный ресурс] // Справочно-информационный портал «Погода и климат». – 2019. – Режим доступа: www.pogodaiklimat.ru.
159. Позмогова, З.Н. Забайкальский минер Фризе – *Ocnerostoma friesei transbaicalensis* Rozmogova sp. n. (Lepidoptera, Yponomeutidae) / З.Н. Позмогова // Главнейшие вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья. Труды Бурятского института естественных наук БФ СО АН СССР, 1969. – С. 53–147.

160. Позмогова, З.Н. Минер Фризе – массовый вредитель сосны в Забайкалье / З.Н. Позмогова // Проблемы защиты таежных лесов. – СО АН СССР, Красноярск, 1971. – С. 111–113.
161. Положий, А.В. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири / А.В. Положий, Э.Д. Крапивкина. – Томск: Изд-во Томского университета, 1985. – С. 1–158.
162. Приказ МПР Российской Федерации от 16.09.2016 № 480 «Об утверждении порядка проведения лесопатологических обследований и формы акта лесопатологического обследования» [Электронный ресурс] / ред. от 22.08.2017. – Зарегистрировано в Минюсте России 13 января 2017 г. № 45200. КонсультантПлюс. – 2017. – Режим доступа: www.consultant.ru.
163. Протопопова, Е.Н. Рекомендации по озеленению городов и рабочих поселков Средней Сибири / Е.Н. Протопопова. – Академия наук СССР, Сибирское отделение, Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева. – Красноярск: Красноярский рабочий, 1972. – 148 с.
164. Ревякина, Н.В. *Tilia sibirica* Wauer – липа сибирская / Н.В. Ревякина; под. ред. Р.В. Камелина, А.И. Шмакова // Красная книга Алтая. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. – Барнаул: Изд-во Алтайского государственного университета, 2006. – С. 186.
165. Сакульева, Т.Н. Транспортный коридор «Транссиб»: проблемы и перспективы развития: монография / Т.Н. Сакульева, Н.С. Матвеева. – М.: Издательский дом ФГБОУВПО «ГУУ», 2015. – 97 с.
166. Селиховкин, А.В. Особенности популяционной динамики тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) / А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2010. – Вып. 192. – С. 220–235.
167. Селиховкин, А.В. Динамика плотности популяций минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге / А.В. Селиховкин, Н.В. Денисова, Ю.А. Тимофеева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2012. – Вып. 200. – С. 148–159.
168. Серая, Л.Г. Повреждаемость видов рода *Abies* Mill. в коллекции Главного ботанического сада РАН уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Bland. и его грибными ассоциантами / Л.Г. Серая, Н.В. Пашенова, Л.Н. Мухина, А.В. Дымович, М.С. Александрова, Ю.Н. Баранчиков // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика. –

- Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 16–19 сентября 2014 г., Красноярск, 2014. – С. 652–655.
169. Сергеев, М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии / М.Г. Сергеев. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1986. – 237 с.
 170. Сергеев, М.Г. О границах между горными и равнинными фаунами прямокрылых насекомых / М.Г. Сергеев // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67. – № 10. – С. 1483–1488.
 171. Сизых, С.В. Растения для озеленения Иркутска / С.В. Сизых, Е.Н. Филимонова, С.Е. Калинович, Т.Л. Якушева, Е.П. Хмелькова, В.Я. Кузеванов // Иркутский государственный университет, Ботанический сад. – 2-е изд., перераб. – Иркутск: ООО «Байкал-Инновация», 2012. – 64 с.
 172. Скворцов, А.К. Гербарий. Пособие по методике и технике / А.К. Скворцов. – М.: Наука, 1977. – 199 с.
 173. Скворцов, А.К. О сибирском бальзамическом тополе / А.К. Скворцов // Бюллетень Главного ботанического сада. – 2007. – № 193. – С. 41–45.
 174. Смирнов, Н.В. Курс теории вероятностей и математической статистики / Н.В. Смирнов, И.В. Дунин-Барковский. – М.: Наука, 1969. – 512 с.
 175. Соколов, С.Я. Род 3. *Populus* L. — тополь / С.Я. Соколов, Н.В. Шипчинский, А.В. Ярмоленко; под ред. С.Я. Соколова // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. – Т. II. Покрытосеменные. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – С. 210–211.
 176. Средняя Сибирь. Природные условия / под ред. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1964. – 492 с.
 177. Стебаев, И.В. Районирование фауны Orthoptera Сибири на основании сопряженности границ видовых ареалов / И.В. Стебаев, М.Г. Сергеев // Зоологический журнал. – 1983. – Т. 62. – № 6. – С. 869–877.
 178. Степанов, Н.В. *Tilia nasczokinii* (Tiliaceae) – новый вид из окрестностей Красноярска / Н.В. Степанов // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78. – № 3. – С. 137–145.
 179. Стрюкова, Н.М. Аборигенные и инвазивные членистоногие и их естественные враги в парках Республики Крым / Н.М. Стрюкова // Сборник научных трудов ГНБС. – 2016. – Т. 142. – С. 186–193.
 180. Таран, А.А. *T. maximowicziana* (липа Максимовича) [Электронный ресурс] / А.А. Таран // Красная книга Сахалинской области. ООПТ России.

ФГБУ «ААНИИ», Лаборатория геоинформационных технологий. – 2019. –
Режим доступа: <http://oopt.aari.ru/rbdata/81/bio/43322>.

181. Тарасова, О.В. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: видовой состав и особенности динамики численности / О.В. Тарасова, А.В. Ковалев, В.Г. Суховольский, Р.Г. Хлебопрос. – Новосибирск: Наука, 2004. – 180 с.
182. Тарасова, О.В. Видовой состав насекомых-минеров лиственных насаждений Красноярска и его окрестностей / О.В. Тарасова, И.В. Санина // Вестник Красноярского государственного университета. Серия Естественные науки. 2004. – № 7. – С. 45–48.
183. Тибатина, И.А. К биологии двух видов минеров, повреждающих березу в Западной Сибири / И.А. Тибатина, В.К. Строганова // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука, 1966. – С. 63–65.
184. Тибатина, И.А. Характеристика фауны молевидных чешуекрылых, повреждающих березу в Западной Сибири / И.А. Тибатина // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск: СО АН СССР, 1972. – С. 63–67.
185. Тибатина, И.А. К фауне Microlepidoptera ивы на юге Западной Сибири / И.А. Тибатина // Вопросы энтомологии Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 67–68.
186. Тимофеева, Ю.А. Особенности экологии липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Санкт-Петербурге / Ю.А. Тимофеева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – Вып. 207. – С. 149–158.
187. Томилова, В.Н. Осиновая минирующая моль *Lithocolletis tremulae* L. – вредитель тополя некоторых населенных пунктов Приангарья / В.Н. Томилова // Научные доклады высшей школы, биологические науки. – 1958. – №. 2. – С. 46–49.
188. Томилова, В.Н. Энтомофауна зеленых насаждений г. Иркутска / В.Н. Томилова // Энтомологическое обозрение. – 1962. – Т.41. – № 1. – С. 125–141.
189. Томилова, В.Н. Минирующие насекомые Восточной Сибири / В.Н. Томилова // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск: Иркутский государственный университет им. А.А. Жданова, 1973. – 160 с.
190. Томилова, В.Н. Насекомые-фитофаги лесопитомников Иркутской области и БАССР / В.Н. Томилова // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири

- и Дальнего Востока. Межвузовский сборник. Иркутск: Иркутский государственный университет им. А.А. Жданова, 1977. – С. 38–57.
191. Томошевич, М.А. Сопряженный анализ арборифлоры и патогенной микобиоты г. Новосибирска / М.А. Томошевич, Е.В. Банаев // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44. – Ч. 1. – С. 144–152.
192. Томошевич, М.А. Формирование патокомплексов древесных растений при интродукции в Сибири: дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01 03.02.08 / Томошевич Мария Анатольевна. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2015. – 462 с.
193. Указ Президента Российской Федерации от 13 мая 2000 года [Электронный ресурс]. – Перечень федеральных округов. Система ГАРАНТ. – 2000. – № 849. – Режим доступа: <http://base.garant.ru/12119586/>.
194. Урусов, В.М. Структура разнообразия и происхождения флоры и растительности юга Дальнего Востока / В.М. Урусов. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – 129 с.
195. Фалькович, М.И. Чехлоноски (Lepidoptera, Coleophoridae), повреждающие лиственницу в СССР, их распространение и исторические связи с кормовыми растениями / М.И. Фалькович // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 43. – Вып. 6. – С. 851–858.
196. Флора Сибири (Flora Sibiriae): в 14 т. / под ред. Л.И. Малышева. – Т. 5: Salicaceae – Amaranthaceae / под ред. И.М. Красноборова, Л.И. Малышева. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1988а. – 312 с.
197. Флора Сибири (Flora Sibiriae): в 14 т. / под ред. Л.И. Малышева. – Т. 8: Rosaceae / под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1988б. – 200 с.
198. Флора Сибири (Flora Sibiriae): в 14 т. / под ред. Л.И. Малышева. – Т. 9: Fabaceae (Leguminosae) / под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. – Новосибирск: Сиб. издат. фирма ВО «Наука», 1994. – 280 с.
199. Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова. – М. – Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1936. – Т. V. – 763 с.
200. Флоров, Д.Н. Тополевая моль-пестрянка – вредитель зеленых насаждений г. Иркутска / Д.Н. Флоров. – Труды Иркутского государственного университета им. А.А. Жданова, 1948. – Т. 3. – Вып. 2. – 20 с.
201. Хлонов, Ю.П. Липы и липняки Западной Сибири (распространение, лесоводственные свойства, типы лесов, искусственные посадки) / Ю.П. Хлонов. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1965. – 154 с.

202. Черепанов, А.И. Вреднейшие насекомые зеленых насаждений Западной Сибири / А.И. Черепанов, Г.О. Криволицкая // Озеленение г. Новосибирска и городов Сибири. – Новосибирск, 1960. – С. 65–75.
203. Чурсина, В.А. Основной вредитель дуба черешчатого на территории города Омска – дубовая широкоминирующая моль / В.А. Чурсина, К.В. Вохтанцева, А.А. Гайвас // Инновационные технологии в сельском хозяйстве: материалы II международной научной конференции, Санкт-Петербург, июль 2016 г. – СПб.: Свое издательство, 2016. – С. 21–25.
204. Шнеер, В.С. ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия / В.С. Шнеер // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70. – № 4. – С. 296–315.
205. Шодотова, А.А. Чешуекрылые Бурятии / А.А. Шодотова, С.Ю. Гордеев, С.Г. Рудых, Т.В. Гордеева, П.Я. Устюжанин, В.Н. Ковтунович; под ред. Л.Л. Убугунова, В.В. Дубатолова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. – 250 с.
206. Шумилова, Л.В. Ботаническая география Сибири / Л.В. Шумилова. – Томск: Изд-во Томского государственного университета, 1962. – 440 с.
207. Элайс, Т. Североамериканские деревья. Определитель / Т. Элайс; пер. с англ., под ред. И.Ю. Коропачинского. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2014. – 959 с.
208. Юрченко, Г.И. К распространению и экологии ясеновой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire на Дальнем Востоке России / Г.И. Юрченко, Г.И. Турова // Бюллетень Постоянной комиссии по биологической защите леса ВПС МОББ. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2007. – Вып. 7. – С. 125–130.
209. Яновский, В.М. Лесная энтомофауна Саяно-Шушенского биосферного заповедника / В.М. Яновский. – Красноярск: ИЛИД СО РАН, 1996. – 46 с.
210. Яновский, В.М. Насекомые-филлофаги березы и осины сибирских лесов: учебное пособие / В.М. Яновский. – Красноярск: Красноярский государственный университет, 2003а. – 62 с.
211. Яновский, В.М. Определитель вредителей тополей в Южной Сибири по повреждениям / В.М. Яновский. – Красноярск: Красноярский государственный университет, 2003б. – 49 с.

212. Яновский, В.М. Лесопатологическое районирование южной части Приенисейской Сибири / В.М. Яновский. – Препринт ИЛ СО РАН. – Красноярск: ИЛиД им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2003в. – 69 с.
213. Abbott, I. Historical incidence of *Perthida* leafminer species (Lepidoptera) in southwest Western Australia based on herbarium specimens / I. Abbot, A. Wills, T. Burbidge // Australian Journal of Ecology. – 1999. – Vol. 24. – no. 2 – P. 144–150.
214. Agassiz, D.J.L. Invasion of Lepidoptera into the British Isles / D.J.L. Agassiz; ed. A.M. Emmet // The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. – Colchester, United-Kingdom: Harley Books, 1996. – P. 9–36.
215. Agassiz, D.J.L. The invasion and spread of Lepidoptera in Britain / D.J.L. Agassiz; ed. M. Peeters, J.L. Van Goethem. – Proceedings, Symposium: Belgian fauna and alien species, 14 December 2001. – Bulletin of the Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Biology, 2002. – Suppl. 72. – P. 171–178.
216. Agosta, S. On ecological fitting, plant–insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection / S. Agosta // Oikos. – 2006. – Vol. 114. – no. 3. – P. 556–565.
217. Agrawal, A.A. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment / A.A. Agrawal, P.M. Kotanen // Ecological Letters. – 2003. – Vol. 6. – no. 8. – P. 712–715.
218. Akulov, E.N. Exploring fauna of Microlepidoptera in South Siberia: novel regional records and interception of quarantine species / E.N. Akulov, M.G. Ponomarenko, N.I. Kirichenko // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. – 2019. – Vol. 12. – no. 4. – P. 597–612.
219. Alford, D.V. Pests of ornamental trees, shrubs and flowers. A color handbook / D.V. Alford. – Second Edition. – NW: CRC Press, 2012. – 480 p.
220. Altschul, S.F. Basic local alignment search tool / S.F. Altschul, W. Gish, W. Miller, E.W. Myers, D.J. Lipman // Journal of Molecular Biology. – 1990. – Vol. 215. – no. 3. – P. 403–410.
221. Anderson, R.S. *Orchestes alni* (L.) newly discovered in North America (Coleoptera: Curculionidae) / R.S. Anderson, C.W. O'Brien, G.A. Salsbury, S.J. Krauth // Journal of the Kansas Entomological Society. – 2007. – Vol. 80. – P. 78–79.
222. Andow, D.A. Specialization of phytophagous arthropod communities on introduced plants / D.A. Andow, O. Imura // Ecology. – 1994. – Vol. 75. – no. 2. – P. 296–300.

223. Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II / Angiosperm Phylogeny Group // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2003. – Vol. 141. – P. 399–436.
224. Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III / Angiosperm Phylogeny Group // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 161. – no. 2. – P. 105–121.
225. Anikin, V.V. Present day bio-invasions in the Volga-Ural Region: from the South to the North or from the East to the West? *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Lower and Middle Volga / V.V. Anikin // Zootaxa. – 2019. – Vol. 4624. – no. 4. – P. 583–588.
226. Antunes, P. Constructing standard invasion curves from herbarium data – towards increased predictability of plant invasions invasive plant science and management / P. Antunes, B. Schamp // Invasive Plant Science and Management. – 2017. – Vol. 10. – P. 293–303.
227. АРАСНЕ – HTTP сервер Apache версии 2.0. 2019. Мультипроцессные модули (МП-модули) [Электронный ресурс] / АРАСНЕ. – 2019. – Режим доступа: <http://www.apache.ru/docs/apache-2.0/mpm.html>.
228. Argov, Y. Introduction, release and recovery of several exotic natural enemies for biological control of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella*, in Israel / Y. Argov, Y. Rössler // Phytoparasitica. – 1996. – Vol. 24. – no. 1. – P. 33–38.
229. Armstrong, K.F. DNA barcodes for biosecurity: invasive species identification / K.F. Armstrong, S.L. Ball // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2005. – Vol. 360. – no. 1462. – P. 1813–1823.
230. Augustin, S. A review of pest surveillance techniques for detecting quarantine pests in Europe / S. Augustin, N. Boonham, W.J. De Kogel, P. Donner, M. Faccoli, D.C. Lees, L. Marini, N. Mori, E.P. Toffolo, S. Quilici, A. Roques, A. Yart, A. Battisti // EPPO/OEPP Bulletin. – 2012. – Vol. 42. – no. 3. – P. 515–551.
231. Aukema, J.E. Historical accumulation of non-indigenous forest pests in the continental United States / J.E. Aukema, D.G. McCullough, B. Von Holle, A. Liebhold, K. Britton, S.J. Frankel // BioScience. – 2010. – Vol. 60. – P. 886–897.
232. Aukema, J. Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States / J. Aukema, B. Leung, K. Kovacs, C. Chivers, K.O. Britton, J. Englin,

- S.J. Fraenkel, R.G. Haight, T.P. Holms, A.M. Liebhold, D.G. McCullough, B. Von Holle // PLOS ONE. – 2011. – Vol. 6. – e24587. – P. 1–7.
233. Baldo, L. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis* / L. Baldo, J.C. Dunning Hotopp, K.A. Jolley, S.R. Bordenstein, S.A. Biber, R.R. Choudhury, C. Hayashi, M.C. Maiden, H. Tettelin, J.H. Werren // Applied and Environmental Microbiology. – 2006. – Vol. 72. – no. 11. – P. 7098–7110.
234. Barantal, S. Contrasting effects of tree species and genetic diversity on the leaf-miner communities associated with silver birch / S. Barantal, B. Castagnéyrol, W. Durka, I. Glenn, S. Morath, Yu. Koricheva // Oecologia. – 2019. – Vol. 189. – no. 3. – P. 687–697.
235. Baryshnikova, S. Recent faunistic and taxonomic studies of mining moths from the Bucculatricidae and Gracillariidae families (Lepidoptera) in Russia / S. Baryshnikova; eds. J.R. Stonis, S.R. Hill, A. Diškus, T. Auškalnis // Selected Abstracts and Papers of the First Baltic International Conference on Field Entomology and Faunistics. – Vilnius: Edukologija Publishers, 2014. – P. 23–29.
236. Bella, S. New alien insect pests to Portugal on urban ornamental plants and additional data on recently introduced species / S. Bella // Annales Societe Entomologique de France. – 2014. – Vol. 49. – no. 4. – P. 374–382.
237. Benson, R.B. Further studies of the Fenusini (Hymenoptera: Tenthredinidae) / R.B. Benson // Proceedings of the Entomological Society of London. – 1959. – Vol. 28. – P. 90–92.
238. Bezemer, T.M. Response of native insect communities to invasive plants / T.M. Bezemer, J.A. Harvey, J.T. Cronin // Annual Review of Entomology. – 2014. – Vol. 59. – P. 119–141.
239. Bidzilya, A. Description of *Parornix altaica* sp. n. with new distributional data on *Parornix mixta* (Triberti), *P. tenella* (Rebel) and *P. kugitangi* Noreika (Lepidoptera, Gracillariidae) / A. Bidzilya, Y. Budashkin, R. Noreika // Acta Zoologica Lituanica. – 2006. – Vol. 16. – no. 3. – P. 210–214.
240. Bilodeau, G.J. Next generation sequencing evaluation for detection of potential threats or emerging forest pest, entry point from spore and insect traps / G.J. Bilodeau, É.D. Tremblay, J.A. Bérubé // American Phytopathology Annual Meeting. July 30 – August 3, 2016, Tampa, FL, USA: Phytopathology. – USA, 2016. – 1 P.

241. Blommers, L. Natural control of tentiform leafminer *Phyllonorycter blancardella* in Dutch apple orchards / L. Blommers, F.W.N.M. Vaal // IOBCr/WPRS Bulletin. – 1995. – Vol. 19. – no. 4. – P.: 214–218.
242. BOLD. The Barcode of Life Data System. Version 4. [Электронный ресурс]. – BOLD Systems, Biodiversity Institute of Ontario. – 2019. – Режим доступа: <http://www.boldsystems.org/>.
243. BOLD Handbook. Version 4 [Электронный ресурс]. – BOLD Systems, Biodiversity Institute of Ontario. – 2020. – Режим доступа: <http://www.barcodinglife.org/index.php/Resources>.
244. Bradshaw, C.J. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects / C.J. Bradshaw, B. Leroy, C. Bellard, D. Roiz, C. Albert, A. Fournier, M. Barbet-Massin, J.M. Salles, F. Simard, F. Courchamp // Nature communications. – 2016. – Vol. 7. – no. 12986. – P. 1–8.
245. Branco, M. Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and the presence of congeneric native trees / M. Branco, E.G. Brockhoff, B. Castagneyrol, C. Orazio, H. Jactel // Journal of Applied Ecology. – 2015. – Vol. 52. – P. 69–77.
246. Brändle, M. Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host / M. Brändle, I. Kühn, S. Klotz, C. Belle, R. Brandl // Diversity and Distribution. – 2008. – Vol. 14. – P. 905–912.
247. Brändle, M. Species richness of insects and mites on trees: expanding Southwood / M. Brändle, R. Brandl // Journal of Animal Ecology. – 2011. – Vol. 70. – P. 491–504.
248. Brito, R. A new species of *Phyllocnistis* Zeller (Lepidoptera: Gracillariidae) from southern Brazil, with life-history description and genetic comparison to congeneric species / R. Brito, G.L. Gonçalves, H.Á. Vargas, G.R.P. Moreira // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3582. – P. 1–16.
249. Brito, R. Taxonomic revision of Neotropical *Phyllocnistis* Zeller, 1848 (Lepidoptera: Gracillariidae), with descriptions of seven new species and host plant associations / R. Brito, C. Lopez-Vaamonde, G.L. Gonçalves, O.H.H. Mielke, G.R.P. Moreira // Zootaxa. – 2017a. – Vol. 4341. – P. 301–352.
250. Brito, R. Description of three new species of *Phyllocnistis* Zeller, 1848 (Lepidoptera: Gracillariidae) from the Atlantic Forest, South Brazil, with notes on natural history and phylogeny / R. Brito, O.H.H. Mielke, G.L. Gonçalves, G.R.P. Moreira // Austral Entomology. – 2017b. – Vol. 58. – P. 27–51.

251. Britton, K.O. A new approach to stopping the spread of invasive insects and pathogens: early detection and rapid response via a global network of sentinel plantings / K.O. Britton, P. White, A. Kramer, G. Hudler // *New Zealand Journal of Forestry*. – 2010. – Vol. 40. – P. 109–114.
252. Bruce, T.J.A. Interplay between insects and plants: dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 66. – no. 2. – P. 455–465.
253. Burghardt, K.T. Plant origin asymmetrically impacts feeding guilds and life stages driving community structure of herbivorous arthropods / K.T. Burghardt, D.W. Tallamy // *Diversity and Distribution*. – 2013. – Vol. 19. – P. 1553–1565.
254. Buszko, J. Rapid expansion of *Phyllonorycter issikii* (Lep. Gracillariidae) in Poland / J. Buszko, A. Mazurkiewicz // *The SEL XI European Congress of Lepidopterology*. Malle (Belgium), 22–26 March 1998. – 1998. – P. 37.
255. Buszko, J. NOBANIS – Invasive alien species fact sheet – *Cameraria ohridella* / J. Buszko // *Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species [Электронный ресурс]*. – NOBANIS. – 2006. – Режим доступа: www.nobanis.org.
256. CABI. *Invasive Species Compendium [Электронный ресурс]*. – CAB International, Wallingford, UK. – 2019. – Режим доступа: www.cabi.org/isc.
257. Caradja, A. Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Mikrolepidopteren des palaearktischen Faunengebietes nebst Beschreibung neuer Formen / A. Caradja // *Deutsche Entomologische Zeitschrift «Iris»*. – 1920. – Vol. 34. – P. 75–179.
258. Carpenter, D. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants / D. Carpenter, N. Cappuccino // *Journal of Ecology*. – 2005. – Vol. 93. – P. 315–321.
259. Catford, J. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework / J. Catford, R. Jansson, C. Nilsson // *Diversity and Distributions*. – 2009. – Vol. 15. – no. 1. – P. 22–40.
260. CBOL: The Consortium for the Barcode of Life [Электронный ресурс] // *Identifying species with DNA barcoding*. National Museum of Natural History. – Washington, DC, USA. – 2019. – Режим доступа: <http://www.ibol.org/phase1/cbol/>.

261. Center for invasive species and ecosystem health [Электронный ресурс] // Leaf blotch miner moth *Phyllonorycter issikii* (Kumata). – University of Georgia, USDA, USA. – 2020. – Режим доступа: <https://www.invasive.org/browse/subinfo.cfm?sub=12059>.
262. Chagas, M.C.M. *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) and its relationship with the citrus canker bacterium *Xanthomonas axonopodis* pv *citri* in Brazil / M.C.M. Chagas, J.R.P. Parra, T.O. Namekata, J.S. Hartung, P.T. Yamamoto // Neotropical Entomology. – 2001. – Vol. 30. – no. 1. – P. 55–59.
263. Ciesla, W.M. Forest Entomology: a global perspective / W.M. Ciesla. – UK: Wiley-Blackwell, 2011. – 416 p.
264. Cipollini, D. The potential for host switching via ecological fitting in the emerald ash borer-host plant system / D. Cipollini, D.L. Peterson // Oecologia. – 2018. – Vol. 187. – no. 2. – P. 507–519.
265. Clement, M. TCS: a computer program to estimate gene genealogies / M. Clement, D. Posada, K.A. Crandall // Molecular Ecology. – 2000. – Vol. 9. – P. 1657–1659.
266. Cocquempot, C. Longhorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae). Chapter 8.1 / C. Cocquempot, A. Lindelöw; eds. A. Roques, M. Kenis, D.d Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, D. Roy // Alien terrestrial arthropods of Europe. – BioRisk, 2010. – Vol. 4(I). – P. 193–218.
267. Colautti, R. Is invasion success explained by the Enemy Release Hypothesis? / R. Colautti, A. Ricciardi, I. Grigorovich, H. MacIsaac // Ecology Letters. – 2004. – Vol. 7. – P. 721–733.
268. Colgan, D.J. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution / D.J. Colgan, A. McLauchlan, G.D.F. Wilson, S.P. Livingston, G.D. Edgecombe, J. Macaranas, G. Cassis, M.R. Gray // Australian Journal of Zoology. – 1998. – Vol. 46. – P. 419–437.
269. Connor, E.F. Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees / E.F. Connor, S.H. Faeth, D. Simberloff, P.A. Opler // Ecological Entomology. – 1980. – Vol. 5. – P. 205–211.
270. Connor, E.F. The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit / E.F. Connor, M.P. Taverner // Oikos. – 1997. – Vol. 79. – no. 1. – P. 6–25.
271. Cripps, M.G. Enemy release does not increase performance of *Cirsium arvense* in New Zealand / M.G. Cripps, G.R. Edwards, G.W. Bourdot, D.J. Saviile, H.L. Hinz, S.V. Fowler // Plant Ecology. – 2010. – Vol. 209. – P. 123–134.

272. Csóka, G. Leaf mines and leaf miners / G. Csóka. – Budapest: Agroinform, 2003. – 192 p.
273. Csóka, G. Parasitoid assemblages of two invading black locust leaf miners, *Phyllonorycter robiniella* and *Parectopa robiniella* in Hungary / G. Csóka, Z. Péntzes, A. Hirka, I. Mikó, D. Matosevic, D. George // *Periodicum biologorum*. – 2009. – Vol. 111. – P. 405–411.
274. Dai, X. Are dominant plant species more susceptible to leaf-mining insects? A case study at Saihanwula Nature Reserve, China / X. Dai, C. Long, J. Xu, Q. Guo, W. Zhang, Z. Zhang, B. Bate // *Ecology and Evolution*. – 2019. – Vol. 8. – no. 15. – P. 7633–7648.
275. Dalin, P., Björkman C. Native insects colonizing introduced tree species patterns and potential risks / P. Dalin, C. Björkman; ed. T. Paine // *Invasive forest insects, introduced forest trees, and altered ecosystems. Ecological pest management in global forests of a changing world*. – Netherlands: Springer, 2006. – P. 63–77.
276. Davis, D. Systematics and biology of the new genus *Macrosaccus* with descriptions of two new species (Lepidoptera, Gracillariidae) / D. Davis, J. De Prins // *Zookeys*. – Vol. 98. – P. 29–82.
277. De Prins, J. Taxonomic history and invasion biology of two *Phyllonorycter* leaf miners (Lepidoptera: Gracillariidae) with links to taxonomic and molecular datasets / J. De Prins, W. De Prins, E. De Coninck, A.Y. Kawahara, M.A. Milton, P.D.N. Hebert // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3709. – no. 4. – P. 341–362.
278. De Prins, J. An illustrated catalogue of the Neotropical Gracillariidae (Lepidoptera) with new data on primary types / J. De Prins, H.A. Arévalo-Maldonado, D.R. Davis, B. Landry, H.A. Vargas, M.M. Davis, R. Brito, J. Fochezato, I. Ohshima, G.R.P. Moreira // *Zootaxa*. – 2019. – Vol. 4575. – no. 1. – P. 1–110.
279. De Prins, J. Global taxonomic database of Gracillariidae (Lepidoptera) [Электронный ресурс] / J. De Prins, W. De Prins // Belgian Biodiversity Platform BELSPO. – 2019. – Режим доступа: <http://www.gracillariidae.net/>.
280. Deschka, G. *Cameraria ohridella* n. sp. aus Mazedonien, Jugoslawien (Lepidoptera, Lithocelletidae) / G. Deschka, N. Dimić // *Acta entomologica Jugoslavica*. – 1986. – Vol. 22. – P. 11–23.
281. Digweed, S.C. Current status of invasive alien birch-leafmining sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae) in Canada, with keys to species / S.C. Digweed, C.J.K. MacQuarrie, D.W. Langor, D.J.M. Williams, J.R. Spence, K.L. Nystrom, L. Morneau // *Canadian Entomologist*. – 2009. – Vol. 141. – P. 201–235.

282. Djimmy, Y.W. Alternative host plants of *Calidea panaethiopica* (Hemiptera: Scutelleridae) and *Aphthona whitfieldi* (Coleoptera: Chrysomelidae), insect pests of *Jatropha curcas*, South Burkina Faso / Y.W. Djimmy, A. Sawadogo, S. Nacro // *Advances in Entomology*. – 2016. – Vol. 4. – no. 4. – P. 225–230.
283. Doorenweerd, C. Extensive guidelines for preserving specimen or tissue for later DNA work [Электронный ресурс] / C. Doorenweerd, K. Beentjes // *Science: Naturalis* (The Netherlands). – 2012. – Режим доступа: <https://science.naturalis.nl/media/medialibrary/2013/08/preservingdna.pdf>.
284. Doorenweerd, C. A Linnaeus NG (TM) interactive key to the Lithocolletinae of North-West Europe aimed at accelerating the accumulation of reliable biodiversity data (Lepidoptera, Gracillariidae) / C. Doorenweerd, M.M. van Haren, M. Schermer, S. Pieterse, E.J. van Nieukerken // *ZooKeys*. – 2014. – Vol. 422. – P. 87–101.
285. Dubatolov, V.V. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions / V.V. Dubatolov, O.E. Kosterin // *Entomologica Fennica*. – 2000. – Vol. 11. – P. 141–166.
286. Dueñas, M. The role played by invasive species in interactions with endangered and threatened species in the United States: a systematic review / M. Dueñas, H.J. Ruffhead, N.H. Wakefield, P.D. Roberts, D.J. Hemming, H. Diaz-Soltero // *Biodiversity and Conservation*. – 2018. – Vol. 27. – P. 3171–3183.
287. Dunning Hotopp, J.C. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular Eukaryotes / J.C. Dunning Hotopp, M.E. Clark, D.C.S.G. Oliveira, J.M. Foster, P. Fischer, M.C. Muñoz Torres, J.D. Giebel, N. Kumar, N. Ishmael, S. Wang, J. Ingram, R.V. Nene, J. Shepard, J. Tomkins, S. Richards, D. Spiro, E. Ghedin, B.E. Slatko, H. Tettelin, J.H. Werren // *Science*. – 2007. – Vol. 317. – no. 5845. – P. 1753–1756.
288. Edmunds, R. British leafminers [Электронный ресурс] / R. Edmunds et. al. // *British leafminers*. – 2019. – Режим доступа: <http://www.leafmines.co.uk/>.
289. Eiseman, C. Leaf miners of North America [Электронный ресурс] / C. Eiseman // 1st Edition (June version). World Press. – 2019. – 1857 p. – Режим доступа: <http://charleyeiseman.com/leafminers/>.
290. Elliott, M. Biological pollutants and biological pollution – an increasing cause for concern / M. Elliott // *Marine Pollution Bulletin*. – 2003. – Vol. 46. – no. 3. – P. 275–280.

291. Ellis, W. Leafminers and plant galls of Europe [Электронный ресурс] / W. Ellis // Plant parasites of Europe: leafminers, gallers and fungi. – The Netherlands, 2019. – Режим доступа: <http://bladmineerders.nl/>.
292. Elton, C.S. The ecology of invasions by animals and plants/ C.S. Elton; with contributions by D. Simberloff, A. Ricciardi. – Switzerland: Springer, 2nd edition, 2020. – 181 p.
293. Emmet, A.M. A Field Guide to the smaller British Lepidoptera / ed. A.M. Emmet // The British Entomological and Natural History Society. – London, 1979. – 271 p.
294. Eschen, R. International variation in phytosanitary legislation and regulations governing importation of live plants / R. Eschen, K. Britton, E. Brockerhoff, T. Burgess, V. Dalley, R.S. Epanchin-Niell, K. Gupta, G. Hardy, Y. Huang, M. Kenis, E. Kimani, M-H. Li, S. Olsen, W. Otieno, C. Sadof, E. Tadeu, M. Theyse // Environmental Science & Policy. – 2015. – Vol. 51. – P. 228–237.
295. Eschen, R. Safeguarding global plant health: the rise of sentinels / R. Eschen, R. O'Hanlon, A. Santini, A. Vannini, A. Roques, N. Kirichenko, M. Kenis // Journal of Pest Science. – 2019. – Vol. 62. – no. 1. – P. 29–36.
296. ESRI. ArcGIS Desktop: Release 9.3 [Электронный ресурс] // New York St., Redlands, CA. – Environmental Systems Research Institute. – 2008. – Режим доступа: <http://www.esri.com/software/arcgis/eval-help/arcgis-93>.
297. Euro+Med PlantBase. The information resource for Euro-Mediterranean plant diversity [Электронный ресурс] // Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. – 2006. – Режим доступа: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html>.
298. Excoffier, L. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data / L. Excoffier, P. Smouse, J. Quattro // Genetics. – 1992. – Vol. 131. – no. 2. – P. 479–491.
299. Eyre, D. Invasive cerambycid pests and biosecurity measures / D. Eyre, R. Haak; ed. Q. Wang // Cerambycidae of the world: biology and pest management. – CRC Press, 2017. – Chapter 13. – P. 563–607.
300. Faeth, S.H. Novel Aspects of host tree resistance to leafminers / S.H. Faeth // Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees. – 1991. – P. 219–239.
301. Fagan, L. Systems for identifying invasive threats to New Zealand flora by using overseas plantings of New Zealand plants / L. Fagan, S. Bithell, M. Dick

- // Surveillance for biosecurity: pre-border to pest management. Proceedings of a symposium held on 11 August 2008 in Paihia, New Zealand. The New Zealand Plant Protection Society, Hastings, New Zealand, 2008. – P. 51–62.
302. Flora Europaea. Royal Botanic Garden Edinburgh [Электронный ресурс]. – 2015. – Режим доступа: <http://rbgweb2.rbge.org.uk/FE/fe.html>.
303. Follett, P.A. Current trends in quarantine entomology / P.A. Follett, L.G. Neven // Annual Review of Entomology. – 2006. – Vol. 51. – P. 359–385.
304. Folmer, O. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek // Molecular Marine Biology and Biotechnology. – 1994. – Vol. 3. – no. 5. – P. 294–299.
305. Freise, J.F. Bionomics of the horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić 1986, a pest on *Aesculus hippocastanum* in Europe (Insecta: Lepidoptera: Gracillariidae) / J.F. Freise, W. Heitland // Senckenbergiana biologica. – 2004. – Vol. 84. – P. 1–20.
306. Fujiie, A. Ecological studies on the population of the pear leaf miner *Bucculatrix pyrivorella* Kuroko (Lepidoptera: Lyonetiidae). IV. Effects of injury by the pear leaf miner on leaf fall and photosynthesis of the pear tree / A. Fujiie // Applied Entomology and Zoology. – 1982. – Vol. 17. – P. 188–193.
307. Garnas, J.R. Complex patterns of global spread in invasive insects: eco-evolutionary and management consequences / J.R. Garnas, M.-A. Auger-Rozenberg, A. Roques, C. Bertelsmeier, M.J. Wingfield, D.L. Saccaggi, H.E. Roy, B. Slippers // Biological Invasions. 2015. – Vol. 18 – no. 4. – P. 935–952.
308. Gerasimov, A.M. Neue und wenig bekannte palaearktische Microheterocera / A.M. Gerasimov // I. Deutsche Entomologische Zeitschrift «Iris». – Dresden. – 1930. – Vol. 44. – no. 3. – P. 132–135.
309. Germplasm Resources Information Network. GRIN taxonomy for plants. USDA United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service. [Электронный ресурс]. – 2013. – Режим доступа: <http://www.ars-grin.gov/>.
310. Gibson, C.M. Integrative taxonomy for continental-scale terrestrial insect observations / C.M. Gibson, R.H. Kao, K.K. Blevins, P.D. Travers // PLOS ONE. – 2012. – Vol. 7. – no. 5. – e37528. – P. 1–6.
311. Gilbert, M. Long-distance dispersal and human population density allow the prediction of invasive patterns in the horse chestnut leafminer *Cameraria*

- ohridella* / M. Gilbert, J.-C. Grégoire, J.F. Freise, W. Heitland // Journal of Animal Ecology. – 2004. – Vol. 73. – P. 459–468.
312. Gilbert, M. Forecasting *Cameraria ohridella* invasion dynamics in recently invaded countries: from validation to prediction / M. Gilbert, S. Guichard, J. Freise, J.-C. Grégoire, W. Heitland, N. Straw, C. Tilbury, S. Augustin // Journal of Animal Ecology. – 2005. – Vol. 45. – P. 805–813.
313. Girardoz, S. Factors favouring the development and maintenance of outbreaks in an invasive leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): a life table study / S. Girardoz, D. Quicke, M. Kenis // Agricultural and Forest Entomology. – 2007. – Vol. 9. – P. 141–158.
314. Graham, J.H. *Xanthomonas axonopodis* pv. citri: factors affecting successful eradication of citrus canker / J.H. Graham, T.R. Gottwald, J. Cubero, D.S. Achor // Molecular Plant Pathology. – 2004. – Vol. 5. – P. 1–15.
315. Grandez-Rios, J.M. The effect of host-plant phylogenetic isolation on species richness, composition and specialization of insect herbivores: a comparison between native and exotic hosts / J.M. Grandez-Rios, L. Bergamini, W. Santos de Araújo, F. Villalobos, M. Almeida-Neto // PLOS ONE. – 2015. – Vol. 10. – no. 9. – e0138031. – P. 1–14.
316. Gregor, F. Horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) also found on maple / F. Gregor, Z. Laštůvka, R. Mrkva // Ochrana Rostlin. – 1998. – Vol. 34. – P. 67–68.
317. Gregor, F. Die Puppen der mitteleuropaischen Lithocolletinae / F. Gregor, J. Patočka // Mitteilungen des internationalen entomologischen Vereins. – Supplement, 2001. – no. 8. – 177 p.
318. Hajek, A.E. Exotic biological control agents: a solution or contribution to arthropod invasions? / A.E. Hajek, B.P. Hurley, M. Kenis et al. // Biological Invasions. – 2016. – Vol. 18. – P. 953–969.
319. Hall, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A. Hall // Nucleic Acids Symposium Series. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
320. Harvey, K.J. Australian family ties: does a lack of relatives help invasive plants escape natural enemies? / K.J. Harvey, D.A. Nipperess, D.R. Britton, L. Hughes // Biological Invasions. – 2012. – Vol. 14. – no. 11. – P. 2423–2434.

321. Hawkes, C.V. Are invaders moving targets? The generality and persistence of advantages in size, reproduction, and enemy release in invasive plant species with time since introduction / C.V. Hawkes // *The American Naturalist*. – 2007. – Vol. 170. – P. 832–843.
322. Hébert, J.B. Evidence for ecological speciation via a host shift in the holly leaf miner, *Phytomyza glabricola* (Diptera: Agromyzidae) / J.B. Hébert, S.J. Scheffer, D.J. Hawthorne // *Ecology and Evolution*. – 2016. – Vol. 6. – no. 18. – P. 6565–6577.
323. Hebert, P.D.N. A Sequel to Sanger: amplicon sequencing that scales / P.D.N. Hebert, T.W.A. Braukmann, S.W.J. Prosser, S. Ratnasingham, J. R. deWaard, N.V. Ivanova, D.H. Janzen, W. Hallwachs, S. Naik, J.E. Sones, E.V. Zakharov // *BMC Genomics*. – 2018. – Vol. 19 (219). – P. 1–14.
324. Hebert, P.D.N. Biological identifications through DNA barcodes / P.D.N. Hebert, A. Cywinska, S.L. Ball, J.R. de Waard // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2003. – Vol. 270. – no. 1512. – P. 313–321.
325. Hebert, P.D.N. DNA barcodes for 1/1000 of the animal kingdom / P.D.N. Hebert, J.R. de Waard, J.-F. Landry // *Biology Letters*. – 2010. – no. 6. – P. 359–362.
326. Hering, E.M. *Biology of the leaf miners* / E.M. Hering. – Junk's – Gravenhage, 1951. – 490 p.
327. Hering, E.M. *Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa: einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln* / E.M. Hering. – Junk's – Gravenhage, 1957. – Vol. 1–3. – 1, 2. P. 1–1185; 3. P. 1–221.
328. Herms, D.A. Emerald ash borer invasion of North America: history, biology, ecology, impacts, and management / D.A. Herms, D.G. McCullough // *Annual Review of Entomology*. – 2014. – Vol. 59. – P. 13–30.
329. Hodgetts, J. DNA barcoding for biosecurity: case studies from the UK / J. Hodgetts, J.C. Ostojá-Starzewski, T. Prior, R. Lawson, J. Hall, N. Boonham // *Genome*. – 2016. – Vol. 59. – P. 1033–1048.
330. Holmes, T. Economic impacts of invasive species in forests / T. Holmes, J. Aukema, B. Von Holle, A. Liebhold, E. Sills // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2009. – Vol. 1162. – P. 18–38.
331. Hopkins, G. Identifying rarity in insects: The importance of host plant range / G. Hopkins, J. Thacker, A. Dixon, P. Waring, M. Telfer // *Biological Conservation*. – 2002. – Vol. 105. – P. 293–307.

332. Huemer, P. Biodiversität von Schmetterlingen (Lepidoptera) im Gebiet des Naturparks Schlern / P. Huemer // *Gredleriana*. – 2007. – Vol. 7. – P. 233–306.
333. Huemer, P. A new genus and species of leaf-mining moth from the French Alps, *Mercantouria neli* gen. n., sp. n. (Lepidoptera, Gracillariidae) / P. Huemer, P. Triberti, C. Lopez-Vaamonde // *ZooKeys*. – 2016. – Vol. 586. – P. 145–162.
334. Huemer, P. Schmetterlinge (Lepidoptera) des Altai-Gebirges (Südsibirien, Russland) – Eindrücke einer internationalen Expedition im Spätsommer 2016 / P. Huemer, C. Wieser, B. Wiesmair, S.Y. Sinev, C. Wieser, R.V. Yakovlev // *Klagenfurt. – Jahrgang, Carinthia II*. – 2017. – Vol. 207/127. – P. 527–564.
335. Hussain, M. *Wolbachia* uses host microRNAs to manipulate host gene expression and facilitate colonization of the dengue vector *Aedes aegypti* / M. Hussain, F.D. Frentiu, L.A. Moreiraa, S.L. O’Neill, S. Asgari // *PNAS*. – 2011. – Vol. 108. – no. 22. – P. 1–6.
336. IBM Developer. Руководства, инструменты и сообщества для разработчиков [Электронный ресурс]. – 2019. – Режим доступа: https://www.ibm.com/developerworks/ru/library/joomla_01/.
337. iBOL. International Barcode of Life (2010–2019) [Электронный ресурс]. – 2019. – Режим доступа: <http://ibol.org/>.
338. Ihaka, R. R: a language for data analysis and graphics / R. Ihaka, R.R. Gentleman // *Journal of Computational and Graphical Statistics*. – 1996. – Vol. 5. – no. 3. – P. 299–314.
339. Illumina: An Introduction to Next-Generation Sequencing Technology [Электронный ресурс]. – 2012. – Режим доступа: https://www.illumina.com/Documents/products/Illumina_Sequencing_Introduction.pdf.
340. Ivanova, N.V. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA / N.V. Ivanova, J.R. Dewaard, P.D.N. Hebert // *Molecular Ecology Notes*. – 2006. – no. 6. – P. 998–1002.
341. Jensen, J.S. Lime – *Tilia* spp. EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use / J.S. Jensen. – Denmark, Hørsholm, Forest and Landscape Research Institute, 2003. – 6 p.
342. Jermy, T. Evolution of insect/host plant relationships / T. Jermy // *The American Naturalist*. – 1984. – Vol. 124. – no. 5. – P. 609–630.
343. Jin, Q. Quantifying species diversity with a DNA barcoding-based method: Tibetan moth species (Noctuidae) on the Qinghai-Tibetan Plateau / Q. Jin, H. Han, X. Hu,

- X. Li, C. Zhu, S.Y.W. Ho, R.D. Ward, A. Zhang // PLOS ONE. – 2013. – Vol. 8. – no. 5. – e64428. – P. 1–13.
344. Johnson, W.T. Insects that feed on trees and shrubs / W.T. Johnson, H.H. Lyon. – 2nd ed. rev. – NY: Cornell University Press, Ithaca, 1994. – 560 p.
345. Jones, G.N. Taxonomy of the American species of linden (*Tilia*) Illinois Biological Monographs 39 / G.N. Jones. – University of Illinois Press, Urbana, 1968. – 156 p.
346. Jordan, M.P. Morphological difference between upperside and underside leaf-mining larvae of *Phyllocnistis unipunctella* (Stephens, 1834) (Lep.: Gracillariidae) and its changing phenology / M.P. Jordan, J.R. Langmaid, C. Doorenweerd // The Entomologist's Record and Journal of Variation. – 2016. – Vol. 128. – P. 121–127.
347. Joussetin, E. Testing host-plant driven speciation in phytophagous insects: a phylogenetic perspective / E. Joussetin, Elias M. // PCI Evolutionary Biology. – 2019. – P. 1–35.
348. Kageyama, D. Insect sex determination manipulated by their endosymbionts: incidences, mechanisms and implications / D. Kageyama, S. Narita, M. Watanabe // Insects. – 2012. – Vol. 3. – no. 1. – P. 161–199.
349. Kawahara, A.Y. Increased gene sampling strengthens support for higher-level groups within leaf-mining moths and relatives (Lepidoptera: Gracillariidae) / A.Y. Kawahara, I. Ohshima, A. Kawakita, J.C. Regier, C. Mitter, M.P. Cummings, D.R. Davis, D.L. Wagner, J. De Prins, C. Lopez-Vaamonde // BMC Evolutionary Biology. – 2011. – Vol. 11. – no. 182. – P. 1–14.
350. Kawahara, A.Y. A molecular phylogeny and revised higher-level classification for the leaf-mining moth family Gracillariidae and its implications for larval host-use evolution / A.Y. Kawahara, D. Plotkin, I. Ohshima, C. Lopez-Vaamonde, P.R. Houlihan, J.W. Breinholt, A. Kawakita, L. Xiao, J.C. Regie, D.R. Davis, T. Kumata, J.-C. Sohn, J. De Prins, C. Mitter // Systematic Entomology. – 2017. – Vol. 42. – P. 60–81.
351. Keane, R.M. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis / R.M. Keane, M.J. Crawley // Trends in Ecology and Evolution. – 2002. – Vol. 17. – P. 164–170.
352. Kenis, M. How can alien species inventories and interception data help us prevent insect invasions? / M. Kenis, W. Rabitsch, M.-A. Auger-Rozenberg, A. Roques // Bulletin of entomological research. – 2007. – Vol. 97. – P. 489–502.

353. Kenis, M. Arboreta as tools to detect new potential alien pests and test ecological hypotheses on biological invasions / M. Kenis, N. Kirichenko, Yu. Baranchikov, J.-H. Sun, A. Roques // NZFRI Bulletin. – 2009. – no. 233. – P. 35–36.
354. Kenis, M. The box tree moth, *Cydalima perspectalis*, in Europe: horticultural pest or environmental disaster? / M. Kenis, S. Nacambo, F.L.G. Leuthardt, F. Di Domenico, T. Haye // Aliens. – 2013. – Vol. 33. – P. 38–41.
355. Kenis, M. Sentinel nurseries to assess the phytosanitary risks posed by importations of live plants / M. Kenis, H. Li, J.-T. Fan, B. Courtial, M.-A. Auger-Rozenberg, A. Yart, R. Eschen, A. Roques // Scientific Reports. – 2018. – Vol 8. – no. 11217. – P. 1–8.
356. Kim, D.-S. Taxonomic review of the genus *Phyllonorycter* Hübner (Lepidoptera: Gracillariidae) in Korea / D.-S. Kim, B.-K. Byun // Journal of Asia Pacific Entomology. – 2017. – Vol. 20. – P. 1377–1386.
357. Kirichenko, N.I. Native and exotic coniferous species in Europe – possible host plants for the potentially invasive Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. (Lepidoptera, Lasiocampidae) / N.I. Kirichenko, J. Flament, Yu.N. Baranchikov, J.-C. Grégoire // Bulletin OEPP / EPPO Bulletin. – 2008. – Vol. 38. – P. 259–263.
358. Kirichenko, N.I. Host plant preference and performance of the potentially invasive Siberian moth (*Dendrolimus superans sibiricus*) on European coniferous species / N.I. Kirichenko, Y.N. Baranchikov, S. Vidal // Agricultural and Forest Entomology. – 2009. – Vol. 11. – P. 247–254.
359. Kirichenko, N. Larval performances and life cycle completion of the Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* (Lepidoptera: Lasiocampidae), on potential host plants in Europe: a laboratory study on potted trees / N. Kirichenko, J. Flament, Yu.N. Baranchikov, J.-C. Grégoire // European Journal of Forest Research. – 2011. – Vol. 130. – no. 6. – P. 1067–1074.
360. Kirichenko, N. Do alien plants escape from natural enemies of congeneric residents? Yes but not from all / N. Kirichenko, C. Péré, Yu. Baranchikov, U. Schaffner, M. Kenis // Biological invasions. – 2013. – Vol. 15. – no. 9. – P. 2105–2113.
361. Kirichenko, N. From the east to the west: rapid range expansion of the lime leaf miner in Eurasia / N. Kirichenko, P. Triberti, S. Augustin, A. Roques, C. Lopez-Vaamonde // International LE STUDIUM conference «Invasive insects

- in a changing world», Orleans, France, 17–19 December 2014. – Orleans, 2014. – P. 19.
362. Kirichenko, N. Integrative taxonomy reveals a new species of *Callisto* (Lepidoptera, Gracillariidae) in the Alps / N. Kirichenko, P. Huemer, H. Deutsch, P. Triberti, R. Rougerie, C. Lopez-Vaamonde // *Zookeys*. – 2015. – Vol. 473. – P. 157–179.
363. Kirichenko, N. Using a botanical garden to assess factors influencing the colonization of exotic woody plants by phyllophagous insects / N. Kirichenko, M. Kenis // *Oecologia*. – 2016. – Vol. 182. – no. 1. – P. 243–252.
364. Kirichenko, N. Systematics and biology of some species of *Micrurapteryx* Spuler (Lepidoptera, Gracillariidae) from the Holarctic Region, with re-description of *M. caraganella* (Hering) from Siberia / N. Kirichenko, P. Triberti, M. Mutanen, E. Magnoux, J.-F. Landry, C. Lopez-Vaamonde // *Zookeys*. – 2016. – Vol. 579. – P. 99–156.
365. Kirichenko, N. Arthropod collection and sample preservation for further analysis. Chapter 3 / N. Kirichenko, G. Csóka; eds. A. Roques, M. Cleary, I. Matsiakh, R. Eschen // *Field Guide for the Identification of Damage on Woody Sentinel Plants* – UK: CAB International, 2017. – P. 8–13.
366. Kirichenko, N.I. New records of the leaf mining Gracillariid moths (Lepidoptera: Gracillariidae) from Asian part of Russia / N.I. Kirichenko, E.N. Akulov, P. Triberti, M.G. Ponomarenko // *Far Eastern Entomologist*. – 2017a. – Vol. 346. – P. 1–12.
367. Kirichenko, N. From east to west across the Palearctic: Phylogeography of the invasive lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) and discovery of a putative new cryptic species in East Asia / N. Kirichenko, P. Triberti, I. Ohshima, J. Haran, B.-K. Byun, H. Li, S. Augustin, A. Roques, C. Lopez-Vaamonde // *PLOS ONE*. – 2017b. – Vol. 12. – no. 2. – e0171104. – P. 1–22.
368. Kirichenko, N. Damage to leaves of broadleaf woody plants. Chapter 6 / N. Kirichenko, S. Augustin, E. Barham, T. Cech, R. Drenkhan, C. Morales-Rodríguez, I. Matsiakh, A. Roques, V. Talgø, A.M. Vettraino, J. Witzellet; eds. A. Roques, M. Cleary, I. Matsiakh, R. Eschen // *Field Guide for the Identification of Damage on Woody Sentinel Plants* – UK: CAB International, 2017c. – P. 37–69.

369. Kirichenko, N. Invasive leafminers on woody plants: a global review of pathways, impact and management / N. Kirichenko, S. Augustin, M. Kenis // *Journal of Pest Science*. – 2018a. – Vol. 92. – no. 1. – P. 93–106.
370. Kirichenko, N. Systematics of *Phyllocnistis* leaf-mining moths (Lepidoptera, Gracillariidae) feeding on dogwood (*Cornus* spp.) in Northeast Asia, with the description of three new species / N. Kirichenko, P. Triberti, S. Kobayashi, T. Hirowatari, C. Doorenweerd, I. Ohshima, G.-H. Huang, M. Wang, E. Magnoux, C. Lopez-Vaamonde // *ZooKeys*. – 2018b. – Vol. 736. – P. 79–118.
371. Kirichenko, N. DNA barcoding of a leafminer larvae pressed within leaves of herbaria shed light on its invasion history / N. Kirichenko, C. Lopez-Vamonde // *Genome*. – 2019. – Vol. 62. – no. 6. – P. 391.
372. Kirichenko, N. Exploring species diversity and host plant associations of leaf-mining micromoths (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Russian Far East using DNA barcoding / N. Kirichenko, P. Triberti, E. Akulov, M. Ponomarenko, S. Gorokhova, V. Sheiko, C. Lopez-Vaamonde // *Zootaxa*. – 2019a. – Vol. 4652. – no. 1. – P. 1–55.
373. Kirichenko, N. New species of leaf-mining *Phyllonorycter* (Lepidoptera Gracillariidae) from Siberia feeding on *Caragana* (Fabaceae) / N. Kirichenko, P. Triberti, C. Lopez-Vaamonde // *Zookeys*. – 2019b. – Vol. 835. – P. 17–41.
374. Kirichenko, N.I. Past distribution of *Tilia*-feeding *Phyllonorycter* micromoth (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Russian Far East based on survey of historical herbarium / N.I. Kirichenko, E.N. Akulov, N.S. Babichev, I.A. Mikhailova, M.G. Ponomarenko, C. Lopez-Vaamonde // *Far Eastern Entomologist*. – 2019c. – Vol. 390. – P. 19–32.
375. Kirichenko, N.I. Detecting primary ranges of invasive forest pests using historical herbaria / N.I. Kirichenko, E. Akulov, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde; eds. M. de Groot, N. Ogris et al. // Abstracts of the International conference LIFE ARTEMIS «Detection and control of forest invasive alien species in a dynamic world», Ljubljana, Slovenia, 25–28 September 2019. – Ljubljana, 2019d. – P. 30–31.
376. Kobayashi, S. A new willow leaf blotch miner of the genus *Phyllocnistis* (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistidae) from Japan, with pupal morphology and genetic comparison of Salicaceae mining species using DNA barcodes / S. Kobayashi, Y. Sakamoto, U. Jinbo, A. Nakamura, T.A. Hirowatari // *Lepidoptera Science*. – 2011. – Vol. 62. – no. 2. – P. 75–93.

377. Kodandaramaiah, U. Deceptive single-locus taxonomy and phylogeography: *Wolbachia* associated divergence in mitochondria DNA is not reflected in morphology and nuclear markers in a butterfly species / U. Kodandaramaiah, T.J. Simonsen, S. Bromilow, N. Wahlberg, F.A.H. Sperling // *Ecology and Evolution*. – 2013. – Vol. 3. – P. 5167–5176.
378. Kollár, J. The mining species on woody plants of urban environments in the west Slovak area / J. Kollár // *Acta Entomologica Serbica*. – 2009. – Vol. 14. – P. 83–91.
379. Korotyaev, B.A. New data on the changes in the abundance and distribution of several species of beetles (Coleoptera) in European Russia and the Caucasus / B.A. Korotyaev // *Entomological Review*. – 2016. – Vol. 96. – P. 620–630.
380. Kovac, K.F. Cost of potential emerald ash borer damage in U.S. communities, 2009–2019 / K.F. Kovac, R.G. Haight, D.G. McCullough, R.J. Mercader, N.W. Siegert, A.M. Liebhold // *Ecological Economics*. – 2010. – Vol. 69. – P. 569–578.
381. Kozlov, M. Industrial pollution affects behaviour of the leaf-mining moth *Stigmella lapponica* / M. Kozlov, E. Zvereva // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2016. – Vol. 158. – P. 69–77.
382. Kozlov, M. New records of Lepidoptera from the Arkhangelsk oblast of Russia / M. Kozlov, J. Kullberg, V.E. Zverev // *Entomologica Fennica*. – 2017. – Vol. 28. – P. 169–182.
383. Krestov, P.V. Forest Vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East) / P.V. Krestov; eds. J. Kolbek, M. Šrůtek, E.O. Box // *Forest Vegetation of Northeast Asia. – Geobotany*. – Vol. 28. – Springer, Dordrecht, 2003. – P. 93–180.
384. Kumar, S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // *Molecular Biology and Evolution*. – 2016. – Vol. 33. – P. 1870–1874.
385. Kumata, T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan / T. Kumata // *Insecta Matsumurana*. – 1963a. – Vol. 25. – no. 2. – P. 53–90.
386. Kumata, T. Taxonomic studies of the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae) Part II / T. Kumata // *Insecta Matsumurana*. – 1963b. – Vol. 26. – no. 1. – P. 1–48.
387. Kumata, T. A taxonomic revision of the *Gracillaria* group occurring in Japan (Lepidoptera: Gracillariidae) / T. Kumata // *Insecta Matsumurana*. – 1982. – Vol. 26. – P. 1–186.

388. Kumata, T. Some Korean species of the subfamily Lithocolletinae Gracillariidae, Lepidoptera / T. Kumata, H. Kuroko, K. Park // Korean Journal of Plant Protection. – 1983. – Vol. 22. – P. 213–227.
389. Kumata, T. Gracillariidae / T. Kumata, S. Kobayashi, T. Hirowatari; eds Y. Nasu, T. Hirowatari, Y. Kishida // The Standard of Moths in Japan. IV. – Tokyo: Gakken Education Publishing, 2013. – P. 17–23, 91–155.
390. Kuroko, H. Gracillariidae / H. Kuroko; eds. H. Inoue, S. Sugi, H. Kuroko, S. Moriuti, A. Kawabe, M. Owada // Moths of Japan. – Vol. 1, 2. – Tokyo: Kodansha, 1982. – P. 176–203, 189–193.
391. Kuznetsov, V.I. Two new species of leaf miners from Palaearctic Asia (Lepidoptera: Gracillariidae) // V.I. Kuznetsov, S.V. Baryshnikova // Zoosystematica Rossica. – 2001. – Vol. 9 (2000). – Vol. 2. – P. 443–444.
392. Lamarre, G.P.A. An integrative taxonomy approach unveils unknown and threatened moth species in Amazonian rainforest fragments / G.P.A. Lamarre, T. Decaëns, R. Rougerie, J. Barbut, J.R. Dewaard, P.D.N. Hebert, D. Herbin, M. Laguerre, P. Thiaucourt, M.B. Martins // Insect Conservation and Diversity. – 2016. – Vol. 9. – P. 475–479.
393. Landry, J.-F. Shared but overlooked: 30 species of Holarctic Microlepidoptera revealed by DNA barcodes and morphology / J.-F. Landry, V. Nazari, J.R. de Waard, M. Mutanen, C. Lopez-Vaamonde, P. Huemer, P.D.N. Hebert // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3749. – P. 1–93.
394. Laštůvka, A. The European *Phyllonorycter* species feeding on the plants of the tribe Genisteae (Fabaceae), with descriptions of twelve new species (Lepidoptera: Gracillariidae) / A. Laštůvka, Z. Laštůvka // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. – 2006. – Vol. 54. – no. 7. – P. 65–83.
395. Laštůvka, Z. Additional data on the *Phyllonorycter haasi*-group with description of two new species / Z. Laštůvka, A. Laštůvka // SHILAP Revista de Lepidopterologia. – 2012. – Vol. 40. – no. 158. – P. 231–239.
396. Laštůvka, Z. A revision of the *Phyllonorycter ulicicolella* species group with description of a new species (Lepidoptera: Gracillariidae) / Z. Laštůvka, A. Laštůvka, C. Lopez-Vaamonde // SHILAP Revista Lepidopterologia. – 2013. – Vol. 41. – P. 251–265.
397. Laštůvka, A. A new species of the *Phyllonorycter ulicicolella* group from the Iberian Peninsula (Lepidoptera: Gracillariidae) / A. Laštůvka, Z. Laštůvka

- // SHILAP, Revista de Lepidopterologia. – 2014. – Vol. 42. – no. 166. – P. 281–285.
398. Leather, S.R. Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation, and species–area relationships / S.R. Leather // *Journal of Animal Ecology*. – 1986. – Vol. 55. – P. 841–860.
399. Lee, C.E. Evolutionary genetics of invasive species / C.E. Lee // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2002. – Vol. 17. – no. 8. – 386–391.
400. Lee, P.Y. Agarose Gel Electrophoresis for the Separation of DNA Fragments / P.Y. Lee, J. Costumbrado, S.-Y. Hsu, Y.H. Kim // *Journal of Visualized Experiments*. – 2012. – Vol. 62. – e3923. – P. 1–5.
401. Lees, D.C. Tracking origins of invasive herbivores using herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leafminer / D.C. Lees, H.W. Lack, R. Rougerie, A. Hernandez-Lopez, T. Raus, N.D. Avtzis, S. Augustin, C. Lopez-Vaamonde // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2011. – Vol. 9. – P. 322–328.
402. Lees, D.C. DNA barcoding reveals a largely unknown fauna of Gracillariidae leaf-mining moths in the Neotropics / D.C. Lees, A.Y. Kawahara, O. Bouteleux, I. Ohshima, A. Kawakita, R. Rougerie, J. De Prins, C. Lopez-Vaamonde // *Molecular Ecology Research*. – 2013. – Vol. 14. – P. 286–296.
403. Legendre, P. Numerical ecology. Developments in environmental modeling / P. Legendre, L. Legendre. – Second Edition. – Amsterdam: Elsevier, 1998. – 852 p.
404. Lehmann, M. Erste Erfahrungen mit der Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii* in Brandenburg / M. Lehmann, A. Stübner // *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. 54. Deutsche Pflanzenschutztagung in Hamburg 20–23, September 2004, Berlin, 2004. – Heft 396. – S. 588.
405. Lehmann, M. Lindenminiermotte – ein neuer Schädling entdeckt Europa. Intensive Parasitierung verhindert starke Schadensentwicklungen / M. Lehmann // *LWF aktuell*. – 2009. – Vol. 73. – S. 20–21.
406. Lepiforum: Bestimmung von Schmetterlingen (Lepidoptera) und ihren Präimaginalstadien [Электронный ресурс]. – 2020. – Режим доступа: <http://www.lepiforum.de/>.

407. Lesieur, V. The rapid spread of *Leptoglossus occidentalis* in Europe: a bridgehead invasion / V. Lesieur, E. Lombaert, T. Guillemaud, B. Courtial, W. Strong, A. Roques, M.-A. Auger-Rozenberg // *Journal of Pest Science*. – 2018. – Vol. 92. – no. 1. – P. 1–12.
408. Li, Q. Biological traits and the complex of parasitoids of the elm pest *Orchestes steppensis* (Coleoptera: Curculionidae) in Xinjiang, China / Q. Li, S.V. Triapitsyn, C. Wang, W. Zhong, H.Y. Hu // *Bulletin of Entomological Research*. – 2017. – Vol. 5. – P. 1–10.
409. Liebhold, A.M. Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US / A.M. Liebhold, E.G. Brockerhoff, L.J. Garrett, J.L. Parke, K.O. Britton // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2012. – Vol. 10. – no. 3. – P. 135–143.
410. Liebhold, A.M. Plant diversity drives global patterns of insect invasions / A.M. Liebhold, T. Yamanaka, A. Roques, S. Augustin, S.L. Chown, E.G. Brockerhoff, P. Pyšek // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – no. 12095. – P. 1–5.
411. Lin, Y.-P. Species richness and host-plant diversity are positively correlated in Coccidae / Y.-P. Lin, P.J. Gullan, L.G. Cook // *Entomologia Hellenica*. – 2010. – Vol. 19. – P. 90–98.
412. Liu, H. Does enemy release matter for invasive plants? Evidence from a comparison of insect herbivore damage among invasive, non-invasive and native congeners / H. Liu, P. Stiling, R.W. Pemberton // *Biological Invasions*. – 2007. – Vol. 9. – P. 773–781.
413. Liu, T. *Phyllocnistis podocarpa* sp. nov. (Lepidoptera, Gracillariidae), a Buddhist pine leaf miner from Japan: Taxonomy, DNA barcodes, damage and parasitoids / T. Liu, J. Sun, B. Cai, Y. Wu // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4422. – no. 4. – P. 558–568.
414. Liu, W.-H. Influences of leaf-mining insects on their host plants: a review / W.-H. Liu, X.-H. Dai, J.-S. Xu // *Collectanea Botanica*. – 2015. – Vol. 34. – no. e005. – P. 1–14.
415. Lockwood, J.L. *Invasion Ecology* / J.L. Lockwood, M.F. Hoopes, M.P. Marchetti. – Wiley-Blackwell Publisher. – 2nd Edition. – 2013. – 466 p.

416. Lombardero, M.J. Tree insects and pathogens display opposite tendencies to attack native vs. non-native pines / M.J. Lombardero, M. Alonso- Rodríguez, E.P. Roca-Posada // *Forest Ecology and Management*. – 2012. – Vol. 281. – P. 121–129.
417. Lopez-Vaamonde, C. Molecular phylogenies of Fig wasps: partial co-cladogenesis between pollinators and parasites / C. Lopez-Vaamonde, J.Y. Rasplus, G.D. Weiblen, J.M. Cook // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2001. – Vol. 21. – P. 55–71.
418. Lopez-Vaamonde, C. Evolutionary dynamics of host plant use in a genus of leaf-mining moths / C. Lopez-Vaamonde, H.C.J. Godfray, J.M. Cook // *Evolution*. – 2003. – Vol. 57. – P. 1804–1821.
419. Lopez-Vaamonde, C. Fossil-calibrated molecular phylogenies reveal that leaf-mining moths radiated several million years after their host plants / C. Lopez-Vaamonde, N. Wikström, C. Labandeira, H.C.J. Godfray, S.J. Goodman, J.M. Cook // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2006. – Vol. 19. – P. 1314–1326.
420. Lopez-Vaamonde, C. Lepidoptera. Chapter 11 / C. Lopez-Vaamonde, D. Agassiz, S. Augustin et al.; eds. A. Roques, M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, D.B. Roy // *Alien terrestrial arthropods of Europe*. – BioRisk, 2010. – Vol. 4(I). – P. 603–668.
421. Lopez-Vaamonde, C. DNA barcodes reveal deeply neglected diversity and numerous invasions of micromoths in Madagascar / C. Lopez-Vaamonde, L. Sire, B. Rasmussen, R. Rougerie, C. Wieser, A.A. Allaoui, J. Mine, J.R. de Waard, T. Decaëns, D.C. Lees // *Genome*. – 2018. – Vol. 62. – no. 3. – P. 108–121.
422. Madden, M.J.L. Using DNA barcoding to improve invasive pest identification at U.S. ports-of-entry / M.J.L. Madden, R.G. Young, J.W. Brown, S.E. Miller, A.J. Frewin, R.H. Hanner // *PLOS ONE*. – 2019. – Vol. 14. – no. 9. – e0222291. – P. 1–15.
423. Madsen, H. Introduction to General and Generalized Linear Models / H. Madsen, P. Thyregod. – Chapman & Hall/CRC, 2011. – 316 p.
424. Magurran, A.E. Measuring biological diversity / A.E. Magurran. – Blackwell Publishing, Oxford, 2004. – 215 p.
425. Maier, C.T. Exotic Lepidopteran leafminers in North American apple orchards: rise to prominence, management, and future threats / C.T. Maier // *Biological Invasions*. – 2001. – Vol. 3. – P. 283–293.

426. Mandrioli, M. Factors affecting DNA preservation from museum-collected lepidopteran specimens / M. Mandrioli, F. Borsatti, L. Mola // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2006. – Vol. 120. – P. 239–244.
427. Mann, H.B. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other / H.B. Mann, D.R. Whitney // *Annals of Mathematical Statistics*. – 1947. – Vol. 18. – no. 1. – P. 50–60.
428. Marchesini, E., Parassitoidi indigeni della minatrice americana della vite / E. Marchesini, G. Posenato, G.P. Sancassani // *L'informatore Agrario*. – 2000. – Vol. 10. – P. 93–96.
429. Matošević, D. Prvi nalaz vrste *Phyllonorycter issikii* I rasprostranjenost invazivnih vrsta lisnih minera iz porodice Gracillariidae u Hrvatskoj / D. Matošević // *Šumarski institut, Jastrebarsko*. – 2007. – Vol. 42. – Vol. 2. – P. 127–142.
430. Matsiakh, I. Damage to foliage of coniferous woody plants. Chapter 11 / I. Matsiakh, D.N. Avtzis, K. Adamson, S. Augustin, R.C. Beram, T. Cech, R. Drenkhan, N. Kirichenko et al.; eds. A. Roques, M. Cleary, I. Matsiakh, R. Eschen // *Field Guide for the Identification of Damage on Woody Sentinel Plants*. – UK: CAB International, 2017. – P. 167–188.
431. Mattson, W.J. Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects / W.J. Mattson, R.K. Lawrence, R.A. Haack, D.A. Herms, P.-J. Charles; eds. W.J. Mattson, J. Levieux, C. Bernard-Dagan // *Mechanisms of woody plant defenses against insects*. – Springer-Verlag, New York, 1988. – P. 3–38.
432. Mayer, F. Comparative multilocus phylogeography of two Palaearctic spruce bark beetles: influence of contrasting ecological strategies on genetic variation / F. Mayer, F.B. Piel, A. Cassel-Lundhagen, N. Kirichenko, L. Grumiau, B. Økland, C. Bertheau, J.-C. Grégoire, P. Mardulyn // *Molecular ecology*. – 2015. – Vol. 24. – no. 6. – P. 1292–1310.
433. McMaugh, T. Guidelines for surveillance for plant pests in Asia and the Pacific / T. McMaugh. – ACIAR Monograph. – no. 119. – 2005. – 192 p.
434. Mech, A. Evolutionary history predicts high-impact invasions by herbivorous insects / A. Mech, T. Kathryn, M. Travis, D. Herms, C. Allen, M. Ayres, K. Gandhi, J. Gurevitch, N. Havill, R. Hufbauer, A. Liebhold, K. Raffa, A. Schulz, D. Uden, P. Tobin // *Ecology and Evolution*. – 2019. – Vol. 9. – P. 1–15.

435. Meier, M. The use of mean instead of smallest interspecific distances exaggerates the size of the «Barcoding Gap» and leads to misidentification / M. Meier, G. Zhang, F. Ali // *Systematic Biology*. – 2008. – Vol. 57. – no. 5. – P. 809–813.
436. Meijer, K. Phytophagous insects on native and non-native host plants: combining the community approach and the biogeographical approach / K. Meijer, H. Zemel, S. Chiba, C. Smit, L.W. Beukeboom, M. Schilthuizen // *PLOS ONE*. – 2015. – Vol. 10. – no. 5. – e0125607. – P. 1–12.
437. Meineke, E.K. Urban warming drives insect pest abundance on street trees / E.K. Meineke, R.R. Dunn, J.O. Sexton, S.D. Frank // *PLOS ONE*. – 2013. – Vol. 8. – no. 3. – e59687. – P. 1–7.
438. Meineke, E.K. Herbarium specimens reveal increasing herbivory over the past century / E.K. Meineke, A.T. Classen, N.J. Sanders, T.D. Davies // *Journal of Ecology*. – 2018. – Vol. 107. – P. 105–117.
439. Miles, L.S. Urbanization shapes the ecology and evolution of plant-arthropod herbivore interactions / L.S. Miles, S.T. Breitbart, H.H. Wagner, M.T.J. Johnson // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2019. – Vol. 7. – P. 1–13.
440. Mitter, C. Phylogenetic studies of insect-plant interactions insights into the genesis of diversity / C. Mitter, B. Farrell, D. Futuyma // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1991. – Vol. 6. – no. 9. – P. 290–293.
441. Miyata, M. *Wolbachia*-induced meiotic drive and feminization is associated with an independent occurrence of selective mitochondrial sweep in a butterfly / M. Miyata, T. Konagaya, K. Yukuhiro, M. Nomura, D. Kageyama // *Biology Letters*. – 2017. – Vol. 13. – no. 5. – e20170153. – P. 1–5.
442. Mlynarek, J.J. Testing the enemy release hypothesis in a native insect species with an expanding range / J.J. Mlynarek // *PeerJ*. – 2015. – Vol. 3. – e1415. – P. 1–12.
443. Morales-Rodríguez, C. Forewarned is forearmed: harmonized approaches for early detection of potentially invasive pests and pathogens in sentinel plantings / C. Morales-Rodríguez, S. Anslan, M.-A. Auger-Rozenberg, S. Augustin, Yu. Baranchikov, A. Bellahirech, D. Burokienė, D. Čepukoit, E. Çota, K. Davydenko, T. Doğmuş Lehtijärvi, R. Drenkhan, T. Drenkhan, R. Eschen, I. Franić, M. Glavendekić, M. de Groot, M. Kacprzyk, M. Kenis, N. Kirichenko, I. Matsiakh, D. Musolin, J. Nowakowska, R. O’Hanlon, S. Prospero, A. Roques, A. Santini, V. Talgø, L. Tedersoo, A. Uimari, A. Vannini, J. Witzell, S. Woodward, S. Zambounis, M. Cleary // *NeoBiota*. – 2019. – Vol. 47. – P. 95–123.

444. Moreira, X. Impacts of urbanization on insect herbivory and plant defences in oak trees / X. Moreira, L. Abdala-Roberts, J.C.B. Mier y Teran, F. Covelo, R. de la Mata, M. Francisco, B. Hardwick, R.M. Pires, T. Roslin, D.S. Schigel, J.P.J.D. ten Hoopen, B.G.H. Timmermans, L.J.A. van Dijk, B. Castagnyrol, A.J.M. Tack // *Oikos*. – 2019. – Vol. 128. – P. 113–123.
445. Moricca, S. Biotic factors affecting ecosystem services in urban and peri-urban forests in Italy. The role of introduced and impending pathogens and pests / S. Moricca, M. Bracalini., F. Croci, S. Corsinovi, R. Tiberi, A. Ragazzi, T. Panzavolta // *Forests*. – 2018. – Vol. 65. – no. 9. – P. 1–25.
446. Morris, M.G. A review of the British species of Rhynchaeninae (Col., Curculionidae) / M.G. Morris // *Entomologist's Monthly Magazine*. – 1993. – Vol. 129. – P. 177–197.
447. Morrison, W.E. Herbivore preference for native vs. exotic plants: generalist herbivores from multiple continents prefer exotic plants that are evolutionarily naïve / W.E. Morrison, M.E. Hay // *PLOS ONE*. – 2011. – Vol. 6. – no. 3. – e17227. – P. 1–7.
448. Murdoch, R.F.M. The biology of the lilac leaf miner, *Gracillaria syringella* Fabr. (Lepidoptera: Gracillariidae) / R.F.M. Murdoch // *Quaestiones Entomologicae*. – 1967. – Vol. 3. – no. 4. – P. 247–282.
449. Mutanen, M. Wide-ranging barcoding aids discovery of one-third increase of species richness in presumably well-investigated moths / M. Mutanen, L. Kaila, J. Tabell // *Scientific Reports*. – 2013. – Vol. 3. – no. 2901. – P. 1–7.
450. NCBI – National Center for Biotechnology Information [Электронный ресурс]. – USA. – 2019. – Режим доступа: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>.
451. Nei, M. The bottleneck effect and genetic variability of populations / M. Nei, T. Maruyama, R. Chakraborty // *Evolution*. – 1975. – Vol. 29. – P. 1–10.
452. Nentwig, W. Introduction. Chapter 1 / W. Nentwig, M. Josefsson; eds. A. Roques, M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, D.B. Roy // *Alien terrestrial arthropods of Europe*. – BioRisk, 2010. – Vol. 4(I). – P. 5–9.
453. Noreika, R. Two new species of *Phyllonorycter* Hübner, 1822 from the Far East area (Lepidoptera: Gracillariidae) / R. Noreika // *Phegea*. – 1994. – Vol. 22. – no. 3. – P. 105–113.
454. Noreika, R. *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracilariidae) in Lithuania / R. Noreika // *Acta Zoologica Lituanica, Entomologia*. – 1998. – Vol. 8. – no. 3. – P. 34–37.

455. Noreika, R. Phytophagous insects – pests of industrial plantations of willows *Salix* L. (Salicaceae) in Lithuania / R. Noreika, D. Smaliukas // *Ekologija*. – 2005. – Vol. 2. – P. 11–14.
456. Ohshima, I. Techniques for continuous rearing and assessing host preference of a multivoltine leaf-mining moth, *Acrocercops transecta* (Lepidoptera: Gracillariidae) / I. Ohshima // *Entomological Science*. – 2005. – Vol. 8. – P. 227–228.
457. Ohshima, I. Natural history of leaf miners, and the methods for collecting, rearing and preparing specimens of them / I. Ohshima; eds.: A. Kawakita, Y. Okuyama // *Biology of species interactions*. – Tokyo, Japan: Bun-ichi Sogo Shuppan Co., 2012. – P. 331–356 (in Japanese).
458. Økland, B. Spatiotemporal dynamics of introduced bark beetles / B. Økland, O. Skarpaas, K. Kausrud, N.C. Stenseth, N. Erbilgin; eds. H. Evans, T. Oszako // *Alien invasive species and international trade*. – Warsaw: Forest Research Institute, 2007. – P. 89–93.
459. Oszmiański, J. The content of phenolic compounds in leaf tissues of white (*Aesculus hippocastanum* L.) and red horse chestnut (*Aesculus carea* H.) colonized by the horse chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić) / J. Oszmiański, S. Kalisz, W. Aneta // *Molecules*. – 2015. – Vol. 19. – no. 9. – P. 14625–1436.
460. Paiva, P.E.B. Natural parasitism of the citrus leaf miner (Lepidoptera: Gracillariidae) over eight years in seven citrus regions of São Paulo, Brazil / P.E.B. Paiva, P.T. Yamamoto // *Florida Entomologist*. – 2015. – Vol. 98. – no. 2. – P. 660–664.
461. Pearse, I.S. Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks / I.S. Pearse, A.L. Hipp // *PNAS*. – 2009. – Vol. 106. – P. 18097–18102.
462. Pendleton T., Pendleton D. *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) [Электронный ресурс] / T. Pendleton, D. Pendleton // *Raising the profile of Nottinghamshire's invertebrate fauna*. – 2020. – Режим доступа: <http://www.eakringbirds.com/eakringbirds3/mothimagesphyllonoryctermessaniella.htm>.
463. Percival, G.C. Studies of the interaction between horse chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* and bacterial bleeding canker *Pseudomonas syringae*

- pv. *aesculi* / G.C. Percival, J.M. Banks // Urban Forestry & Urban Greening. – 2014. – Vol. 13. – P. 403–409.
464. Péré, C. The invasive alien leaf miner, *Cameraria ohridella* and the native tree, *Acer pseudoplatanus*: a fatal attraction? / C. Péré, S. Augustin, T.C.J. Turlings, M. Kenis // Agricultural and Forest Entomology. – 2010. – Vol. 12. – no. 2. – P. 151–159.
465. Perny, B. Lindenminiermotte *Phyllonorycter issikii*: Vorkommen in Österreich nach mehreren Verdachtsfällen nun bestätigt / B. Perny // Fortschritt Aktuell. – 2007. – Vol. 38. – S. 9–11.
466. Pervaiz, T. High throughput sequencing advances and future challenges / T. Pervaiz, A. Lotfi, M. Salman Haider, J. Haifang, J. Fang // Journal of Plant Biochemistry & Physiology. – 2017. – Vol. 5. – no. 2. – P. 1–8.
467. Pigott, C.D. Lime-trees and Basswoods. A biological monograph of the genus *Tilia* / C.D. Pigott. – New York: Cambridge University Press, 2012. – 395 p.
468. Pimentel, D. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions / D. Pimentel, S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino, T. Tsomondo // Agriculture, Ecosystems & Environment. – 2001. – Vol. 84. – no. 1. – P. 1–20.
469. Pimentel, D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States / D. Pimentel, R. Zuniga, D. Morrison // Ecological Economy. – 2005. – Vol. 52. – P. 273–88.
470. Pitkin, B. The leaf and stem mines of British flies and other insects [Электронный ресурс] / B. Pitkin, W. Ellis, C. Plant, R. Edmunds. – 2019. – Режим доступа: <http://www.ukflymines.co.uk/>.
471. Powell, J.A. Evolution of larval feeding habitats in Lepidoptera / J.A. Powell, C. Mitter, B.D. Farrell; ed. N.P.Kristensen // Handbok of zoology. Lepidoptera. – Vol. 1. Systematics and evolution. – Berlin: de Gruyter Publ., 1997. – P. 403–422.
472. Proctor, J.T.A. Analysis of the effects of the spotted tentiform leaf miner (*Phyllonorycter blancardella*) on the photosynthetic characteristics of apple leaves / J.T.A. Proctor, J.M. Bodnar, W.J. Blackburn, R.L. Watson // Canadian Journal of Botany. – 1982. – Vol. 60. – P. 2734–2740.
473. Prosser, S. DNA barcodes from century-old type specimens using next generation sequencing / S. Prosser, J. Dewaard, S. Miller, P. Hebert // Molecular Ecology Resources. – 2016. – Vol. 16. – no. 2. – P. 487–497.

474. Puillandre, N. Genetic bottleneck in invasive species: the potato tuber moth adds to the list / N. Puillandre, S. Dupas, O. Dangles, J.-L. Zeddam, C. Capdevielle-Dulac, K. Barbin, M. Torres-Leguizamon, J.-F. Silvain // *Biological Invasions*. – 2007. – Vol. 10. – P. 319–333.
475. Pyšek, P. Glossary of the main technical terms used in the handbook. Chapter 14 / P. Pyšek, P.E. Hulme, W. Nentwig; eds. P.R. Hulme, D.B. Roy, N. Cunha, T.-B. Larsson // *DAISIE: Handbook of alien species in Europe* – Dordrecht: Springer, 2009. – P. 375–379.
476. Pyšek, P. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? / P. Pyšek, D.M. Richardson; ed. W. Nentwig // *Biological Invasion*. – Berlin: Springer-Verlag, 2007. – P. 97–125.
477. Qian, H. Phytogeography of Northeast Asia / H. Qian, P. Krestov, P.Y. Fu, Q.L. Wang, J.S. Song, C. Chourmouzis; eds. J. Kolbek, M. Šrůtek, E.O. Box // *Forest Vegetation of Northeast Asia. Geobotany*. – Vol. 28. – Springer, Dordrecht, 2003. – P. 51–91.
478. Quail, M.A. A tale of three next generation sequencing platforms: comparison of Ion Torrent, Pacific Biosciences and Illumina MiSeq sequencers / M.A. Quail, M. Smith, P. Coupland, T.D. Otto, S.R. Harris, T.R. Connor, A. Bertoni, H.P. Swerdlow, Y. Gu // *BMC Genomics*. – 2012. – Vol. 13. – no. 341. – P. 1–13.
479. Raimondo, F. Impact of the leaf miner *Cameraria ohridella* on photosynthesis, water relations and hydraulics of *Aesculus hippocastanum* leaves / F. Raimondo, L.A. Ghirardelli, A. Nardini, S. Salleo // *Trees*. – 2003. – Vol. 17. – P. 376–382.
480. Ratnasingham, S. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>) / S. Ratnasingham, P.D.N. Hebert // *Molecular Ecology Notes*. – 2007. – Vol. 7. – P. 355–364.
481. Ratnasingham, S. A DNA-based registry for all animal species: The Barcode Index Number (BIN) System / S. Ratnasingham, P.D.N. Hebert // *PLOS ONE*. – 2013. – Vol. 8. – no. 7. – e66213. – P. 1–16.
482. Raupp, M.J. Ecology of herbivorous arthropods in urban landscapes / M.J. Raupp, P. Shrewsbury, D. Herms // *Annual Review of Entomology*. – 2010. – Vol. 55. – P. 19–38.
483. Regier, J.C. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the insect order Lepidoptera (moths and butterflies) / J.C. Regier, C. Mitter, A. Zwick, A.L. Bazinet, M.P. Cummings, A.Y. Kawahara, J.-C. Sohn, D.J. Zwick, S. Cho,

- D.R. Davis, J. Baixeras, J. Brown, C. Parr, S. Weller, D.C. Lees, K.T. Mitter // PLOS ONE. – 2013. – Vol. 8. – no. 3. – e58568. – P. 1–23.
484. Reinhardt, R. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) jetzt auch in Sachsen-Anhalt – mit einem Überblick über den gegenwärtigen Stand der Arealerweiterung in Deutschland (Lepidoptera: Gracillariidae) / R. Reinhardt, E. Rennwald // Entomologische Nachrichten und Berichte. – 2007. – Vol. 51. – no. 3–4. – S. 233.
485. Reissig, W.H. Effects of gracillariid leafminers on apple tree growth and production / W.H. Reissig, R.W. Weires, C.G. Forshey // Environmental Entomology. – 1982. – Vol. 11. – P. 958–963.
486. Robinson, G.S. The preparation of slides of Lepidoptera genitalia with special reference to the Microlepidoptera / G.S. Robinson // Entomologist's Gazette. – 1976. – Vol. 27. – P. 127–132.
487. Ronaghi, M. Real-time DNA sequencing using detection of pyrophosphate release / M. Ronaghi, S. Karamohamed, B. Pettersson, M. Uhlen, P. Nyren // Analytical Biochemistry. – 1996. – Vol. 242. – no. 1. – P. 84–89.
488. Roques, A. A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe / A. Roques, M.-A. Auger-Rozenberg, S. Boivin // Canadian Journal of Forest Research. – 2006. – Vol. 36. – P. 299–313.
489. Roques, A. Taxonomy, time and geographic patterns. Chapter 2 / A. Roques; eds. A. Roques, M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J-Y. Rasplus, D.B. Roy // Alien terrestrial arthropods of Europe. – BioRisk, 2010. – Vol. 4(I). – P. 11–26.
490. Roques, A. Planting sentinel European trees in eastern Asia as a novel method to identify potential insect pest invaders / A. Roques, J.T. Fan, B. Courtial, Y.Z. Zhang, A. Yart, M.-A. Auger-Rozenberg, O. Denux, M. Kenis, R. Baker, J.-H. Sun // PLOS ONE. – 2015. – Vol. 10. – no. 5. – e0120864. – P. 1–19.
491. Rozas, J. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods / J. Rozas, J.C. Sánchez-DelBarrio, X. Messeguer, R. Rozas // Bioinformatics. – 2003. – Vol. 19. – P. 2496–2497.
492. RU-CENTER – Региональный Сетевой Информационный Центр [Электронный ресурс]. – 2019. – Режим доступа: <https://www.nic.ru>.
493. Salleo, S. Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing

- in northeastern Italy / S. Salleo, A. Nardini, F. Raimondo, M.A. Lo Gullo, F. Pace, P. Giacomich // *Trees*. – 2003. – Vol. 17. – P. 367–375.
494. Schaffer, B. Citrus leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) in lime: Assessment of leaf damage and effects on photosynthesis / B. Schaffer, J.E. Pena, A.M. Colls, A. Hunsberger // *Crop Protection*. – 1997. – Vol. 16. – P. 337–343.
495. Schreurs, A. De lindevouwmijnmot, *Phyllonorycter issikii*, ook in Nederland [Электронный ресурс] / A. Schreurs, T. Muus. – 2009. – Режим доступа: www.microlepidoptera.nl.
496. Scientific database of China plant species [Электронный ресурс] – 2015. – Режим доступа: <http://www.plants.csdb.cn> (in Chinese).
497. Seebens, H. The global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools / H. Seebens, T.M. Blackburn, E.E. Dyer et al. // *PNAS*. – 2018. – Vol. 115. – no. 10. – P. 1–10.
498. Šefrová, H. *Phyllonorycter platani* (Staudinger) – a review of its dispersal history in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) / H. Šefrová // *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. – 2001. – Vol. 49. – P. 71–75.
499. Šefrová, H. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) / H. Šefrová // *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. – 2002. – Vol. 50. – P. 99–104.
500. Šefrová, H. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) / H. Šefrová // *Ekológia (Bratislava)*. – 2003. – Vol. 22. – P. 132–142.
501. Šefrová, H. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic / H. Šefrová, Z. Laštůvka // *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. – 2005. – Vol. 53. – no. 18. – P. 151–170.
502. Shortt, K.B. A review of the biology of the weedy Siberian peashrub, *Caragana arborescens*, with an emphasis on its potential effects in North America / K.B. Shortt, S.M. Vamosi // *Botanical Studies*. – 2012. – Vol. 53. – P. 1–8.
503. Sinclair, R.J. Leaf miners: the hidden herbivores / R.J. Sinclair, L. Hughes // *Austral Ecology*. – 2010. – Vol. 35. – no. 3. – P. 300–313.
504. Singh, Y.T. Genetic variation within native populations of endemic silkmoth *Antheraea assamensis* (Helfer) from Northeast India indicates need for in situ conservation / Y.T. Singh, S. Mazumdar-Leighton, M. Saikia, P. Pant, S. Kashung, K. Neog, R. Chakravorty, S. Nair, J. Nagaraju, C.R. Babu // *PLOS ONE*. – 2012. – Vol. 7. – no. 11. – e49972. – P. 1–13.

505. Staats, M. Genomic treasure troves: complete genome sequencing of herbarium and insect museum specimens / M. Staats, R.H. Erkens, B. van de Vossenberg, J.J. Wieringa, K. Kraaijeveld, B. Stielow, J. Geml, J.E. Richardson, F.T. Bakker // PLOS ONE. – 2013. – Vol. 8. – no. 7. – e69189. – P. 1–11.
506. Stork, N. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? / N. Stork // Annual Review of Entomology. – 2018. – Vol. 63. – P. 31–45.
507. Strutzenberger, P. DNA barcode sequencing from old type specimens as a tool in taxonomy: a case study in the diverse genus *Eois* (Lepidoptera: Geometridae) / P. Strutzenberger, G. Brehm, K. Fiedler // PLOS ONE. – 2012. – Vol. 7. – no. 11. – e49710. – P. 1–7.
508. Sugiura, S. Associations of leaf miners and leaf galls with island plants of different residency histories / S. Sugiura // Journal of Biogeography. – 2010. – Vol. 37. – P. 237–244.
509. Sutrisno, H. The impact of storage times of museum insect specimens on PCR success: case study on moth collections in Indonesia / H. Sutrisno // HAYATI Journal of Biosciences. – 2012. – Vol. 19. – no. 2. – P. 99–104.
510. Sweeney, J. First records of *Orchestes fagi* (L.) (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae) in North America, with a checklist of the North American Ramphini / J. Sweeney, R.S. Anderson, R.P. Webster, R. Nevill // The Coleopterists Bulletin. – 2012. – Vol. 66. – P. 297–304.
511. Sweeney, J. Impact of the invasive beech leaf-mining weevil, *Orchestes fagi*, on American beech in Nova Scotia, Canada / J. Sweeney, C. Hughes, H. Zhang, N. Kirk Hillier, A. Morrison, R. Johns // Frontiers in Forests and Global Change. – 2020. – Vol. 3. – P. 1–11.
512. Szócs, L. Parasitoids of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) recorded throughout the area it recently colonized / L. Szócs, M. George, C. Thuróczy, G. Csoka // European Journal of Entomology. – 2015. – Vol. 112. – P. 591–598.
513. Taxonomy browser: Gracillariidae [Электронный ресурс]. BOLD SYSTEM. – 2019. – Режим доступа: http://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxon=Gracillariidae&searchTax=Search+Taxonomy.
514. Theoharides, K.A. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion / K.A. Theoharides, J.S. Dukes // New Phytologist. – 2007. – Vol. 176. – P. 256–273.

515. Thomsen, P.F. Non-destructive sampling of ancient insect DNA / P.F. Thomsen, S. Elias, M.T. Gilbert, J. Haile, K. Munch, S. Kuzmina, D.G. Froese, A. Sher, R.N. Holdaway, E. Willerslev // PLOS ONE. – 2009. – Vol. 4. – no. 4. – e5048. – P. 1–6.
516. Tiple, A.D. Butterfly larval host plant use in a tropical urban context: life history associations, herbivory, and landscape factors / A.D. Tiple, A.M. Khurad, R.L. Dennis // Journal of Insect Science. – 2011. – Vol. 11. – no. 65. – P. 1–21.
517. Tomoshevich, M. Foliar fungal pathogens of European woody plants in Siberia: an early warning of potential threats? / M. Tomoshevich, N. Kirichenko, K. Holmes, M. Kenis // Forest Pathology. – 2013. – Vol. 43. – no. 5. – P. 345–359.
518. Tóth, V. Phylogeographic pattern of the plane leaf miner, *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera: Gracillariidae) in Europe / V. Tóth, F. Lakatos // BMC Evolutionary Biology. – 2018. – Vol. 18. – no. 135. – P. 1–12.
519. Ujiye, T. Biological studies on *Holocothorax testaceipes* (Hymenoptera, Encyrtidae) a predominant parasitoid of the apple leaf-miner, *Phyllonorycter ringoniella* (Lepidoptera, Gracillariidae) in Japan / T. Ujiye // Bulletin of the Fruit Tree Research Station. – 1978. – Vol. 14. – P. 69–95.
520. Valade, R. Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) / R. Valade, M. Kenis, A. Hernandez-Lopez, S. Augustin, N. Mena, E. Magnoux, R. Rougerie, F. Lakatos, A. Roques, C. Lopez-Vaamonde // Molecular Ecology. – 2009. – Vol. 18. – P. 3458–3470.
521. Valéry, L. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself / L. Valéry, H. Fritz, J.-C. Lefeuvre // Biological Invasions. – 2008. – Vol. 10. – 1345–1351
522. van Hengstum, T. Impact of plant invasions on local arthropod communities: a meta-analysis / T. van Hengstum, D.A.P. Hooftman, J.G.B. Oostermeijer, P.H. van Tienderen // Journal of Ecology. – 2014. – Vol. 102. – P. 4–11.
523. van Nieukerken, E. *Antispila oinophylla* new species (Lepidoptera, Heliozelidae), a new North American grapevine leafminer invading Italian vineyards: taxonomy, DNA barcodes and life cycle / E. van Nieukerken, D. Wagner, M. Baldessari, L. Mazzon, G. Angeli, V. Girolami, C. Duso, C. Doorenweerd // ZooKeys. – 2012. – Vol. 170. – P. 29–77.

524. Vettraiño, A. Sentinel trees as a tool to forecast invasions of alien plant pathogens / A. Vettraiño, A. Roques, A. Yart, J.-T. Fan, J.-H. Sun, A. Vannini // PLOS ONE. – 2015. – Vol. 10. – no. 3. – e0120571. – P. 1–15.
525. Vettraiño, A.M. The sentinel tree nursery as an early warning system for pathway risk assessment: fungal pathogens associated with Chinese woody plants commonly shipped to Europe / A.M. Vettraiño, H.-M. Li, R. Eschen, C. Morales-Rodriguez, A. Vannini // PLOS ONE. – 2017. – Vol. 12. – no. 11. – e0188800. – P. 1–16.
526. Vilà, M. Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum* / M. Vilà, J.L. Maron, L. Marco // Oecologia. – 2005. – Vol. 142. – P. 474–479.
527. Von Lucotte, G. Introduction to molecular cloning techniques / G. Von Lucotte, F. Baneyx. – Wiley-Blackwell, 1993. – 298 p.
528. Wagner, D. Impact of epidermal leaf mining by the aspen leaf miner (*Phyllocnistis populiella*) on the growth, physiology, and leaf longevity of quaking aspen / D. Wagner, L. DeFoliart, P. Doak, J. Schneiderheinze // Oecologia. – 2008. – Vol. 157. – no. 2. – P. 259–267.
529. Wagner, D. Oviposition, larval survival and leaf damage by the willow leaf blotch miner, *Micrurapteryx salicifoliella*, in relation to leaf trichomes across 10 *Salix* species / D. Wagner, P. Doak // Ecological Entomology. – 2017. – Vol. 45. – no. 2. – P. 629–635.
530. Wang, Y. Integrative insect taxonomy based on morphology, mitochondrial DNA, and hyperspectral reflectance profiling / Y. Wang, C. Nansen, Y. Zhang // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2016. – Vol. 17. – no. 2. – P. 378–394.
531. Wikimedia Commons. Category: Palearctic [Электронный ресурс]. – 2020. – Режим доступа: <https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Palearctic>.
532. Wilcoxon, F. Individual comparisons by ranking methods / F. Wilcoxon // Biometrics Bulletin. – 1945. – Vol. 1. – no. 6. – P. 80–83.
533. Wolfe, L.M. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis / L.M. Wolfe // The American Naturalist. – 2002. – Vol. 160. – no. 6. – P. 705–711.
534. Yokoyama, J. Insect-plant coevolution and cospeciation / J. Yokoyama; eds. R. Arai, M. Kato, Y. Doi // Biodiversity and Evolution. – Tokyo, 1995. – P. 115–130.
535. Zvereva, L. Effects of herbivory on leaf life span in woody plants: a meta-analysis / L. Zvereva, M. Kozlov // Journal of Ecology. – 2014. – Vol. 102. – P. 873–881.

ПРИЛОЖЕНИЯ¹⁶

¹⁶В видовых списках (Приложения 1–3) указанные при видовых названиях авторы и год как ссылки на литературные источники в работе не рассматриваются.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Комплексная диагностика молей–пестрянок Gracillariidae, собранных на территории Сибири и российского Дальнего Востока в 2005–2019 гг*. (составлено по: Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а)

№	Подсемейства, виды	Регион сборов ¹	Метод видовой диагностики ²		
			ДНК-баркодинг	Морфологический	Экологический
Виды, определенные с помощью ДНК-баркодинга, морфологического и экологического метода или с помощью сочетания методов					
Подсем. ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima, 2016					
1	<i>Sauterina hofmanniella</i> (Schleich, 1867)	Сиб.	+		+
Подсем. GRACILLARIINAE Stainton, 1854					
2	<i>Caloptilia acericola</i> Kumata, 1966	РДВ	+		+
3	<i>C. alni</i> Kumata, 1966	РДВ	+		+
4	<i>C. alnivorella</i> (Chambers, 1875)	Сиб.	+		+
5	<i>C. betulicola</i> (Hering, 1928)	Сиб., РДВ	+	+	+
6	<i>C. elongella</i> (Linnaeus, 1761)	Сиб.		+	
7	<i>C. gloriosa</i> Kumata, 1966	Сиб., РДВ	+	+	+
8	<i>C. heringi</i> Kumata, 1966	РДВ	+		+
9	<i>C. populetorum</i> (Zeller, 1839)	Сиб.		+	+
10	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius, 1781)	Сиб., РДВ	+		+
11	<i>C. suberinella</i> (Tengström, 1848)	Сиб.	+		
12	<i>Gracillaria syringella</i> (Fabricius, 1794)	Сиб.	+		+
13	<i>Calybites phasianipennella</i> (Hübner, [1813])	Сиб.		+	
14	<i>Euspilapteryx auroguttella</i> Stephens, 1835	Сиб.		+	
Подсем. LITHOCOLLETINAE Stainton, 1854					
15	<i>Phyllonorycter agilella</i> (Zeller, 1846)	Сиб.	+		+
16	<i>Ph. apparella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	Сиб.	+	+	+
17	<i>Ph. blancardella</i> (Fabricius, 1781)	Сиб.		+	+
18	<i>Ph. caraganella</i> (Ermolaev, 1986)	РДВ	+	+	+
19	<i>Ph. cavella</i> (Zeller, 1846)	Сиб., РДВ	+	+	+
20	<i>Ph. cerasicolella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	Сиб.		+	
21	<i>Ph. comparella</i> (Duponchel, 1843)	Сиб.	+	+	+
22	<i>Ph. connexella</i> (Zeller, 1846)	Сиб.	+		+
23	<i>Ph. corylifoliella</i> (Hübner, 1796)	Сиб.	+		+
24	<i>Ph. cretata</i> (Kumata, 1957)	РДВ	+	+	+
25	<i>Ph. dubitella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	Сиб.	+	+	+
26	<i>Ph. emberizaepenella</i> (Bouche, 1834)	Сиб.	+	+	+
27	<i>Ph. ermani</i> (Kumata, 1963)	Сиб., РДВ	+		+
28	<i>Ph. insignitella</i> (Zeller, 1846)	Сиб.		+	

№	Подсемейства, виды	Регион сборов ¹	Метод видовой диагностики ²		
			ДНК-баркод-динг	Морфологический	Экологический
29	<i>Ph. issikii</i> (Kumata, 1963)	Сиб., РДВ	+	+	+
30	<i>Ph. ivani</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde, 2019	Сиб.	+	+	+
31	<i>Ph. japonica</i> (Kumata, 1963)	РДВ	+	+	+
32	<i>Ph. jozanae</i> (Kumata, 1967)	РДВ	+	+	+
33	<i>Ph. junoniella</i> (Zeller, 1846)	Сиб., РДВ	+	+	+
34	<i>Ph. kisoensis</i> Kumata & Park, 1978	РДВ		+	+
35	<i>Ph. klemannella</i> (Fabricius, 1781)	Сиб.		+	
36	<i>Ph. lantanella</i> (Schrank, 1802)	Сиб.	+		+
37	<i>Ph. medicaginella</i> (Gerasimov, 1930)	Сиб.	+	+	+
38	<i>Ph. nigristella</i> (Kumata, 1957)	РДВ	+	+	+
39	<i>Ph. nipponicella</i> (Kumata, 1963)	РДВ		+	+
40	<i>Ph. orientalis</i> (Kumata, 1963)	РДВ	+	+	+
41	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller, 1846)	Сиб., РДВ	+	+	+
42	<i>Ph. populifoliella</i> (Treitschke, 1833)	Сиб., РДВ	+	+	+
43	<i>Ph. pseudojezoniella</i> Noreika, 1994	РДВ		+	+
44	<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev, 1981)	Сиб.	+		+
45	<i>Ph. pyrifoliella</i> (Gerasimov, 1933)	Сиб.	+	+	+
46	<i>Ph. reduncata</i> (Ermolaev, 1986)	РДВ		+	+
47	<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura, 1931)	Сиб., РДВ		+	
48	<i>Ph. salicicolella</i> (Sircom, 1848)	Сиб.		+	
49	<i>Ph. salictella</i> (Zeller, 1846)	Сиб., РДВ	+		+
50	<i>Ph. schreberella</i> (Fabricius, 1781)	Сиб.	+		+
51	<i>Ph. similis</i> Kumata, 1982	Сиб., РДВ	+	+	+
52	<i>Ph. sorbi</i> (Frey, 1855)	Сиб.	+	+	+
53	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata, 1963)	Сиб., РДВ	+	+	+
54	<i>Ph. strigulatella</i> (Zeller, 1846)	РДВ		+	+
55	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hubner, 1817)	РДВ	+	+	+
56	<i>Ph. viciae</i> (Kumata, 1963)	Сиб.	+	+	+
57	<i>Chrysaster hagicola</i> Kumata, 1961	РДВ	+	+	+
58	<i>Cameraria nipponica</i> Kumata, 1963	РДВ	+	+	+

Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova, 2001

59	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering, 1957)	Сиб., РДВ	+	+	+
60	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)	Сиб., РДВ	+	+	+
61	<i>Parectopa ononidis</i> (Zeller, 1839)	Сиб.	+	+	+

Подсем. PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova, 2001

62	<i>Callisto denticulella</i> (Thunberg, 1794)	Сиб.	+		+
63	<i>C. insperatella</i> (Nickerl, 1864)	Сиб., РДВ	+		+
64	<i>Parornix anglicella</i> (Stainton, 1850)	Сиб.	+	+	+

№	Подсемейства, виды	Регион сборов ¹	Метод видовой диагностики ²		
			ДНК-баркоддинг	Морфологический	Экологический
65	<i>P. betulae</i> (Stainton, 1854)	Сиб.	+	+	+
66	<i>P. ermolaevi</i> Kuznetzov, 1979	РДВ	+		+
67	<i>P. pfaffenzelleri</i> Frey, 1856	Сиб.	+	+	
68	<i>P. scoticella</i> (Stainton, 1850)	Сиб.	+		+

Подсем. PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer, 1857

69	<i>Phyllocnistis extrematrix</i> Martynova, 1955	Сиб.		+	
70	<i>Ph. gracilistylella</i> Kobayashi, Jinbo & Hirowatari, 2011	Сиб.	+		+
71	<i>Ph. labyrinthella</i> (Bjerkander, 1790)	Сиб.	+	+	+
72	<i>Ph. saligna</i> (Zeller, 1839)	Сиб.		+	+
73	<i>Ph. unipunctella</i> (Stephens, 1834)	Сиб.	+	+	+
74	<i>Ph. verae</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde, 2018	Сиб.	+	+	+

Таксоны с неясной видовой принадлежностью, первоначально диагностированные с помощью ДНК-баркоддинга и выделенные в отдельные оперативные таксономические единицы (ОТЕ)

1	<i>Caloptilia</i> sp. (<i>Salix</i>)	Сиб.	+		+
2	<i>Gracillaria</i> sp. (<i>Syringa</i> , <i>Fraxinus</i>)	РДВ	+		+
3	<i>Phyllonorycter</i> sp. 1 (<i>Tilia</i>)	РДВ	+	+	+
4	<i>Phyllonorycter</i> sp. 2 (<i>Malus</i>)	РДВ	+		+
5	<i>Phyllonorycter</i> sp. 3 (<i>Prunus</i>)	РДВ	+		+
6	<i>Phyllonorycter</i> sp.4 (<i>Alnus</i>)	РДВ	+		+
7	<i>Phyllonorycter</i> sp.5 (<i>Betula</i>)	РДВ	+		+
8	<i>Phyllonorycter</i> sp. 6 (<i>Acer</i>)	РДВ	+		+
9	<i>Phyllonorycter</i> sp. 7 (<i>Ulmus</i>)	РДВ	+		+
10	<i>Phyllonorycter</i> sp. 8 (<i>Juglans</i>)	РДВ	+		+
11	<i>Callisto</i> sp. (<i>Malus</i>)	РДВ	+		+
12	<i>Parornix</i> sp. (<i>Malus</i>) †	Сиб.	+		+
13	<i>Phyllocnistis</i> sp.1 (<i>Salix</i>)	РДВ	+		+

*Все находки опубликованы в работах автора (Кириченко и др., 2017, 2018, 2019а; Kirichenko et al., 2017а, 2019а, 2019б). Виды под номерами 1, 13, 14, 28, 56, 60, 61 – минеры травянистых растений, собранные попутно под древесными растениями. ¹Регион сборов: Сиб. – Сибирь, РДВ – российский Дальний Восток. ²Метод видовой диагностики: ДНК-баркоддинг; морфологический – исследование рисунка крыла, строения копулятивных аппаратов самцов, режее самок; для ряда видов дополнительно исследованы внешняя морфология куколок; экологический – определение рода/вида кормового растения, исследование характеристик листовых мин (их формы, местоположения на листе, расположения экскрементов в минах, наличие/отсутствие выходных отверстий и т.п.).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Малоизученные и предположительно новые для науки виды грацилляриид, выявленные с помощью ДНК-баркодинга на территории Сибири и российского Дальнего Востока (по: Кириченко и др., 2019а; Kirichenko et al., 2019а)

№	Моли неясной видовой принадлежности (и их кормовые растения)	Ближайшие генетические соседи и виды, развивающиеся на растениях тех же родов, что и диагностируемые таксоны	Генетическая дистанция ¹ , %	Комментарии ²
I	II	III	IV	V
Сибирь				
1	<i>Caloptilia</i> sp. (<i>Salix</i> sp.)	<i>C. alnivorella</i> (Chambers)*	4,2	Предположительно новый для науки вид
		<i>C. chrysolampra</i> (Meyrick)	10	
		<i>C. stigmatella</i> (Fabricius)	14	
2	<i>Parornix</i> sp. (<i>Malus</i> sp.)	<i>P. polygrammella</i> (Wocke)*	7,9	Возможные виды – <i>P. fumidella</i> , <i>P. maliphaga</i> или <i>P. multimaculata</i> . Все они известны из азиатской части России и Восточной Азии на яблонях
		<i>P. scoticella</i>	9,1	
		<i>P. petiolella</i> (Frey)	13,1	
		<i>P. anguliferella</i> (Zeller)	14	
		<i>P. fumidella</i> Kuznetzov	–	
		<i>P. maliphaga</i> Kuznetzov	–	
		<i>P. multimaculata</i> (Matsumura)	–	
Российский Дальний Восток				
3	<i>Callisto</i> sp.	<i>C. denticulella</i>	2,2	Возможный вид – <i>C. denticulella</i> (ранее неизвестный с РДВ)
		<i>C. insperatella</i>	3,7-4,3	
4	<i>Gracillaria</i> sp. (<i>Syringa amurensis</i> , <i>Fraxinus mandshurica</i>)	<i>G. loriolella</i> Frey	6,5	Возможный вид – <i>G. arsenievi</i> , который известен с <i>Syringa</i> и <i>Fraxinus</i> в Восточной Азии
		<i>G. japonica</i> Kumata	6,8	
		<i>Gracillaria albicapitata</i> Issiki	7,07	
		<i>G. syringella</i> (Fabricius)	8,0	
		<i>G. ussuriella</i> (Ermolaev)	9,8	
		<i>G. arsenievi</i> (Ermolaev)	–	
5	<i>Phyllonorycter</i> sp. 1 (<i>Tilia</i> spp.)	<i>Ph. issikii</i> (Kumata)	5,6	Предположительно новый для науки вид
6	<i>Phyllonorycter</i> sp. 2 (<i>Malus mandshurica</i>)	<i>Ph. malicola</i> Kuznetzov	–	Возможный вид – <i>Ph. malicola</i> (известен на РДВ на <i>Malus mandshurica</i>)
		<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura)	3,3	
		<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata)	9,4	
7	<i>Phyllonorycter</i> sp. 3 (<i>Prunus padus</i>)	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata)	2,4	Возможный вид – <i>Ph. sorbicola</i> . Требуется также сравнительный анализ с <i>Ph. laurocerasi</i>
		<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura)	7,9	
		<i>Ph. cerasicolella</i> (Herrich-Schäffer)	10,2	
		<i>Ph. laurocerasi</i> Kuznetzov	–	
8	<i>Phyllonorycter</i> sp. 4 (<i>Alnus hirsuta</i>)	<i>Ph. strigulatella</i> (Zeller)	3,9	Один из возможных видов: <i>Ph. kisoensis</i> , <i>Ph. longispinata</i> , <i>Ph. maculate</i> , <i>Ph. fruticosella</i> ,
		<i>Ph. ermani</i> (Kumata)	10,7	
		<i>Ph. hancola</i> (Kumata),	–	

№	Моли неясной видовой принадлежности (и их кормовые растения)	Ближайшие генетические соседи и виды, развивающиеся на растениях тех же родов, что и диагностируемые таксоны	Генетическая дистанция ¹ , %	Комментарии ²
I	II	III	IV	V
		<i>Ph. kisoensis</i> Kumata & Park	–	<i>Ph. takagii</i>
		<i>Ph. longispinata</i> (Kumata)	–	
		<i>Ph. maculate</i> (Kumata)		
		<i>Ph. fruticosella</i> (Kuznetzov)	–	
		<i>Ph. takagii</i> (Kumata)	–	
9	<i>Phyllonorycter</i> sp. 5 (<i>Betula platyphylla</i>)	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hübner)	3	Возможный вид – <i>Ph. dakekanbae</i> , который также известен с <i>B. platyphylla</i> в Восточной Азии
		<i>Ph. cavella</i> (Zeller)	11,4	
		<i>Ph. ermani</i> (Kumata)	11,9	
		<i>Ph. dakekanbae</i> (Kumata)	–	
10	<i>Phyllonorycter</i> sp. 6 (<i>Acer pseudosieboldianum</i>)	<i>Ph. orientalis</i> (Kumata)	7,4	Предположительно новый для науки вид. Виды <i>Ph. ginnalae</i> , <i>Ph. jezoniella</i> , <i>Ph. kurokoi</i> известны с кленов, но не с <i>A. pseudosieboldianum</i>
		<i>Ph. ginnalae</i> (Ermolaev)	–	
		<i>Ph. jezoniella</i> (Matsumura)	–	
		<i>Ph. kurokoi</i> (Kumata)	–	
11	<i>Phyllonorycter</i> sp. 7 (<i>Ulmus glabra</i> , <i>U. japonica</i>)	<i>Ph. tristrigella</i> (Haworth)	5,5	Возможный вид – <i>Ph. laciniatae</i> (известен с <i>U. japonica</i> из Восточной Азии); менее вероятные <i>Ph. bicinctella</i> и <i>Ph. valentina</i> , которые минируют другие виды вязов
		<i>Ph. ulmi</i> (Kumata)	7,5	
		<i>Ph. valentina</i> (Ermolaev)	12,2	
		<i>Ph. bicinctella</i> (Matsumura)	–	
		<i>Ph. laciniatae</i> (Kumata)	–	
		<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev)	–	
12	<i>Phyllonorycter</i> sp. (<i>Juglans mandshurica</i>)	<i>Ph. pterocaryae</i> (Kumata)	3,1	Предположительно <i>Ph. pterocaryae</i> , известный с <i>J. mandshurica</i> в Восточной Азии. Требуются дополнительные исследования для оценки внутривидового генетического полиморфизма вида
		<i>Ph. juglandis</i> (Kumata)	11,8	
13	<i>Phyllocnistis</i> sp. 1 (<i>Salix</i>)	<i>Ph. valentinensis</i> Hering	4,9	Предположительно новый для науки вид
		<i>Ph. gracilistylella</i> Kobayashi, Jinbo & Hirowatari	6,4	
		<i>Ph. saligna</i> (Zeller)	12,9	
		<i>Ph. canariensis</i> Hering	13,1	
		<i>Ph. ramulicola</i> Langmaid & Corley	13,5	

¹Генетическая дистанция оценена при сравнении фрагмента гена COI мтДНК у близких видов с применением метода максимального правдоподобия (maximum likelihood). Референсные сиквенсы заимствованы из генетической платформы BOLD. ²Результаты обсуждены в работах Kirichenko et al., 2018b, 2019b; Кириченко и др., 2019а. *виды известны с березы *Betula* (Betulaceae); прочерк – виды не изучены генетически (референсные ДНК-баркоды в генетических базах данных BOLD и NCBI отсутствуют).

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Современные сведения о распространении молей-пестрянок Gracillariidae в Сибири*

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²															Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Подсем. ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima, 2016																	
1	<i>Acrocercops amurensis</i> Kuznetsov, 1960														o		1
2	<i>A. brongiardiella</i> (Fabricius, 1798)				o												1
3	<i>Sauterina hofmanniella</i> (Schleich, 1867) †		+		•	•		o	+								5
Подсем. GRACILLARIINAE Stainton, 1854																	
4	<i>Aristaea pavoniella</i> (Zeller, 1847)									o	o					o	3
5	<i>Caloptilia alnivorella</i> (Chambers, 1875) †													+			1
6	<i>C. betulicola</i> (Hering, 1928) †				+		+		•					o		•	5
7	<i>C. elongella</i> (Linnaeus, 1761) ‡				•									o		o	4
8	<i>C. leucothoes</i> Kumata, 1982															o	1
9	<i>C. populetorum</i> (Zeller, 1839) ‡				+				+		o			o		o	5
10	<i>C. pulverea</i> Kumata, 1966															o	1
11	<i>C. sachalinella</i> Ermolaev, 1984															o	1
12	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius, 1781) †	+	+	+	•	•	+	+	•	o		+	o	+	•		13
13	<i>C. suberinella</i> (Tengström, 1848) †												o	+	o		3
14	<i>Gracillaria syringella</i> (Fabricius, 1794) †		+	+	+	•		+	+								6
15	<i>Calybites phasianipennella</i> (Hübner, [1813])				•									o		o	3
16	<i>Euspilapteryx auroguttella</i> Stephens, 1835				+												1
Подсем. LITHOCOLLETINAE Stainton, 1854																	
17	<i>Phyllonorycter agilella</i> (Zeller, 1846) †				+												1
18	<i>Ph. apparella</i> (Herrich-Schäffer, 1855) †			•	•	•	o	•	•	+				o		o	9
19	<i>Ph. blancardella</i> (Fabricius, 1781)					+			+					o	o		4
20	<i>Ph. cavella</i> (Zeller, 1846)				+	o											2
21	<i>Ph. cerasicolella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)													o			1
22	<i>Ph. comparella</i> (Duponchel, 1843) †	+			•	•		+	•				•				6
23	<i>Ph. connexella</i> (Zeller, 1846) †								o	•	+	o					4
24	<i>Ph. corylifoliella</i> (Hübner, 1796) †				+	+			+					o			4
25	<i>Ph. dubitella</i> (Herrich-Schäffer, 1855) †					+			+								2
26	<i>Ph. emberizaepenella</i> (Bouche, 1834) †					+		+	+					o		o	6
27	<i>Ph. ermani</i> (Kumata, 1963) †													+			1
28	<i>Ph. fruticosella</i> (Kuznetsov, 1979)													o			1
29	<i>Ph. hilarella</i> (Zetterstedt, 1839)													o		o	2

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²															Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
30	<i>Ph. insignitella</i> (Zeller, 1846)			o	•	o		o	o		o						6
31	<i>Ph. issikii</i> (Kumata, 1963) †		+	•	+	+	+	+	+								7
32	<i>Ph. ivani</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde, 2019 †								+						+		2
33	<i>Ph. junoniella</i> (Zeller, 1846)	•										o					2
34	<i>Ph. klemannella</i> (Fabricius, 1781)				+												1
35	<i>Ph. lantanella</i> (Schrank, 1802) †					+											1
36	<i>Ph. malella</i> (Gerasimov, 1931)						o	o									2
37	<i>Ph. medicaginella</i> (Gerasimov, 1930) †				+												1
38	<i>Ph. oxyacanthae</i> (Frey, 1856)											o					1
39	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller, 1846) †	+	+	•	•	•		•	•	•		+	•	+			11
40	<i>Ph. populifoliella</i> (Treitschke, 1833) †		+	•	•	•	•	•	•	+		+	•	•	•		12
41	<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev, 1981) †				+							+					2
42	<i>Ph. pyrifoliella</i> (Gerasimov, 1933) †					+			+								2
43	<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura, 1931)								+								1
44	<i>Ph. sagitella</i> (Bjerkander, 1790)											o	o	o			3
45	<i>Ph. salicicolella</i> (Sircom, 1848)								•								1
46	<i>Ph. salictella</i> (Zeller, 1846) †	+															1
47	<i>Ph. schreberella</i> (Fabricius, 1781) †				+												1
48	<u><i>Ph. sibirica</i> Kuznetsov & Baryshnikova, 2001</u>											o	o				2
49	<i>Ph. sorbi</i> (Frey, 1855) †				+	+		+	+								4
50	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata, 1963) †								+	+							2
51	<i>Ph. spinicolella</i> (Zeller, 1846)											o					1
52	<i>Ph. strigulatella</i> (Zeller, 1846)											o					1
53	<i>Ph. tristrigella</i> (Haworth, 1828)											o					1
54	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hübner, 1817) †			•	o	o	+		•	o			•	+	•	o	10
55	<i>Ph. viciae</i> (Kumata, 1963) †								+								1

Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova, 2001

56	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering, 1957) †			+	+	+	+	+	+		o [#]	+	+	+	+		11
57	<i>Micrurapteryx kollariella</i> (Zeller, 1838)												o				1
58	<i>M. gerasimovi</i> Ermolaev, 1982														o		1
59	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)				o	o	o	o	+				o				6
60	<i>Ornixola caudulatella</i> (Zeller, 1839)				o												1
61	<i>Parectopa ononidis</i> (Zeller, 1839) †						+		+							o	3

Подсем. PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova, 2001

62	<i>Callisto coffeella</i> (Zetterstedt,	o															1
----	---	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²															Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
	1835)																
63	<i>C. denticulella</i> (Thunberg, 1794) †			+									o				2
64	<i>C. insperatella</i> (Nickerl, 1864)		+			+											2
65	<u><i>Parornix altaica</i> Noreika & Bidzilya, 2006</u>							o									1
66	<i>P. anglicella</i> (Stainton, 1850)		+			+	+		+			o					5
67	<i>P. betulae</i> (Stainton, 1854) †	o	o		o	•		o	•			•		•	+		9
68	<i>P. fumidella</i> Kuznetsov, 1979														o		1
69	<i>P. kumatai</i> Ermolaev, 1993								o	o							2
70	<i>P. maliphaga</i> Kuznetsov, 1979														o		1
71	<i>P. mixta</i> (Triberti, 1980)														o		1
72	<i>P. pfaffenzelleri</i> Frey, 1856 †									+							1
73	<i>P. scoticella</i> (Stainton, 1850) †					+									o		2
74	<i>P. traugotti</i> Svensson, 1976														o		1

Подсем. PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer, 1857

75	<i>Phyllocnistis extrematrix</i> Martynova, 1955				+					+							2
76	<i>Ph. gracilistylella</i> Kobayashi, Jinbo & Hirowatari, 2011 †								+								1
77	<i>Ph. labyrinthella</i> (Bjerkander, 1790) †		•			•	+	•	+	+	•	•	+	•		o	11
78	<i>Ph. saligna</i> (Zeller, 1839)				+	+	o										3
79	<i>Ph. unipunctella</i> (Stephens, 1834) †					•		+				+	o		+	o	6
80	<i>Ph. verae</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde, 2018 †								+								1

**Таксоны неясной видовой принадлежности (оперативные таксономические единицы, ОТЕ)
(выявлены по гусеницам с помощью ДНК-баркодинга)**

1	<i>Caloptilia</i> sp. †‡ (<i>Salix</i> sp.)								+								1
2	<i>Parornix</i> sp. † (<i>Malus</i> sp.)														+		1

*По литературным данным (Довнар-Запольский, Томилова, 1978; Барышникова, 2008; Varyshnikova, 2014; Huemer et al., 2017) и сборам Н.И. Кириченко с соавторами (Кириченко, 2013; Кириченко и др., 2017, 2018, 2019a; Kirichenko et al., 2016, 2017a, 2017b, 2018b, 2019b; Акулов и др., 2018; Князев и др., 2018). ¹Виды, выделенные жирным шрифтом, впервые регистрируются на территории Сибири; подчеркнутые – возможно, эндемичные виды; виды со значком † – определены в работе с помощью ДНК-баркодинга; со значком ‡ – предположительно новые для науки. ²Регионы Сибири: 1 – Ханты–Мансийский автономный округ, 2 – Томская обл., 3 – Тюменская обл., 4 – Омская обл., 5 – Новосибирская обл., 6 – Кемеровская обл., 7 – Алтайский край, 8 – Красноярский край, 9 – Республика Хакасия, 10 – Республика Алтай, 11 – Республика Тыва, 12 – Иркутская обл., 13 – Республика Бурятия, 14 – Забайкальский край, 15 – Республика Якутия. ³Число регионов, в которых вид был обнаружен. *Обозначения регионов:* o – регионы, отмеченные для видов в литературе; • – общие по нашим сборам и литературе; + – впервые указываемые по нашим сборам. Все находки со значками • и + опубликованы в работах Н.И. Кириченко с соавторами (см. список источников выше); #вид выявлен в Республике Алтай (Huemer et al., 2017) после его переописания (Kirichenko et al., 2016).

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Современные сведения о распространении молей-пестрянок Gracillariidae на российском Дальнем Востоке*

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²								Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	
Подсем. ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima, 2016										
1	<i>Acrocercops amurensis</i> Kuznetsov, 1960				o	o		o		3
2	<i>A. brongniardella</i> (Fabricius, 1798)					o				1
3	<i>A. transecta</i> Meyrick, 1931							o		1
4	<i>Cryptolectica chrysalis</i> Kumata & Ermolaev, 1988							o		1
5	<i>Eteoryctis deversa</i> (Meyrick, 1922)								o	1
6	<i>Leucospilapteryx anaphalidis</i> Kumata, 1965					o		o	o	3
7	<i>L. omissella</i> (Stainton, 1848)					o		o	o	3
8	<i>Psydrocercops wisteriae</i> (Kuroko, 1982)							o		1
9	<i>Spulerina astaurota</i> (Meyrick, 1922)					o		o		2
10	<i>S. castaneae</i> Kumata & Kuroko, 1988							o		1
11	<i>S. corticicola</i> Kumata, 1964					o		o		2
12	<i>S. dissotoma</i> (Meyrick, 1931)							o		1
13	<i>Telamoptilia tiliae</i> Kumata & Ermolaev, 1988							o		1
Подсем. GRACILLARIINAE Stainton, 1854										
14	<i>Aristaea bathracma</i> (Meyrick, 1912)							o		1
15	<i>A. pavoniella</i> (Zeller, 1847)				o	o		•		3
16	<i>Caloptilia acericola</i> Kumata, 1966 †							o		1
17	<i>C. aceris</i> Kumata, 1966				o	o		o		3
18	<i>C. alchimiella</i> (Scopoli, 1763)					o				1
19	<i>C. alni</i> Kumata, 1966 †				o	o	o	o	•	5
20	<i>C. alnivorella</i> (Chambers, 1875)							o		1
21	<i>C. betulicola</i> (Hering, 1928) †				o	o		o	•	4
22	<i>C. chrysolampra</i> (Meyrick, 1936)					o				1
23	<i>C. cuculipennella</i> (Hübner, 1796)			o	o			o	o	4
24	<i>C. dubatolovi</i> Baryshnikova, 2007					o				1
25	<i>C. elongella</i> (Linnaeus, 1761)					o				1
26	<i>C. gloriosa</i> Kumata, 1966 †					o		•	o	3
27	<i>C. heringi</i> Kumata, 1966 †					o		o	o	3
28	<i>C. hidakensis</i> Kumata, 1966							o	o	2
29	<i>C. issikii</i> Kumata, 1982					o		o		2
30	<i>C. kisoensis</i> Kumata, 1982							o	o	2
31	<i>C. korbiella</i> (Caradja, 1920)					o				1
32	<i>C. leucothoes</i> Kumata, 1982					o	o	o	o	4
33	<i>C. mandschurica</i> (Christoph, 1882)				o	o		o		3
34	<i>C. monticola</i> Kumata, 1966					o		o	o	3
35	<i>C. orientalis</i> Ermolaev, 1979							o		1
36	<i>C. populetorum</i> (Zeller, 1839)					o		o		2
37	<i>C. pulvereae</i> Kumata, 1966		o		o	o		o	o	5

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²								Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	
38	<i>C. pyrhaspis</i> (Meyriek, 1931)				o	o	o	o	o	5
39	<i>C. sachalinella</i> Ermolaev, 1984				o	o			o	3
40	<i>C. sapporella</i> (Matsumura, 1931)				o	o		o	o	4
41	<i>C. schisandrae</i> Kumata, 1966					o		o		2
42	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius, 1781) †			o	•	o		o	•	5
43	<i>C. suberinella</i> (Tengström, 1848)			o	o	o			o	4
44	<i>C. ulmi</i> Kumata, 1982					o		o	o	3
45	<i>C. variegata</i> Kuznetzov & Baryshnikova, 2001					o		o		2
46	<i>Calybites phasianipenella</i> (Hübner, [1813])				o	o		o	o	4
47	<i>C. securinella</i> (Ermolaev, 1986)							o		1
48	<i>Euspilapteryx aureola</i> (Kumata, 1982)								o	1
49	<i>Gracillaria albicapitata</i> Issiki, 1930					o	o	o	o	4
50	<i>G. arsenievi</i> (Ermolaev, 1977)					o		o	o	3
51	<i>G. ussuriella</i> (Ermolaev, 1977)				o	o		o	o	4

Подсем. LITHOCOLLETINAE Stainton, 1854

52	<i>Cameraria acericola</i> Kumata, 1963							o		1
53	<i>C. niponica</i> Kumata, 1963 †							•		1
54	<i>Chrysaster hagicola</i> (Kumata, 1961) †							•		1
55	<i>Hyloconis improvisella</i> (Ermolaev, 1986)							o		1
56	<i>H. lespedezae</i> Kumata, 1963							o		1
57	<i>H. puerariae</i> Kumata, 1963							o		1
58	<i>Phyllonorycter acutissimae</i> (Kumata, 1963)							o		1
59	<i>Ph. apparella</i> (Herrich-Schäffer, 1855)				o			o		2
60	<i>Ph. bicinctella</i> (Matsumura, 1931)							o		1
61	<i>Ph. caraganella</i> (Ermolaev, 1986) †							•		1
62	<i>Ph. carpini</i> (Kumata, 1963)							•		1
63	<i>Ph. cavella</i> (Zeller, 1846) †				o	o		o	o	4
64	<i>Ph. celtidis</i> (Kumata, 1963)								o	1
65	<i>Ph. cretata</i> (Kumata, 1957) †				o	o		o	+	4
66	<i>Ph. dakekanbae</i> (Kumata, 1963)							o	o	2
67	<i>Ph. ermani</i> (Kumata, 1963) †								+	1
68	<i>Ph. fruticosella</i> (Kuznetzov, 1979)							o		1
69	<i>Ph. ginnalae</i> (Ermolaev, 1981)							o		1
70	<i>Ph. gracilis</i> Noreika, 1994					o		o		2
71	<i>Ph. hancola</i> (Kumata, 1958)							o		1
72	<i>Ph. issikii</i> (Kumala, 1963) †					o		•		2
73	<i>Ph. japonica</i> (Kumata, 1963) †				o	o		•		3
74	<i>Ph. jezoniella</i> (Matsumura, 1931)							o	o	2
75	<i>Ph. jozanae</i> (Kumata, 1957) †					o		•	•	3
76	<i>Ph. junoniella</i> (Zeller, 1846) †								+	1
77	<i>Ph. kisoensis</i> Kumata & Park, 1978					o		•	o	3
78	<i>Ph. kuznetzovi</i> (Ermolaev, 1982)							o		1

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²								Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	
79	<i>Ph. laciniatae</i> (Kumata, 1967)					o		o	o	3
80	<i>Ph. malicola</i> (Kuznetzov, 1979)							o		1
81	<i>Ph. matsudai</i> (Kumata, 1986)							o		1
82	<i>Ph. melacoronis</i> (Kumata, 1963)							o		1
83	<i>Ph. mongolicae</i> (Kumata, 1963)								o	1
84	<i>Ph. nigristella</i> (Kumata, 1957) †							•		1
85	<i>Ph. nipponicella</i> (Issiki, 1930)					o		•	o	3
86	<i>Ph. orientalis</i> (Kumata, 1963) †							•	o	2
87	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller, 1846) †				•	o		•	o	4
88	<i>Ph. populifoliella</i> (Treitschke, 1833) †				+	•				2
89	<i>Ph. pseudojezoniella</i> Noreika, 1994							•		1
90	<i>Ph. pseudolautella</i> (Kumata, 1963)							o	o	2
91	<i>Ph. pterocaryae</i> (Kumata, 1963)							o		1
92	<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev, 1981)							o		1
93	<i>Ph. quinqueguttella</i> (Stainton, 1851)					o				1
94	<i>Ph. reduncata</i> (Ermolaev, 1986)							•	o	2
95	<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura, 1931)				o			•	o	3
96	<i>Ph. salicicolella</i> (Sircom, 1848)				o	o		o	o	4
97	<i>Ph. salictella</i> (Zeller, 1846) †				o	o		o	•	4
98	<i>Ph. similis</i> Kumata, 1982 †				o	o		o	+	4
99	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata, 1963) †				+			+	o	3
100	<i>Ph. strigulatella</i> (Zeller, 1846)					o		o	•	3
101	<i>Ph. takagii</i> (Kumata, 1963)					o		o		2
102	<i>Ph. uchidai</i> (Kumata, 1963)							o		1
103	<i>Ph. ulmi</i> (Kumata, 1963)							o	o	2
104	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hübner, [1817])				o	o		o	+	3
105	<i>Ph. valentina</i> (Ermolaev, 1981)							o		1
106	<i>Ph. viciae</i> (Kumata, 1963)					o		o		2
107	<i>Ph. watanabei</i> Kumata, 1963					o		o		2

Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetzov & Baryshnikova, 2001

108	<i>Epicephala relictella</i> Kuznetzov, 1979							o		1
109	<i>Liocrobyla desmodiella</i> Kuroko, 1982					o	o	o		3
110	<i>L. kumatai</i> Kuroko, 1982							o		1
111	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering, 1957)				+					1
112	<i>M. gerasimovi</i> Ermolaev, 1989				o	o		o		3
113	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer, 1855) †				•					1
114	<i>Ornixola caudulatella</i> (Zeller, 1839)					o	o	o		3

Подсем. PARORNICHINAE Kuznetzov & Baryshnikova, 2001

115	<i>Callisto albicinctella</i> Kuznetzov, 1979							o	o	2
116	<i>C. elegantella</i> Kuznetzov, 1979							o		1
117	<i>C. insperatella</i> (Nickerl, 1864) †							o		1
118	<i>Parornix alni</i> Kumata, 1965							o	o	2

№	Подсемейства, виды ¹	Регионы ²								Σ ³
		1	2	3	4	5	6	7	8	
119	<i>P. betulae</i> (Stainton, 1854)				o	o		o	o	4
120	<i>P. ermolaevi</i> Kuznetzov, 1979†				o	o		•		3
121	<i>P. extrema</i> Kuznetzov & Baryshnikova, 2003					o		o		2
122	<i>P. fumidella</i> Kuznetzov, 1979					o		o		2
123	<i>P. kumatai</i> Ermolaev, 1993					o		o		2
124	<i>P. loganella</i> (Stainton, 1848)				o	o		o		3
125	<i>P. maliphaga</i> Kuznetzov, 1979							o		1
126	<i>P. multimaculata</i> (Matsumura, 1931)							o	o	2
127	<i>P. retrusella</i> Kuznetzov, 1979					o		o		2
128	<i>P. scoticella</i> (Stainton, 1850)							o	o	2
129	<i>P. traugotti</i> Svensson, 1976					o				1

Подсем. PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer, 1857

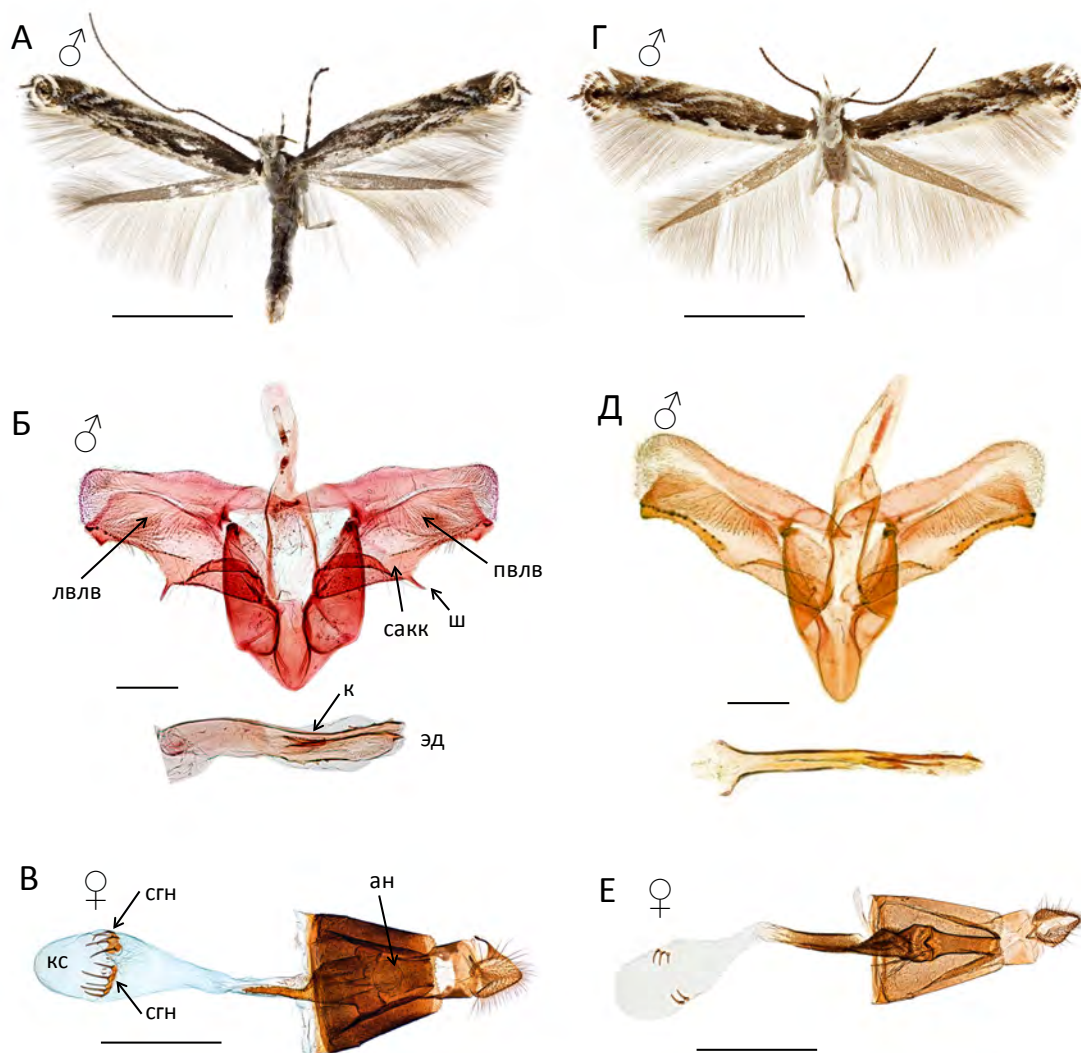
130	<i>Phyllocnistis chlorantica</i> Seksjaeva, 1992							o		1
131	<i>Ph. cornella</i> Ermolaev, 1987								o	1
132	<i>Ph. labyrinthella</i> (Bjerkander, 1790)				o	o		o	o	4
133	<i>Ph. saligna</i> (Zeller, 1839)					o		o		2
134	<i>Ph. unipunctella</i> (Stephens, 1834)					o		o		2
135	<i>Ph. vitella</i> Ermolaev, 1987							o		1

**Таксоны неясной видовой принадлежности (оперативные таксономические единицы, ОТЕ)
(выявлены по гусеницам с помощью ДНК-баркодинга)**

1	<i>Gracillaria</i> sp. † (кормовое растение: <i>Syringa amurensis</i> , <i>Fraxinus mandshurica</i>)								+		1
2	<i>Callisto</i> sp. † (<i>Malus</i> sp.)								+		1
3	<i>Phyllocnistis</i> sp. ‡ (<i>Salix</i> sp.)								+		1
4	<i>Phyllonorycter</i> sp. 1 †‡ (<i>Tilia amurensis</i> , <i>T. mandshurica</i>)								+		1
5	<i>Phyllonorycter</i> sp. 2 † (<i>Malus mandshurica</i>)								+		1
6	<i>Phyllonorycter</i> sp. 3 † (<i>Prunus padus</i>)					+					1
7	<i>Phyllonorycter</i> sp. 4 † (<i>Alnus hirsuta</i>)									+	1
8	<i>Phyllonorycter</i> sp. 5 † (<i>Betula platyphylla</i>)									+	1
9	<i>Phyllonorycter</i> sp. 6 †‡ (<i>Acer pseudosieboldianum</i>)								+		1
10	<i>Phyllonorycter</i> sp. 7 † (<i>Ulmus glabra</i> , <i>U. davidiana</i> var. <i>japonica</i>)								+	+	2
11	<i>Phyllonorycter</i> sp. 8 † (<i>Juglans mandshurica</i>)								+		1

*По литературным данным (Барышникова, 2008, 2016; Барышникова, Дубатов, 2007, 2016) и сборам Н.И. Кириченко с соавторами (Kirichenko et al., 2017a, 2019a). ¹Виды, выделенные жирным шрифтом, впервые регистрируются на территории РДВ, подчеркнутые – возможно, эндемичные; со значком † – определены в работе с помощью ДНК-баркодинга; со значком ‡ – предположительно новый для науки вид. ²Регионы: 1 – Чукотский АО, 2 – Магаданская обл., 3 – Камчатский край, 4 – Амурская обл., 5 – Хабаровский край, 6 – Еврейская АО, 7 – Приморский край, 8 – Сахалинская обл. (о. Сахалин и Курильские острова). ³Число регионов, в которых вид был обнаружен. *Обозначения регионов:* o регионы, отмеченные для видов в литературе; • общие регионы по нашим сборам и литературе; + регионы, впервые указываемые по нашим сборам. Все находки со значками • и + опубликованы в работах автора (см. список источников выше).

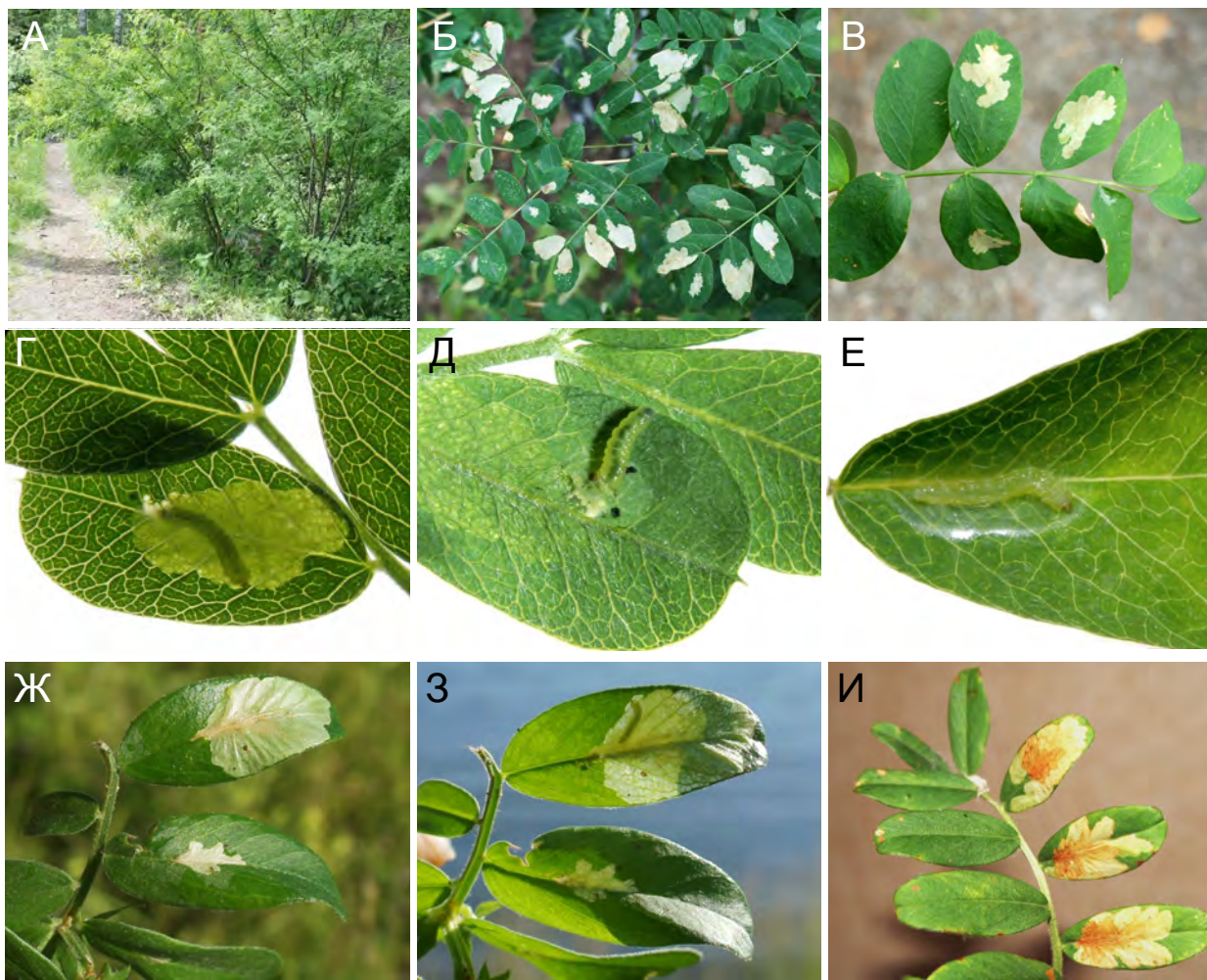
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Морфология бабочек и генитальных аппаратов самцов и самок молей *Micrurapteryx caraganella* (А–В) и *M. gradatella* (Г–Е). Диагностические характеристики отмечены стрелками. Морфологический анализ см. ниже. Обозначение структур: лвлв, пвлв – левая и правая вальвы, сакк – саккулус, ш – шип, эд – эдеагус, к – корнутус, ан – антрум, кс – копулятивная сумка, с – сигнумы. Шкалы: А, Г – 2 мм, Б, Д – 250 мкм, В, Е – 500 мкм (по: Kirichenko et al., 2016)



Морфологический анализ. Рисунок передних крыльев *M. caraganella* схож с таковым *M. gradatella* (А, Г). При этом виды легко разграничиваются по строению генитальных аппаратов самцов и самок (Б–Е). У самцов *M. caraganella* относительно толстый эдеагус с более длинным корнутусом, на вентральном крае саккулуса имеется крупный шиповидный вырост, отсутствующий у *M. gradatella* (Б, Д). У самок *M. caraganella* антрум ампуловидной формы с боковым расширением, а копулятивная сумка – с парой сигнумов, каждый из которых имеет 3–5 длинных зубцов, тогда как у *M. gradatella* антрум почти цилиндрический, сигнумы с 2–3 короткими зубцами (В, Е).

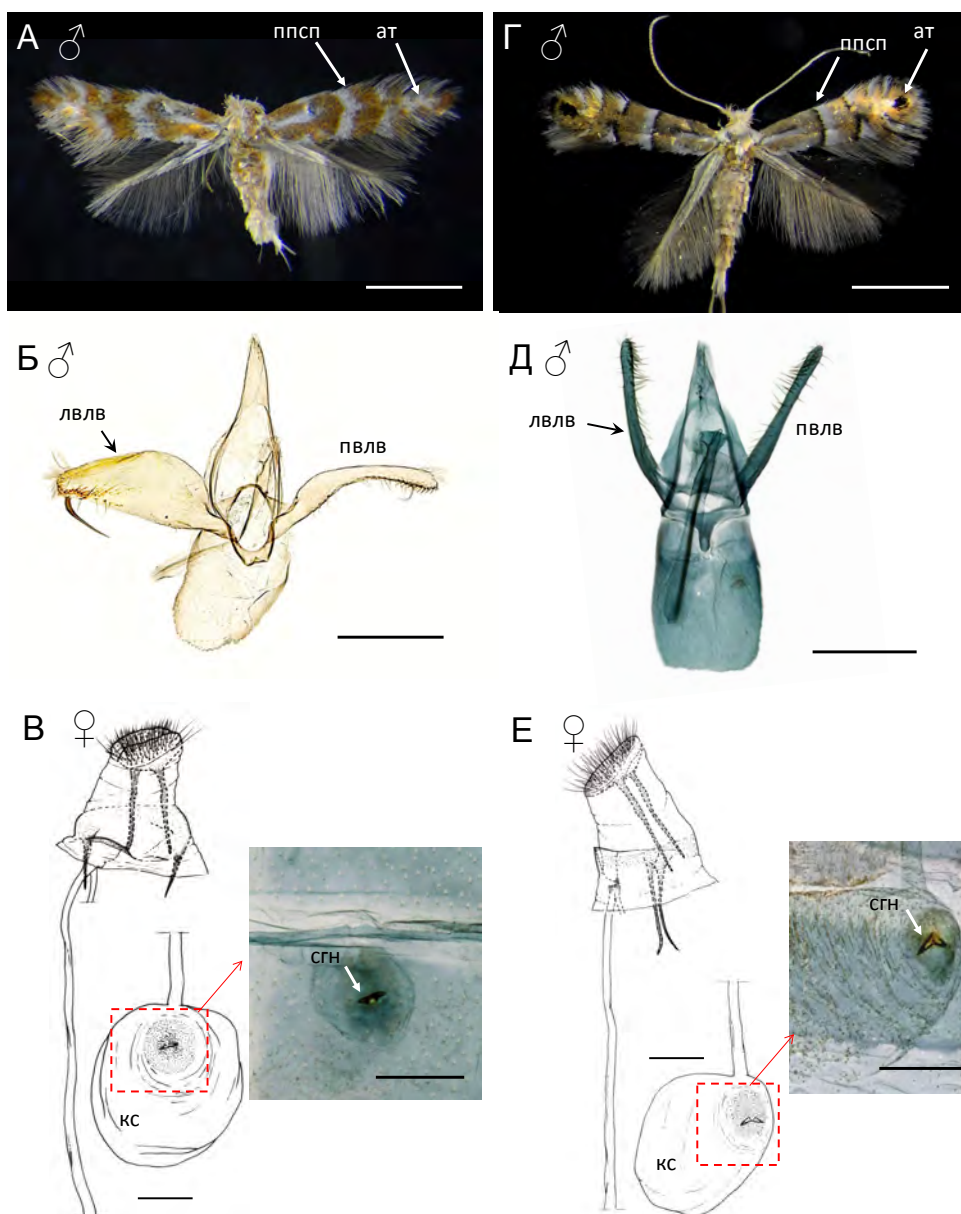
Исследованный материал: список образцов см. Kirichenko et al., 2016.

ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Биология молей *Micrurapteryx caraganella* (А–Е) и *M. gradatella* (Ж–И) в Сибири. А – местообитание моли; Б–В – листья со множественными миными; Г – гусеница в мине; Д – покидание мины гусеницей для создания новой на соседнем листе; Е – плетение кокона; Ж–З – мины с гусеницами в отраженном (Ж) и проходящем (З) свете; И – усыхающие мины. Места сборов: А, В, Е – Новосибирск, ЦСБС, *Caragana arborescens*, 08.VIII.2012; Г, Д – там же, *C. boisii*; Б – Омск, парк Победы, *C. arborescens*, 23.VII.2015; Ж–З – Красноярск, левый берег Енисея, *Vicia amoena*, 3.VII.2015 (по: Kirichenko et al., 2016)



Описание мины. Мины на кустах караганы древовидной (А). Внешне мины *M. caraganella* (Б–В) похожи на таковые *M. gradatella* (Ж–И): крупные белые пятновидные с неровными краями. Покинутые мины *M. gradatella* приобретают коричнево-красный оттенок. Мина начинается эпидермальным туннелем на нижней стороне листочка, затем формируется пятновидная часть мины на верхней стороне листочка. Экскрементов в мине нет: гусеница испражняется за ее пределами, выставив задний конец тела из щели, прогрызенной в нижнем эпидермисе (Г, Д). Гусеница может покинуть мину и создавать новую на соседнем листе. Окукливание происходит на поверхности листочка в прозрачном блестящем коконе (Е).

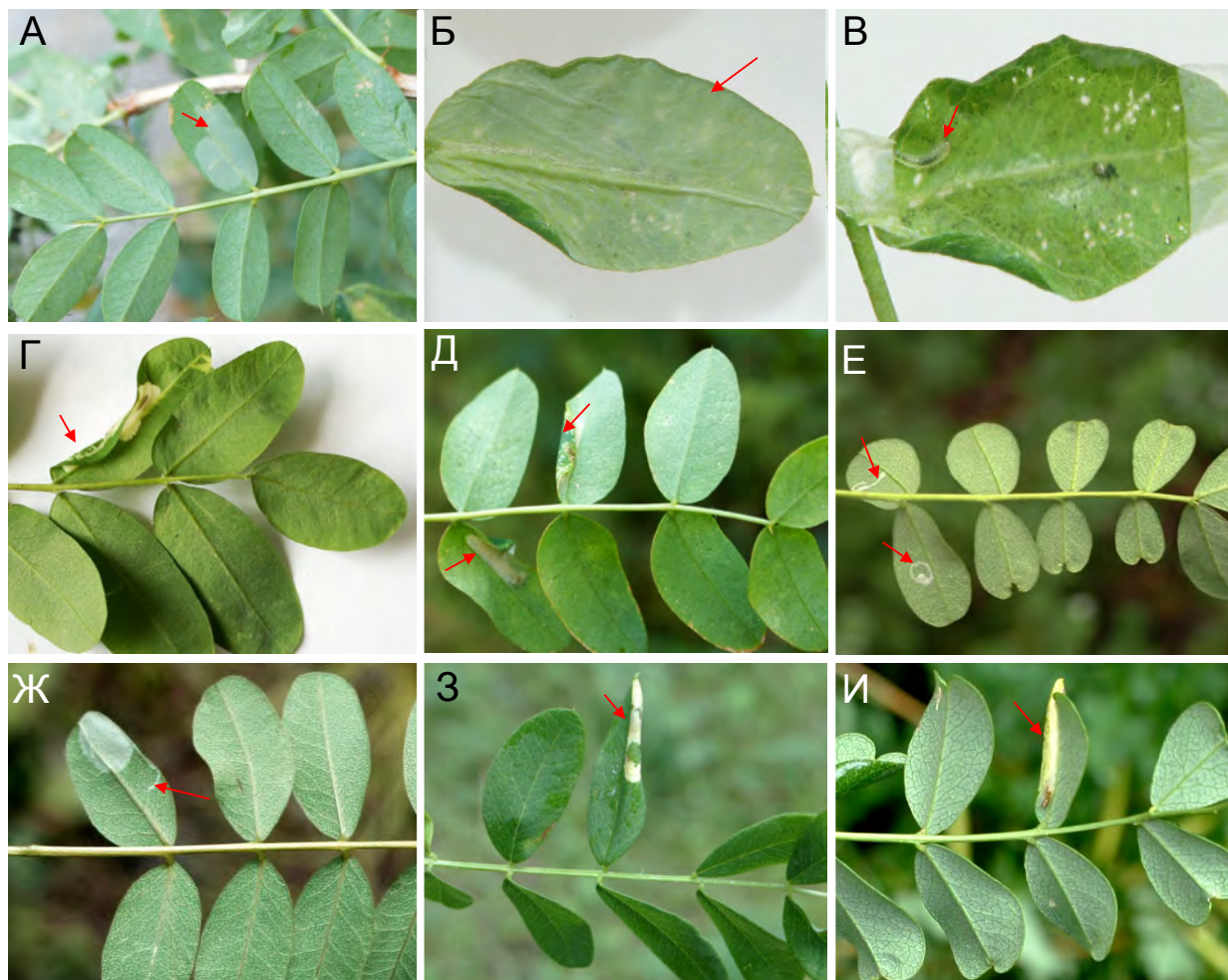
ПРИЛОЖЕНИЕ 7. Морфология бабочек и генитальных аппаратов самцов и самок молей *Phyllonorycter ivani* (А–В) и *Ph. caraganella* (Г–Е). Диагностические характеристики отмечены стрелками. Обозначение структур: ппсп – поперечная полоса срединного поля, ат – апикальная точка, лвлв, пвлв – левая и правая вальвы, кс – копулятивная сумка, сгн – сигнумы. Шкалы: А, Г – 1,2 мм, Б, Д – 200 мкм, В, Е – 300 мкм (по: Kirichenko et al., 2019b)



Морфологический анализ. Рисунок переднего крыла *Ph. ivani*: костальные, дорсальные и прикорневой штрихи светлые, без темной границы, поперечная полоса срединного поля треугольной формы, апикальная точка неявная и если имеется, то светлая, без темной границы (А, Г). Гениталии самца *Ph. ivani* резко отличаются от таковых *Ph. caraganella* асимметричностью вальв (Б, Д). У самок *Ph. ivani* сигнумы на копулятивной сумке – с двумя зубцами, расходящимися друг от друга под развернутым углом (у *Ph. caraganella* под меньшим углом) (В, Е).

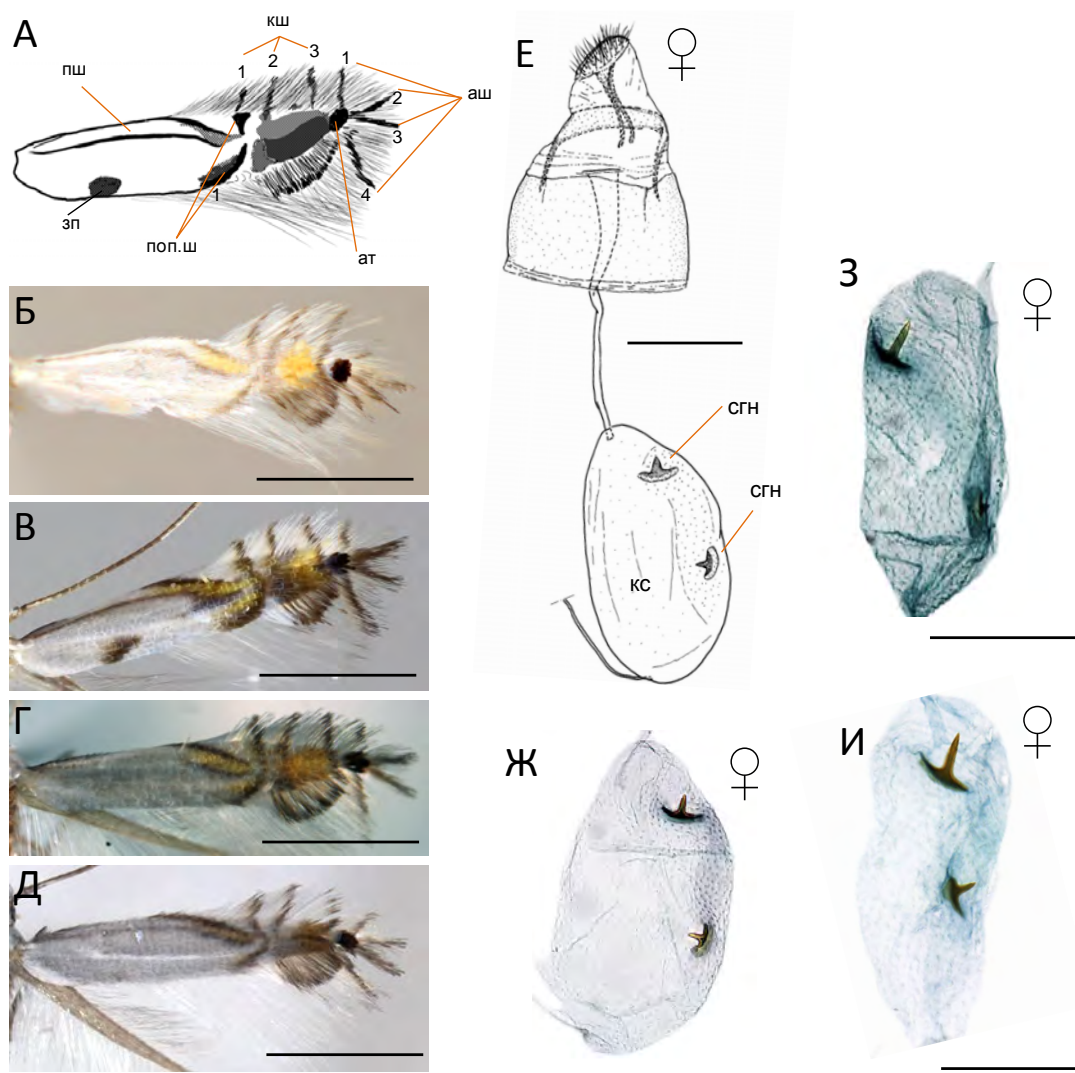
Исследованный материал: список образцов см. Kirichenko et al., 2019b.

ПРИЛОЖЕНИЕ 8. Биология молей *Phyllonorycter ivani* на карагане древовидной в Сибири (А–Д) и *Ph. caraganella* на карагане маньчжурской на РДВ (Е–И). А – плоская пятновидная мина; Б – мина, охватывающая всю площадь листочка; В – вскрытая мина с гусеницей; Г–Д – листья с минами, деформировавшими листочек; Е – туннелевидные эпидермальные мины; Ж – туннелевидно-пятновидная мина; З–И – продольное скручивание листочков в области минирования. Места сборов: А – Чита, парк Победы, 11.VIII.2015; Б–Д – Красноярск, Академгородок, «Красивый берег», 15.VIII.2014; Е–И – Приморский край, окрестности д. Глуховка, 27.VII.2016. Красными стрелками отмечены: пятновидные мины (А–Б, Г–Д, З–И), туннелевидные мины (Е, Ж), гусеница (В) (по: Kirichenko et al., 2019b)



Описание мины. Мина беловатая пятновидная на нижней стороне листа, вначале плоская (А–В), позднее объемная за счет размещения гусеницей на нижнем эпидермисе в мине шелковых нитей, которые при высыхании стягивают эпидермис, оставляя на нем 2–4 продольных складки. Это приводит к продольному скручиванию листочка. Мина нередко занимает всю площадь листочка (Б, В). Длинный эпидермальный туннель, прокладываемый гусеницей в начале развития и предвещающий пятновидную мину, как у *Ph. caraganella* (Е, Ж), у *Ph. ivani* не выявлен. На поздних стадиях мины этих 2 видов неразличимы (Г, Д, З, И). Гусеница выедает мезофилл неравномерно, что придает мине «мраморность» (Д). По этому признаку и продольной деформации листочка мину легко обнаружить. Окукливание в мине в легком шелковом коконе.

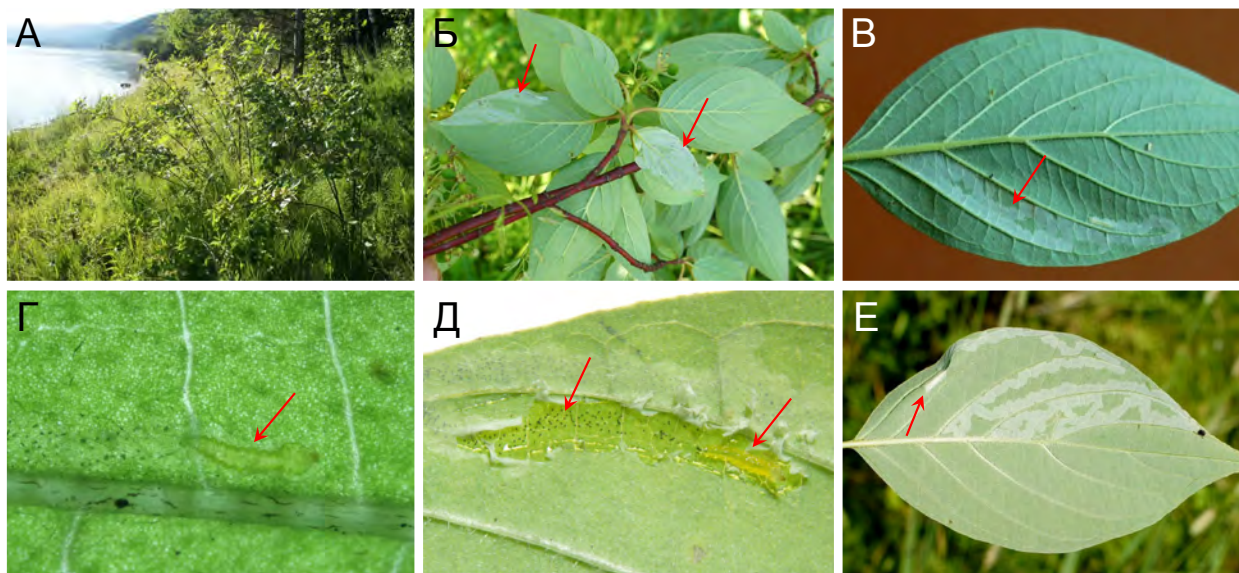
ПРИЛОЖЕНИЕ 9. Рисунок переднего крыла и характеристики генитальных аппаратов самок молей *Phyllocnistis* spp.: *Ph. verae* (А–Б, Е, Ж), *Ph. saepta* (В), *Ph. indistincta* (Г, З), *Ph. cornella* (Д, И) со свидины *Cornus* spp. Схема рисунка переднего крыла и обозначение характеристик (последнее приведено по Brito et al., 2017a): 1–3 кш – костальные штрихи, 1–4 ап – апикальные штрихи, ат – апикальная точка, 1 поп.ш – первый поперечный штрих, зк – заднекрайнее пятно, пш – прикорневой штрих. Схематическое изображение полового аппарата самки (Е): кс – копулятивная сумка, сгн – сигнумы. Масштаб: Б–Д – 1,5 мм, Е–И – 0,2 мкм (по: Kirichenko et al., 2018b)



Морфологический анализ. Переднее крыло *Ph. verae* белое блестящее с 3 костальными и 4 апикальными штрихами (А, Б). У *Ph. verae*, в отличие от *Ph. saepta*, *Ph. cornella* и *Ph. indistincta*, первый поперечный штрих прерывистый (Б–Д), в отличие от *Ph. saepta* отсутствует заднекрайнее пятно (Б, В). Генитальный аппарат самцов *Ph. verae* близок к таковым прочих 3 видов; длина эдегуса и фаллобазы схожа с таковой у *Ph. indistincta*, но имеет больше вентральных щетинок (42–50). У самок *Ph. verae* копулятивная сумка с 2 одинаковыми по размеру и форме сигнумами, тогда как у прочих видов сигнумы отличаются по форме и размеру (Е–И).

Исследованный материал: список образцов см. Kirichenko et al., 2018b.

ПРИЛОЖЕНИЕ 10. Биология минирующей моли *Phyllocnistis verae* на свидине белой *Cornus alba* в Красноярске (окрестности СНТ Боровое, левый берег Енисея). А – местообитание; Б–В – листья с туннелевидными минами; Г – молодая гусеница в мине через проходящий свет; Д – вскрытая мина с экскрементами и гусеницей; Е – место окукливания. Красными стрелками отмечены: мины (Б, В), гусеницы (Г, Д), экскременты (Д), место окукливания (Е) (по: Kirichenko et al., 2018b)



Описание мины: Мины на листьях свидины в подлеске или на открытых пространствах (А). Мина в виде очень длинного, незначительно расширяющегося змеевидного эпидермального туннеля на нижней стороне листа (В–Е). Темные гранулы экскрементов размещены в мине широкой центральной полосой. Мина пролегает вдоль крупных жилок и пересекает их только ближе к краю листа. Окукливание в мине у края листа (Е) в легком шелковом коконе.

ПРИЛОЖЕНИЕ 11. Глобальное распространение грацилляриид, имеющих ареалы в азиатской части России, и их трофические связи*

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
Подсем. ACROCERCOPINAE Kawahara & Ohshima				
1	<i>Acrocercops amurensis</i> Kuznetzov	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – АмО, ХабК, ПримК], Сев. Китай	<i>Quercus mongolica</i> (Fagaceae)	Д
2	<i>A. brongiardella</i> (Fabricius)	Е, Р [Сиб. – ОмО; РДВ – ХабК], Закавказье, Турция, Казахстан	<i>Quercus, Castanea sativa</i> (Fagaceae)	Д
3	<i>A. transecta</i> Meyrick	РДВ – ПримК	<i>Carya, Juglans, Pterocarya</i> (Juglandaceae), <i>Lyonia ovalifolia</i> (Ericaceae)	Д
4	<i>Cryptolectica chrysalis</i> Kumata et Ermolaev	РДВ – ПримК	<i>Quercus mongolica, Q. serrata</i> (Fagaceae)	Д
5	<i>Eteoryctis deversa</i> (Meyrick)	РДВ – СахО (Кур.о.)	<i>Mangifera indica, Rhus, Toxicodendron</i> (Anacardiaceae)	Д, К
6	<i>Leucospilapteryx anaphalidis</i> Kumata•	РДВ – ХабК, ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Anaphalis margaritacea</i> (Asteraceae)	Т
7	<i>L. omisella</i> (Stainton)•	РДВ – ХабК, ПримК, СахО	<i>Artemisia, Dendranthema ornatum</i> (Asteraceae)	Т
8	<i>Psydrocercops wisteriae</i> (Kuroko)	РДВ – ПримК	<i>Wisteria floribunda</i> (Fabaceae)	ДЛ
9	<i>Sauterina hofmanniella</i> (Schleich)•	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ТомО до КрК], Турция	<i>Lathyrus gmelinii, L. niger</i> (Fabaceae)	Т
10	<i>Spulerina astaurota</i> (Meyrick)	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Chaenomeles, Malus, Prunus, Pyrus</i> (Rosaceae)	Д
11	<i>S. castaneae</i> Kumata et Kuroko	РДВ – ПримК	<i>Castanea crenata, Quercus</i> (Fagaceae)	Д
12	<i>S. corticicola</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Abies sachalinensis, Larix kaempferi, Pinus parviflora var. pentaphylla, Pinus pentaphylla, P. strobus</i> (Pinaceae)	Д
13	<i>S. dissotoma</i> (Meyrick)	РДВ – ПримК	<i>Flemingia lineata, Lespedeza bicolor, L. cyrtobotrya, Pueraria montana, Pueraria montana lobata</i> (Fabaceae)	К, Т
14	<i>Telamoptilia tiliae</i> Kumata et Ermolaev	РДВ – ПримК	<i>Tilia maximowicziana</i> (Malvaceae)	Д
Подсем. GRACILLARIINAE Stainton, 1854				
15	<i>Aristaeta bathracma</i> (Meyrick)•	РДВ – ПримК	<i>Aster ageratoides ovatus</i> (Asteraceae)	Т

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
16	<i>A. pavoniella</i> (Zeller)•	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК, ПримК], Малая Азия, Япония, Китай	<i>Aster</i> (Asteraceae)	Т
17	<i>Caloptilia acericola</i> Kumata	РДВ – ПримК	<i>Acer japonicum</i> , <i>A. pictum</i> , <i>A. palmatum</i> , <i>A. pseudosieboldianum</i> (Sapindaceae)	Д
18	<i>C. aceris</i> Kumata	РДВ – АмО, ХабК, ПримК	<i>Acer miyabei</i> , <i>A. palmatum</i> , <i>A. pictum</i> , <i>A. saccharum</i> (Sapindaceae)	Д
19	<i>C. alchimiella</i> (Scopoli)	РДВ – ХабК	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus</i> (Fagaceae)	Д
20	<i>C. alni</i> Kumata	РДВ – АмО, ХабК, ЕАМО, ПримК, СахО	<i>Alnus hirsuta</i> , <i>A. japonica</i> (Betulaceae)	Д
21	<i>C. alnivorella</i> (Chambers)	Р [Сиб.; РДВ – ПримК], Сев.Ам.	<i>Alnus</i> (main host), <i>Betula papyrifera</i> (Betulaceae), <i>Quercus garryana</i> (Fagaceae), <i>Acer negundo</i> (Sapindaceae)	Д
22	<i>C. betulicola</i> (Hering)	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)], Закавказье, Китай, Япония	<i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i> (Betulaceae)	Д
23	<i>C. chrysolampra</i> (Meyrick)	РДВ – ХабК	<i>Populus</i> , <i>Salix</i> (Salicaceae)	Д
24	<i>C. cuculipennella</i> (Hübner)	РДВ – КамК, АмО, ПримК	<i>Fraxinus</i> , <i>Jasminum</i> , <i>Ligustrum</i> , <i>Syringa</i> (Oleaceae)	Д
25	<i>C. dubatolovi</i> Baryshnikova	РДВ – ХабК	Неизвестно	
26	<i>C. elongella</i> (Linnaeus)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ХабК], Ср. Азия, М. Азия (Турция), Сев. Ам.	<i>Alnus</i> (Betulaceae)	Д
27	<i>C. gloriosa</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Acer japonicum</i> , <i>A. palmatum</i> , <i>A. pictum</i> , <i>A. sieboldianum</i> , <i>A. pseudosieboldianum</i> (Sapindaceae)	Д
28	<i>C. heringi</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)	<i>Acer pictum</i> (syn. <i>A. mono</i>) (Sapindaceae)	Д
29	<i>C. hidakensis</i> Kumata	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Acer pictum</i> (Sapindaceae)	Д
30	<i>C. issikii</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Acer japonicum</i> , <i>Acer</i> spp. (Sapindaceae)	Д
31	<i>C. kisoensis</i> Kumata	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Acer ginnala</i> , <i>A. pictum</i> (Sapindaceae)	Д
32	<i>C. korbiella</i> (Caradja)	РДВ – ХабК	Неизвестно	
33	<i>C. leucothoes</i> Kumata	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – ХабК, ЕАМО, ПримК, СахО (Кур. о.)], Япония, Корея	<i>Menziesia pentandra</i> , <i>Leucothoe grayana</i> , <i>Rhododendron</i> (Ericaceae)	К
34	<i>C. mandschurica</i> (Christoph)	РДВ – АмО, ХабК, ПримК	<i>Quercus</i> , <i>Castanea crenata</i> (Fagaceae)	Д

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
35	<i>C. monticola</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК, СахО	<i>Acer</i> (Sapindaceae)	Д
36	<i>C. orientalis</i> Ermolaev	РДВ – ПримК	<i>Lonicera maackii</i> (Caprifoliaceae)	К
37	<i>C. populetorum</i> (Zeller)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ХабК, ПримК], Ср. Азия	<i>Alnus, Betula</i> (Betulaceae)	Д
38	<i>C. pulverea</i> Kumata	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – МагО, АмО, ХабК, ПримК, СахО], Япония, Китай	<i>Alnus</i> (Betulaceae)	Д
39	<i>C. pyrrhaspis</i> (Meyrick)	РДВ – АмО, ХабК, ЕАМО, ПримК, СахО (Кур. о.)	<i>Betula</i> (Betulaceae)	Д
40	<i>C. sachalinella</i> Ermolaev	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – АмО, ХабК, СахО (о. Сахалин)], Китай, Корея, Япония	<i>Alnus hirsuta</i> (Betulaceae)	Д
41	<i>C. sapporella</i> (Matsumura)	РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО	<i>Quercus, Castanea crenata</i> (Fagaceae)	Д
42	<i>C. schisandrae</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Schisandra chinensis</i> (Magnoliaceae)	ДЛ
43	<i>C. stigmatella</i> (Fabricius)	Е, Р [Сиб.; РДВ – КамК, АмО, ХабК, ПримК, СахО], Кавказ, Ср.Азия, Монголия, Китай, Япония, Корея, Индия, Сев. Афр., Сев. Ам.	<i>Salix, Populus, Chosenia</i> (Salicaceae)	Д
44	<i>C. c</i> (Tengström)	Е, Р [вкл. Сев. Кавказ; Сиб.; РДВ – КамК, АмО, ХабК, СахО (о. Сахалин)], Китай, Сев. Ам. (Канада)	<i>Betula platyphylla</i> (Betulaceae)	Д
45	<i>C. ulmi</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК, СахО	<i>Ulmus laciniata, U. japonica, U. davidiana, Zelkova serrata</i> (Ulmaceae)	Д
46	<i>C. variegata</i> Kuznetzov et Baryshnikova	РДВ – ХабК, ПримК	Неизвестно	
47	<i>Calybites phasianipennella</i> (Hübner)•	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (Кур. о.)], Бл. Восток, Ср. Азия, Китай, Япония, Корея, Индия, Индонезия	Amaranthaceae, Boraginaceae, Chenopodiaceae, Clusiaceae, Lythraceae, Poaceae, Polygonaceae, Primulaceae	Т
48	<i>C.securinella</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК	<i>Flueggea suffruticosa</i> (Euphorbiaceae)	ПК
49	<i>Euspilapteryx aureola</i> (Kumata)•	РДВ – СахО (Кур. о.)	<i>Hypericum erectum</i> (Hypericaceae)	Т
50	<i>E. auroguttella</i> Stephens•	Е, Р [ЕЧР; Сиб.], М. Азия (Турция), Ср. Азия, Сев. Афр. (Алжир)	<i>Hypericum</i> (Hypericaceae)	Т
51	<i>Gracillaria albicapitata</i> Issiki	РДВ – ХабК, ЕАМО, ПримК, СахО	<i>Fraxinus, Syringa</i> (Oleaceae)	Д
52	<i>G. arsenievi</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК, ХабК, СахО (о. Сахалин)	<i>Fraxinus, Syringa</i> (Oleaceae)	Д
53	<i>G. syringella</i> (Fabricius)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – Зап. Сиб.	<i>Syringa, Fraxinus</i>	Д

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
		до Крк], М. Азия (Турция), Сев. Ам. (Канада, США)	(Oleaceae)	
54	<i>G. ussuriella</i> (Ermolaev)	РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО	<i>Fraxinus mandshurica</i> (Oleaceae)	Д
Подсем. LITHOCOLLETINAE Stainton, 1854				
55	<i>Cameraria acericola</i> Kumata	РДВ – ПримК	<i>Acer pictum</i> , <i>A. pseudosieboldianum</i> (Sapindaceae)	Д
56	<i>C. nipponica</i> Kumata	РДВ – ПримК	<i>Acer barbinerve</i> , <i>pseudosieboldianum</i> , <i>A. ukurunduense</i> (Sapindaceae)	Д
57	<i>Chrysaster hagicola</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Lespedeza bicolor</i> , <i>L. cytrobotrya</i> (Fabaceae)	К
58	<i>Hyloconis improvisella</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК	<i>Lespedeza bicolor</i> (Fabaceae)	К
59	<i>H. lespedezae</i> Kumata	РДВ – ПримК	<i>Lespedeza bicolor</i> (Fabaceae)	К
60	<u><i>H. puerariae</i> Kumata</u>	РДВ – ПримК	<i>Amphicarpaea bracteata</i> , <i>A. edgeworthia</i> var. <i>japonica</i> , <i>Pueraria lobata</i> , <i>Falcata japonica</i> , <i>Lespedeza bicolor</i> (Fabaceae)	К, Т
61	<i>Phyllonorycter acutissimae</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Quercus</i> , <i>Castanea crenata</i> (Fagaceae)	Д
62	<i>Ph. agilella</i> (Zeller, 1846)	Е, Р [ЕЧР; Зап. Сиб. – ОмО], Ср. Азия	<i>Ulmus glabra</i> , <i>U. laevis</i> , <i>U. minor</i> (Ulmaceae)	Д
63	<i>Ph. apparella</i> (Herrich- Schäffer)	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК], Закавказье, Ср. Азия, М. Азия (Турция), Сев. Ам (Канада, США)	<i>Populus</i> , <i>Salix</i> (Salicaceae)	Д
64	<i>Ph. bicinctella</i> (Matsumura)	РДВ – ПримК	<i>Ulmus</i> (Ulmaceae), <i>Quercus crispula</i> (Fagaceae)	Д
65	<i>Ph. blancardella</i> (Fabricius)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ТюМО до Бур], Ср. Азия, Передняя Азия (Турция), Иран, Сев. Афр. (Тунис), Сев. Ам. (Канада, США)	<i>Malus</i> (Rosaceae)	Д
66	<i>Ph. caraganella</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК	<i>Caragana fruticosa</i> (Fabaceae)	Д
67	<i>Ph. carpini</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Carpinus cordata</i> , <i>C. laxiflora</i> , <i>C. tschonoskii</i> (Betulaceae)	Д
68	<i>Ph. cavella</i> (Zeller)	Е, Р [Сиб., РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)], Япония	<i>Betula</i> (Betulaceae), <i>Cerasus</i> , <i>Prunus</i> (Rosaceae), <i>Salix</i> (Salicaceae), <i>Ulmus</i> (Ulmaceae)	Д
69	<i>Ph. celtidis</i> (Kumata)	РДВ – СахО (Кур. о.?)	<i>Celtis</i> (Cannabaceae)	Д
70	<i>Ph. cerasicolella</i> (Herrich- Schäffer)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ИркО], Ср. Азия, Китай	<i>Prunus</i> , <i>Malus</i> (Rosaceae)	Д

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
71	<i>Ph. comparella</i> (Duponchel)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ТомО до Тыв], Ср. Азия	<i>Populus alba</i> (Salicaceae)	Д
72	<i>Ph. connexella</i> (Zeller)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от КрК до Тыв], Ср. Азия	<i>Populus, Salix</i> (Salicaceae)	Д
73	<i>Ph. cornella</i> Ermolaev	СахО (Кур. о.)	<i>Cornus controversa</i> (Cornaceae)	Д
74	<i>Ph. corylifoliella</i> (Hübner)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ОмО до ИркО], Ср. Азия, Иран, Ирак, Сев. Афр. (Тунис)	Betulaceae, Rosaceae), в Сибири единично на <i>Ulmus laevis</i> (Ulmaceae).	Д
75	<i>Ph. cretata</i> (Kumata)	РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО	<i>Quercus mongolica, Q. serrata</i> (Fagaceae)	Д
76	<i>Ph. dakekanbae</i> (Kumata)	РДВ – ПримК, СахО (о. Сахалин)	<i>Betula ermani, B. platyphylla</i> (Betulaceae)	Д
77	<i>Ph. dubitella</i> (Herrich-Schäffer)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от НовО до КрК]	<i>Salix caprea</i> (Salicaceae)	Д
78	<i>Ph. emberizaepenella</i> (Bouche)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от НовО до Якутии], Ср. Азия, М. Азия (Турция), Сев. Ам. (Канада, США)	<i>Lonicera, Symphoricarpos</i> (Caprifoliaceae)	К
79	<i>Ph. ermani</i> (Kumata)	Р [Сиб. – ИркО; РДВ – СахО (о. Сахалин), СахО (Кур. о.)], Япония	<i>Alnus maximowiczii, Betula ermanii, B. platyphylla</i> (Betulaceae)	Д
80	<i>Ph. fruticosella</i> (Kuznetzov)	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – ПримК]	<i>Alnus viridis</i> subsp. <i>fruticosa</i> (Betulaceae)	Д
81	<i>Ph. ginnalae</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК	<i>Acer ginnala</i> (Sapindaceae)	Д
82	<i>Ph. gracilis</i> Noreika	РДВ – ХабК, ПримК	Не известно	
83	<i>Ph. hancola</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Alnus hirsuta, A. japonica</i> (Betulaceae)	Д
84	<i>Ph. hilarella</i> (Zetterstedt)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ИркО до ЗабК], Япония	<i>Salix aurita, S. caprea, S. cinerea</i> (Salicaceae)	Д
85	<i>Ph. insignitella</i> (Zeller)•	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ТюмО до АлтК], Ср. Азия	<i>Lathyrus, Medicago, Ononis, Trifolium, Viciae</i> (Fabaceae)	Т
86	<i>Ph. issikii</i> (Kumala)	Е, Р [С; РДВ – ХабК, ПримК], Китай, Корея, Япония	<i>Tilia</i> (Malvaceae)	Д
87	<i>Ph. ivani</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde	Р [Сиб. – от КрК до ЗабК]	<i>Caragana arborescens</i> (Fabaceae)	К
88	<i>Ph. japonica</i> (Kumata)	РДВ – АмО, ХабК, ПримК	<i>Carpinus, Corylus, Ostrya japonica</i> (Betulaceae)	Д
89	<i>Ph. jezoniella</i> (Matsumura)	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Acer</i> (Sapindaceae)	Д
90	<i>Ph. jozanae</i> (Kumata)	РДВ – ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)	<i>Crataegus</i> (Rosaceae)	Д
91	<i>Ph. junoniella</i> (Zeller)	Е, Р [Сиб.; РДВ – СахО (о. Сахалин)], Япония, Сев. Ам. (Гренландия)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> (Ericaceae)	К-чек
92	<i>Ph. kisoensis</i> Kumata & Park	РДВ – ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)	<i>Alnus hirsuta</i> (Betulaceae)	Д
93	<i>Ph. klemannella</i> (Fabricius)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ОмО], М. Азия (Турция)	<i>Alnus glutinosa, A. incana</i> (Betulaceae)	Д
94	<i>Ph. kuznetzovi</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК	<i>Lespedeza bicolor</i> (Fabaceae)	К
95	<i>Ph. laciniatae</i> (Kumata)	РДВ – ХабК, ПримК, СахО	<i>Ulmus</i> (Ulmaceae)	Д

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
96	<i>Ph. lantanella</i> (Schrank)	Е, Р [ЕЧР; Сиб.–НовО], М. Азия (Турция)	<i>Viburnum lantana</i> , <i>V. opulus</i> (Adoxaceae)	К
97	<i>Ph. malella</i> (Gerasimov)	Р [Сиб. – КемО, АлтК], Ср. Азия	<i>Cotoneaster</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Cydonia</i> , <i>Malus</i> (Rosaceae)	Д
98	<i>Ph. malicola</i> (Kuznetsov)	РДВ – ПримК	<i>Malus mandshurica</i> (Rosaceae)	Д
99	<i>Ph. matsudai</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Quercus mongolica</i> , <i>Q. crispula</i> (Fagaceae)	Д
100	<i>Ph. medicaginella</i> (Gerasimov)•	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ОмО], Ср. Азия	<i>Medicago</i> , <i>Ononis</i> , <i>Trifolium</i> (Fabaceae)	Т
101	<i>Ph. melacoronis</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Rhododendron</i> <i>mucronulatum</i> (Ericaceae)	К
102	<i>Ph. mongolicae</i> (Kumata)	РДВ – СахО (Кур. о.)	<i>Quercus</i> (Fagaceae)	Д
103	<i>Ph. nigristella</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Quercus</i> (Fagaceae)	Д
104	<i>Ph. nipponicella</i> (Issiki)	РДВ – ХабК, ПримК, СахО (Кур. о.)	<i>Quereus acutissima</i> , <i>Q. variabilis</i> , <i>Q. mongolica</i> (Fagaceae)	Д
105	<i>Ph. orientalis</i> (Kumata)	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Acer</i> , <i>Acer saccharum</i> (Sapindaceae)	Д
106	<i>Ph. oxyacanthae</i> (Frey)	Е, Р [ЕЧР – Кавказ; Сиб. – ИркО], Армения, Ср. Азия	<i>Crataegus</i> , <i>Cydonia</i> , <i>Mespilus</i> , <i>Pyrus</i> , <i>Sorbus</i> (Rosaceae)	Д
107	<i>Ph. pastorella</i> (Zeller)	Е, Р [ЕЧР; Сиб.; РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)], Китай, Корея, Япония, Ср. Азия	<i>Salix</i> , <i>Populus</i> (Salicaceae)	Д
108	<i>Ph. populifoliella</i> (Treitschke)	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК], Ср. Азия, М. Азия (Турция)	<i>Populus</i> (Salicaceae)	Д
109	<i>Ph. pseudojezoniella</i> Noreika	РДВ – ПримК	<i>Acer saccharum</i> (Sapindaceae)	Д
110	<i>Ph. pseudolautella</i> (Kumata)	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Quercus</i> (Fagaceae)	Д
111	<i>Ph. pterocaryae</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Pterocarya rhoifolia</i> (Juglandaceae)	Д
112	<i>Ph. pumilae</i> (Ermolaev)	Р [Сиб. – от ОмО до ИркО; РДВ – ПримК], Китай, Япония	<i>Ulmus pumila</i> (Ulmaceae)	Д
113	<i>Ph. pyrifoliella</i> (Gerasimov)	Е, Р [Сиб. – от НовО до Крк], Ср. Азия, М. Азия (Турция)	<i>Malus</i> (Rosaceae)	Д
114	<i>Ph. quinqueguttella</i> (Stainton)	РДВ – ХабК	<i>Salix</i> (Salicaceae)	Д
115	<i>Ph. reduncata</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Lonicera edulis</i> , <i>L. maackii</i> , <i>L. praeflorens</i> (Caprifoliaceae)	К
116	<i>Ph. ringoniella</i> (Matsumura)	Р [Сиб. – Крк; РДВ – АмО, ПримК, СахО (о. Сахалин)], Китай, Япония, Корея	<i>Malus</i> , <i>Prunus</i> (Rosaceae)	Д
117	<i>Ph. sagitella</i> (Bjerkander)	Е, Р [Сиб. – от ИркО до ЗабК], Ср. Азия	<i>Populus tremula</i> (Salicaceae)	Д
118	<i>Ph. salicicolella</i> (Sircom)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – Крк; РДВ – АмО, ХабК?, ПримК, СахО], Япония	<i>Salix</i> (Salicaceae)	Д

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
119	<i>Ph. salictella</i> (Zeller)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ХМАО; РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин?)], Япония	<i>Salix</i> (Salicaceae)	Д
120	<i>Ph. schreberella</i> (Fabricius)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ОмО], Ср. Азия, М. Азия (Турция)	<i>Ulmus glabra</i> , <i>U. laevis</i> , <i>U. minor</i> , <i>U. pumila</i> (Ulmaceae)	Д
121	<i>Ph. sibirica</i> Kuznetsov & Baryshnikova	Р [Сиб. – ИркО, Бур]	<i>Populus</i> (Salicaceae)	Д
122	<i>Ph. similis</i> Kumata	РДВ – АмО, ХабК, ПримК	<i>Quercus</i> (Fagaceae)	Д
123	<i>Ph. sorbi</i> (Frey)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – от ОмО до Крк], Ср. Азия	<i>Sorbus</i> , <i>Cotoneaster</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Cydonia</i> , <i>Malus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Pyrus</i> (Rosaceae)	Д
124	<i>Ph. sorbicola</i> (Kumata)	Р [Сиб. – от Крк до Хак; РДВ – АмО, ПримК, СахО], Япония	<i>Sorbus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Malus</i> (Rosaceae)	Д
125	<i>Ph. spinicolella</i> (Zeller)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ИркО], Ср. Азия	<i>Prunus</i> (Rosaceae)	Д
126	<i>Ph. strigulatella</i> (Zeller)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)], Япония	<i>Alnus</i> (Betulaceae)	Д
127	<i>Ph. takagii</i> (Kumata)	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Alnus japonica</i> (Betulaceae)	Д
128	<i>Ph. tristrigella</i> (Haworth)	Е, Р [ЕЧР, Сиб. – ИркО]	<i>Ulmus</i> (Ulmaceae)	Д
129	<i>Ph. uchidai</i> (Kumata)	РДВ – ПримК	<i>Sorbus alnifolia</i> (Rosaceae)	Д
130	<i>Ph. ulmi</i> (Kumata)	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i> , <i>U. japonica</i> , <i>U. laciniata</i> , <i>Zelkova serrata</i> (Ulmaceae)	Д
131	<i>Ph. ulmifoliella</i> (Hübner)	Е, Р [Сиб.; РДВ – О, ХабК, ПримК, СахО], Ср. Азия, Япония	<i>Betula</i> (Betulaceae)	Д
132	<i>Ph. valentina</i> (Ermolaev)	РДВ – ПримК	<i>Ulmus macrocarpa</i> , <i>U. propinqua</i> (Ulmaceae)	Д
133	<i>Ph. viciae</i> (Kumata)•	Р [Сиб. – Крк; РДВ – ХабК, ПримК], Япония	<i>Lathyrus</i> , <i>Vicia</i> (Fabaceae)	Т
134	<i>Ph. watanabei</i> Kumata	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Pourthiaea</i> (Rosaceae)	Д

Подсем. ORNIXOLINAE Kuznetsov & Baryshnikova

135	<i>Epicephala relictella</i> Kuznetsov	РДВ – ПримК	<i>Flueggea suffruticosa</i> (Euphorbiaceae)	ПК
136	<i>Liocrobyla desmodiella</i> Kuroko	РДВ – ХабК, ЕАМО, ПримК	<i>Desmodium oldhamii</i> , <i>Hylodesmum podocarpum</i> , <i>Lespedeza cyrtobotrya</i> , <i>Ohwia caudata</i> (Fabaceae)	К, Т
137	<i>L. kumatai</i> Kuroko	РДВ – ПримК	<i>Desmodium</i> , <i>Lespedeza bicolor</i> (Fabaceae)	К, Т
138	<i>Micrurapteryx caraganella</i> (Hering)	Р [ЕЧР – АрхО; Сиб. – от ОмО до ЗабК, РДВ – АмО], возможно Ср. Азия (Таджикистан)	<i>Caragana arborescens</i> , <i>C. frutex</i> , <i>C. boisii</i> and <i>Medicago sativa</i> (Fabaceae)	К, Т
139	<i>M. gerasimovi</i> Ermolaev•	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – АмО, ХабК, ПримК]	<i>Melilotus suaveolens</i> , <i>Vicia cracca</i> (Fabaceae)	Т

№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
140	<i>M. gradatella</i> (Herrich-Schäffer)•	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО], Ср. Азия, Монголия, Китай	<i>Lathyrus linifolius</i> , <i>L. tuberosus</i> , <i>Vicia sepium</i> (Fabaceae)	Т
141	<i>M. kollariella</i> (Zeller)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ИркО], Ср. Азия, М. Азия (Турция), Китай	<i>Chamaecytisus</i> , <i>Cytisus</i> , <i>Genista</i> , <i>Laburnum</i> , <i>Lembotropis</i> , <i>Lupinus</i> , <i>Petteria</i> (Fabaceae)	К, Т
142	<i>Ornixola caudulatella</i> (Zeller)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ХабК, ЕАМО, ПримК]	<i>Salix acutifolia</i> , <i>Salix</i> sp. (Salicaceae)	Д
143	<i>Parectopa ononidis</i> (Zeller)•	Е, Р [ЕЧР; Зап. Сиб. до Крк]	<i>Ononis</i> , <i>Trifolium</i> (Fabaceae)	Т

Подсем. PARORNICHINAE Kuznetsov & Baryshnikova

144	<i>Callisto albicinctella</i> Kuznetsov	РДВ – ПримК, СахО (о. Сахалин)	<i>Prunus cerasifera</i> (Rosaceae)	Д
145	<i>C. coffeella</i> (Zetterstedt)	Е, Р [ЕЧР; Зап. Сиб.]	<i>Salix</i> (Salicaceae)	Д
146	<i>C. denticulella</i> (Thunberg)	Е, Р [Сиб.], Ср. Азия, М. Азия (Турция), Сев. Ам. (Канада, США)	<i>Malus</i> , <i>Cotoneaster</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Pyrus</i> (Rosaceae)	Д
147	<i>C. elegantella</i> Kuznetsov	РДВ – ПримК	Неизвестно	
148	<i>C. insperatella</i> (Nickerl)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ПримК]	<i>Cerasus</i> , <i>Prunus</i> (Rosaceae)	Д
149	<i>Parornix alni</i> Kumata	РДВ – ПримК, СахО	<i>Alnus hirsuta</i> (Betulaceae)	Д
150	<i>P. altaica</i> Noreika & Bidzilya	Р [С – Алтай]	Не известно	
151	<i>P. anglicella</i> (Stainton)	Е, Р [ЕЧР; Сиб. – ИркО], Ср. Азия, М. Азия (Турция)	<i>Crataegus</i> , <i>Mespilus germanica</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Fragaria</i> (Rosaceae)	Д
152	<i>P. betulae</i> (Stainton)	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (Кур. о.)], Япония, Корея, Сев. Ам. (Канада)	<i>Betula</i> (Betulaceae)	Д
153	<i>P. ermolaevi</i> Kuznetsov	РДВ – АмО, ХабК, ПримК	<i>Corylus heterophylla</i> , <i>C. sieboldiana</i> (Betulaceae)	Д
154	<i>P. extrema</i> Kuznetsov & Baryshnikova	РДВ – ХабК, ПримК	Неизвестно	
155	<i>P. fumidella</i> Kuznetsov	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – ХабК, ПримК]	<i>Malus mandshurica</i> (Rosaceae)	Д
156	<i>P. kumatai</i> Emolaev	Р [ЕЧР?, Дагестан; Сиб. – Крк; РДВ – ХабК, ПримК]	<i>Crataegus maximowiczii</i> (Rosaceae)	Д
157	<i>P. loganella</i> (Stainton)	РДВ – АмО, ХабК, ПримК	<i>Betula</i> (Betulaceae)	Д
158	<i>P. maliphaga</i> Kuznetsov	Р [Сиб. – ЗабК; РДВ – ПримК]	<i>Malus</i> (Rosaceae)	Д
159	<i>P. mixta</i> (Triberti)	Е (Италия, Словакия), Р [Сиб. – ЗабК]	<i>Spiraea media</i> , <i>S. × vanhouttei</i> (Rosaceae)	К
160	<i>P. multimaculata</i> (Matsumura)	РДВ – ПримК, СахО (Кур.о.)	<i>Prunus</i> (Rosaceae)	Д
161	<i>P. pfaffenzelleri</i> Frey	Е (Центр.), Р [Сиб. – Хак]	<i>Cotoneaster</i> , <i>Amelanchier</i> , <i>Sorbus</i> (Rosaceae)	Д
162	<i>P. retrusella</i> Kuznetsov	РДВ – ХабК, ПримК	<i>Crataegus pinnatifida</i> (Rosaceae)	Д
163	<i>P. scoticella</i> (Stainton)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ПримК,	<i>Cotoneaster</i> , <i>Cydonia</i> ,	Д

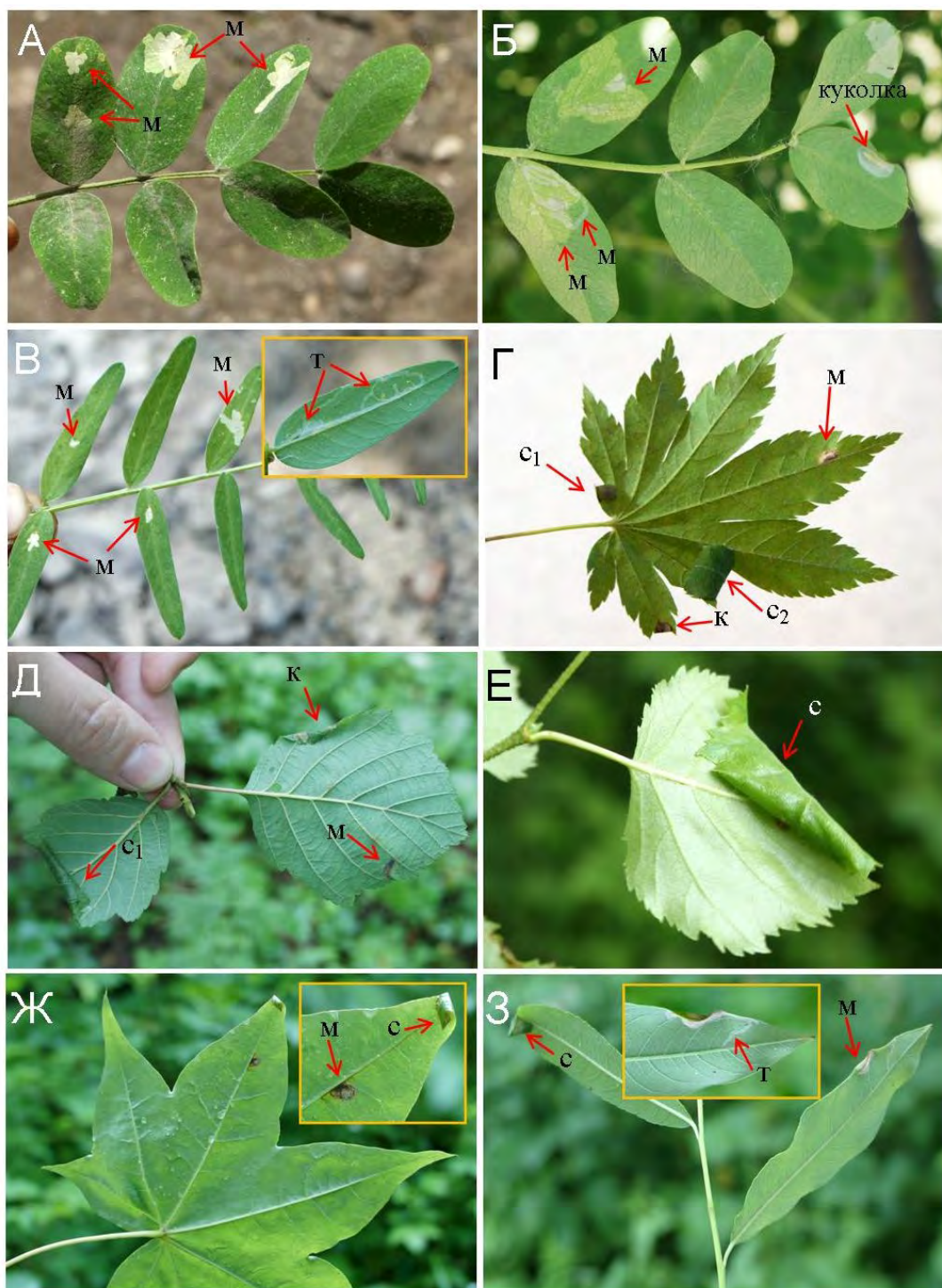
№	Виды ¹	Распространение ²	Кормовые растения	ЖФР ³
		СахО (о. Сахалин), Казахстан	<i>Dryas octopetala</i> , <i>Malus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Sorbus</i> (Rosaceae), <i>Viburnum</i> <i>lantana</i> (Caprifoliaceae)	
164	<i>P. traugotti</i> Svensson	Е (Северная, Прибалтика), Р [Сиб. – ЗабК, РДВ – ХабК]	<i>Betula</i> (Betulaceae)	Д

Подсем. PHYLLOCNISTINAE Herrich-Schäffer

165	<i>Phyllocnistis chlorantica</i> Seksjaeva•	РДВ – ПримК	<i>Chloranthus japonicus</i> (Chloranthaceae)	Т
166	<i>Ph. cornella</i> Ermolaev	РДВ – СахО, Япония	<i>Cornus</i> spp. (Cornaceae)	Д
167	<i>Ph. extrematrix</i> Martynova	Е, Р [Сиб. – Хак], Ср. Азия	<i>Populus balsamifera</i> , <i>P. nigra</i> , <i>P. suaveolens</i> (Salicaceae)	Д
168	<i>Ph. gracilistylella</i> Kobayashi, Jinbo & Hirowatari	Р [Сиб. – КрК], Япония	<i>Salix caprea</i> (Сибирь), <i>Salix gilgiana</i> , <i>S. gracilistyla</i> , <i>S. integra</i> , <i>S. serissaefolia</i> (Япония) (Salicaceae)	Д
169	<i>Ph. labyrinthella</i> (Bjerkander)	Е, Р [Сиб.; РДВ – АмО, ХабК, ПримК, СахО (о. Сахалин)], Ср. Азия	<i>Populus</i> (Salicaceae)	Д
170	<i>Ph. saligna</i> (Zeller)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ХабК, ПримК], Ср. Азия, Б Восток (Израиль), Китай, Япония, Индия, Мадагаскар	<i>Salix</i> (Salicaceae)	Д
171	<i>Ph. unipunctella</i> (Stephens)	Е, Р [Сиб.; РДВ – ХабК, ПримК], Ср. Азия, Б Восток (Израиль), М. Азия (Турция), Япония	<i>Populus</i> (Salicaceae)	Д
172	<i>Ph. verae</i> Kirichenko, Triberti & Lopez-Vaamonde	Р [Сиб. – КрК]	<i>Cornus alba</i> (Cornaceae)	Д
173	<i>Ph. vitella</i> Ermolaev	РДВ – ПримК	<i>Vitis amurensis</i> (Vitaceae)	ДЛ

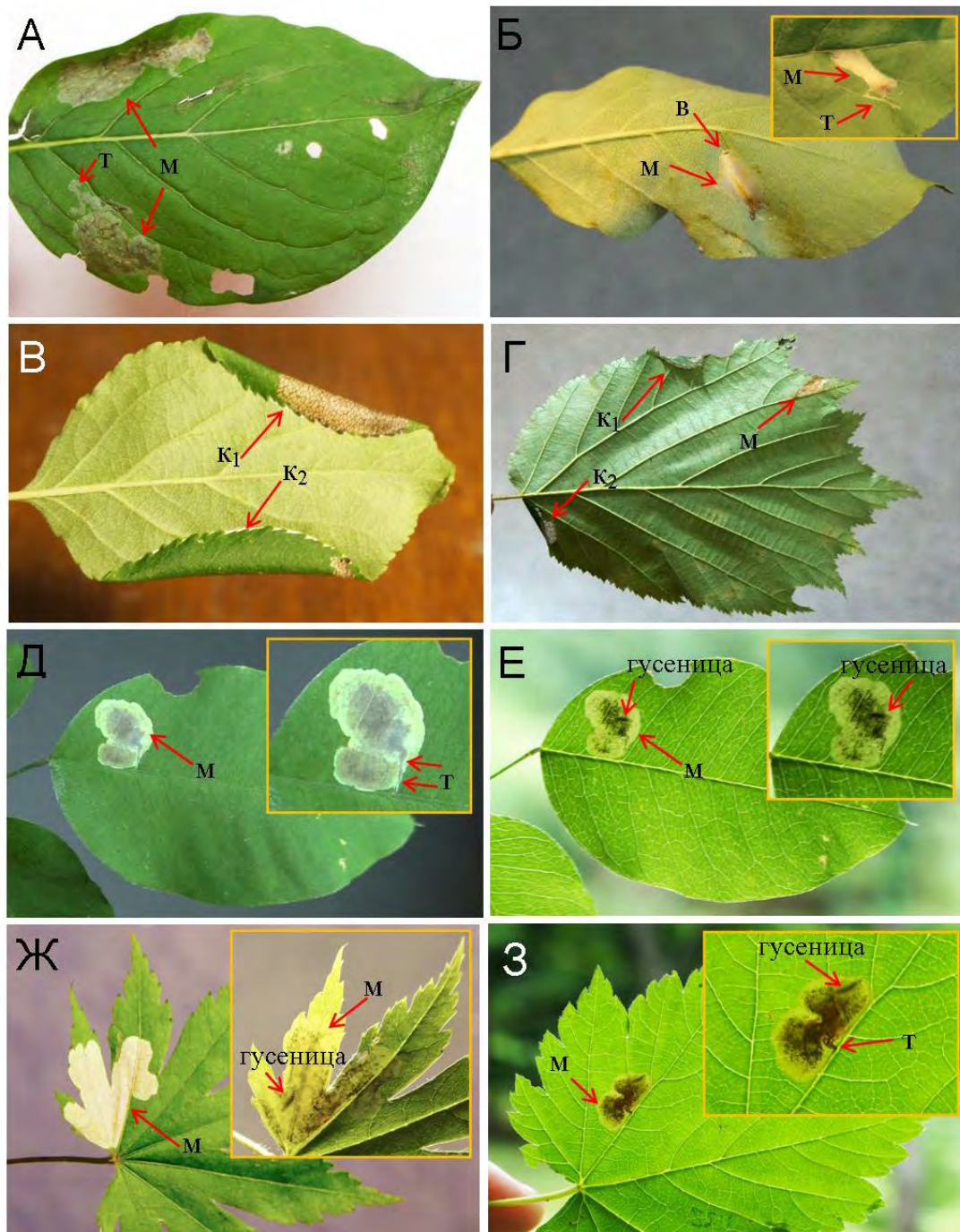
*Составлено на основе полученных данных и сведений из каталогов (Барышникова, 2008, 2016; J. De Prins, W. De Prins, 2019; Kirichenko et al., 2019a). ¹Виды молей, связанные и с древесными, и с травянистыми растениями, выделены подчеркиванием, виды молей, связанные исключительно с травянистыми, отмечены точкой •. ²Регионы: Е – Европа, Р – Россия, Сиб. – Сибирь, РДВ – российский Дальний Восток; АрхО – Архангельская обл., ОмО – Омская обл., НовО – Новосибирская обл., КемО – Кемеровская обл., АлтК – Алтайский край, КрК – Красноярский край, Хак – Республика Хакасия, ИркО – Иркутская обл., Бур – Республика Бурятия, ЗабК – Забайкальский край, АмО – Амурская обл., ХабК – Хабаровский край, ПримК – Приморский край, МагО – Магаданская обл., КамК – Камчатский край, СахО – Сахалинская обл.; Кур о. – Курильские острова; Ср. Азия – Средняя Азия; М. Азия – Малая Азия; Бл. Восток – Ближний Восток; Сев. Афр. – Северная Африка; Сев. Ам. – Северная Америка. ³ЖФР (жизненная форма растения) – древесные растения: Д – дерево, К – кустарник, ПК – полукустарник (полукустарничек), К-чек – кустарничек, ДЛ – древесная (древеснеющая) лиана; травянистые – Т (одно- и многолетние травы); в случае разных жизненных форм у растений, с которыми связаны грациллярии, жизненные формы перечислены через запятую.

ПРИЛОЖЕНИЕ 12. Примеры мин и листовых убежищ грациллириид азиатской части России (по: Kirichenko et al. 2019a; Kirichenko, 2020)



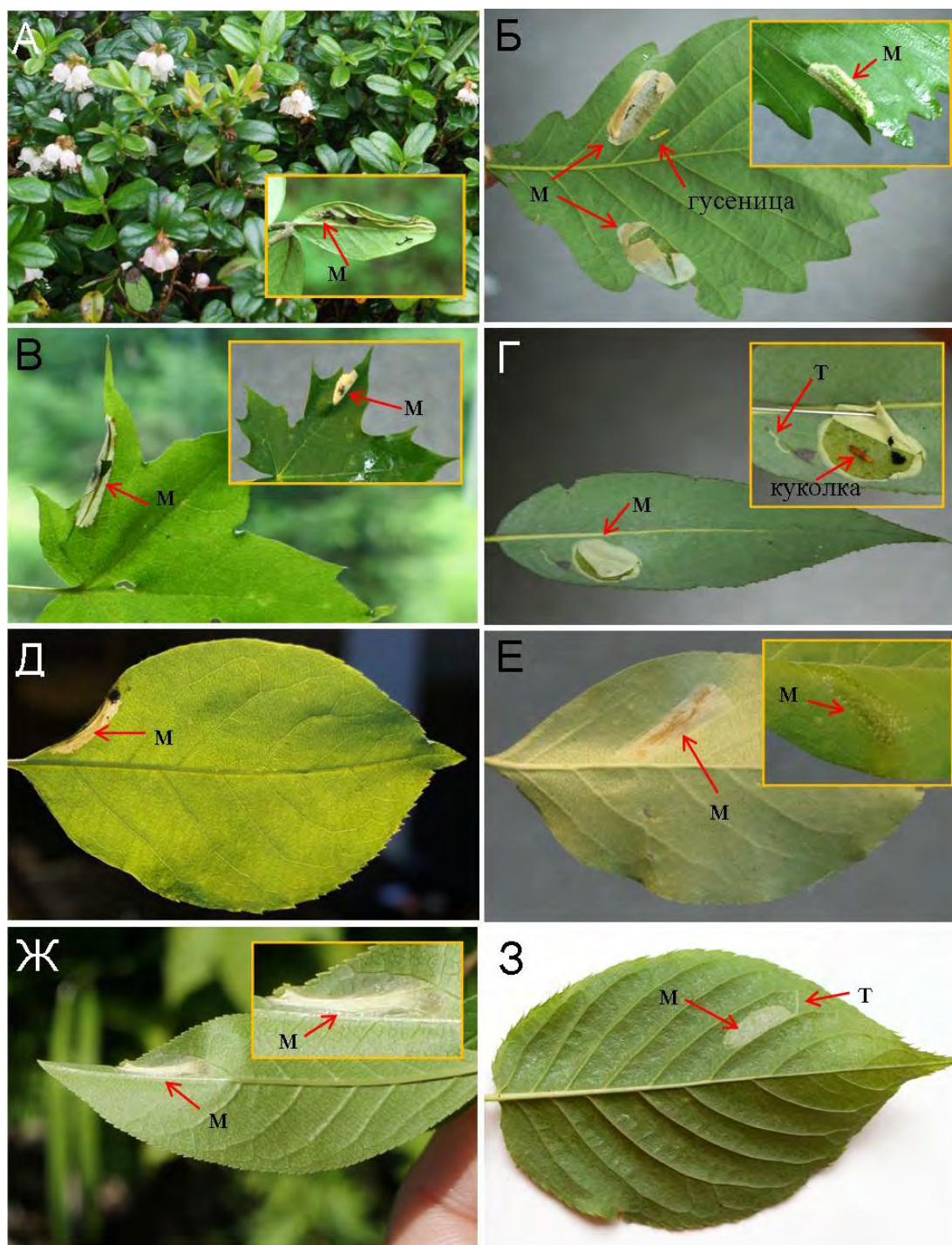
Представители родов *Micrurapteryx* и *Caloptilia*. А–Б – *Micrurapteryx caraganella* на *Caragana arborescens*; В – *M. gradatella* на *Vicia* sp.; Г – *Caloptilia acericola* на *Acer pseudosieboldianum*; Д – *C. alni* на *Alnus hirsuta*; Е – *C. betulicola* на *Betula platyphylla*; Ж – *C. heringi* на *A. pictum*; З – *C. stigmatella* на *Salix* sp. Обозначения: м – мина; т – эпидермальный туннель; к – кармашек (подвернутый край или кончик листа); с (с₁–с₂) – сверток (свернутый в трубочку край или кончик листа), индексы 1 и 2 указывают на последовательность появления свертков. В, Ж, З – во врезках мины и листовые свертки при увеличении. Места сборов: А–В – Сквородино, Амурская обл.; Г – ГТС ДВО РАН и прилегающий лесной массив, с. Горнотаежное, Приморский край; Д–З – Южно-Сахалинск, Сахалинская обл.

ПРИЛОЖЕНИЕ 12 (продолжение)



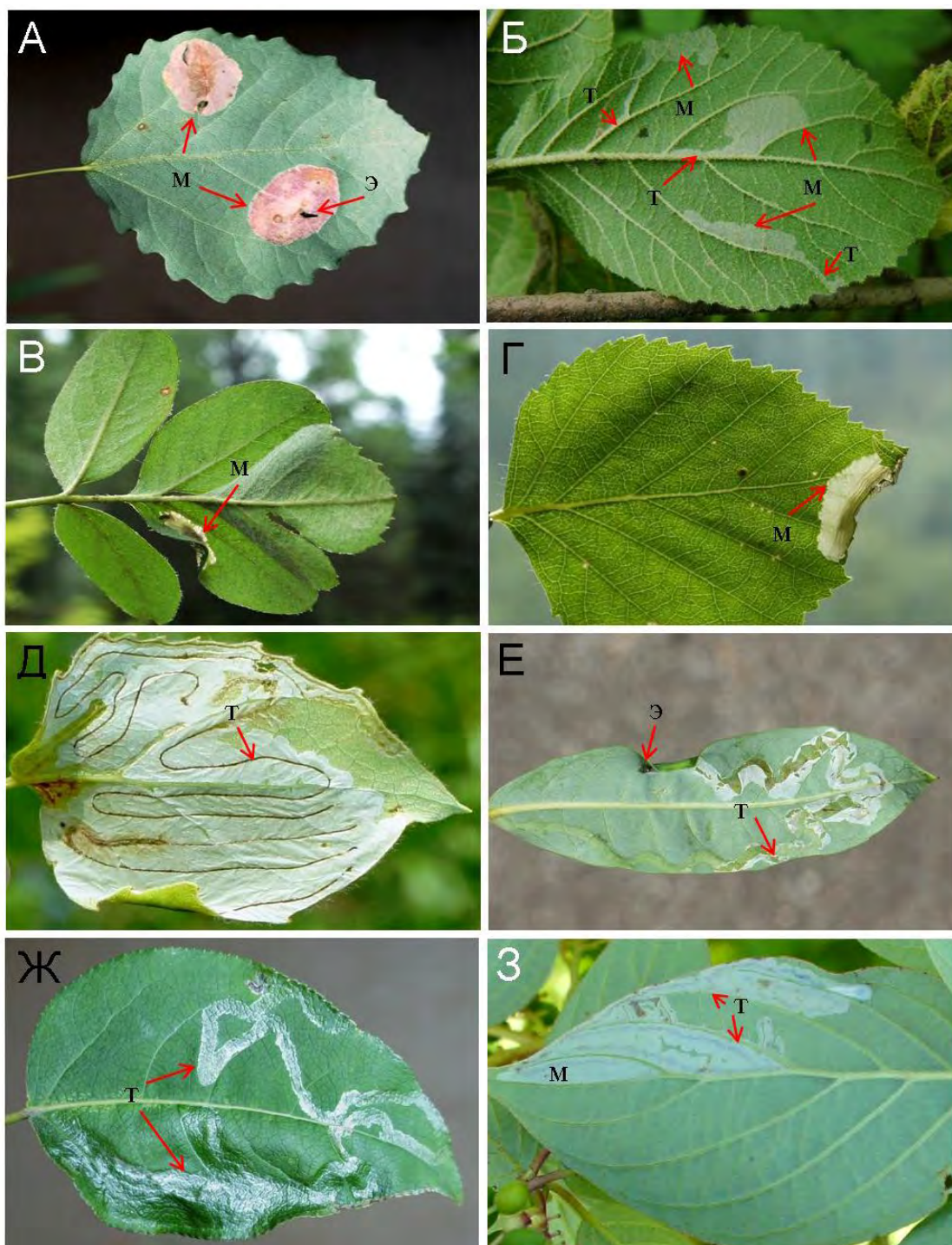
Представители родов *Gracillaria*, *Callisto*, *Parornix*, *Chrysaster* и *Cameraria*. А – *Gracillaria* sp. на *Syringa amurensis*; Б–В – *Callisto* sp. на *Malus* sp.; Г – *Parornix ermolaevi* на *Corylus sieboldiana*; Д–Е – *Chrysaster hagicola* на *Lespedeza bicolor*; Ж–З – *Cameraria nipponica* на *Acer pseudosieboldianum* (Ж) и *A. ukurunduense* (З). Обозначения: м – мина (пятновидная); т – туннелевидная часть мины; в – вылетное отверстие; к (к₁–к₂) – кармашек, индексы 1 и 2 указывают на последовательность появления кармашков. В, Д–З – во врезках мины и листовые свертки при увеличении. Места сборов: А–З – ГТС ДВО РАН и прилегающий лес, с. Горнотаежное, Приморский край.

ПРИЛОЖЕНИЕ 12 (продолжение)



Представители рода *Phyllonorycter* (продолжение). А – *Ph. junoniella* на *Vaccinium vitis-idaea*; Б – *Ph. nigristella* на *Quercus dentata*; В – *Ph. orientalis* на *Acer pictum*; Г – *Ph. pastorella* на *Salix* sp.; Д–Е – *Ph. ringoniella* на *Malus mandshurica*; Ж–З – *Ph. sorbicola* на *Prunus padus* (Ж) и *Prunus taackii* (З). Обозначения: м – мина (пятновидная); т – эпидермальный туннель. Во врезках при увеличении: А – мина; Б–В, Е – место деформации листа (вид с верхней стороны листа); Г – вскрытая мина; Д – мина на краю листа. Места сборов: А–Б – Сахалинская обл., Сусунайский хребет (А) и Южно-Сахалинск (Б); В–Е, З – ГТС ДВО РАН и прилегающий лес, с. Горнотаежное, Приморский край; Ж – Сквородино, Амурская обл.

ПРИЛОЖЕНИЕ 12 (окончание)



Представители рода *Phyllonorycter* и *Phyllocnistis* (конец). А – *Phyllonorycter apparella* на *Populus alba*; Б – *Ph. lantanella* на *Viburnum lantana*; В – *Ph. sorbi* на *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*; Г – *Ph. ulmifoliella* на *Betula pendula*; Д – *Phyllocnistis labyrinthella* на *Populus tremula*; Т – *Phyllocnistis saligna* на *Salix kochiana*; Ж – *Phyllocnistis unipunctella* на *Populus* sp.; З – *Phyllocnistis verae* на *Cornus alba*. Обозначения: м – мина (пятновидная); т – туннелевидная часть мины (Б) или туннелевидная мина (Д–З); э – экзувий куколки. Места сборов: А–Ж – ЦСБС СО РАН, Новосибирск, Новосибирская обл.; З – пригород Красноярска, Красноярский край.

ПРИЛОЖЕНИЕ 13. Модельные пары близкородственных видов древесных растений (абориген – интродуцент), в которых исследовалось освоение листьев минирующими и грызущими насекомыми в ботанических садах азиатской части России и Швейцарии в 2008–2010 гг. (по: Kirichenko et al., 2013)

№	Вид растений		Природный ареал вида-интродуцента	Ботанический сад ¹	Месяц, год исследований
	местный (абориген)	неместный (интродуцент)			
1	<i>Acer barbinerve</i>	<i>A. saccharum</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
2	<i>Acer campestre</i>	<i>A. negundo</i> subsp. <i>californicum</i>	Сев. Америка	О	VI, IX 09
3	<i>Acer campestre</i>	<i>A. oliverianum</i>	Китай	Ж	VI, IX 09
4	<i>Acer campestre</i>	<i>A. palmatum</i> 'Atropurpureum'	Азия	Ж	IX 08; VI, IX 09
5	<i>Acer campestre</i>	<i>A. palmatum</i> 'Roseo Marginatum'	Япония	О	VI, IX 09
6	<i>Acer campestre</i>	<i>A. japonicum</i>	Япония	О	IX 08; VI, IX 09
7	<i>Acer ginnala</i>	<i>A. tataricum</i>	Евразия	ГТС	VII 10
8	<i>Acer mono</i>	<i>A. campestre</i>	Европа	ГТС	VII 10
9	<i>Acer mono</i>	<i>A. spicatum</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
10	<i>Acer platanoides</i>	<i>A. lobelii</i>	Средиземноморье	О	IX 08; VI, IX 09
11	<i>Acer platanoides</i>	<i>A. x conspicuum</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
12	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>A. davidii</i> subsp. <i>grosseri</i>	Китай	О	IX 08; VI, IX 09
13	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>A. saccharinum</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
14	<i>Acer pseudoplatanus</i> 'Atropurpureum'	<i>A. rubrum</i> 'Plaines rouges'	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
15	<i>Acer pseudoplatanus</i> 'Rotterdam'	<i>A. caesium</i>	Китай	О	IX 08; VI, IX 09
16	<i>Acer pseudosieboldianum</i>	<i>A. betulifolia</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
17	<i>Acer tegmentosum</i>	<i>A. platanoides</i>	Европа	ГТС	VII 10
18	<i>Acer ukurunduense</i>	<i>A. pseudoplatanus</i>	Европа	ГТС	VII 10
19	<i>Berberis vulgaris</i>	<i>B. chinensis</i>	Китай	Ж	IX 09
20	<i>Berberis vulgaris</i>	<i>B. veitchii</i>	Китай	Ж	IX 09
21	<i>Betula pendula</i>	<i>B. davurica</i>	В. Сибирь, Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
22	<i>Betula pendula</i>	<i>B. ermanii</i>	РДВ, Япония, Корея	ЦСБС	VIII 09
23	<i>Betula pendula</i>	<i>B. gmelinii</i>	В. Сибирь, Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
24	<i>Betula pendula</i>	<i>B. microphylla</i>	В. Сибирь, Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
25	<i>Betula pendula</i>	<i>B. occidentalis</i>	Сев. Америка	ЦСБС	VIII 09
26	<i>Betula pendula</i>	<i>B. papyrifera</i>	Сев. Америка	ЦСБС	VIII 09
27	<i>Betula pendula</i>	<i>B. papyrifera</i>	Сев. Америка	ИЛ	VI 09
28	<i>Betula pendula</i>	<i>B. ulmifolia</i>	Япония	СБС	VI 09
29	<i>Betula pendula</i> 'Fastigata'	<i>B. middendorffii</i>	С.-В. Сибирь, Китай	О	VI, IX 09
30	<i>Betula pendula</i> 'Genolier'	<i>B. lenta</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
31	<i>Betula pendula</i> 'Genolier'	<i>B. populifolia</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09

№	Вид растений		Природный ареал вида-интродуцента	Ботанический сад ¹	Месяц, год исследований
	местный (абориген)	неместный (интродуцент)			
32	<i>Betula pendula</i> 'Golden cloud'	<i>B. papyrifera</i>	Сев. Америка	О	VI, IX 09
33	<i>Betula pendula</i> 'Obelisk'	<i>B. platyphylla</i>	Тибет	О	VI, IX 09
34	<i>Betula pendula</i> 'Purpurea'	<i>B. fruticosa</i>	С. Азия, Китай	О	IX 08; VI, IX 09
35	<i>Betula pendula</i> 'Tristis'	<i>B. alleghaniensis</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
36	<i>Betula pendula</i> 'Youngii'	<i>B. pumilla</i>	Сев. Америка	О	VI, IX 09
37	<i>Betula pubescens</i>	<i>B. davurica</i>	В. Сибирь, Китай	ЦСБС	VIII 09
38	<i>Betula pubescens</i>	<i>B. ermanii</i>	РДВ, Япония, Корея	О	VI, IX 09
39	<i>Betula pubescens</i>	<i>B. grossa</i>	Япония	О	IX 08
40	<i>Betula pubescens</i>	<i>B. papyrifera</i>	Сев. Америка	СБС	VI 09
41	<i>Caragana arborescens</i>	<i>C. bosii</i>	Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
42	<i>Cornus alba</i>	<i>C. sanguinea</i>	Евразия	ГТС	VII 10
43	<i>Cornus mas</i>	<i>C. controversa</i>	Китай	О	VI, IX 09
44	<i>Cornus mas</i>	<i>C. sericea</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
45	<i>Cornus mas</i>	<i>C. walteri</i>	Китай	О	VI, IX 09
46	<i>Cornus mas</i> 'Aurea'	<i>C. officinalis</i>	Япония	О	VI, IX 09
47	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>C. kousa</i>	В. Азия	Ж	IX 09
48	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>C. kousa</i> Weberiana	В. Азия	О	IX 08, VI, IX 09
49	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>C. officinalis</i>	Япония	Ж	IX 09
50	<i>Cornus sanguinea</i> 'Winter beauty'	<i>C. alba</i>	Аргентина	О	IX 08; VI, IX 09
51	<i>Corylus avellana</i>	<i>C. americana</i>	Сев. Америка	Ж	IX 08, VI 09
52	<i>Corylus avellana</i>	<i>C. yunnanensis</i>	Китай	Ж	IX 08; VI, IX 09
53	<i>Corylus avellana</i> 'Géante des Halles'	<i>C. chinensis</i>	Китай	О	IX 08; VI, IX 09
54	<i>Corylus avellana</i> 'Géante des Halles'	<i>C. sieboldiana</i>	Япония	О	IX 08; VI, IX 09
55	<i>Corylus avellana</i> 'Nottingham prolific'	<i>C. americana</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
56	<i>Corylus avellana</i> 'Webb'Prize Cob'	<i>C. jacquemontii</i>	Гималаи	О	VI, IX 09
57	<i>Corylus heterophylla</i>	<i>C. colurna</i>	Европа	ГТС	VII 10
58	<i>Crataegus laevigata</i>	<i>C. pinnatifida</i>	Китай	Ж	IX 09
59	<i>Crataegus maximowiczii</i>	<i>C. monogyna</i>	Европа	ГТС	VII 10
60	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>C. viridis</i>	Сев. Америка	Ж	IX 09
61	<i>Crataegus pinnatifida</i>	<i>C. sanguinea</i>	Евразия	ГТС	VII 10
62	<i>Crataegus pinnatifida</i>	<i>C. submollis</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
63	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. arnoldii</i>	РДВ	СБС	VI 09
64	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. chlorosarca</i>	РДВ	ЦСБС	VIII 09
65	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. chlorosarca</i>	РДВ	П	VI 09

№	Вид растений		Природный ареал вида-интродуцента	Ботанический сад ¹	Месяц, год исследований
	местный (абориген)	неместный (интродуцент)			
66	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. chlorosarca</i>	РДВ	ИЛ	VIII 09
67	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. korolkowii</i>	Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
68	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. maximowiczii</i>	РДВ, Япония	ЦСБС	VIII 09
69	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. maximowiczii</i>	РДВ, Япония	ИЛ	VIII 09
70	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. nigra</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
71	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. nigra</i>	Европа	П	VI 09
72	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. pinnatifida</i>	Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
73	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. pinnatifida</i>	Китай	ИЛ	VIII 09
74	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. rotundifolia</i>	Сев. Америка	СБС	VI 09
75	<i>Crataegus sanguinea</i>	<i>C. schroederi</i>	РДВ	ИЛ	VIII 09
76	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	<i>E. caspica</i>	Кавказ	Ж	IX 08; VI, IX 09
77	<i>Euonymus europaeus</i>	<i>E. bungeanus</i>	Китай, Корея	О	VI, IX 09
78	<i>Euonymus europaeus</i>	<i>E. sanguinea</i>	Китай	О	IX 08; VI, IX 09
79	<i>Euonymus europaeus</i> <i>f. atrorubens</i>	<i>E. hamiltonianus</i>	Китай	О	VI, IX 09
80	<i>Euonymus europaeus</i> 'Red cascade'	<i>E. americanus</i> 'Purpureus'	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
81	<i>Fraxinus angustifolia</i> 'Raywood'	<i>F. sieboldiana</i>	Китай, Япония	О	IX 08; VI, IX 09
82	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>F. velutina</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
83	<i>Fraxinus excelsior</i> 'Westhof & Glorie'	<i>F. tomentosa</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
84	<i>Fraxinus mandshurica</i>	<i>F. pennsylvanica</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
85	<i>Fraxinus ornus</i>	<i>F. syriaca</i>	Азия	О	VI, IX 09
86	<i>Fraxinus rhyncophylla</i>	<i>F. lanceolata</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
87	<i>Fagus sylvatica</i> 'Zlatia'	<i>F. grandifolia</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
88	<i>Fagus sylvatica</i> 'Grandidentata'	<i>F. crenata</i>	Япония	О	IX 08; VI, IX 09
89	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>F. lucida</i>	Китай	О	IX 09
90	<i>Juglans mandshurica</i>	<i>J. major</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
91	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. alpigena</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
92	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. caprifolium</i>	Европа	П	VI, VIII 09
93	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. chamissoi</i>	РДВ, Япония	ЦСБС	VI, VIII 09
94	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. involucrata</i>	Сев. Америка	ЦСБС	VI, VIII 09
95	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. kamchatika</i>	РДВ	ЦСБС	VI, VIII 09
96	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. nigra</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
97	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. pallasii</i>	Ц. Азия	П	VI, VIII 09
98	<i>Lonicera altaica</i>	<i>L. xylosteum</i>	Европа, Азия	ЦСБС	VI, VIII 09
99	<i>Lonicera edulis</i>	<i>L. caprifolium</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
100	<i>Lonicera edulis</i>	<i>L. maackii</i>	РДВ, Китай	ЦСБС	VI, VIII 09
101	<i>Lonicera edulis</i>	<i>L. pallasii</i>	Ц. Азия	ЦСБС	VI, VIII 09
102	<i>Lonicera edulis</i>	<i>L. ruprechtiana</i>	РДВ	ЦСБС	VI, VIII 09
103	<i>Lonicera ruprechtiana</i>	<i>L. tatarica</i>	Евразия	ГТС	VII 10

№	Вид растений		Природный ареал вида-интродуцента	Ботанический сад ¹	Месяц, год исследований
	местный (абориген)	неместный (интродуцент)			
104	<i>Lonicera xylosteum</i>	<i>L. fragrantissima</i>	Китай	Ж	VI, IX 09
105	<i>Malus baccata</i>	<i>M. mandshurica</i>	РДВ, Китай, Корея	ЦСБС	VIII 09
106	<i>Malus baccata</i>	<i>M. sieversii</i>	Ц. Азия	ЦСБС	VIII 09
107	<i>Malus baccata</i>	<i>M. sylvestris</i>	Европа	ЦСБС	VIII 09
108	<i>Populus laurifolia</i>	<i>P. simonii</i>	В. Азия, Китай	СБС	VI 09
109	<i>Populus laurifolia</i>	<i>P. x berolinensis</i>	Европа	СБС	VI 09
110	<i>Populus nigra</i>	<i>P. alba</i>	З. Сибирь, Европа	ИЛ	VI, VIII 09
111	<i>Populus nigra</i>	<i>P. balsamifera</i>	Сев. Америка	ИЛ	VI, VIII 09
112	<i>Populus tremula</i>	<i>P. suaveolens</i>	РДВ	СБС	VI 09
113	<i>Prunus asiatica</i>	<i>P. pensylvanica</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
114	<i>Prunus maackii</i>	<i>P. virginiana</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
115	<i>Prunus padus</i>	<i>P. maackii</i>	РДВ, Китай, Корея	ЦСБС	VI, VIII 09
116	<i>Prunus padus</i>	<i>P. maackii</i>	РДВ, Китай, Корея	ИЛ	VIII 09
117	<i>Prunus padus</i>	<i>P. virginiana</i>	Сев. Америка	ЦСБС	VI, VIII 09
118	<i>Prunus padus</i>	<i>P. virginiana</i>	Сев. Америка	СБС	VI 09
119	<i>Prunus padus</i>	<i>P. virginiana</i>	Сев. Америка	К	VI 09
120	<i>Rosa acicularis</i>	<i>R. rugosa</i>	В. Азия, Китай, Япония	ЦСБС	VI, VIII 09
121	<i>Rosa acicularis</i>	<i>R. rugosa</i>	В. Азия, Китай, Япония	П	VI 09
122	<i>Rosa acicularis</i>	<i>R. woodsii</i>	Сев. Америка	ЦСБС	VI, VIII 09
123	<i>Rosa spinosissima</i>	<i>R. davurica</i>	В. Азия	ЦСБС	VI, VIII 09
124	<i>Quercus dentata</i>	<i>Q. borealis</i>	Европа	ГТС	VII 10
125	<i>Quercus mongolica</i>	<i>Q. robur</i>	Европа	ГТС	VII 10
126	<i>Quercus mongolica</i>	<i>Q. rubra</i>	Европа	ГТС	VII 10
127	<i>Quercus petraea</i>	<i>Q. glauca</i>	Азия	О	VI, IX 09
128	<i>Quercus petraea</i> 'Columna'	<i>Q. ilex</i>	Средиземноморье	О	IX 08
129	<i>Quercus petraea</i> 'Columna'	<i>Q. rubra</i>	Сев. Америка	О	VI, IX 09
130	<i>Quercus pubescens</i>	<i>Q. acutissima</i>	В. Азия	О	VI, IX 09
131	<i>Quercus pubescens</i>	<i>Q. bicolor</i>	Сев. Америка	О	IX 08; VI, IX 09
132	<i>Quercus robur</i>	<i>Q. dentata</i>	Япония, Корея	О	VI, IX 09
133	<i>Quercus robur</i>	<i>Q. macranthera</i>	Кавказ, Иран	О	IX 08, VI 09
134	<i>Quercus robur</i>	<i>Q. macrocarpa</i>	Сев. Америка	Ж	IX 08, VI 09
135	<i>Quercus robur</i> 'Fastigiata'	<i>Q. ilicifolia</i>	Сев. Америка	О	IX 08, VI 09
136	<i>Quercus robur</i> 'Fastigiata'	<i>Q. macranthera</i>	Кавказ	Ж	IX 08, VI 09
137	<i>Quercus robur</i> 'Fastigiata'	<i>Q. michauxii</i>	Сев. Америка	О	IX 08, VI 09
138	<i>Quercus robur</i>	<i>Q. nigra</i>	Сев. Америка	О	VI, IX 09

№	Вид растений		Природный ареал вида-интродуцента	Ботанический сад ¹	Месяц, год исследований
	местный (абориген)	неместный (интродуцент)			
	'Pendula'				
139	<i>Rhododendron fauriei</i>	<i>R. catawbiense</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
140	<i>Rhododendron mucronulatum</i>	<i>R. luteum</i>	Европа	ГТС	VII 10
141	<i>Ribes latifolium</i>	<i>R. alpinum</i>	Европа	ГТС	VII 10
142	<i>Salix bicolor</i>	<i>S. irrorata</i>	Сев. Америка	Ж	IX 08
143	<i>Sorbus amurensis</i>	<i>S. aucuparia</i>	Евразия	ГТС	VII 10
144	<i>Spiraea chamaedryfolia</i>	<i>S. betulifolia</i> var. <i>corymbosa</i>	Сев. Америка	К	VI 09
145	<i>Tilia cordata</i>	<i>T. mongolica</i>	В. Азия, Монголия, Китай	О	IX 08; VI, IX 09
146	<i>Tilia cordata</i> 'Erecta'	<i>T. japonica</i>	Япония	О	IX 09
147	<i>Tilia cordata</i> 'Greenspire'	<i>T. henryana</i>	Китай	О	IX 08; VI, IX 09
148	<i>Tilia platyphyllos</i>	<i>T. americana</i>	Сев. Америка	О	IX 09
149	<i>Tilia sibirica</i>	<i>T. amurensis</i>	РДВ	П	VI 09
150	<i>Tilia sibirica</i>	<i>T. cordata</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
151	<i>Tilia sibirica</i>	<i>T. cordata</i>	Европа	П	VIII 09
152	<i>Tilia x europaea</i>	<i>T. kiusiana</i>	Япония	О	IX 08; VI, IX 09
153	<i>Tilia x europaea</i>	<i>T. oliveri</i>	Китай	О	VI, IX 09
154	<i>Tilia x europaea</i> 'Pallida'	<i>T. insularis</i>	Корея	О	IX 09
155	<i>Ulmus pumila</i>	<i>U. japonica</i>	Япония	ЦСБС	VIII 09
156	<i>Ulmus pumila</i>	<i>U. laevi</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
157	<i>Ulmus pumila</i>	<i>U. laevi</i>	Европа	П	VIII 09
158	<i>Viburnum burejaeticum</i>	<i>V. lentago</i>	Сев. Америка	ГТС	VII 10
159	<i>Viburnum lantana</i>	<i>V. dilatatum</i>	Япония	Ж	VI, IX 09
160	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	ЦСБС	VI, VIII 09
161	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	ИЛ	VI 09
162	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	П	VI, VIII 09
163	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	К	VIII 09
164	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. sargentii</i>	РДВ	ЦСБС	VI, VIII 09
165	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. sargentii</i>	РДВ	СБС	VIII 09
166	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. sargentii</i>	РДВ	ИЛ	VI 09
167	<i>Viburnum opulus</i>	<i>V. trilobum</i>	Сев. Америка	Ж	VI, IX 09
168	<i>Viburnum sargentii</i>	<i>V. lantana</i>	Европа	ГТС	VII 10

¹Сев. Америка – Северная Америка, Ц. Азия – Центральная Азия, В. Азия – Восточная Азия, С. Азия – Средняя Азия, З. Сибирь – Западная Сибирь, В. Сибирь – Восточная Сибирь, С.-В. – Северо-Восточная Сибирь, РДВ – российский Дальний Восток. ²Ботанические сады азиатской части России: ИЛ – дендрарий Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, П – стационар «Погорельский бор» ИЛ СО РАН, Красноярск, К – биологическая станция «Караульная», Красноярск, СБС – Сибирский ботанический сад Томского гос. ун-та, Томск, ЦСБС – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, ГТС – Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН, с. Горнотаежное; в Швейцарии: Ж – ботанический сад Женевы (Geneva), О – ботанический сад Обон (Aubonne).

ПРИЛОЖЕНИЕ 14. Биогеографические характеристики видов древесных растений, обследованных на предмет их освоения минирующими насекомыми в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск) в 2013 г. (по: Kirichenko, Kenis, 2016)

№	Вид растения	Природный ареал ¹	Код ареала ²	Год интродукции в ЦСБС	Частота посадок за пределами ЦСБС ³	Наличие близких видов в Сибири ⁴
1	<i>Acer barbinevre</i>	РДВ, Китай, Корея	1	1983	0	–
2	<i>A. ginnala</i>	РДВ, Китай, Корея, Япония	1	1989	3	–
3	<i>A. mono</i>	В. Азия	1	1986	0	–
4	<i>A. negundo</i>	Сев. Америка	3	1989	3	–
5	<i>A. platanoides</i>	Европа, Ю.-В. Азия	2	1983	1	–
6	<i>A. semenovii</i>	Ц. Азия, Афганистан	1	1988	0	–
7	<i>A. tataricum</i>	Европа, Ю.-В. Азия	2	1994	3	–
8	<i>A. ukurunduense</i>	В. Азия	1	1972	0	–
9	<i>Actinidia kolomikta</i>	В. Азия	1	1972	0	–
10	<i>Alnus glutinosa</i>	Европа, П. Азия	2	1971	0	+
11	<i>A. hirsuta</i>	В. Азия	1	1988	0	+
12	<i>A. incana</i>	Евразия, Сев. Америка	2	1970	1	+
13	<i>Amelanchier alnifolia</i>	Сев. Америка	3	1989	1	–
14	<i>Amorpha canescens</i>	Сев. Америка	3	1983	0	–
15	<i>Berberis amurensis</i>	В. Азия	1	1967	0	+
16	<i>B. koreana</i>	В. Азия	1	1983	0	+
17	<i>B. thunbergii</i>	РДВ, натурализовался в Европе и С. Америке	1	1967	0	+
18	<i>B. vulgaris</i>	Европа, Ю.-В. Азия	2	1984	3	+
19	<i>Betula davurica</i>	РДВ, Ю. Сибирь, Монголия	1	1973	0	+
20	<i>B. divaricata</i>	РДВ, Ю. Сибирь, Монголия, Китай,	1	1970	0	+
21	<i>B. ermanii</i>	РДВ, Ю. Сибирь, Монголия, Китай, Корея, Япония	1	1983	0	+
22	<i>B. microphylla</i>	З. Сибирь, Монголия	4	1966	3	+
23	<i>B. occidentalis</i>	Сев. Америка	3	1966	0	+
24	<i>B. pendula</i>	Евразия	4	1969	3	+
25	<i>B. pubescens</i>	Евразия	4	1970	3	+
26	<i>Caragana arborescens</i>	Сибирь, Казахстан	4	1991	3	+
27	<i>C. bosii</i>	В. Азия	1	1967	0	+
28	<i>C. frutex</i>	Европа	2	1968	2	+
29	<i>C. pygmaea</i>	Сибирь, Китай, Гималаи	1	1990	0	+
30	<i>Carpinus betulus</i>	Европа, М. Азия	2	1970	0	–
31	<i>Chamaecytisus austriacus</i>	Европа	2	1967	0	+
32	<i>C. ruthenicus</i>	Европа, Ю.-З. Сибирь	4	1967	2	м
33	<i>Cornus alba</i>	Сибирь, Китай, Корея	4	1989	3	м
34	<i>C. sericea</i>	Сев. Америка	3	1975	1	+
35	<i>Corylus americana</i>	Сев. Америка	3	1969	0	–
36	<i>C. avellana</i>	Европа	2	1994	0	–
37	<i>C. cornuta</i>	Европа, ЕЧР, М. Азия	2	1969	0	–
38	<i>C. heterophylla</i>	В. Азия, Ю.-В. Сибирь	1	1970	1	–

№	Вид растения	Природный ареал ¹	Код ареала ²	Год интродукции в ЦСБС	Частота посадок за пределами ЦСБС ³	Наличие близких видов в Сибири ⁴
39	<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	Азия	4	1968	3	м
40	<i>Crataegus chlorosarca</i>	В. Азия	1	1991	2	+
41	<i>C. dahurica</i>	З. Сибирь, В. Азия	1	1969	0	+
42	<i>C. korolkowii</i>	В. Азия	1	1968	0	+
43	<i>C. maximowiczii</i>	З. Сибирь, РДВ	1	1965	0	+
44	<i>C. mollis</i>	Сев. Америка	3	1971	0	+
45	<i>C. pinnatifida</i>	В. Азия	1	1995	1	+
46	<i>C. sanguinea</i>	Сибирь, Монголия, Китай	4	1968	3	м
47	<i>C. schroederi</i>	В. Азия	1	1968	0	+
48	<i>Elaeagnus commutata</i>	Сев. Америка	3	1989	2	–
49	<i>Eleutherococcus senticosus</i>	В. Азия	1	1994	0	–
50	<i>Euonymus europaea</i>	Европа	2	1991	1	–
51	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	Сев. Америка	3	1989	3	–
52	<i>Juglans mandshurica</i>	В. Азия	1	1969	3	–
53	<i>Lonicera alpigena</i>	Европа	2	1989	0	+
54	<i>L. altaica</i>	Сибирь, РДВ, Монголия, Казахстан	4	1965	0	м
55	<i>L. chamissoi</i>	РДВ	1	1977	0	+
56	<i>L. demissa</i>	Япония	1	1989	0	+
57	<i>L. gibbiflora</i>	Япония	1	1972	0	+
58	<i>L. hispida</i>	В. Азия, Ц. Азия	1	1969	0	+
59	<i>L. kamchatica</i>	РДВ	1	1977	0	+
60	<i>L. maakii</i>	В. Азия	1	1989	1	+
61	<i>L. maximowiczii</i>	РДВ, Япония, Корея	1	1969	0	+
62	<i>L. nigra</i>	Европа	2	1977	0	+
63	<i>L. ruprechtiana</i>	РДВ, Китай	1	1980	0	+
64	<i>L. tatarica</i>	ЕЧР, Сибирь	4	1988	3	м
65	<i>L. xylosteum</i>	Европа, З. Сибирь	4	1988	3	м
66	<i>Malus baccata</i>	В. Сибирь, В. Азия	1	1970	3	+
67	<i>M. floribunda</i>	В. Азия	1	1975	0	+
68	<i>M. mandshurica</i>	В. Азия	1	1975	0	+
69	<i>M. sieversii</i>	Ц. Азия, Китай	1	1972	1	+
70	<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	Сибирь	4	1990	0	м
71	<i>P. mandshurica</i>	В. Азия	1	2000	1	+
72	<i>Philadelphus coronarius</i>	Европа	2	1990	2	–
73	<i>P. tenuifolius</i>	В. Азия	1	1990	2	–
74	<i>Physocarpus amurensis</i>	РДВ, Китай	1	1990	1	–
75	<i>P. opulifolius</i>	Сев. Америка	3	1992	3	–
76	<i>P. ribesifolia</i>	С.-В. Азия	1	1989	0	–
77	<i>Populus alba</i>	Евразия, Сев. Африка	2	1990	3	+
78	<i>P. x balsamifera</i>	Сев. Америка	3	1977	3	+
79	<i>P. koreana</i>	С. Азия	1	1971	0	+
80	<i>P. nigra</i>	Европа, Ю. Азия, Ц. Азия, Сибирь, Сев. Африка	4	1988	3	м
81	<i>Prinsepia sinensis</i>	В. Азия	1	1969	0	–
82	<i>Prunus maakii</i>	В. Азия	1	1972	3	+

№	Вид растения	Природный ареал ¹	Код ареала ²	Год интродукции в ЦСБС	Частота посадок за пределами ЦСБС ³	Наличие близких видов в Сибири ⁴
83	<i>P. padus</i>	Европа, С. Азия	4	1970	3	м
84	<i>P. pennsylvanica</i>	Сев. Америка	3	1995	1	+
85	<i>P. tomentosa</i>	Китай, Корея, Монголия	1	1989	0	+
86	<i>P. virginiana</i>	Сев. Америка	3	1995	2	+
87	<i>Quercus mongolica</i>	РДВ, Китай, Монголия, В. Сибирь	1	1995	0	–
88	<i>Q. robur</i>	Европа	2	1991	3	–
89	<i>Rhamnus davurica</i>	В. Сибирь, В. Азия	1	1990	2	+
90	<i>R. diamantiaca</i>	В. Азия	1	1990	0	+
91	<i>Rhododendron dauricum</i>	В. Азия	1	1975	1	+
92	<i>Ribes alpinum</i>	Европа, Сев. Африка	2	1969	0	+
93	<i>R. atropurpureum</i>	Евразия	2	1987	0	+
94	<i>R. aureum</i>	Сев. Америка; Европа, Россия (вторичный ареал)	3	1990	2	+
95	<i>R. maximowicziana</i>	В. Азия	1	1991	0	+
96	<i>R. nigrum</i>	Евразия	4	1973	0	м
97	<i>R. rubrum</i>	Евразия	4	1992	0	м
98	<i>R. sanguineum</i>	Сев. Америка	3	1969	0	+
99	<i>Rosa acicularis</i>	Евразия, Сев. Америка	4	1990	3	м
100	<i>R. laxa</i>	З. Сибирь, С. Монголия, Китай	4	1989	0	м
101	<i>R. majalis</i>	Евразия	4	1989	3	м
102	<i>R. rugosa</i>	Евразия	4	1989	3	м
103	<i>R. spinosissima</i>	Европа, Ц. Азия	1	1990	0	+
104	<i>Salix acutifolia</i>	С. Европа, ЕЧР, З. Сибирь, Ц. Азия	2	1967	0	+
105	<i>S. alba</i>	Европа, З. Сибирь, М. Азия	4	1989	1	м
106	<i>S. caprea</i>	Евразия	4	1975	3	м
107	<i>S. excelsa</i>	Азия	1	1970	0	+
108	<i>S. fragilis</i>	Евразия	4	1994	3	м
109	<i>S. kangensis</i>	Китай, Корея	1	1983	0	+
110	<i>S. kochiana</i>	В. Азия	1	1966	0	+
111	<i>S. macrostachya</i>	Ц. Азия	1	1988	0	+
112	<i>S. pentandra</i>	Евразия	4	1969	2	м
113	<i>S. pierotti</i>	В. Азия	1	1989	0	+
114	<i>S.pseudopentandra</i>	Китай	1	1984	0	+
115	<i>S. purpurea</i>	Евразия, Сев. Африка	2	1969	1	+
116	<i>S. rorida</i>	В. Азия	1	1970	0	+
117	<i>S. schwerinii</i>	С. Азия	1	1966	3	+
118	<i>S. taraikensis</i>	В. Азия, Япония	1	1986	0	+
119	<i>S. triandra</i>	Евразия	4	1969	1	м
120	<i>S. udensis</i>	В. Азия, Якутия	1	1989	0	+
121	<i>S. viminalis</i>	Евразия	4	1966	3	м
122	<i>S. vinogradovii</i>	В. Европа, З. Сибирь, Казахстан	2	1986	0	+
123	<i>Sambucus coreana</i>	В. Азия	1	1982	0	+

№	Вид растения	Природный ареал ¹	Код ареала ²	Год интродукции в ЦСБС	Частота посадок за пределами ЦСБС ³	Наличие близких видов в Сибири ⁴
124	<i>S. racemosa</i>	Евразия	4	1980	3	м
125	<i>Shepherdia argentea</i>	Сев. Америка	3	1990	0	–
126	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	Сибирь, РДВ, Китай, Япония, Корея	4	1993	3	м
127	<i>Sorbus americana</i>	Сев. Америка	3	1971	0	+
128	<i>S. aucuparia</i>	Евразия, Сев. Африка	4	1974	3	м
129	<i>S. sambucifolia</i>	РДВ	1	1983	0	+
130	<i>Spiraea betulifolia</i>	В. Сибирь, РДВ, Сев. Америка	1	1994	1	+
131	<i>S. chamaedryfolia</i>	Европа, Сибирь, Ц. Азия	4	1974	3	м
132	<i>S. douglasii</i>	Сев. Америка	3	1983	0	+
133	<i>S. hypericifolia</i>	В. Европа, З. Сибирь, Казахстан	4	1983	0	м
134	<i>S. japonica</i>	В. Азия	1	1974	1	+
135	<i>S. media</i>	Китай	1	1990	0	+
136	<i>S. mongolica</i>	Евразия	4	1989	2	м
137	<i>S. salicifolia</i>	Сев. Америка	3	1994	2	+
138	<i>Symphoricarpos albus</i>	Сев. Америка	3	1989	0	–
139	<i>S. occidentalis</i>	РДВ, Китай, Корея	1	1971	1	–
140	<i>Syringa amurensis</i>	РДВ, Китай, Корея	1	1990	1	–
141	<i>S. josikaea</i>	Европа	2	1988	3	–
142	<i>S. vulgaris</i>	Европа	2	1988	3	–
143	<i>Tilia cordata</i>	Европа	2	1975	3	+
144	<i>T. platyphyllos</i>	Европа	2	1984	0	+
145	<i>Ulmus japonica</i>	В. Сибирь, РДВ, Китай, Япония, Корея	1	1970	2	+
146	<i>U. laevis</i>	Европа	2	1970	3	+
147	<i>U. pumila</i>	Ц. Азия, В. Сибирь, Китай, Индия, Корея	4	1974	3	–
148	<i>Viburnum lantana</i>	Европа, Ю.-В. Азия, Сев. Африка	2	1994	2	+
149	<i>V. opulus</i>	Европа, Ц. Азия, Сибирь, Сев. Африка	4	1970	3	–
150	<i>V. sargentii</i>	В. Азия	1	1975	1	+

¹Природный ареал: В. Европа – Восточная Европа, С. Европа – Северная Европа, ЕЧР – европейская часть России, П. Азия – Передняя Азия, М. Азия – Малая Азия, Ц. Азия – Центральная Азия, З. Сибирь – Западная Сибирь, Ю. Сибирь – Южная Сибирь, РДВ – российский Дальний Восток, В. Азия – Восточная Азия, Ю.-В. Азия – Юго-Восточная Азия, Сев. Африка – Северная Африка, Сев. Америка – Северная Америка. ²Код ареала: 1 – Азия (кроме З. Сибири), 2 – Европа; 3 – Северная Америка, 4 – Западная Сибирь (т. е. природный регион в исследованиях). Ареалы растений даны по современным каталогам и базам данных (Коропачинский, Встовская, 2012; Germplasm Resources..., 2013; Flora Europaea, 2015). ³Частота посадок растений-интродуцентов в Новосибирске (за пределами ботанического сада): 0 – не встречается; 1 – встречается иногда (в < 10 % из 22 парков и других зеленых зон в пределах города Новосибирска); 2 – встречается регулярно (в 10–50 % парков и других зеленых зон Новосибирска); 3 – встречается очень часто (в > 50 % парков и других зеленых зон города) (Томошевич, Банаев, 2011; Томошевич, 2015; М.А. Томошевич: личное общение). ⁴Наличие филогенетических связей у растений-интродуцентов с представителями сибирской арборифлоры на уровне ботанического рода: + да, – нет (Коропачинский, Встовская, 2012); м – местные виды растений в Сибири.