

ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA) КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ *CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIĆ, 1986 (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2022 Ермолаев И.В.

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130, Россия
e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.02.2021. После доработки 16.04.2022. Принята к публикации 28.04.2022

Обзор посвящён комплексам паразитоидов *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) во вторичном ареале минёра. За 30 лет исследований выявлено 99 видов из 6 семейств Hymenoptera. Виды представлены полифагами. Привлекательность *C. ohridella* для паразитоидов растёт в ряду: гусеница – пронимфа – куколка. Яйцевые паразитоиды каштанового минёра не известны. Показатели заражённости паразитоидами в популяциях *C. ohridella* повсеместно низки. Показаны причины неэффективности комплексов паразитоидов минёра.

Ключевые слова: каштановая минирующая моль, *Cameraria ohridella*, паразитоид, Европа.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-18-37

Введение

Каштановая минирующая моль, или охридский минёр *Cameraria ohridella* Deschka et Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) – один из самых известных примеров инвазионного чешуекрылого в Европе. В 1879 г. вид был впервые отмечен в гербарном материале из Греции [Lees et al., 2011], описан из Македонии [Deschka, Dimić, 1986]. Основным кормовым растением минёра является каштан конский *Aesculus hippocastanum* L. В 1989 г. *C. ohridella* был найден близ г. Линца (Австрия) [Puchberger, 1990]. Отсюда вид расширил ареал по всей Европе. Динамика формирования вторичного ареала *C. ohridella* детально картографирована [Tomiczek, Krehan, 1998; Šefrova, Laštůvka, 2001].

В зависимости от климатических условий Европы *C. ohridella* даёт от двух до пяти поколений в год. Продолжительность эмбрионального развития составляет менее двух недель, гусениц (4 возраста) и куколок – около четырёх и двух недель, соответственно. Куколки последнего поколения зимуют в опавшей осенней листве [Pschorn-Walcher, 1994; Šefrova, Skuhřavý, 2000; Šefrova, 2001].

Повреждение листьев каштана, наносимое *C. ohridella*, оказывает негативное влияние на декоративность [Зерова и др.,

2007], продуктивность [Salleo et al., 2003] и генеративную сферу [Thalman et al., 2003] растения. Повреждение 70% листовой поверхности вызывает преждевременное массовое опадание листьев [Антюхова, Мешкова, 2011]. Ослабленные минёром деревья подвержены инфекционным заболеваниям, например, вызванным *Guignardia aesculi* (Peck) V.B. Stewart 1916 или *Erysiphe flexuosa* (Peck) U. Braun & S. Takam. 2000 [Голосова и др., 2008]. Ослабление в результате хронической дефолиации и под влиянием патогенов может приводить к гибели деревьев [Зерова и др., 2007].

Комплексы паразитоидов *C. ohridella* в разных частях вторичного ареала вида исследованы относительно подробно. В настоящий момент существуют десятки таких работ. Со временем росло и количество известных видов паразитоидов, связанных с минёром. Например, если в 1998 г. во вторичном ареале *C. ohridella* таких видов было 22 [Hellrigl, 1998], то в 2001 г. – 26 [Hellrigl, 2001], в 2003 г. – 34 [Del Bene, Gargani, 2003], в 2004–2005 гг. – 37 [Stojamović, Marković, 2004; Kosibowicz, 2005]. К сожалению, анализ всех собранных материалов до сих пор отсутствует.

Цель представленной работы – обобщить многочисленные публикации, связанные с

комплексами паразитоидов *C. ohridella* в вторичном ареале этого вида.

Материал и методика

При составлении таблиц статьи были использованы следующие публикации: Австрия – [Deschka, 1995; Lethmayer, Grabenweger, 1997; Pschorn-Walcher, 1997; Stolz, 1997; Grabenweger, Lethmayer, 1999; Stolz, 2000a, 2000b; Lethmayer, 2002; Grabenweger, 2003; 2004; Baur, 2005; Lethmayer, 2005], Болгария – [Pelov et al., 1993; Tomov, 2002; Grabenweger et al., 2005; Girardo et al., 2007a, 2007b; Tomov, Hristov, 2007], Босния и Герцеговина – [Hellrigl, 2001], Великобритания – [Pocock et al., 2011; Bhatti et al., 2013], Венгрия – [Czencz, Búrjes, 1996; Szabóky, 1997; Reider et al., 1999; Balázs, Thuróczy, 2000; Balázs et al., 2001; Тюроч и др., 2003; Horváth, Benedek, 2007], Германия – [Moreth et al., 2000; Freise, Heitland, 2001; Backhaus et al., 2002; Freise, Heitland, 2004; Jäckel et al., 2005; 2006a; Grabenweger et al., 2007; Girardo et al., 2007b; Sedlak, Melber, 2007; Klug et al., 2008], Греция – [Grabenweger et al., 2005], Италия – [Hellrigl, 1998; Maini, Santi, 1999; Hellrigl, 1999; 2001; Clabassi et al., 2002; Lupi, Jucker, 2002; Marchesini et al., 2002; Radeghieri et al., 2002; Zini, 2002; Del Bene, Gargani, 2003; Lupi, Colombo, 2003; Del Bene, Gargani, 2004; Baur, 2005; Lupi, 2005; Ferracini, Alma, 2007; Girardo et al., 2007b], Македония – [Grabenweger, Grill, 2000; Freise et al., 2002; Grabenweger et al., 2005], Польша – [Kosibowicz, 2005; Celmer-Warda et al., 2007; Bystrowski et al., 2008; Tarwacki et al., 2012], Россия – [Гниненко и др., 2011; Костюков и др., 2014a, 2014b, 2015; Костюков, 2016], Румыния – [Drosu et al., 2007; Oltean et al., 2015; Andriescu et al., 2016], Сербия – [Freise et al., 2002; Stojamović, Marković, 2004; Grabenweger et al., 2005; Sebeci et al., 2018], Словакия – [Toth, Lukas, 2005; Toth et al., 2006; Volter, Kenis, 2006], Словения – [Volter, Kenis, 2006], Турция – [Sebeci et al., 2011; Beyarslan, 2017; Sebeci et al., 2018], Украина – [Акимов и др., 2003; Зерова и др., 2007; Трибель и др., 2008; Мешкова, Микулина, 2013], Хорватия – [Grabenweger et al., 2005; Matošević, 2007], Чехия – [Volter, Kenis, 2006; Girardo et al., 2007b; Kuldova et al., 2007; Novákova et

al., 2016], Швейцария – [Baur, 2005; Girardo et al., 2006; 2007a, 2007b, 2007c], Швеция – [Rämert et al., 2011]. Данные таблицы 1 построены с учётом синонимии и современной таксономии [Alekseev et al., 2019].

Результаты и их обсуждение

Во вторичном ареале *C. ohridella* атакуют представители 15 семейств Нуменоптера: Pteromalidae, Eupelmidae, Encyrtidae, Torymidae, Eulophidae, Trichogrammatidae, Mymaridae, Diapriidae, Scelionidae, Platygasteridae, Megaspilidae, Ceraphronidae, Cynipidae, Braconidae, Ichneumonidae [Hellrigl, 2001].

Детальное исследование литературы позволило выявить 99 видов паразитоидов из 6 семейств: *Conomorium patulum* (Walker, 1835), *Mesopolobus mediterraneus* (Mayr, 1903), *Pteromalus chlorogaster* (Thomson, 1878), *P. semotus* (Walker, 1834), *P. varians* (Spinola, 1808) (Pteromalidae), *Eupelmus microzonus* Foerster, 1860, *E. urozonus* Dalman, 1820, *E. vesicularis* (Retzius, 1783) (Eupelmidae), *Isodromus vinulus* (Dalman, 1820) (Encyrtidae), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838, *C. elegantissimus* Westwood, 1832, *C. lynceus* Walker, 1838, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. salatis* Walker, 1838, *C. singa* Walker, 1838, *C. staryi* Bouček, 1959, *C. viticola* (Rondani, 1877), *C. vittatus* Walker, 1838, *Diglyphus isaea* (Walker, 1838), *D. minoicus* (Walker, 1838), *Elachertus inunctus* Nees, 1834, *E. isadas* (Walker, 1839), *Euplectrus bicolor* (Swederus, 1795), *Hemiptarsenus fulvicollis* Westwood, 1833, *H. ornatus* (Nees, 1834), *H. wailesellae* Nowicki, 1929, *H. waterhousii* Westwood, 1833, *Pnigalio agraulis* (Walker, 1839), *P. cristatus* (Ratzeburg, 1848), *P. longulus* (Zettler, 1838), *P. mediterraneus* Ferrière & Delucchi, 1957, *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848), *S. dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. euspilapterygis* (Erdős, 1958), *S. gordius* (Walker, 1839), *S. gregori* Bouček, 1959, *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *S. viridula* (Thomson, 1878), *Zagrammosoma talitzkii* (Bouček, 1961), *Z. variegatum* (Masi, 1907), *Achrysocharoides altilis* (Delucchi, 1954), *A. atys* (Walker, 1839), *A. butus* (Walker, 1839), *A.*

cilla (Walker, 1839), *A. latreillii* (Curtis, 1826), *A. niveipes* (Thomson, 1878), *A. zwoelferi* (Delucchi, 1954), *Chrysocharis amyite* (Walker, 1839), *Ch. elongata* (Thomson, 1878), *Ch. laomedon* (Walker, 1839), *Ch. nautius* (Walker, 1846), *Ch. nephereus* (Walker, 1839), *Ch. nitetis* (Walker, 1839), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. phryne* (Walker, 1839), *Ch. prodice* (Walker, 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Ch. purpurea* Bukovskii, 1938, *Closterocerus lyonetiae* (Ferriere, 1952), *C. trifasciatus* Westwood, 1833, *Derostenus gemmeus* Westwood, 1833, *D. punctiscuta* Thomson, 1878, *Neochrysocharis chlorogaster* (Erdős, 1966), *N. formosus* (Westwood, 1833), *Pediobius alcaeus* (Walker, 1839), *P. cassidae* Erdős, 1958, *P. facialis* (Giraud, 1863), *P. metallicus* (Nees, 1834), *P. pyrgo* (Walker, 1839), *P. saulius* (Walker, 1839), *Euderus albitarsis* (Zetterstedt, 1838), *Aprostocetus epicharmus* (Walker, 1839), *Baryscapus endemus* (Walker, 1839), *B. nigroviolaceus* (Nees, 1834), *B. turionum* (Hartig, 1838), *Melittobia acasta* (Walker, 1839), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *M. platanellus* (Mercet, 1922), *Sigmophora brevicornis* (Panzer, 1804) (Eulophidae), *Blacus maculipes* Wesmael, 1835, *Colastes braconius* Haliday, 1833, *C. flavitarsis* (Thomson, 1892), *C. vividus* Papp, 1975, *Macrocentrus marginator* (Nees, 1811), *Pholetesor bicolor* (Nees, 1834), *Ph. circumscriptus* (Nees, 1834), *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae), *Scambus calobatus* (Gravenhorst, 1829), *S. brevicornis* (Gravenhorst, 1829), *S. inanis* (Schrank, 1802), *Zatypota percontatoria* (Müller, 1776), *Itopectis alternans* (Gravenhorst, 1829), *I. clavicornis* (Thomson, 1889), *I. maculator* (Fabricius, 1775), *Gelis agilis* (Fabricius, 1775), *G. areator* (Panzer, 1804), *G. spurius* (Forster, 1850) (Ichneumonidae).

В комплекс паразитоидов *C. ohridella* входят также не определённые до вида представители родов: *Sphegigaster* sp. [Hellrigl, 2001], *Mesopolobus* sp. [Reider et al., 1999] *Pteromalus* sp. [Pschorn-Walcher, 1997; Reider et al., 1999; Zini, 2002; Туроч и др., 2003; Drosu et al., 2007; Bystrowski et al., 2008; Klug et al., 2008; Tarwacki et al., 2012] (Pteromalidae), *Cirrospilus* sp. [Туроч и др., 2003; Зерова и др., 2007; Kuldova et al., 2007; Matošević, 2007;

Pocock et al., 2011; Matošević, Melika, 2012; Horváth, Benedek, 2007], *Elachertus* sp. [Туроч и др., 2003], *Eulophus* sp. [Horváth, Benedek, 2007], *Phnigalio* sp. [Reider et al., 1999; Del Bene, Gargani, 2003; Туроч и др., 2003; Volter, Kenis, 2006; Зерова и др., 2007; Girardo et al., 2007b; Matošević, 2007; Pocock et al., 2011; Matošević, Melika, 2012; Oltean et al., 2015], *Sympiesis* sp. [Зерова и др., 2007; Horváth, Benedek, 2007], *Achrysocharoides* sp. [Marchesini et al., 2002; Del Bene, Gargani, 2003; Baur, 2005; Зерова и др., 2007], *Chrysocharis* sp. [Czencz, Bürges, 1996; Reider et al., 1999; Moreth et al., 2000; Hellrigl, 2001; Туроч и др., 2003; Volter, Kenis, 2006; Зерова и др., 2007; Girardo et al., 2007b; Klug et al., 2008; Pocock et al., 2011; Rämert et al., 2011; Мешкова, Микулина, 2013; Oltean et al., 2015], *Closterocerus* sp. [Туроч и др., 2003; Matošević, Melika, 2012; Bhatti et al., 2013], *Neochrysocharis* sp. [Reider et al., 1999; Matošević, 2007; Horváth, Benedek, 2007], *Pediobius* sp. [Lupi, Jucker, 2002; Lupi, Colombo, 2003; Oltean et al., 2015], *Aprostocetus* sp. [Reider et al., 1999; Туроч и др., 2003; Baur, 2005; Мешкова, Микулина, 2013], *Baryscapus* sp. [Czencz, Bürges, 1996; Hellrigl, 1998; Reider et al., 1999; Hellrigl, 2001], *Minotetrastichus* sp. [Hellrigl, 2001], *Oomyzus* sp. [Baur, 2005], *Tetrastichus* sp. [Deschka, 1995; Зерова и др., 2007] (Eulophidae), *Telenomus* sp. [Hellrigl, 2001] (Scelionidae), *Aphanogum* sp. [Hellrigl, 2001] (Ceraphronidae), *Adelognathus* sp. [Toth, Lukas, 2005], *Scambus* sp. [Pschorn-Walcher, 1997; Grabenweger, Lethmayer, 1999; Hellrigl, 2001; Freise et al., 2002], *Itopectis* sp. [Grabenweger, Lethmayer, 1999; Celmer-Warda et al., 2007], *Gelis* sp. [Freise et al., 2002] (Ichneumonidae).

Комплексы паразитоидов *C. ohridella* исследованы достаточно подробно в разных частях вторичного ареала вида (табл. 1). Очевидно, что видовое разнообразие паразитоидов вида на определённой территории может зависеть от разнообразия абиотических условий и площади насаждений его кормового растения. На основе анализа данных таблицы 1 видовое разнообразие комплекса паразитоидов *C. ohridella* в отдельной стране положительно и достоверно ($r = 0.46$; $n = 21$; $P < 0.01$) коррелирует с количеством выполненных на

Таблица 1. Видовая структура комплекса паразитоидов каштановой моли *S. ohridella* в её вторичном ареале (по данным на 2020 г.)

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
	Австрия	Болгария	Босния и Герцеговина	Великобритания	Венгрия	Германия	Греция	Италия	Македония	Польша	Россия	Румыния	Сербия	Словакия	Словения	Турция	Украина	Хорватия	Чехия	Швейцария	Швейцария	
Pteromalidae																						
<i>Conomorium patulum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesopolobus mediterraneus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pteromalus chlorogaster</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. semotus</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>P. varians</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Eupelmidae																						
<i>Eupelmus microzonus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. urozonus*</i>	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. vesicularis*</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Encyrtidae																						
<i>Isodromus vinulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eulophidae																						
<i>Cirrospilus diallus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. elegantissimus*</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. lycus*</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pictus*</i>	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. salatis*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. singa*</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. staryi*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. viticola*</i>	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>C. vittatus*</i>	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Diglyphus isaea*</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

pentheus, *Closterocerus trifasciatus*, *Pediobius saulius*, *Baryscapus nigroviolaceus*, *Minotetrastichus frontalis*, *Colastes braconius*, *Scambus inanis*. Рассмотрим характеристики наиболее значимых видов.

Minotetrastichus frontalis – гregarный эктопаразитоид гусениц и куколок минирующих насекомых. Известен как вторичный и третичный паразитоид представителей Eulophidae и Braconidae [Graham, 1987]. *M. frontalis* зимует на стадии личинки в минах [Lupi, 2005]. Это один из наиболее важных паразитоидов *C. ohridella*, распространённый по всему ареалу хозяина. В 9 странах вид отмечен как доминант, в 8 – субдоминант (табл. 1). Паразитоид атакует минёра от гусениц младшего возраста (L2) до куколки, предпочитает гусениц старшего возраста (L4) [Lupi, 2005; Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. На одной гусенице *C. ohridella* находили до 9 [Lupi, 2005] и даже 10 [Grabenweger et al., 2010] личинок *M. frontalis*. В ряде случаев *M. frontalis* был отмечен как гиперпаразитоид, например, *P. agraulis*, *P. pectinicornis*, *P. saulius*, и, вероятно, *S. inanis* [Grabenweger, 2001; 2003; Lupi, 2005; Volter, Kenis, 2006; Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. Известны случаи мультипаразитизма *M. frontalis* с *P. saulius* и *C. trifasciatus* [Volter, Kenis, 2006].

Pediobius saulius – первичный, часто вторичный, редко третичный одиночный эндопаразитоид личинок и куколок преимущественно минирующих насекомых [Bouček, Askew, 1968]. Вид широко распространён в Палеарктике [Viggiani, 1964]. *P. saulius* в качестве паразитоида *C. ohridella* известен в 18 странах. В 9 из них вид отмечен как доминант. Это страны Балканского полуострова и соседние с ними – Словакия [Volter, Kenis, 2006], Венгрия [Horváth, Benedek, 2007] и Турция [Sebeci et al., 2011]. Паразитоид атакует минёра от гусениц старшего возраста (L4) до стадии куколки, предпочитает куколку [Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. Известны случаи гиперпаразитизма *P. saulius* на *Colastes braconius* [Tomov, Hristov, 2007].

Анализ образцов *P. saulius* (146 особей из 10 стран Европы) с помощью ДНК-барко-

динга (секвенирования фрагмента митохондриального гена COI) показал существование специализированной на *C. ohridella* балканской «расы» *P. saulius*. Потенциально этот балканский гаплотип может быть использован в качестве биологического агента против *C. ohridella* по всей Европе [Hernández-López et al., 2011].

C. trifasciatus – первичный, реже вторичный, одиночный эндопаразитоид личинок и куколок [Bouček, Askew, 1968]. Личинка зимует внутри куколки хозяина [Lupi, 2005]. *C. trifasciatus* повсеместно известен в качестве паразитоида *C. ohridella* (табл. 1). Вид отмечен как субдоминант в Италии [Lupi, 2005], Боснии и Герцеговине [Hellrigl, 2001], Германии [Sedlak, Melber, 2007], Хорватии [Grabenweger et al., 2005] и Греции [Grabenweger et al., 2005] входил в тройку наиболее значимых паразитоидов инвазионного вида. *C. trifasciatus* атакует *C. ohridella* от гусениц младшего возраста (L2) до куколки, предпочитает поздние стадии развития минёра [Tomov, Hristov, 2007; Grabenweger et al., 2010]. Известен как гиперпаразитоид личинок и куколок других паразитоидов, например, *Chrysocharis* spp. [Grabenweger, 2001], *P. saulius* [Tomov, Hristov, 2007].

Pnigalio agraulis – одиночный эктопаразитоид преимущественно личинок насекомых-минёров [Bouček, Askew, 1968]. Фактическая плодовитость самок *P. agraulis* составляет в среднем 65 яиц [Jäckel et al., 2006b; Grabenweger et al., 2009]. Зимует на стадии куколки [Lupi, 2005]. Один из важных паразитоидов *C. ohridella*, выявленный в 20 странах. Вид отмечен как субдоминант в Великобритании [Bhatti et al., 2013], Швейцарии [Girardo et al., 2007c], Германии [Jäckel et al., 2006a], Польше [Bystrowski et al., 2008; Tarwacki et al., 2012] и Венгрии [Horváth, Benedek, 2007]. В Италии [Hellrigl, 1998], Румынии [Andriescu et al., 2016] и Болгарии [Tomov, Hristov, 2007] входил в тройку наиболее важных паразитоидов *C. ohridella*. *P. agraulis* атакует гусениц 4 возраста [Grabenweger, 2003] и прониимфы *C. ohridella* [Tomov, Hristov, 2007]. В ряде случаев *P. agraulis* был отмечен как гиперпаразитоид на куколках эувлофид [Volter, Kenis, 2006]. Раз-

работана методика выращивания *P. agraulis* в условиях лаборатории [Grabenweger et al., 2009].

Потенциальные паразитоиды также обладают определёнными адаптациями к *C. ohridella* и формируют связи с минёром на территории менее 50% его вторичного ареала. Как правило, эти территории может объединять схожесть абиотических условий среды. Это 17 видов (или 17.2% списка): *Eupelmus urozonus*, *Cirrospilus elegantissimus*, *C. pictus*, *Elachertus inunctus*, *Hemiptarsenus ornatus*, *Pnigalio longulus*, *P. mediterraneus*, *P. soemius*, *Sympiesis gordius*, *Zagrammosoma talitzkii*, *Z. variegatum*, *Chrysocharis nitetis*, *Ch. phryne*, *Closterocerus lyonetiae*, *Neochrysocharis chlorogaster*, *Minotetrastichus platanellus* и *Itopectis alternans*. Например, *E. urozonus* как паразитоид *C. ohridella* обычен в Центральной Европе: Германии [Sedlak, Melber, 2007], Австрии [Grabenweger, Lethmayer, 1999; Stolz, 2000a; Lethmayer, 2002; Grabenweger, 2004], Северной Италии [Hellrigl, 1998; 2001], Хорватии [Grabenweger et al., 2005; Matošević, 2007], Венгрии [Reider et al., 1999]. При этом известны отдельные случаи участия вида в комплексах паразитоидов минёра в Великобритании [Росock et al., 2011], Болгарии [Томов, Нристов, 2007] и России [Костюков и др., 2014а, 2014b]. Другой пример. Эктопаразитоид *P. mediterraneus* атакует *C. ohridella* преимущественно в странах близ Чёрного моря: Турции [Sebeci et al., 2011], Болгарии [Pelov et al., 1993], Румынии [Drosu et al., 2007], Украине [Мешкова, Микулина, 2013], России [Костюков, 2016].

Комплексы паразитоидов вторичного ареала *C. ohridella* характеризуются отсут-

ствием в них специалистов. Практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи, в том числе, с видами четырёх отрядов минирующих насекомых [Universal Chalcidoidea Database, 2022]. Например, каждый из одиннадцати видов чешуекрылых-минёров из родов *Phyllocnistis* и *Phyllonorycter*, развивающихся на декоративных широколиственных деревьях (*Populus* spp., *Salix* spp., *Prunus* spp., *Quercus* spp., *Platanus* spp., *Ulmus* spp.) близ конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.) в г. Турине (Сев. Италия), был атакован как минимум тремя видами паразитоидов комплекса *C. ohridella* из семи (*Pnigalio agraulis*, *Zagrammosoma variegatum*, *Pediobius saulius*, *Closterocerus trifasciatus*, *Chrysocharis nephereus*, *Minotetrastichus frontalis*, *M. platanellus*) [Ferracini, Alma, 2007].

Яйцевой паразитизм *C. ohridella* неизвестен [Grabenweger, 2003; Ferracini, Alma, 2007]. Привлекательность минёра для паразитоидов растёт в ряду: гусеница – пронимфа – куколка (табл. 2).

Несмотря на существующие методические различия подходов к оценке заражённости паразитоидами популяций *C. ohridella* практически во всех работах была показана несостоятельность комплекса этих энтомофагов как основного фактора регуляции динамики численности минёра (табл. 3). В отдельных локациях заражённость паразитоидами достигала значений 80.0–81.0% [Lupi, Colombo, 2003; Lupi, 2005], однако средние величины показателя на исследуемой территории были всегда низкими. Например, анализ более чем 111 тысяч мин *C. ohridella*, исследованных в период 2001–2003 гг. в 70 локациях Европы, показал среднюю заражён-

Таблица 2. Доля видов в комплексе паразитоидов (%), атакующих *C. ohridella*, на разных стадиях развития

Стадия	Источник			Средняя доля видов, %
	Grabenweger, 2004*	Girardo et al., 2006*	Volter, Kenis, 2006*	
Яйцо	0	0	0	0
Гусеница (L1–L2)	5.7	4.0	2.4	4.0
Гусеница (L3–L4)	34.3	21.5	11.7	22.5
Пронимфа	34.3	44.2	28.3	35.6
Куколка	25.7	30.3	57.6	37.9

Примечание. * – оригинальный пересчёт по материалам публикаций.

Таблица 3. Примеры заражённости паразитоидами (%) каштановой моли *C. ohridella* в разных частях вторичного ареала минёра

Страна	Период	Место	Биотоп	Заражённость паразитоидами	Авторы
Великобритания	2007	4 локаций в г. Лондоне	Уличные посадки, парки	0–6.7, 3.2*	Bhatti et al., 2013
	2002–2004	г. Делемон	Посадки близ смешенного леса	5.0*	Girardoz et al., 2006, 2007c
Швейцария	2002–2003	г. Делемон, Базель	Уличные и загородные посадки	5.0*	Girardoz et al., 2007a
	2003	6 локаций по стране	Уличные посадки, парки	0.2–9.0, 2.8*	Girardoz et al., 2007b
	2000–2001	г. Верона	Уличные и загородные посадки	до 10.0	Marchesini et al., 2002
	2001	г. Тренто	Уличные посадки, парки, сады	5.5–51.7	Zini, 2002
Италия	2001–2002	г. Флоренция, Пистойя, Лукка	Уличные посадки, пригород	0–33.0, 5.0*	Del Bene, Gargani, 2003
	2001–2002	г. Милан, Монца, Бергамо, Комо, Варезе	Уличные посадки	0–80.0	Lupi, Colombo, 2003
	2001–2003	Ломбардия	5 парков	0–81.0, 6.0* (2001), 0–13.0, 2.1* (2002), 0–41.0, 7.7* (2003)	Lupi, 2005
	2001–2005	9 локаций в г. Турине	Уличные посадки, парки	1.4–14.7, 6.5*	Ferracini, Alma, 2007
	1998–2001	8 локаций в Баварии	Уличные посадки	0–17.9, 4.3*	Freise, Heitland, 2001
Германия	1999	Лангенбах (Бавария)	–	1.0–5.0	Freise, Heitland, 2004
	2003–2004	г. Берлин	Уличные посадки, парки	2.6–18.9, 8.0*	Jäckel et al., 2006a
	2006	3 локаций близ г. Ганновера	Уличные посадки, парки	5.6–14.7, 9.3*	Sedlak, Melber, 2007
	1997–1998	–	–	0.2–7.0	Skuhravy, 1999
Чехия	2001–2002	г. Пльзень	Уличные посадки, парки	0.8–2.7, 1.9*	Girardoz et al., 2007b
	2001–2003	5 локаций по стране	Уличные посадки, парки	1.0–11.3, 5.4*	Volter, Kenis, 2006
Словения	2003	д. Лилица	Уличные посадки	8.0	Volter, Kenis, 2006
	1996	2 локаций в г. Вена, 1 – в Нижней Австрии	Уличные посадки, парки	1.0–5.2, 2.3*	Lethmayer, Grabenweger, 1997
Австрия	1996–1999	г. Вена, Нижняя Австрия	Уличные посадки, парки	0.5–45.0	Stolz, 2000a, 2000b
	1997	г. Вена	2 аллеи	7.0–21.5	Grabenweger, Lethmayer, 1999
	1998	г. Вена	Парк	9.8	Grabenweger, 2003
Хорватия	1996–2000	г. Вена, Нижняя Австрия	Уличные посадки	5.0–20.0	Lethmayer, 2002
	2001–2003	3 локаций по стране	Искусственные посадки	8.0–15.8, 10.6*	Grabenweger et al., 2005

Польша	2004–2005	6 локаций по стране	Уличные посадки	10.9–57.4, 31.1*	Bystrowski et al., 2008
	2004–2006	6 локаций по стране	Уличные и дорожные посадки	9.6–48.8, 33.2*	Tarwacki et al., 2012
	2005–2006	8 локаций по стране	–	15.0–70.0	Celmer-Warda et al., 2007
Словакия	2003	г. Илава	Уличные посадки, парки	14.6	Volter, Kenis, 2006
	1997–1998	9 локаций в г. Будапеште	Уличные посадки, парки	0–32.5, 6.4*	Balázs, Thuróczy, 2000
Венгрия	1998–2004	г. Хедервар	Искусственные посадки	9.1–32.3, 18.6*	Horváth, Benedek, 2007
	1998–1999	6 локаций	–	2.5–21.1, 8.6*	Freise et al., 2002
	2001	8 локаций по стране	–	до 20.0	Stojamović, Marković, 2004
Сербия	2001–2003	1 локация	Искусственные посадки	16.5	Grabenweget et al., 2005
	2017	5 локаций в г. Белграде	Парки	0–12.0	Cebeci et al., 2018
	1998–1999	2 локации	–	3.7–25.1, 17.1*	Freise et al., 2002
Македония	2001–2003	Оз. Охрид	Искусственные посадки	14.0	Grabenweget et al., 2005
	2001–2003	9 локаций по стране	5 точек с естественными 4 – с искусственными посадками	4.2–20.9, 12.3* и 5.2–21.0, 11.4*	Grabenweget et al., 2005
Греция	2005–2006	г. Бухарест	Уличные посадки	7.8–22.1, 16.8*	Drosu et al., 2007
	2012–2013	г. Клуж-Напока	Уличные посадки, парки	до 10.4*	Oltean et al., 2015
Румыния	2001–2003	5 локаций по стране	1 точка с естественными, 4 – с искусственными посадками	10.6 и 3.6–11.7, 7.8*	Grabenweget et al., 2005
	2002–2003	г. София, Дервиша, Шумен	Уличные и загородные посадки	11.0*	Girardoz et al., 2007a
Болгария	2002–2003	г. София	Уличные посадки	2.7–14.1, 8.1*	Girardoz et al., 2007b
	2002–2003	17 локаций по стране	Искусственные посадки	4.2–43.5, 15.8*	Tomov, Hristov, 2007
Турция	2017	г. Стамбул	Лес	4.0–28.0	Cebeci et al., 2018
Украина	2008–2011	г. Харьков	Парки	0–3.2, 0.9*	Мешкова, Микулина, 2013
Россия	2013	г. Краснодар	Агросистемы	12.5–33.6	Костоков и др., 2014а, 2014б, 2015
	2014–2015	г. Краснодар	Агросистемы	12.5–66.7	Костоков, 2016

Примечание. * – средние значения показателя.

ность паразитами 5.7% [Grabenweger et al., 2010]. Для того чтобы понять причины этого явления рассмотрим случай взаимодействия комплекса паразитоидов с аборигенным видом чешуекрылого-минёра.

Наше исследование хронического очага осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Gracillariidae), проведённое в течение 2014–2017 гг. близ г. Ижевска, показало, что развитие комплекса паразитоидов минёра было связано с ежегодным увеличением количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19, соответственно) и сменой доминантных видов ((*Pholetesor circumscriptus*) – (*Closterocerus trifasciatus* + *Minotetrastichus frontalis*) – (*Cirrospilus pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Chrysocharis pentheus*), соответственно) [Ермолаев и др., 2019, 2022]. Ежегодный рост показателя заражённости паразитоидами (до 70%) привёл к затуханию очага *Ph. apparella* в 2018 г. Другими словами, комплекс паразитоидов в очаге *Ph. apparella* проходит определённое развитие. Ежегодно растёт как количество видов, входящих в комплекс, так и общий показатель заражённости паразитоидами генераций минёра. Эти структурные и функциональные изменения сопровождаются ежегодной сменой доминирующих видов. Развитие структуры комплекса паразитоидов в очаге минёра основано на мультитрофических взаимодействиях между видами. Усложнение структуры (за всю историю очага – до 26 видов) могло происходить как за счёт усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счёт проявления новых случаев гиперпаразитизма. Увеличение видового разнообразия первичных паразитоидов хозяина положительно связано с числом видов гиперпаразитов [Hawkins, 1994, с. 135], а общий уровень гиперпаразитизма может достигать 90% [Holler et al., 1993].

Комплекс паразитоидов локальной популяции во вторичном ареале *C. ohridella* не проявляет развития структуры во времени. Например, семилетнее исследование динамики комплекса паразитоидов *C. ohridella* в г. Хедервар (Венгрия) показало отсутствие существенных изменений в его структуре [Horváth, Benedek, 2007]. То же было отмечено

и в пятилетних данных в г. Турине (Сев. Италия) [Ferracini, Alma, 2007].

Первая причина неэффективности комплекса паразитоидов *C. ohridella* связана с нехваткой видов первичных паразитоидов и прежде всего коинобионтов. Общеизвестно, что эндопаразитоиды предпочитают нападать на гусениц *Phyllonorycter* младшего возраста, в то время как эктопаразитоиды – преимущественно с четвёртого [Askew, Shaw, 1979]. Если в первом случае атакованная гусеница продолжает своё развитие, то во втором она будет жива, но необратимо парализована [Тобиас, 2004]. Отсюда представители двух разных стратегий паразитизма: идио- и коинобионты [Askew, Shaw, 1986]. Заражение и полное развитие идиобионта происходит на одной стадии развития хозяина, а коинобионта – на разных [Askew, Shaw, 1986]. В нашем случае (табл. 1) отношение идио- к коинобионтам среди перспективных паразитоидов – 8 : 6, среди потенциальных – 12 : 5. В обоих случаях отмечена нехватка представителей второй группы. Именно коинобионты, обладая физиологическими адаптациями к хозяину, оказывают наиболее значимый эффект в регуляции его численности. Проиллюстрируем этот тезис.

Интродукция узкоспециализированного коинобионта из первичного во вторичный ареал минёра зачастую полностью решала проблемы с инвазионным видом. В 1950 г. фоновый европейский вид *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) (Gracillariidae) был завезён в Новую Зеландию и стал основным вредителем дубов и ряда других деревьев [Thomas, Hill, 1989]. В 1957 г. здесь были выпущены два наиболее важных европейских коинобионта минёра: *Achrysocharoides splendens* (Delucchi, 1954) (Eulophidae) и *Pholetesor circumscriptus* (Nees, 1834) (Braconidae). Через несколько лет показатель заражённости минёра паразитоидами достиг 80%, в результате чего плотность *Ph. messaniella* была снижена до фонового уровня [Thomas, Hill, 1989]. Другой пример. Анализ плотности заселения европейским видом – листовичной чехлоноской *Protocryptis laricella* (Hübner, 1817) (Coleophoridae) листовичницы западной *Larix occidentalis* Nutt.

и заражённости минёра завезённым из первичного ареала коинобионтом *Agathis pumila* (Ratzeburg, 1844) (Braconidae), проведённый в течение 1972–1995 гг. на 13 пробных площадях в Голубых горах (Blue Mountains) (Канада), показал снижение в результате деятельности паразитоида плотности инвайдера до фоновой [Ryan, 1990, 1997]. Повторная работа на этих же пробных площадях в 2010 г. выявила крайне низкую среднюю плотность заселения деревьев чехлоноской (0.073 гусеницы на 1 брахибласт) [Oester, Shaw, 2012]. При этом заражённость паразитоидом *A. pumila* варьировала по пробным площадям от 1.8 до 53.4% [Oester, Shaw, 2012].

Становление доминантов среди первичных паразитоидов *C. ohridella* на определённой территории проходит в конкуренции с другими кандидатами (как перспективными, так и потенциальными видами паразитоидов) и может носить многоэтапный характер. Так, в результате реализации шести крупных проектов по всей территории Венгрии в период с 1994 по 2001 г. выявлено, что в начале инвазии *C. ohridella* (в 1994 г.) в стране среди паразитоидов минёра доминировал *Pnigalio agraulis* (I этап), однако в дальнейшем его доля в комплексе стремительно упала [Туроч и др., 2003]. С 1996 по 1999 г. среди паразитоидов преобладал *Minotetrastichus frontalis* (II этап). С 1998 г. стала расти доля *Pediobius saulius*, в результате чего в 2000–2001 гг. вид стал новым доминантом (III этап). Интересно, что динамика роли *M. frontalis* и *P. saulius* зеркально противоположна друг другу [Туроч и др., 2003]. Схожие трансформации в структуре доминантов отмечали, по-видимому, в Австрии [Lethmayer, 2003]. Другой пример. Если в 1998 г. в Сербии в комплексе паразитоидов *C. ohridella* доминировал *Closterocerus trifasciatus*, вторым был *P. agraulis*, а третьим – *P. saulius* (I этап) [Freise et al., 2002], то в 2001 г. начинает преобладать *M. frontalis*, вторым становится *P. saulius* (II этап) [Stojamović, Marković, 2004]. В 2002–2003 гг. преобладает *P. saulius* (III этап) [Grabenweger et al., 2005], который доминирует до сих пор [Sebeci et al., 2018]. Не исключено, что северо-западный и юго-восточный кластеры паразитоидов *C. ohridella* в Европе в фундаментальной рабо-

те Г. Грабенвегера и др. [Grabenweger et al., 2010] – это всего лишь срез состояния разных этапов становления доминантов в комплексе паразитоидов *C. ohridella*. На Балканах, где формирование комплекса началось значительно раньше, доминирует *P. saulius* (III этап), а в Центральной и Западной Европе, где времени прошло значительно меньше, преобладает *M. frontalis* (II этап). Очевидно, что продолжительность каждого этапа на определённой территории зависит от совокупности локальных экологических факторов.

Вторая причина неэффективности комплекса паразитоидов *C. ohridella* связана с отсутствием эволюционно сложившихся ассоциаций вторичных паразитоидов к определённому сочетанию «растение-хозяин – минёр – первичный паразитоид». Например, за 5 лет исследований в Турине из 29 033 экземпляров паразитированных гусениц и куколок *C. ohridella* гиперпаразитизм составил только 0.08% случаев [Ferracini, Alma, 2007]. Гиперпаразитоид может найти хозяина как по запаху, связанному с активностью микробиологических симбионтов (например, полиднавирусов у представителей ихневмонид и браконид), впрыснутых в тело фитофага первичным паразитоидом [Zhu et al., 2018], так и по летучим соединениям, выделяемым растением при питании личинки фитофага [Poelman et al., 2012]. Становление новых устойчивых инфохимических связей между видами комплекса паразитоидов нового фитофага (а в нашем случае ещё и на интродуцированном растении) требует времени. По мнению экспертов [Cornell, Hawkins, 1993], на эволюционное развитие комплекса паразитоидов, способного регулировать численность популяции инвазионного вида, необходимо до 10 000 лет.

Общей проблемой функционирования комплексов паразитоидов фитофагов Европы является преобладание искусственных насаждений в сочетании со значительной антропогенной нагрузкой на них. Известно, что видовая структура таких ассоциаций напрямую зависит от разнообразия альтернативных растительных хозяев и, как следствие, растений, входящих в эту экосистему. Помимо этого, альтернативные расте-

ния могут быть важным источником нектара при дополнительном питании паразитоидов. Эффект влияния разнообразия фитоценоза на заражённость паразитоидами *C. ohridella* отмечен в Австрии [Lethmayer, 2002], Румынии [Oltean et al., 2015] и России [Костюков, 2016]. Например, заражённость паразитоидами *C. ohridella* в парке г. Клуж-Напока (Румыния) была выше аналогичного показателя на его улицах [Oltean et al., 2015]. Исследование комплекса паразитоидов *C. ohridella* г. Краснодара, проведённое в 2012–2013 гг. близ агроэкосистемы (1-й вариант), позволило выявить 42 вида паразитоида минёра [Костюков и др., 2014а, 2014б]. Продолжение этой работы в 2014–2016 гг. на новой пробной площади с бóльшим (в 3 раза) разнообразием древесных и кустарниковых растений (2-й вариант) помогло установить ещё 26 видов [Костюков, 2016]. При этом локальная видовая структура комплекса паразитоидов *C. ohridella* пополнилась прежде всего за счёт потенциальных и перспективных паразитоидов – 22.1 и 17.6% от общего количества видов в комплексе, соответственно. Увеличение разнообразия растений в экосистеме оказывает положительное влияние и на значения заражённости минёров паразитоидами. Если в первом варианте показатель составил 12.5–33.6% [Костюков и др., 2014а, 2014б], то во втором – до 66.7% [Костюков, 2016].

Принято считать, что *C. ohridella* является видом Балканского происхождения [Lees et al., 2011]. Исследования в естественных и искусственных насаждениях каштана конского *Aesculus hippocastanum* в пяти странах Балкан показало удивительную схожесть видовых структур комплексов паразитоидов *C. ohridella*, доминирующих видов (*Pediobius saulius*, *Minotetrastichus frontalis*, *Closterocerus trifasciatus*) и показателей заражённости паразитоидами (от 3.6 до 21.0%) [Grabenweger et al., 2005]. Постоянно высокая плотность заселения каштана конского минёром на значительной территории Балкан, отсутствие здесь специфических видов паразитоидов (и, прежде всего, коинобионтов) в естественных насаждениях и низкий уровень заражённости паразитоидами свидетельствуют о том, что вопрос относительно истинного первичного

ареала *C. ohridella* может быть окончательно не решён.

Благодарности

Выражаю благодарность С.Ю. Синёву (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах её выполнения.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Акимов И.А., Зерова М.Д., Нарольский Н.Б., Свиридов С.В., Коханец А.М., Никитенко Г.Н., Гершензон З.С. Биология каштановой моли *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Украине. Сообщение 1 // Вестник зоологии. 2003. Т. 37 (5). С. 41–52.
- Антохова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративных древесно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь: Приднестровский педагогический университет, 2011. 204 с.
- Гниненко Ю.И., Костюков В.В., Кошелева О.В. Новые инвазионные насекомые в лесах и озеленённых посадках Краснодарского края // Защита и карантин растений. 2011 (4). С. 49–50.
- Голосова М.А., Гниненко Ю.И., Голосова Е.И. Каштановый минёр *Cameraria ohridella* – опасный карантинный вредитель на объектах городского озеленения. М., 2008. 26 с.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Куропаткина Ю.С., Егоренкова Е.Н. Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осинового минёра-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101 (4). С. 409–416.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Рублёва Е.А., Куропаткина Ю.С. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности осинового минёра-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) в очаге минёра в Удмуртии // Зоологический журнал. 2019. Т. 98 (5). С. 525–534.
- Зерова М.Д., Никитенко Г.Н., Нарольский Н.Б., Гершензон З.С., Свиридов С.В., Лукаш О.В., Бабидорич М.М. Каштановая минирующая моль в Украине. Київ: Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, 2007. 88 с.

- Костюков В.В. Сообщение второе о паразитах каштановой моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic) в России // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы международной научно-практической конференции «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем». 20–22 сентября 2016 г. Краснодар, 2016. Вып. 9. С. 145–148.
- Костюков В.В., Кошелева О.В., Наконечная И.В., Гунашева З.М. Первое сообщение о паразитах каштановой моли в России // Защита и карантин растений. 2014а (9). С. 41–42.
- Костюков В.В., Кошелева О.В., Гунашева З.М., Наконечная И.В. Паразиты каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic, Lepidoptera, Gracillariidae) в окрестностях Краснодара // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы международной научно-практической конференции «Инновационные технологии применения биологических средств защиты растений в производстве органической сельскохозяйственной продукции». 16–18 сентября 2014 г. Краснодар. 2014б. Вып. 8. С. 177–181.
- Костюков В.В., Кошелева О.В., Наконечная И.В. Паразиты *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) в окрестностях Краснодара // Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (III симпозиум СНГ). Нижний Новгород, 6–12 сентября 2015 г. Н. Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2015. С. 88.
- Мешкова В.Л., Микулина И.Н. Энтомофаги адвентивных молей-минёров в зелёных насаждениях Харьковщины // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития. Материалы международной конференции. Гомель, 9–11 октября 2013 г. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2013. С. 92–96.
- Тобиас В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды Русского энтомологического общества. СПб.: ЗИН РАН, 2004. Т. 75 (2). 148 с.
- Трибель С.О., Гаманова О.М., Свентославскі Я. Каштанова мінуюча міль. Київ: Колобіг, 2008. 72 с.
- Туроч Ч., Балаш К., Шалы Р. Изменения в паразито-комплексе охридского минёра *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic в связи с появлением вредителя в Венгрии // Информационный бюллетень № 2 постоянной комиссии по биологической защите леса. Биологическая защита леса и лесопатологический мониторинг. Пушкино, 2003. С. 164–171.
- Alekseev V.N., Belokobylskij S.A., Chemyreva V.G., Davidian E.M., Egorenkova E.N., Humala A.E., Kasparyan D.R., Khalaim A.I., Kolyada V.A., Kosheleva O.V., Kostjukov V.V., Kotenko A.G., Lelej A.S., Melika G., Samartsev K.G., Sundukov Yu.N., Timokhov A.V., Trjapitsyn S.V., Trjapitsyn V.A., Tselikh E.V., Achterberg C. van, Zerova M.D. Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. II. Aprocrita: Parasitica // Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Supplement 8. St Petersburg: Zoological Institute RAS, 2019. 594 p.
- Andriescu I., Ureche C., Perju T., Stolnicu A.M. Formation of the parasitoid complexes in four invasive mining species of Macrolepidoptera in Romania // “Sustainable use, protection of animal world and forest management in the context of climate change” dedicated to the 70th anniversary from the creation of the first research institutions and 55th of the inauguration and foundation of the Academy of Sciences of Moldova. IX-th international conference of zoologists. 12–13 October 2016. Chisinau, 2016. P. 90–92.
- Askew R.R., Shaw M.R. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors // Zoological Journal of Linnean Society. 1979. Vol. 67. P. 31–49.
- Askew R.R., Shaw M.R. Parasitoid communities: their size, structure, and development // Insect Parasitoids. J. Waage, D. Greathead (eds.). London: Acad. Press, 1986. P. 225–264.
- Backhaus G.F., Wulf A., Kehr R., Schröder T. Die Rosskastanien-Miniermotte (*Cameraria ohridella*) – Biologie, Verbreitung und Gegenmaßnahmen // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. 2002. Bd. 54 (3). S. 56–62.
- Balázs K., Thuróczy C. Über den Parasitoidkomplex von *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic 1986 (Lepidoptera, Lithocolletidae) // Entomologica Basiliensia. 2000. Bd. 22. S. 269–277.
- Balázs K., Thuróczy C., Ripka G. Parasitoids of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) in Hungary // Parasitic Hymenoptera: taxonomy and biological control. International symposium. 14–17 May, 2001. Kőszeg, 2001. P. 24.
- Baur H. Determination list of entomophagous insects nr 14. Bulletin. Section Regionale Ouest Palaearctique, Organisation Internationale de Lutte Biologique. 2005. Vol. 28 (11). 71 p.
- Beyarslan A. Checklist of Turkish Doryctinae (Hymenoptera, Braconidae) // Linzer Biologische Beiträge. 2017. Vol. 49 (1). P. 415–440.
- Bhatti I., Ozanne C., Shaw P. Parasitoids and parasitism rates of the horse chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) across four sites in south-west London // Arboricultural Journal: The International Journal of Urban Forestry. 2013. Vol. 35 (3). P. 147–159.
- Bouček Z., Askew R.R. Index of Palaeartic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris, 1968. 260 p.
- Bystrowski C., Celmer-Warda K., Tarwacki G. Wpływ stanowiska kasztanowca (*Aesculus hippocastanum* L.) na występowanie i liczebność parazytoidów szrotówka kasztanowcowiaczka (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic) w centralnej Polsce // Leśne Prace Badawcze. 2008. Vol. 69 (1). P. 49–55.
- Cebeci H.H., Grabenweger G., Ayberk H. Eulophid parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) of the horse chestnut

- leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), from Istanbul, Turkey // Turkish Journal Zoology. 2011. Vol. 35 (5). P. 777–780.
- Cebeci H.H., Markovic C., Grabenweger G., Ayberk H., Dobrosavljevic J., Goltas M., Stojanovic A. Preliminary notes on pupal parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Belgrade and Istanbul // Fresenius Environmental Bulletin. 2018. Vol. 27 (10). P. 7122–7124.
- Celmer-Warda K., Bystrowski C., Tarwacki G. Species composition of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae) parasitoids from Poland // Alien invasive species and international trade. Warsaw: Forest Research Institute, 2007. P. 163–164.
- Clabassi I., Giugovaz L., Reggiori F., Rama F. Monitoraggio di *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae) dell'ippocastano nella provincia di Trieste: primi risultati con l'uso del feromone specifico // Atti Giornate Fitopatologiche. 2002. Vol. 1. P. 513–518.
- Cornell H.V., Hawkins B.A. Accumulation of native parasitoids species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders // American Naturalist. 1993. Vol. 141 (6). P. 847–865.
- Czencz K., Búrjes Gy. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic 1986, Lep. Lithocolletidae) // Növényvédelem. 1996. T. 32 (9). O. 437–445.
- Del Bene G., Gargani E. *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep. Gracillariidae) and its natural enemies in Tuscany // Redia. 2003. Vol. 86. P. 115–127.
- Del Bene G., Gargani E. Biology and control of *Phyllocnistis citrella* and *Cameraria ohridella* in Central Italy // 1st International *Cameraria* Symposium. *Cameraria ohridella* and other invasive leaf-miners in Europe. Praga, 24–27 March, 2004. 2004. P. 8.
- Deschka G., Dimić N. *Cameraria ohridella* sp. n. (Lep., Lithocolletidae) aus Mazedonien, Jugoslawien // Acta entomologica Jugoslavica. 1986. Bd. 22 (1–2). S. 11–23.
- Deschka G. Beitrag zur Populationsdynamik der *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Gracillariidae, Lepidoptera, Chalcididae, Ichneumonidae, Hymenoptera) // Linzer Biologische Beiträge. 1995. Bd. 27 (1). P. 255–258.
- Drosu S., Chireceanu C., Ciobanu M., Manole T. Parasitism of the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) in Bucharest area // Entomologica Romanica. 2007. Vol. 12. P. 251–255.
- Ferracini C., Alma A. Evaluation of the community of native eulophid parasitoids on *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic in urban areas // Environmental Entomology. 2007. Vol. 36 (5). P. 1147–1153.
- Freise J.F., Heitland W. Neue Aspekte zur Biologie und Ökologie der Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic 1986 (Lep., Gracillariidae), einem neuartigen Schädling *Aesculus hippocastanum* // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. 2001. Bd. 13. S. 135–139.
- Freise J.F., Heitland W. Parasitierungsraten: Ermittlung und Interpretation am Fallbeispiel der Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella*, einer invasiven und faunen-
- fremden Schmetterlingsart in Europa // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. 2004. Bd. 14. S. 347–350.
- Freise J.F., Heitland W., Toshevski I. Parasitism of the horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae), in Serbia and Macedonia // Anzeiger für Schädlingskunde. 2002. Vol. 75. P. 152–157.
- Girardoz S., Kenis M., Quicke D.L.J. Recruitment of native parasitoids by an exotic leaf miner, *Cameraria ohridella*: host-parasitoid synchronization and influence of the environment // Agricultural and Forest Entomology. 2006. Vol. 8. P. 49–56.
- Girardoz S., Tomov R., Eschen R., Quicke D.L.J., Kenis M. Two methods of assessing the mortality factors affecting the larvae and pupae of *Cameraria ohridella* in the leaves of *Aesculus hippocastanum* in Switzerland and Bulgaria // Bulletin of Entomological Research. 2007a. Vol. 97. P. 445–453.
- Girardoz S., Volter L., Tomov R., Quicke D.L.J., Kenis M. Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners // Journal of Applied Entomology. 2007b. Vol. 131 (9–10). P. 603–612.
- Girardoz S., Quicke D.L.J., Kenis M. Factors favouring the development and maintenance of outbreaks in an invasive leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): a life table study // Agricultural and Forest Entomology. 2007c. Vol. 9. P. 141–158.
- Grabenweger G. Host-parasitoid-hyperparasitoid interactions in the *Cameraria ohridella* complex (Lepidoptera: Gracillariidae) // Abstracts of papers. International symposium. Parasitic Hymenoptera: taxonomy and biological control. 14–17 May, 2001. Kőszeg, Hungary. 2001. P. 30.
- Grabenweger G. Parasitism of different larval stages of *Cameraria ohridella* // BioControl. 2003. Vol. 48. P. 671–684.
- Grabenweger G. Poor control of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), by native European parasitoids: a synchronization problem // European Journal of Entomology. 2004. Vol. 101. P. 189–192.
- Grabenweger G., Avtzis N., Girardoz S., Hrasovec B., Tomov R., Kenis M. Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans // Agricultural and Forest Entomology. 2005. Vol. 7. P. 291–296.
- Grabenweger G., Grill R. On the place of origin of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Gracillariidae: Lepidoptera) // Beiträge zur Entomofaunistik. 2000. Bd. 1. S. 9–17.
- Grabenweger G., Hopp H., Jäckel B., Balder H., Koch T., Schmolling S. Impact of poor host-parasitoid synchronization on the parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // European Journal of Entomology. 2007. Vol. 104. P. 153–158.
- Grabenweger G., Hopp H., Schmolling S., Koch T., Balder H., Jäckel B. Laboratory rearing and biological parameters of the eulophid *Pnigalio agraulis*, a parasitoid of *Cameraria ohridella* // Journal of Applied Entomology. 2009. Vol. P. 133 (1). 1–9.

- Grabenweger G., Kehrli P., Zweimüller I., Augustin S., Avtzic N., Bacher S., Freise J., Girardo S., Guichard S., Heitland W., Lethmayer C., Stolz M., Tomov R., Volter L., Kenis M. Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12 (8). P. 2797–2813.
- Grabenweger G., Lethmayer C. Occurrence and phenology of parasitic Chalcidoidea on the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lep., Gracillariidae) // *Journal of Applied Entomology*. 1999. Vol. 123. P. 257–260.
- Graham M.W.R. de V. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera // *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Series*. 1987. Vol. 55 (1). P. 89–210.
- Hawkins B. A. Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge: University Press, 1994. 190 p.
- Hellrigl K. Zum Auftreten der Robinien-Miniermotte, *Phyllonorycter robiniella* (Clem.) und der Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* Desch. & Dim. (Lep., Gracillariidae) in Südtirol // *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*. 1998. Bd. 71. S. 65–68.
- Hellrigl K. Die Verbreitung der Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) in Südtirol // *Veröffentlichungen des Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum*. 1999. Bd. 79. S. 265–300.
- Hellrigl K. Neue Erkenntnisse und Untersuchungen über die Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // *Gredleriana – Naturmuseum Südtirol*. 2001. Bd. 1. S. 9–81.
- Hernández-López A., Rougerie R., Augustin S., Lees D.C., Tomov R., Kenis M., Çota E., Kullaj E., Hansson C., Grabenweger G., Roques A., López-Vaamonde C. Host tracking or cryptic adaptation? Phylogeography of *Pediobius saulius* (Hymenoptera, Eulophidae), a parasitoid of the highly invasive horse-chestnut leafminer // *Evolutionary Applications*. 2011. 14 p. (doi: 10.1111/j.1752-4571.2011.00220.x)
- Holler C., Borgemeister C. W., Haardt H., Powell W. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: an analysis of field data // *Journal of Animal Ecology*. 1993. Vol. 62 (1). P. 12–21.
- Horváth B., Benedek P. Changes in the population density of the horse-chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* and of its parasitoid community at Hédervar during 7 consecutive years (1998–2004) // *International Journal of Horticultural Science*. 2007. Vol. 13 (1). P. 65–73.
- Jäckel B., Balder H., Grabenweger G., Hopp H., Koch T., Schmolling S. Standortabhängiges Parasitierungsverhalten von Gegenspielern der Roßkastanienminiermotte (*Cameraria ohridella*) in Berlin // *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*. 2006a. Bd. 15. S. 81–84.
- Jäckel B., Grabenweger G., Hopp H., Balder H., Koch T., Schmolling S. Biologische Parameter von *Pnigalio agraulis*, ein Parasitoid der Kastanienminiermotte // *Das Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*. 2006b. Bd. 58 (10). S. 268.
- Jäckel B., Grabenweger G., Hopp H., Koch T., Schmolling S., Balder H. Spectrum of hymenopterous parasitoids on urban stands of horse chestnut trees // *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species*. Humboldt University, Berlin, Germany, 9–11 June 2005. 2005. P. 237–238.
- Klug T., Meyhöfer R., Kreye M., Hommes M. Native parasitoids and their potential to control the invasive leafminer, *Cameraria ohridella* Desch. & Dim. (Lep.: Gracillariidae) // *Bulletin of Entomological Research*. 2008. Vol. 98. P. 379–387.
- Kosibowicz M. Szrotówek kasztanowcowiaczek *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae), nowy inwazyjny szkodnik kasztanowca białego *Aesculus hippocastanum* L. w Polsce – biologia i metody zwalczania // *Leśne Prace Badawcze*. 2005. T. 2. S. 121–132.
- Kuldova J., Hrdy I., Janšta P. The horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: chemical control and notes on parasitisation // *Plant Protection Science*. 2007. Vol. 43 (2). P. 47–56.
- Lees D.C., Lack H.W., Rougerie R., Hernandez-Lopez A., Raus T., Avtzic N.D., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leaf miner // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2011. Vol. 9 (6). P. 322–328.
- Lethmayer C. The parasitism of the horse chestnut leafmining moth (*Cameraria ohridella*) in Austria // *Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control*. International Symposium (14–17 May 2001, Kőszeg, Hungary). Agroiinform Budapest. 2002. P. 400–404.
- Lethmayer C. Über 10 Jahre *Cameraria ohridella* (Gracillariidae, Lepidoptera) – neue Nützlinge? // *Entomologica Austriaca*. 2003. Bd. 8. S. 3–6.
- Lethmayer C. 10 years of experience with the invasive horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) in Austria // *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species*. British Crop Production Council. 2005. Vol. 81. P. 61–66.
- Lethmayer C., Grabenweger G. Natürliche Parasitoide der Kastanienminiermotte (*Cameraria ohridella*) // *Forstschutz Aktuell*. 1997. Bd 21. S. 30.
- Lupi D. A 3 year field survey of the natural enemies of the horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* in Lombardy, Italy // *BioControl*. 2005. Vol. 50. P. 113–126.
- Lupi D., Colombo M. Indagini preliminari sui limitatori naturali di *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lombardia // *Informatore Fitopatologico*. 2003. Vol. 1. P. 48–52.
- Lupi D., Jucker C. *Minotetrastichus ecus* y *Closterocerus trifasciatus* dos parasitoides importantes de *Cameraria ohridella* // *Phytoma España*. 2002. No. 144. P. 202–203.
- Maini S., Santi F. *Cameraria ohridella* microlepidottero dannoso all'ippocastano: prima segnalazione a Bologna e dintorni // *Notiziario sulla protezione delle piante*. 1999. Vol. 10. P. 73–77.

- Marchesini E., Pasini M., Galbero G. Parassitoidi della minatrice fogliare degli ippocastani // L'Informatore Agrario. 2002. Vol. 58 (27). P. 75–77.
- Matošević D. Lisni mineri drvenastog bilja u hrvatskoj i njihovi parazitoidi. Disertacija. Zagreb, 2007. 195 s.
- Matošević D., Melika G. Raznolikost parazitoidskih kompleksa domaćih i stranih vrsta lisnih minera u Hrvatskoj // Šumarski list. 2012 (7–8). P. 367–376.
- Moreth L., Baur H., Schönitzer K., Diller E. Zum Parasitoid-Komplex der Roßkastanien-Miniermotte in Bayern (*Cameraria ohridella*, Gracillariidae, Lithocolletinae) // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie. 2000. Bd. 12. S. 489–492.
- Novákova P., Holuša, Horák J. The role of geography and host abundance in the distribution of parasitoids of an alien pest // PeerJ. 2016. 4:e1592. DOI 10.7717/peerj.1592.
- Oester P., Shaw D. Persistence of introduced parasitoid wasps on larch casebearer (*Coleophora laricella*) in the Blue Mountains, Oregon // MWM Gazette. Winter 2012. P. 2–3.
- Oltean I., Soporan C., Florian V., Varga M., Macavei L., Florian T. Results on parasitic of level of larvae and pupae of *Cameraria ohridella* Deschka-Dimić // Bulletin UASVM Agriculture. 2015. Vol. 72 (1). P. 187–192.
- Pelov V., Tomov R., Trenchev G. *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic (Gracillariidae: Lepidoptera) – new pest of *Aesculus hippocastanum* L. in Bulgaria // National Conference for Forest Protection, Sofia, 30, March. 1993. P. 95–99.
- Pocock M., Evans D., Straw N., Polaszek A. The horse-chestnut leaf-miner and its parasitoids // British Wildlife. 2011. P. 305–313.
- Poelman E.H., Bruinsma M., Zhu F., Weldegergis B.T., Boursault A.E., Jongema Y., van Loon J.J.A., Vet L.E.M., Harvey J.A., Dicke M. Hyperparasitoids use herbivore-induced plant volatiles to locate their parasitoid host // PLOS Biology. 2012. Vol. 10 (11). P. 1–13.
- Pschorn-Walcher H. Freiland-Biologie der eingeschleppten Roßkastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Demic (Lep., Gracillariidae) im Wienerwald // Linzer biologische Beiträge. 1994. Bd. 26 (2). S. 633–642.
- Pschorn-Walcher H. Zur Biologie und Populationsentwicklung der eingeschleppten Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* // Forstschutz Aktuell. 1997. Bd. 21. S. 7–10.
- Puchberger K.M. *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić (Lep., Lithocolletidae) in Oberösterreich // Steyrer Entomologengerichte. 1990. Vol. 24. P. 79–81.
- Radeghieri P., Santi F., Maini S. New species for the Italian fauna: *Cirrospilus talitzkii* (Hymenoptera Eulophidae), a new parasitoid of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera Gracillariidae) (Preliminary note) // Bulletin of Insectology. 2002. Vol. 55 (1–2). P. 63–64.
- Rämert B., Kenis M., Kärnestam E., Nyström M., Rännbäck L.-M. Host plant suitability, population and parasitoids of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in southern Sweden // Acta Agriculturae Scandinavica Section B – Soil and Plant Science. 2011. P. 1–7.
- Reider S.K., Thuróczy Cs., Urfi Fogarasi E., Ripka G. Survey of hymenopterous pupal parasitoids of horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae)) in Hungary in 1996–1998 // Nauchni Trudove. Vissh Selskostopanski Institut Plovdiv. 1999. Vol. 44 (2). P. 121–128.
- Ryan R.B. Evaluation of biological control: introduced parasites of larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in Oregon // Environmental Entomology. 1990. Vol. 19 (6). P. 1873–1881.
- Ryan R.B. Before and after evaluation of biological control of the larch casebearer (Lepidoptera: Coleophoridae) in the Blue Mountains of Oregon and Washington, 1972–1995 // Environmental Entomology. 1997. Vol. 26 (3). P. 703–715.
- Salleo S., Nardini A., Raimondo F., Lo Gullo M.A., Pace F., Giacomich P. Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in north-eastern Italy // Trees. 2003. Vol. 17. P. 367–375.
- Sedlak E., Melber A. Die Rosskastanien-Miniermotte (*Cameraria ohridella*) im Raum Hannover and ihre Parasiten // Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover. 2007. Bd. 149. S. 83–106.
- Šefrova H. Control possibility and additional information on the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2001. Vol. 49 (5). P. 121–127.
- Šefrova H., Laštůvka Z. Dispersal of the horse-chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986, in Europe: its course, ways and causes (Lepidoptera: Gracillariidae) // Entomologische Zeitschrift. Stuttgart. 2001. Bd. 111 (7). S. 194–198.
- Šefrova H., Skuhřavý V. The larval morphology of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić compared with the genus *Phyllonorycter* Hübner (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2000. Vol. 48 (4). P. 23–30.
- Skuhřavý V. Zusammenfassende Betrachtung der Kenntnisse über die Roßkastanien-Miniermotte, *Cameraria ohridella* Desch. & Dem. (Lep., Gracillariidae) // Anzeiger für Schädlingskunde. 1999. Bd. 72 (4). S. 95–99.
- Stojamović A., Marković C. Parasitoid complex of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Serbia // Phytoparasitica. 2004. Vol. 32 (2). P. 132–140.
- Stolz M. Untersuchungen über Larval- und Puppenparasitoiden von *Cameraria ohridella* in Hinblick auf ihre Eignung zur Laborzucht // Forstschutz Aktuell. 1997. Bd. 21. S. 31.
- Stolz M. Untersuchungen zur Befallsregulierung der Kastanienminierrmotte (*Cameraria ohridella*) durch natürliche Gegenspieler // Förderungsdienst. 2000a. Bd. 48. S. 193–195.
- Stolz M. Untersuchungen zur Befallsregulierung der Kastanienminierrmotte (*Cameraria ohridella*) durch natürliche Gegenspieler // Abschlußbericht des Forschungsprojektes Nr. L 1061/96. 2000b. 33 s.

- Szabóky C. Verbreitung der Roßkastanienminiermotte in Ungarn // Forstschutz Aktuell. 1997. Bd. 21. S. 4.
- Tarwacki G., Bystrowski C., Celmer-Warda K. Effect of sun-exposure of the horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) on the occurrence and number of parasitoids of the horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic) in central Poland in 2004–2006 // Folia Forestalia Polonica. Series A. 2012. Vol. 54 (1). P. 56–62.
- Thalmann Ch., Freise J., Heitland W., Bacher S. Effects of defoliation by horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) on reproduction in *Aesculus hippocastanum* // Trees. 2003. Vol. 17. P. 383–388.
- Thomas W.P., Hill R.L. *Phyllonorycter messaniella* (Zeller), oak leaf-miner (Lepidoptera; Gracillariidae) // A Review of Biological Control of Invertebrate Pest and Weeds in New Zealand 1974 to 1987 / Cameron P.J., Hill R.L., Thomas W.P. (Eds.). CAB International Institute of Biological Control and DSIR Entomology Division. Wallingford and Auckland. 1989. P. 289–293.
- Tomiczek Ch., Krehan H. The horsechestnut leafmining moth (*Cameraria ohridella*): a new pest in Central Europe // Journal of Arboriculture. 1998. Vol. 23 (3). P. 144–148.
- Tomov R.I. Parasitoid community attacking invading leafminer *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) in region of Sofia // 7th European Congress of Entomology. October 7–13, 2002, Thessaloniki, Greece. 2002. P. 12.
- Tomov R., Hristov B. Parasitoids of *Cameraria ohridella* Deschka et Dimic (Lep., Gracillariidae) in artificial stands of horse-chestnut of Bulgaria // Alien Arthropods in South East Europe – crossroad of three continents. Proceeding of the international conference. 19–21 September 2007, Sofia, Bulgaria. 2007. P. 77–87.
- Toth P., Kohlmajerova J., Lukas J. First records of some Chalcidoidea species (Hymenoptera) parasiting on horse chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae), in Slovakia // Biologia, Bratislava. 2006. Vol. 61 (5). P. 495–496.
- Toth P., Lukas J. Parasitic Ichneumonoidea on the horse chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Slovakia // Journal of Pest Science. 2005. Vol. 78. P. 151–154.
- Universal Chalcidoidea Database. 2022 // (<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/index.dsml>). Accessed on 07.02.2022.
- Viggiani G. Morpho-biologia di *Pediobius saulius* Walk. (Hym. Eulophidae) e considerazioni sulle specie congeneri europee // Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria “Filipo Silvestri” di Portici. 1964. Vol. 22. P. 205–244.
- Volter L., Kenis M. Parasitoid complex and parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Czech Republic, Slovakia and Slovenia // European Journal Entomology. 2006. Vol. 103. P. 365–370.
- Zhu F., Cusumano A., Bloem J., Weldegergis B.T., Villela A., Fatouros N.E., van Loon J.J.A., Dicke M., Harvey J.A., Vogel H., Poelman E.H. Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids // PNAS. 2018. Vol. 115 (20). P. 5205–5210.
- Zini M. Il microlepidottero *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidopt., Gracillariidae) in città di Trento nel 2001: Monitoraggio del volo e prove di controllo con trattamenti endoterapici // Gredleriana. 2002. Vol. 2. P. 147–162.

PARASITIDS (HYMENOPTERA) AS MORTALITY FACTOR FOR *CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIĆ, 1986 (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2022 Ermolaev I.V.

Botanic Garden Institute of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130, Russia
e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

The review is devoted to the complexes of parasitoids of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) in the secondary range of the leaf miner. Over 30 years of research, 99 species from 6 families of Hymenoptera have been identified. The parasitoids are represented by polyphages. The attractiveness of *C. ohridella* for parasitoids grows in the following stage order: caterpillar – pronymph – pupa. Egg parasitoids of the miner are not known. Indices of parasitoid infestation in *C. ohridella* populations are everywhere low. The reasons for the ineffectiveness of the miner parasitoids complexes are shown.

Key words: horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella*, parasitoid, Europe.