

Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) липовой
моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera,
Gracillariidae)

Parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) of the lime
leafminer *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera,
Gracillariidae)

И.В. Ермолаев*, **, З.А. Ефремова***
I.V. Ermolaev*, **, Z.A. Yefremova***

* Удмуртский государственный университет, ул. Университетская 1, Ижевск 426034 Россия. E-mail: ermolaev-i@udm.net.

* Udmurt State University, Universitetskaya Str. 1, Izhevsk 426034 Russia.

** Национальный парк «Нечкинский», пос. Новый, Воткинский район Удмуртской Республики 427413 Россия.

** Nchkinskii National Park, Novyi, Votkinskii raion, Republic of Udmurtia 427413 Russia.

*** Ульяновский государственный педагогический университет, пл. Ленина 4, Ульяновск 432700 Россия. E-mail: eulophids@mail.ru.

*** Ul'yanovsk State University, Pl. Lenina 4, Ul'yanovsk 432700 Russia.

Ключевые слова: инвазия, липовая моль-пестрянка, *Phyllonorycter issikii*, паразитоиды, Hymenoptera.

Key words: invasion, lime leafminer, *Phyllonorycter issikii*, parasitoids, Hymenoptera.

Резюме. В последние десятилетия ареал липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) продвинулся от Японии, Кореи и Дальнего Востока через всю Россию до центральной Европы. На основании обобщения литературных данных, опубликованных с 1965 по 2014 гг., было выявлено 40 видов паразитоидов этого инвазионного вида. Большинство паразитоидов (97,5 %) являются представителями семейства Eulophidae. Соотношение экто- и эндопаразитоидов на территории ареала в целом составляет 1:1, однако в дальневосточной части доминируют эндопаразитоиды, в то время как в Европе — эктопаразитоиды.

Abstract. In recent decades, the distribution of the lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) has spread from Japan, Korea and the Far East Russia to central Europe. Based on records published between 1965 and 2014, 40 species of parasitoids of this invasive species have been identified, most of which (97.5 %) belong to the family Eulophidae. The ratio of ecto- to endoparasitoids within the area of distribution is about 1:1, but endoparasitoids are dominant in the Far East, while ectoparasitoids are typical of Europe.

Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera, Gracillariidae) — дальневосточный вид. В 1985 г. минёр был впервые обнаружен в зелёных насаждениях г. Москвы [Беднова, Белов, 1999 (Bednova, Belov, 1999)]. В дальнейшем вид стал расширять свой ареал как в западном, так и в восточном направлении со скоростью более 110 км в год [Šefrová, 2003]. История инвазии минёра была освещена в ряде работ [Козлов, 1991 (Kozlov, 1991); Šefrová,

2002; 2003; Roques, Lees, 2010; Ермолаев, 2014 (Ermolaev, 2014)]. Согласно экспертным оценкам [Гниненко, 2008 (Gninenko, 2008); Гниненко, Козлова, 2008 (Gninenko, Kozlova, 2008)], на 2008 г. только в европейской части РФ существовало не менее 1–2 млн. га очагов *Ph. issikii*. Очаги минёра оказывают негативное влияние на продуктивность и репродуктивные характеристики липовых лесов [Ермолаев, Зорин, 2011 (Ermolaev, Zorin, 2011)]. С увеличением плотности заселения минёра сокращаются прирост дерева, количество цветов, соцветий и даже сахара в цветах. Последнее обстоятельство создает прямую угрозу продуктивности регионального пчеловодства.

Биология насекомых-минёров имеет ряд особенностей. По сравнению со свободно живущими филлофагами они имеют меньшую смертность на стадии яйца, реже гибнут от патогенов, но при этом больше зависимы от паразитоидов и индуцированных реакций растения-хозяина (прежде всего в виде преждевременного опадения листьев) [Сонног, Taverner, 1997]. Особую роль в динамике насекомых-минёров имеют комплексы паразитоидов. Согласно экспертным оценкам [Hawkins, 1994], зараженность паразитоидами в популяциях минёров в среднем выше, чем в популяциях свободноживущих фитофагов, вне зависимости от жизненной формы растения-хозяина.

В настоящей работе дано обобщение видовой структуры комплексов паразитоидов липовой моли-пестрянки *Ph. issikii*.

Сведения о комплексе паразитоидов в японской части ареала *Ph. issikii* крайне скудны. Исследова-

ния, проведённые на липе японской (*Tilia japonica* (Miq.) Simonkai) в лесах острова Хоккайдо, позволили выявить пятнадцать видов из трёх семейств Eulophidae, Encyrtidae и Braconidae: два вида (*Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834) и *S. laevifrons* Kamijo, 1965) в 1956 [Kamijo, 1965], два (*Chrysocharis laomedon* Walker, 1839 и *Pleurotropsopsis japonica* (Kamijo, 1977)) в 1977 [Kamijo, 1977a; b] и одиннадцать (*Elachertus fenestratus* Nees, 1834, *Elachertus* sp., *Cirrospilus* sp., *Achrysocharoides* sp.1, *Achrysocharoides* sp.2, *Achrysocharoides* sp.3, *Chrysocharis ujiyei* Kamijo, 1977, *Chrysocharis* sp., *Holcothorax* sp., *Dolichogenidea dilecta* (Haliday, 1834), *Pholetesor* sp.) в 2001 г. [Hirao, Murakami, 2008]. Кроме того, на территории Японии из минёра был выведен эвлофид *Mischotetrastichus petiolatus* (Erdős, 1961) [Kamijo, Ikeda, 1997]. Однако эти данные, возможно, являются сомнительными, поскольку *Ph. issikii* не связан с *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. [Kamijo, Ikeda, 1997]. Сравнение паразитоидов, выведенных из чешуекрылых-минёров на семи видах древесных растений [Hirao, Murakami, 2008] острова Хоккайдо, показало, что виды с *Ph. issikii* являются более специализированными.

Исследование структуры паразитоидов липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* Европы ограничено рядом стран. Исследование 2005 г. в Хорватии [Matošević, 2007] позволило вывести из *Ph. issikii* эвлофида *Sympiesis sericeicornis*. *Minotetrastichus frontalis* был выведен из моли в Болгарии [Томов, 2009]. Изучение комплекса паразитоидов минёра, проведённое в 2011–2013 гг. в шестнадцати точках на территории Венгрии [Szöcs et al., 2014], показало наличие тринадцати видов Eulophidae (*Pnigalio soemius*, *Sympiesis angustipennis*, *S. dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Cirrospilus elegantissimus*, *C. lyncus*, *C. viticola*, *Pediobius saulius*, *Omphale versicolor*, *Achrysocharoides cilla*, *Aprostocetus* sp., *Minotetrastichus frontalis*) и одного вида Braconidae (*Apanteles* sp.). Паразитоидов минёра на Украине исследовали дважды. Работа, проведённая осенью 1988 г. в трёх точках г. Киева [Меу, 1991], позволила выявить шесть видов паразитоидов (*Chrysocharis laomedon*, *Cirrospilus pictus*, *C. elegantissimus*, *Minotetrastichus frontalis*, *Sympiesis gordius* и *S. sericeicornis*). В дальнейшем этот комплекс был дополнен ещё шестью видами (*Pnigalio mediterraneus*, *P. soemius*, *Pnigalio* sp., *Elachertus* sp., *Achrysocharoides* sp., *Pediobius saulius*), выведенными в период 2008–2011 гг. из минёра в Харьковской области. Все двенадцать видов являются представителями семейства Eulophidae. Заражённость паразитоидами гусениц и куколок липовой моли-пестрянки в период 2008–2011 гг. в Харьковской области не превышал 2,2% [Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)].

Специальные исследования комплекса паразитоидов *Ph. issikii* на территории России фрагментарны и были проведены в Московской, Ульяновской и Новосибирской областях, Удмуртской Республике, а также в Приморском крае.

Первые исследования прошли в Московской области. На территории Приокско-Террасного заповедника [Осипова, 1992 (Osipova, 1992)] из минёра был выведен ряд паразитоидов: Eulophidae (представители родов *Chrysocharis*, *Pnigalio*, *Sympiesis*, *Tetrastichus*), Trichogrammatidae (*Trichogramma*) и Braconidae (2 рода). При этом смертность от паразитоидов составляла до 27% [Осипова, 1995 (Osipova, 1995)]. В 2012–2013 г. близ деревни Ожигово (Рузский район Московской области) из *Ph. issikii* было получено четыре вида эвлофид (*Pnigalio agraulis*, *Hyssopus geniculatus*, *Chrysocharis laomedon*, *Mischotetrastichus petiolatus*) [Gokhman, 2014].

Анализ комплекса паразитоидов моли с территории Среднего Поволжья [Мищенко и др., 2007 (Mishchenko et al., 2007); Егоренкова, 2008 (Egorenkova, 2008); Ефремова, Мищенко, 2008, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009, 2010); Yefremova, Mishchenko, 2012; Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009)] позволил выявить двадцать видов, восемнадцать из которых были представителями эвлофид (*Pnigalio soemius*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Aprostocetus* sp., *Cirrospilus diallus*, *C. elegantissimus*, *C. lyncus*, *C. viticola*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. pubicornis*, *Hyssopus geniculatus*, *Pediobius cassidae*, *P. metallicus*, *Entedon* sp., *Aprostocetus zoilus*, *Minotetrastichus frontalis*, *Mischotetrastichus petiolatus*, *Oomyzus incertus*). Кроме того, был обнаружен *Apanteles* sp. (Braconidae) и представитель семейства Pteromalidae. В 2012 г. список был дополнен ещё тремя видами эвлофид: *Pnigalio cristatus*, *P. gyamiensis*, *Elachertus inunctus* [Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]. Доминирующими видами паразитоидов *Ph. issikii* в Ульяновской области являются *Sympiesis gordius* и *Minotetrastichus frontalis* [Ефремова, Мищенко, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2010)]. Суммарно встречаемость двух видов составляет более 70% от всех паразитоидов комплекса. Заражённость паразитоидами гусениц и куколок липовой моли-пестрянки варьировала от 22% [Ефремова, Мищенко, 2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010)] до 74,2% [Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009)].

Исследование, проведённое в течение 2001–2005 гг. на трёх пробных площадях в г. Ижевске (Удмуртская Республика) [Ермолаев и др. 2011 (Ermolaev et al., 2011)], позволило выявить 23 вида паразитоидов. Из них 22 — представители эвлофид из трёх подсемейств (Eulophinae, Entedoninae, Tetrastichinae) (*Cirrospilus diallus*, *C. lyncus*, *C. pictus*, *C. vittatus*, *Elachertus fenestratus*, *Dicladocerus westwoodi*, *Hyssopus geniculatus*, *H. nigritulus*, *Pnigalio nemati*, *P. soemius*, *Sympiesis dolichogaster*, *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Ch. nephereus*, *Ch. pubicornis*, *Ch. phryne*, *Neochrysocharis formosus*, *N. cuprifrons*, *Minotetrastichus frontalis*, *Mischotetrastichus petiolatus*, *Oomyzus incertus*) и один (*Apanteles* sp.) из семейства Braconidae. Основу паразитокомплекса составили *Pnigalio soemius*,

Sympiesis gordius, *Chrysocharis laomedon* и *Hyssopus geniculatus*. Суммарная доля этих видов на площади № 1 варьировала от 77,9 % (2004 г.) до 84,5 % (2002 г.) величины паразитокомплекса, для площади № 2 – от 68,1 % (2004 г.) до 90,5 % (2001 г.) и для площади № 3 – от 53,8 % (2002 г.) до 91,6 % (2003 г.). Заражённость паразитоидами гусениц и куколок липовой моли-пестрянки не превышала 12,5 % [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)].

Анализ паразитоидов минёра в Новосибирской области показал наличие представителей родов *Pnigalio* и *Chrysocharis* (Eulophidae) [Кириченко, 2013]. При этом заражённость паразитоидами составила не более 7 % особей моли.

Исследование в Приморском крае позволило выявить из *Ph. issikii* эвлофид *Sympiesis laevifrons* [Сторожева и др., 1995 (Storozheva et al., 1995)].

На основании анализа литературы (1965–2014 гг.) комплекс паразитоидов *Ph. issikii* азиатской и европейской частей ареала минёра включает 40 видов. При этом 97,5 % выявленных видов принадлежит к семейству Eulophidae и 2,5 % — к Braconidae.

В табл. 1 приведены сведения о паразитоидах *Ph. issikii*, их взаимоотношениях с хозяином и регионах, в которых паразитоид был выведен.

Среди паразитоидов *Ph. issikii* наибольшее распространение имеют *Sympiesis sericeicornis* и *Chrysocharis laomedon*. Оба вида встречаются как в

дальневосточной, так и европейской части ареала минёра. В Венгрии *S. sericeicornis* вошёл в тройку доминирующих паразитоидов и был отмечен в 7 пунктах из 16 исследованных [Szöcs et al., 2014]. Этот эвлофид был вторым по численности паразитоидов *Ph. issikii* в Киеве [Meу, 1991]. В Ульяновской области [Ефремова, Мищенко, 2008 (Yefremova, Mishchenko, 2008)] и Удмуртской республике [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)] *S. sericeicornis* входит в пятёрку наиболее распространённых (от 8 до 13 % комплекса). Несмотря на широкий ареал в Европе [Bouček, Askew, 1968], *C. laomedon* был отмечен как редкий паразитоид *Ph. issikii* только в Киеве [Meу, 1991]. В Ульяновской области [Ефремова, Мищенко, 2008 (Yefremova, Mishchenko, 2008)] и Удмуртской Республике *C. laomedon* входил в тройку доминирующих паразитоидов минёра. Исследование показало, что экстремальные зимние холода могут значительно сокращать численность паразитоида [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)] Оценку заражённости паразитоидами липовой моли-пестрянки *S. sericeicornis* и *C. laomedon* в Японии не проводили [Kamijo, 1977a; Ikeda, 1996].

В комплекс паразитоидов *Ph. issikii* входят также неопределённые до вида представители родов: *Pnigalio* sp. [Осипова, 1992 (Osipova, 1992); Кириченко, 2013 (Kirichenko, 2013); Мешкова, Микулина, 2013

Таблица 1. Сведения о паразитоидах *Ph. issikii*
Table 1. Information about parasitoids of *Ph. issikii*

Вид	Взаимоотношения паразитоида с хозяином	Регионы, в которых паразитоид выведен из <i>Phyllonorycter issikii</i>
Eulophidae		
<i>Dicladocerus westwoodii</i> Westwood, 1832	Одиночный эктопаразитоид личинок	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Pnigalio agraulis</i> (Walker, 1839)	Вторичный эктопаразитоид личинок и куколок преимущественно насекомых-минёров	Россия: Московская область [Gokhman et al., 2014]
<i>P. cristatus</i> (Ratzeburg, 1848)	Одиночный эктопаразитоид	Россия: Ульяновская область [Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>P. gyamiensis</i> Myartseva et Kurashev, 1990	Эктопаразитоид	Россия: Ульяновская область [Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>P. mediterraneus</i> Ferrière et Delucchi, 1957	Преимущественно первичный эктопаразитоид	Украина: Харьковская область [Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)]
<i>P. nemati</i> (Westwood, 1838)	Эктопаразитоид личинок	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>P. soemius</i> (Walker, 1839)	Одиночный эктопаразитоид личинок насекомых-минёров	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Украина: Харьковская область [Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)]; Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Sympiesis angustipennis</i> (Erdős, 1954)	Эктопаразитоид	Венгрия [Szöcs et al., 2014].
<i>S. dolichogaster</i> Ashmead, 1888	Эктопаразитоид чешуекрылых-минёров	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]

Таблица 1. (Продолжение)
Table 1. (Continuation)

<i>Вид</i>	Взаимоотношения паразитоида с хозяином	Регионы, в которых паразитоид выведен из <i>Phyllonorycter issikii</i>
<i>Sympiesis gordius</i> (Walker, 1839)	Одиночный эктопаразитоид личинок и куколок насекомых-минёров	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Украина: Киев [Meу, 1991], Харьковская область [Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)]; Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2011); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>S. laevifrons</i> Kamijo, 1965	Эктопаразитоид насекомых-минёров	Россия: Приморье [Сторожева и др., 1995 (Storozeva et al., 1995)]; Япония: Хоккайдо [Kamijo, 1965]; как паразитоид <i>Ph. issikii</i> упомянут в обзорной работе [Roques, Lees, 2010]
<i>S. sericeicornis</i> (Nees, 1834)	Преимущественно одиночный эктопаразитоид личинок и куколок насекомых-минёров	Хорватия [Matošević, 2007]; Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Украина: Киев [Meу, 1991], Харьковская область [Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)]; Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]; Япония (Хоккайдо [Kamijo, 1965]; как паразитоид <i>Ph. issikii</i> упомянут в обзорной работе [Roques, Lees, 2010].
<i>Cirrospilus diallus</i> Walker, 1838	Эктопаразитоид личинок насекомых-минёров	Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>C. elegantissimus</i> Westwood, 1832	Эктопаразитоид личинок	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Украина: Киев [Meу, 1991]; Россия: Ульяновская область [Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Ефремова, Мищенко, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2010); Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>C. lynxus</i> Walker, 1838	Эктопаразитоид личинок насекомых	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>C. pictus</i> Nees, 1834	Эктопаразитоид личинок и куколок насекомых-минёров	Украина: Киев [Meу, 1991]; Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>C. viticola</i> (Rondani, 1877)	Эктопаразитоид	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2009, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>C. vittatus</i> Walker, 1838	Преимущественно одиночный эктопаразитоид личинок насекомых-минёров	Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008 (Yefremova, Mishchenko, 2008)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Elachertus fenestratus</i> Nees, 1834	Эктопаразитоид	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2009)]; Япония (Хоккайдо [Hirao, Murakami, 2008])
<i>E. inunctus</i> Nees, 1834	Одиночный эктопаразитоид гусениц чешуекрылых-минёров	Россия: Ульяновская область [Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>Hyssopus geniculatus</i> (Hartig, 1838)	Групповой эктопаразитоид	Россия: Московская область [Gokhman et al., 2014], Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>H. nigritulus</i> (Zetterstedt, 1838)	Групповой эктопаразитоид личинок насекомых	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Pediobius cassidae</i> Erdős, 1958	Преимущественно первичный эндопаразитоид разных стадий насекомых	Россия: Ульяновская область [Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); 2010; Yefremova, Mishchenko, 2012]
<i>P. metallicus</i> (Nees, 1834)	Эндопаразитоид	Россия: Ульяновская область [Ефремова и др., 2009, 2010 (Yefremova et al., 2009, 2010); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>P. saulius</i> (Walker, 1839)	Преимущественно первичный эндопаразитоид личинок и куколок	Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Украина: Харьковская область [Мешкова, Микулина, 2013]; как паразитоид <i>Ph. issikii</i> упомянут в обзорной работе [Roques, Lees, 2010]
<i>Pleurotropopsis japonica</i> (Kamijo, 1977)	Эндопаразитоид	Япония (Хоккайдо [Kamijo, 1977b]; как паразитоид <i>Ph. issikii</i> упомянут в обзорной работе [Roques, Lees, 2010])

Таблица 1. (Продолжение)
Table 1. (Continuation)

Вид	Взаимоотношения паразитоида с хозяином	Регионы, в которых паразитоид выведен из <i>Phyllonorycter issikii</i>
<i>Chrysocharis laomedon</i> Walker, 1839	Одиночный первичный эндопаразитоид личинок и куколок <i>Phyllonorycter</i> spp. (Lepidoptera: Gracillariidae)	Украина: Киев [Meу, 1991]; Россия: Московская область [Gokhman et al., 2014], Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]; Япония (Хоккайдо [Kamijo, 1977a; Ikeda, 1996]; как паразитоид <i>Ph. issikii</i> упомянут в обзорной работе [Roques, Lees, 2010]
<i>Ch. nephereus</i> Walker, 1839	Одиночный эндопаразитоид яиц и личинок насекомых-минёров	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Ch. phryne</i> Walker, 1839	Эндопаразитоид личинок	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011]
<i>Ch. pubicornis</i> Zetterstedt, 1838	Эндопаразитоид личинок	Россия: Ульяновская область [Ефремова и др., 2009 (Yefremova, 2009); Ефремова, Мищенко, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2010); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Ch. ujijei</i> Kamijo, 1977	Эндопаразитоид личинок	Япония (Хоккайдо [Hirao, Murakami, 2008]
<i>Neochrysocharis formosus</i> (Westwood, 1833)	Одиночный эндопаразитоид личинок	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>N. cuprifrons</i> Erdős, 1954	Эндопаразитоид	Россия: Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Omphale versicolor</i> (Nees, 1834)	Эндопаразитоид личинок	Венгрия [Szöcs et al., 2014]
<i>Achrysocharoides cilla</i> (Walker, 1839)	Эндопаразитоид личинок насекомых-минёров	Венгрия [Szöcs et al., 2014]
<i>Aprostocetus zoilus</i> (Walker, 1839)	Эндопаразитоид	Россия: Ульяновская область [Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)]
<i>Minotetrastichus frontalis</i> Nees, 1834	Гregarный личиночно-кукольный эктопаразитоид минирующих чешуекрылых	Болгария [Томов, 2009]; Венгрия [Szöcs et al., 2014]; Украина: Киев [Meу, 1991], Харьковская область [Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)]; Россия: Ульяновская область [Ефремова, Мищенко, 2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
<i>Mischotetrastichus petiolatus</i> (Erdős, 1961)	Эктопаразитоид	Россия: Московская область [Gokhman et al., 2014], Ульяновская область [Егоренкова, 2008 (Egorenkova, 2008); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]; Япония [Kamijo, Ikeda, 1997]? (объяснение в тексте); как паразитоид <i>Ph. issikii</i> упомянут в обзорной работе [Roques, Lees, 2010]
<i>Oomyzus incertus</i> (Ratzeburg, 1844)	Эндопаразитоид	Россия: Ульяновская область [Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Ефремова, Мищенко, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2010); Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)], Удмуртская Республика [Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011)]
Braconidae		
<i>Dolichogenidea dilecta</i> (Haliday, 1834)	Эндопаразитоид	Япония (Хоккайдо [Hirao, Murakami, 2008]

(Meshkova, Mikulina, 2013)], *Sympiesis* sp. [Осипова, 1992 (Osipova, 1992)], *Elachertus* sp. [Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)], *Chrysocharis* sp. [Осипова, 1992 (Osipova, 1992); Hirao, Murakami, 2008; Кириченко, 2013], *Entedon* sp. [Мищенко и др., 2007 (Mishchenko et al., 2007); Ефремова, Мищенко, 2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010)], *Achrysocharoides* sp. (три вида) [Hirao, Murakami, 2008; Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova,

Mikulina, 2013)], *Aprostocetus* sp. [Мищенко и др., 2007 (Mishchenko et al., 2007); Ефремова, Мищенко, 2008, 2009 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009); Ефремова и др., 2009, 2010 (Yefremova et al., 2009, 2010) Szöcs et al., 2014] (Eulophidae); *Holcothorax* sp. [Hirao, Murakami, 2008] (Encyrtidae); *Trichogramma* sp. [Осипова, 1992 (Osipova, 1992)] (Trichogrammatidae), *Pholetesor* sp. [Hirao, Murakami, 2008], *Apanteles* sp. [Мищенко и др., 2007 (Mishchenko et al., 2007); Ефремова, Мищенко,

2008, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2010); Ермолаев и др., 2011 (Ermolaev et al., 2011); Yefremova, Mishchenko, 2012; Szöcs et al., 2014] (Braconidae).

Соотношение экто- и эндопаразитоидов с учетом видов в аннотированном списке и неопределенных до вида представителей родов составляет 1:1. При этом в дальневосточной части ареала *Ph. issikii* минёра преимущественно атакуют эндопаразитоиды. Согласно полученным данным [Kamijo, 1965; Kamijo, 1977; Hirao, Murakami, 2008], соотношение экто- и эндопаразитоидов *Ph. issikii* на острове Хоккайдо составило 1:2. В европейской части ареала соотношение экто- и эндопаразитоидов варьировало от 3:1 для Московской области [Gokhman et al., 2014] и Украины [Meу, 1991; Мешкова, Микулина, 2013 (Meshkova, Mikulina, 2013)] до 1,4:1 для Ульяновской области [Егоренкова, 2008 (Egorenkova, 2008); Ефремова, Мищенко, 2008, 2009, 2010 (Yefremova, Mishchenko, 2008, 2009, 2010); Ефремова и др., 2009 (Yefremova et al., 2009); Yefremova, Mishchenko, 2012; Мищенко, 2014 (Mishchenko, 2014)].

Таким образом, полученные материалы позволяют получить представление о видовой структуре комплекса паразитоидов в разных частях ареала *Ph. issikii*. На основании обобщения литературных данных, опубликованных в период с 1965 по 2014 гг., удалось выявить 40 видов паразитоидов инвайдера. Среди паразитоидов *Ph. issikii* наибольшее распространение имеют *Sympiesis sericeicornis* и *Chrysocharis laomedon*. Большинство паразитоидов (97,5 %) являются представителями семейства Eulophidae. Соотношение экто- и эндопаразитоидов на территории ареала в целом составляет 1:1, однако в дальневосточной части доминируют эндопаразитоиды, в то время как в Европе — эктопаразитоиды.

Благодарности

Работа поддержана в рамках базовой части государственного задания Минобрнауки РФ (грант 1.1.2404).

Литература

- Bednova O.V., Belov D.A. 1999. [Lime leafminer (Lepidoptera, Gracillariidae) in the green plantations of Moscow and Moscow oblast] // Lesnoi vestnik. S.172–177 [In Russian].
- Connor E.F., Taverner M.P. 1997. The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* Vol.79. P.6–25.
- Gninenko Yu.I. 2008. [Alien pest species and pathogen in forests of Russia] // Les i biznes. No.2. S.30–34 [In Russian].
- Gninenko Yu.I., Kozlova E.I. 2008. [Progressive lime pests in urban plantations] // Zashchita i karantin rastenii. No.1. S.47. [In Russian].
- Egorenkova E.N. 2008. [Tetrastichinae fauna (Hymenoptera, Eulophidae, Tetrastichinae) of forest steppe part of the Middle Volga Basin]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Moskva. 18 s. [In Russian].
- Ermolaev I.V. 2014. [Biological invasion of the lime leafminer *Phyllonorycter issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) in Europe] // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. No.3. S.423–433 [In Russian].
- Ermolaev I.V., Yefremova Z.A., Izhboldina N.V. 2011. [Parasitoides as a mortality factor for the lime leafminer (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae)] // Zoologicheskii zhurnal. T.90. No.1. S.24–32 [In Russian].
- Ermolaev I.V., Zorin D.A. 2011. [Ecological subsequences of *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) invasion from the example of lime forests in Udmurtia] // Zoologicheskii zhurnal. T.90. No.6. S.717–723 [In Russian].
- Gokhman V.E. 2014. Overall results of the chromosomal study of parasitic wasps of the subfamily Ichneumoninae (Hymenoptera: Ichneumonidae) // Proceedings of the Russian Entomological Society. St Petersburg. Vol. 85. No.1. P. 91–97 [In Russian].
- Hawkins B. A. 1994. Pattern and Process in Host-Parasitoid Interactions. Cambridge: Cambridge University Press. 190 p.
- Hirao T., Murakami, M. 2008. Quantitative food webs on lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest // Ecological Research. Vol.23. No.1. P.159–168.
- Kamijo K. 1965. Description of five new species of Eulophinae from Japan and other notes (Hymenoptera: Chalcidoidea) // Insecta Matsumurana. Vol.28. No.1. P.69–78.
- Kamijo, K. 1977. Five new species of Cotterellia (Hymenoptera, Eulophidae) from Japan // Kontyu. Vol.45. No.2. P.253–261.
- Kamijo K., Ikeda E.A. 1997. Revision of *Citrostichus* and *Mischotetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae), with descriptions of a new genus and new species // Japanese Journal of Entomology. Vol.65. No.3. P.562–582.
- Kirichenko N.I. 2013. [The lime leafminer *Phyllonorycter issikii* Western Siberia: Some ecological characteristics of the population of the recent invader] // Sibirskii 'ekologicheskii zhurnal. No.6. S.813–822 [In Russian].
- Kozlov M.V. 1991. [Leafminer is a lime pathogen] // Zashchita rastenii. No.4. S.46. [In Russian].
- Matošević D. 2007. Prvi nalaz vrste *Phyllonorycter issikii* i rasprostranjenost invazivnih vrsta lisnih minera iz porodice Gracillariidae u Hrvatskoj // Rad Sumar institut Jastrebarke. Vol.42. Pit.2. S.127–142 [In Croatian with English summary].
- Meshkova V.L., Mikulina I.N. 2013. [Entomophages of adventive leafminers in green plantations of Kharkov] // Sovremennoe sostoyanie i perspektivy okhrany i zashchity lesov v sisteme ustoychivogo razvitiya. Materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Gomel', 9–11 oktyabrya 2013 g. Gomel': Institut lesa NAN Belarusi. S.92–96 [In Russian].
- Mey W. 1991. Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexansion von vier *Phyllonorycter*-Arten in Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Bd.67. S.177–194.
- Mishchenko A.V. 2014. [New data on parasitism of eulophid wasps (Hymenoptera: Eulophidae) on *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae), a pest of lime-tree in the Middle Volga Region (Russia)] // Kavkazskii entomologicheskii byulleten. T.10. No.1. S.131–136 [In Russian].
- Mishchenko A.V., Yefremova Z.A., Krayushkina A.V. 2007. [Dynamics population of leafminer *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) and parasitoid complex (Hymenoptera, Eulophidae) in the Middle Volga Region] // Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. No.8. Ul'yanskiy: Izdatel'stvo «Korporatsiya tekhnologii proizvodheniya». S.169–175 [In Russian].
- Osipova A.S. 1992. [Lime leafminer as a fast-distributing lime pest] // Ekologiya i zashchita lesa. SPb.: SPbLTA. S.75–77 [In Russian].
- Osipova A.S. 1995. [A complex of invertebrates-phytophages of Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve and its use for forest monitoring]. Avtoreferat dissertatsii ... kandata biologicheskikh nauk. M. 22 s. [In Russian].
- Storozheva N.A., Kostyukov V.V., Yefremova Z.A. 1995. [Family Eulophidae] // Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii. T.IV. Setchatokrylye, skorpionnitsy,

- pereponchatokrylye. Ch.2. Pereponchatokrylye. Vladivostok: Dal'nauka. S.291–505 [In Russian].
- Šefrová H. 2002. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) — bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. Vol.50. No.3. P.99–104.
- Šefrová H. 2003. Invasions of Lithocolletinae species in Europe — causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) // Ekológia (Bratislava). Vol.22. No.2. P.132–142.
- Szöcs L., Melika G., Thuróczy Cs., Csóka Gy. 2014. Adatok az invázió hárslevél sátorosmoly (*Phyllonorycter issikii* Kumata, 1963) magyarországi parazitoid együtteseinek ismeretéhez // Növényvédelem. K.50. No.10. O.445–451.
- Roques A., Lees D. 2010. Factsheets for 80 representative alien species. Chapter 14 // Arthropod invasions in Europe. BioRisk. Vol.4. No.2. P.855–1021.
- Tomov R. 2009. A review of mortality factors of three invasive leafminer moths (Lepidoptera) in Bulgaria // VI Congress of plant protection (Book II). Zlatibor, November, 23–27, 2009. P.83–85.
- Yefremova Z.A., Krayushkina A.V., Mishchenko A.V. 2009. [Parasitoid complexes (Hymenoptera, Eulophidae) of species of the genus *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) in the Middle Volga Basin] // Zoologicheskyy zhurnal. T.88. No.10. S.1213–1221 [In Russian].
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2008. [A complex of parasitoids (Hymenoptera, Eulophidae) of *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) from the Middle Volga river Basin] // Zoologicheskyy zhurnal. T.87. No.2. S.189–196 [In Russian].
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2009. [New data on trophic relations between eulophid parasitic wasps (Hymenoptera, Eulophidae) and lepidopterans in Ul'yanovsk Province] // Entomologicheskoe obozrenie. T.88. No.1. S.29–37 [In Russian].
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2010. [The dynamics of the populations of dominant parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) of *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Middle Volga Basin] // Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva. T.80. No.2. S.64–75 [In Russian].
- Yefremova Z., Mishchenko A. 2012. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) // Journal of Natural History. V.46. P.1283–1305.

Поступила в редакцию 20.03.2015