

# ПАРАЗИТОИДЫ (HYMENOPTERA) *PHYLLONORYCTER PLATANI* (STAUDINGER, 1870) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2023 Ермолаев И.В.

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130, Россия  
e-mail: [ermolaev-i@yandex.ru](mailto:ermolaev-i@yandex.ru)

Поступила в редакцию 15.02.2021. После доработки 29.04.2023. Принята к публикации 16.05.2023

Обзор посвящён комплексам паразитоидов *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae) по всему ареалу вида. В общей сложности минёра атакуют 72 вида из 7 семейств Hymenoptera. В Европе выявлены 63 вида, в Северной Америке, на Кавказе, в Передней и Средней Азии – 5, 3, 12 и 1 вид, соответственно. Комплексы паразитоидов *Ph. platani* в Евразии характеризуются отсутствием узких специалистов. Показатели заражённости паразитоидами в европейских популяциях *Ph. platani* низки. Анализ состава комплекса паразитоидов свидетельствует о возможном североамериканском происхождении минёра.

**Ключевые слова:** платановая моль-пестрянка, *Phyllonorycter platani*, паразитоид, Европа.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-56-67

## Введение

Платаны (*Platanus* spp.) – ценные декоративные растения, активно используемые в озеленении населённых пунктов Европы, Азии (например, *P. orientalis* L., *P. kerrii* Gagnep.) и Северной Америки (например, *P. racemose* Nutt., *P. wrightii* S. Watson, *P. occidentalis* L.). Активная интродукция этих деревьев, проходившая на протяжении столетий, способствовала расширению ареала ряда специализированных филлофагов. Одним из таких видов стала платановая моль-пестрянка *Phyllonorycter platani* (Lepidoptera, Gracillariidae). Вид описан из Северной Италии [Staudinger, 1870]. В настоящий момент ареал *Ph. platani* включает Центральную и Южную Европу, Ближний Восток, Малую и Среднюю Азию, Кавказ и Северную Америку (штат Калифорния) [Кузнецов, 1981; Šefrová, 2001; 2003; Powell, Opler, 2009]. В Северной Америке минёр был описан как *Ph. felinella* [Heinrich, 1920]. Синонимичность двух названий вида подтверждена генетически (на основе митохондриального гена COI и 28S rDNA) [Tóth, Lakatos, 2018].

По всей вероятности, инвазия *Ph. platani* в Европе проходила на протяжении XIX–XX вв. [Šefrová, 2001]. Вследствие этого зафиксированная в литературе история формиро-

вания вторичного ареала моли на континенте фрагментарна и затрагивает лишь её последний период. Подтверждено, что к началу XX в. вид был известен из прибрежных районов Средиземного моря и ограничен севером Африки и югом Европы (южные районы Испании и Франции, Италия и Балканы) [Rebel, 1901; Šefrová, 2001]. К концу века моль (со скоростью 10–15 км в год) расширила вторичный ареал по всей Европе (до южной Швеции) [Šefrová, 2001; 2003].

Материалов о динамике ареала *Ph. platani* на Кавказе, в Малой и Средней Азии не обнаружено. Известно, что в середине XX в. Г.Д. Авакян [1953] назвал минёра новым вредителем для Армении. Первые сборы *Ph. platani* в Узбекистане были сделаны в 1926 г., в Киргизии – в 1930 г. [Герасимов, 1932]. При этом везде вид был отмечен в массе.

В зависимости от климатических условий в Европе *Ph. platani* даёт от 2 до 4 генераций [Šefrová, 2001; 2003]. Плотность заселения кормового растения минёром может достигать 100 мин на лист [Principi, 1953]. Энтомофаги *Ph. platani* в Европе изучены слабо, известно около 40 видов паразитоидов, атакующих минёра [Marković, Stojanović, 2012]. Полного обзора выявленных паразитоидов моли не существует.

Цель представленной работы – обобщить многочисленные публикации, связанные с комплексами паразитоидов *Ph. platani* по всему ареалу минёра.

### Материал и методика

При составлении таблиц статьи использованы следующие публикации: Армения – [Аветян и др., 1976; Мирзоян, 1977], Болгария – [Иванов, Славов, 1986; Girardoz et al., 2007], Великобритания – [Emmet, 1991; Godfray et al., 1995; Agassiz, Lasalle, 1996], Венгрия – [Györfi, 1941, 1942, 1944, 1947, 1962; Erdős, 1956; Szöcs, 1959, 1965; Fulmek, 1962], Германия – [Fulmek, 1962; Мей, 1991], Грузия – [Жижилашвили, 1952], Израиль – [Halperin, 1990], Иран – [Rajabi, 2011], Италия – [Ferrière, 1952; Principi, 1953; Fulmek, 1962; Celli, 1964; Graham, 1969; Ferracini, Alma, 2007], Нидерланды – [Van Frankenhuyzen, 1983], Польша – [Vidal, Buszko, 1990], Приднестровье – [Антюхова, 2005; Антюхова, Мешкова, 2011], Россия – [Костюков, Нагорный, 2004], Румыния – [Tudor, Drăghia, 1978], Сербия – [Bogavac, 1959; Marković, Stojanović, 2012], Словакия – [Аимбетова, Ермолаев, 2016], США – [Gates et al., 2002], Таджикистан – [Дегтярёва, 1964], Туркмения – [Коканова, 1995], Турция – [Schimitschek, 1939; Fulmek, 1962; Beyarslan, 2017], Хорватия – [Matošević, Melika, 2012], Чехия – [Bouček, 1959a; b], Швейцария – [Girardoz et al., 2007]. Данные таблицы 1 построены с учётом синонимии и современной таксономии [Alekseev et al., 2019].

### Результаты и их обсуждение

*Ph. platani* атакуют представители семи семейств Hymenoptera: Chalcididae, Pteromalidae, Encyrtidae, Torymidae, Eulophidae, Ichneumonidae, Braconidae. Детальное исследование позволило выявить 72 вида паразитоидов: *Conura side* (Walker, 1843) (Chalcididae), *Chlorocytus spicatus* (Walker, 1835), *Conomorium patulum* (Walker, 1835), *Pteromalus chlorogaster* (Thomson, 1878), *P. semotus* (Walker, 1834), *Trichomalus inscitus* (Walker, 1835) (Pteromalidae), *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848) (Encyrtidae), *Torymus frater* Thomson, 1876 (Torymidae), *Cirrospilus diallus* Walker, 1838,

*C. elegantissimus* Westwood, 1832, *C. lyncus* Walker, 1838, *C. noyesi* Ozdikmen, 2011, *C. pictus* (Nees, 1834), *C. pulcher* Masi, 1911, *C. viticola* (Rondani, 1877), *C. vittatus* Walker, 1838, *Diglyphus begini* (Ashmead, 1904), *Elachertus inunctus* Nees, 1834, *Hemiptarsenus unguicellus* (Zetterstedt, 1838), *Phygadeuon* (Walker, 1839), *P. incompletus* (Bouceck, 1971), *P. longulus* (Zetterstedt, 1838), *P. mediterraneus* Ferrière & Delucchi, 1957, *P. pectinicornis* (Linnaeus, 1758), *P. soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis dolichogaster* Ashmead, 1888, *S. feketi* Györfi, 1939, *S. gordius* (Walker, 1839), *S. gregori* Boucek, 1959, *S. gyorfii* Erdős, 1954, *S. sericeicornis* (Nees, 1834), *S. turcica* Fahringer, 1944, *S. xanthostoma* (Nees, 1834), *Zagrammosoma talitzkii* (Bouceck, 1961), *Achrysocharoides cilla* (Walker, 1839), *Chrysocharis laomedon* (Walker, 1839), *Ch. nephereus* (Walker, 1839), *Ch. nitetis* (Walker, 1839), *Ch. orbicularis* (Nees, 1834), *Ch. pallipes* (Nees, 1834), *Ch. pentheus* (Walker, 1839), *Ch. phryne* (Walker, 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Ch. walleyi* Yoshimoto, 1973, *Closterocerus trifasciatus* Westwood, 1833, *Horismenus texanus* (Girault, 1917), *Neochrysocharis chlorogaster* (Erdős, 1966), *N. formosus* (Westwood, 1833), *Pediobius alcaeus* (Walker, 1839), *P. lysis* (Walker, 1839), *P. saulius* (Walker, 1839), *Aprostocetus flavovarius* (Nees, 1834), *A. xanthopus* (Nees, 1834), *Baryscapus evonymellae* (Bouche, 1834), *B. nigroviolaceus* (Nees, 1834), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *M. platanellus* (Mercet, 1922), *Tetrastichus gozelae* Myartseva, 1989 (Eulophidae), *Colastes braconius* Haliday, 1833, *C. flavitarsis* (Thomson, 1892), *Pholetesor bicolor* (Nees, 1834), *Ph. circumscriptus* (Nees, 1834), *Ph. laetus* (Marschall, 1885), *Ph. nanus* (Reinhard, 1880) (Braconidae), *Triclistus podagricus* (Gravenhorst, 1829), *Scambus calobatus* (Gravenhorst, 1829), *S. inanis* (Schrank, 1802), *S. pomorum* (Ratzeburg, 1848), *Scambus sagax* (Hartig, 1838), *Itopectis alternans* (Gravenhorst, 1829), *I. maculator* (Fabricius, 1775), *Pimpla turionellae* (Linnaeus, 1758) (Ichneumonidae).

В комплекс паразитоидов *Ph. platani* входят также не определённые до вида представители родов: *Pteromalus* sp. [Matošević, Melika, 2012] (Pteromalidae), *Cirrospilus* sp.

[Мирзоян, 1977; Halperin, 1990], *Elachertus* sp. [Matošević, Melika, 2012], *Hemiptarsenus* sp. [Halperin, 1990], *Pnigalio* sp. [Bogavac, 1959; Мирзоян, 1977; Halperin, 1990; Godfray et al., 1995; Matošević, Melika, 2012], *Sympiesis* sp. [Дегтярёва, 1964; Мирзоян, 1977; Halperin, 1990; Антюхова, Мешкова, 2011; Matošević, Melika, 2012], *Achrysocharoides* sp. [Halperin, 1990; Mey, 1991; Аимбетова, Ермолаев, 2016], *Chrysocharis* sp. [Антюхова, Мешкова, 2011], *Closterocerus* sp. [Halperin, 1990; Gates et al., 2002; Matošević, Melika, 2012], *Pediobius* sp. [Bogavac, 1959; Антюхова, Мешкова, 2011], *Aprostocetus* sp. [Дегтярёва, 1964], *Tetrastichus* sp. [Жижилашвили, 1952] (Eulophidae), *Apanteles* sp. [Halperin, 1990] (Braconidae), *Mesochorus* sp. [Girardoz et al., 2007; Аимбетова, Ермолаев, 2016] (Ichneumonidae).

Несмотря на то, что *Ph. platani* – пример одного из первых известных случаев инвазии представителей сем. Gracillariidae в Европе, комплексы паразитоидов минёра исследованы удивительно слабо. Для сравнения показатель среднего количества паразитоидов, выявленных на страну, у *Ph. platani* (табл. 1) составляет всего лишь 8.8, а, например, для *Cameraria ohridella* – 18.6 видов паразитоидов [Ермолаев, 2022]. Это связано с тем, что значительное число публикаций по паразитоидам *Ph. platani* выполнено по случайным сборам, сделанным в середине и во второй половине XX в. Количество выявленных видов паразитоидов *Ph. platani* в стране положительно и достоверно ( $r = 0.57$ ;  $n = 22$ ;  $P < 0.001$ ) связано с количеством проведённых в ней исследований. К 2020 г. в Европе было выявлено 63 вида, в Северной Америке, на Кавказе, в Передней и Средней Азии – 5, 3, 12 и 1 вид, соответственно (табл. 1). В Европе наиболее детально комплексы паразитоидов *Ph. platani* изучены в Венгрии (28 видов), Сербии (21 вид) и Германии (19 видов). Поскольку достоверно известно об инвазии *Ph. platani* в Европе [Deschka, 1984; Šefrová, 2001], рассмотрим особенности комплекса паразитоидов на примере этой части света. Всех паразитоидов *Ph. platani* можно условно разделить на случайных, перспективных и потенциальных.

Случайные паразитоиды – виды, отмеченные с *Ph. platani* не более чем в двух локациях вторичного ареала минёра. По всей вероятности, такие связи возникали временно при расширении ареала минёра и носили явно случайный характер. Это 44 вида (или 69.9% списка паразитоидов *Ph. platani* Европы).

Перспективные паразитоиды – виды, имеющие к *Ph. platani* некие фенологические, поведенческие или физиологические адаптации. Такие паразитоиды формируют связи с минёром на территории 50% его вторичного ареала и более. В нашем случае – это 5 видов (или 7.9%). К ним относятся *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Pediobius saulius*, *Minotetrastichus frontalis* и *M. platanellus*. Рассмотрим характеристики наиболее значимых видов.

*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]. В Швейцарии [Girardoz et al., 2007], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016] и Хорватии [Matošević, Melika, 2012] *P. saulius* доминировал среди паразитоидов *Ph. platani*, в Сербии [Marković, Stojanović, 2012] и Болгарии [Girardoz et al., 2007]) был вторым. Паразитоид предпочитает атаковать *Ph. platani* на стадии куколки [Halperin, 1990].

*Minotetrastichus platanellus* – одиночный или гregarный эктопаразитоид гусениц и куколок 9 видов сем. Gracillariidae [Universal Chalcidoidea Database, 2021]. Известен как вторичный паразитоид *Pholetesor circumscriptus* и *Sympiesis sericeicornis* [Graham, 1987]. В четырёх странах Европы (Великобритания [Godfray et al., 1995], Германия [Mey, 1991], Сербия [Marković, Stojanović, 2012] и Россия [Костюков, Нагорный, 2004]) был отмечен как доминант среди паразитоидов *Ph. platani*, в Хорватии [Matošević, Melika, 2012] и Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016] был вторым и третьим, соответственно. *M. platanellus* атакует *Ph. platani* от гусениц младшего возраста (L2–L3) до куколки [Halperin, 1990; Mey, 1991]. На одной гусенице *Ph. platani* находили до 6 [Mey, 1991] и даже 7 [Agassiz, Lasalle, 1996] личинок *M. platanellus*. Существует мнение [Mey, 1991], что *M. platanellus*

**Таблица 1.** Видовая структура комплекса паразитоидов платановой моли *Ph. platanii* в Северной Америке и Евразии (по данным на 2020 г.)

Вид	Армения	Болгария	Великобритания	Венгрия	Германия	Грузия	Израиль	Иран	Италия	Нидерланды	Польша	Приднестровье	Россия	Румыния	Сербия	Словакия	США	Туркменистан	Турция	Хорватия	Чехия	Швейцария
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<b>Chalcididae</b>																						
<i>Conura side*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<b>Pteromalidae</b>																						
<i>Chlorocytus spicatus*</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conomorium patulum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pteromalus chlorogaster</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. senotus</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichomalus inscitus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Encyrtidae</b>																						
<i>Ageniaspis testaceipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Torymidae</b>																						
<i>Torymus frater*</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Eulophidae</b>																						
<i>Cirrospilus diallus*</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. elegantissimus*</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>C. lyncus*</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-
<i>C. noyesi*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pictus*</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. pulcher*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. viticola*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. vittatus*</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Diglyphus begini*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Elachertus inunctus*</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hemiptarsenus unguicellus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phaenocarpa agrales*</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+



Таблица 1. Окончание

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>A. xanthopus</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Baryscapus evonymellae</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>B. nigroviolaceus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Minotetrastichus frontalis*</i>	–	+ <sup>1</sup>	+	+	+ <sup>3</sup>	–	+ <sup>2</sup>	–	+	+	+	+	+	–	+ <sup>3</sup>	+ <sup>2</sup>	–	–	–	+ <sup>3</sup>	–	+ <sup>2</sup>
<i>M. platanellus*</i>	–	–	+ <sup>1</sup>	+	+ <sup>1</sup>	–	+	–	+	–	–	–	+ <sup>1</sup>	–	+ <sup>1</sup>	+ <sup>3</sup>	–	–	–	+ <sup>2</sup>	–	–
<i>Tetrastichus gozelae</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<b>Braconidae</b>																						
<i>Colastes braconius*</i>	–	–	+	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	+
<i>C. flavitarsis*</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pholetesor bicolor</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ph. circumscriptus</i>	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ph. laetus</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Ph. nanus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>Ichneumonidae</b>																						
<i>Triclistus podagricus</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Scambus calobatus*</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. inanis*</i>	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>S. pomorum*</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. sagax*</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Itoplectis alternans</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>I. maculator</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Pimpla turionellae</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<b>Всего:</b>	1	11	16	28	19	2	9	1	11	8	5	4	10	1	21	17	5	1	3	8	4	8

Примечание. +<sup>1</sup>, +<sup>2</sup>, +<sup>3</sup> – место среди доминирующих видов. \* – эктопаразитоид.



мог расширить ареал в Центральной Европе вслед за продвижением *Ph. platani* на север.

*M. frontalis* – гregarный эктопаразитоид гусениц и куколок минирующих насекомых. Известен как вторичный и третичный паразитоид представителей Eulophidae и Braconidae [Graham, 1987]. В Болгарии *M. frontalis* доминировал среди паразитоидов *Ph. platani* [Girardoz et al., 2007], в Швейцарии [Girardoz et al., 2007], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016], Израиле [Halperin, 1990] вид был вторым, в Германии [Meu, 1991], Хорватии [Matošević, Melika, 2012] и Сербии [Marković, Stojanović, 2012] – третьим по численности в комплексе минёра. *M. frontalis* начинает атаковать *Ph. platani* с гусениц младшего возраста [Halperin, 1990]. Наши исследования пространственного распределения *M. frontalis* показали, что паразитоид не встречается севернее границы неморальных лесов [Ермолаев и др., 2018].

*S. sericeicornis* – преимущественно одиночный первичный (иногда вторичный) эктопаразитоид личинок и куколок минирующих насекомых [Bouček, Askew, 1968]. Один из наиболее обычных паразитоидов в комплексе *Ph. platani*. Отмечен в 16 странах из 22 исследованных (табл. 1).

Потенциальные паразитоиды также обладают определёнными адаптациями к *Ph. platani* и формируют связи с минёром на территории менее 50% его вторичного ареала. Как правило, эти территории может объединять схожесть абиотических условий среды. Примером являются 14 видов (22.2%): *Cirrospilus elegantissimus*, *C. lyncus*, *C. vittatus*, *Phygadeuon agraulis*, *P. longulus*, *P. pectinicornis*, *Chrysocharis nephereus*, *Closterocerus trifasciatus*, *Neochrysocharis formosus*, *Pediobius alcaeus*, *Baryscapus nigroviolaceus*, *Colastes braconius*, *Pholetesor circumscriptus*, *Scambus inanis*. Например, *N. formosus* атакует *Ph. platani* в Центральной Европе (Словакия [Аимбетова, Ермолаев, 2016], Венгрия [Györfi, 1941]), на западе (Хорватия [Matošević, Melika, 2012]) и центре (Сербия [Marković, Stojanović, 2012]) Балканского полуострова. *S. inanis* нападает на минёра на близкой широте: в Великобритании [Godfray et al., 1995], Германии [Meu, 1991], Словакии [Аимбетова, Ермолаев, 2016].

Комплексы паразитоидов вторичного ареала *Ph. platani* в Европе характеризуются отсутствием в них узких специалистов. Практически все выявленные паразитоиды имеют экологические связи, в том числе, с видами четырёх отрядов минирующих насекомых [Universal Chalcidoidea Database, 2021].

Несмотря на существующие методические различия подходов к оценке заражённости паразитоидами популяций *Ph. platani*, практически во всех работах была показана несостоятельность комплекса паразитоидов как основного фактора регуляции динамики численности минёра (табл. 2). Максимальный показатель заражённости паразитоидами *Ph. platani* в популяциях Европы составил 37.5% [Godfray et al., 1995]. Заражённость паразитоидами популяций минёра в Средиземноморье имела сопоставимые значения. Например, в Израиле (Долина Хула, Галилея) этот показатель не превышал 42% [Halperin, 1990]. Основные причины неэффективности паразитоидов во вторичном ареале минёра рассмотрены нами ранее на примере *Cameraria ohridella* [Ермолаев, 2022].

Анализ видовой структуры комплекса паразитоидов по всему ареалу минёра может помочь в выявлении его первичного ареала. Это наиболее актуально в сложных случаях, например, после продолжительной и масштабной интродукции кормового растения минёра. Таким примером может служить *Ph. platani*. Первичный ареал минёра достоверно не известен [Lopez-Vaamonde et al., 2010]. Наиболее распространено предположение о происхождении минёра из естественного ареала кормового растения *Platanus orientalis* L., произрастающего в Южной Европе, Малой и Средней Азии [Deschka, 1984; 1995; Šefrová, 2001; 2003; Tóth, Lakatos, 2018].

Тем не менее, существует ряд доводов о возможном североамериканском происхождении *Ph. platani*. 1. Популяции этого вида минёра Северной Америки и Европы близки генетически (генетическое расхождение между гаплотипами *Ph. platani* двух континентов составляет всего лишь 0.1–0.4%) [Tóth, Lakatos, 2018]. 2. Следствием этого является значительная морфологическая схожесть североамериканских и европейских особей

**Таблица 2.** Примеры заражённости платановой моли *Ph. platani* паразитоидами в разных частях вторичного ареала минёра в Европе

Страна	Период	Место	Биотоп	Заражённость паразитоидами, %	Авторы
Болгария	2002–2003	София	уличные посадки	18.3–29.1, 24.0*	Girardoz et al., 2007
Великобритания	1991–1993	1 локация в Лондоне и 2 близ города	парковые насаждения	37.5	Godfray et al., 1995
Венгрия	1957	Будапешт	парк	30.0	Szőcs, 1959
Германия	1988–1989	2 локации в Берлине и Потсдаме, по 1 в Галле и Тауплице	уличные посадки, сады	для осенней генерации 1988 г. 7.3–30.3, 16.4*	Mey, 1991
Приднестровье	–	Тирасполь	уличные посадки, парки	26.0*	Антюхова, Мешкова, 2011
Сербия	2004	Белград	4 уличные посадки, 4 парка	15.0–37.8, 24.5*	Marković, Stojanović, 2012
Хорватия	2004–2006	–	леса и парки	23.9*	Matošević, Melika, 2012
Швейцария	2003–2004	3 локации в Берне и 1 – в Делемоне	уличные посадки	1.1–27.7, 11.9*	Girardoz et al., 2007

Примечание: \* – средние значения показателя.

вида [Deschka, 1995]. 3. Ареал *Ph. platani* в Северной Америке занимает сравнительно небольшую территорию преимущественно прибрежной части штата Калифорния, ближайших островов (Санта-Круз и Санта-Каталина) и связан с платаном кистистым (*Platanus racemose*) [Powell, Opler, 2009]. Согласно материалам Г. Дешка [Deschka, 1995], гусеницы *Ph. platani* могут развиваться на платане Райта (*P. wrightii*), произрастающем близ ареала *P. racemose* (юго-запад штата Нью-Мексико, юг штата Аризона (США) и штат Чиуауа (Мексика)). Однако данные, подтверждающие наличие *Ph. platani*, на этой территории, отсутствуют. 4. Несмотря на то, что комплекс паразитоидов *Ph. platani* в Северной Америке исследован далеко не полно, в нём выявлены два узкоспециализированных коинобионта. Это – *Chrysocharis walleyi* и *Horismenus texanus*. Для первого вида известно всего 3 (все *Phyllonorycter* spp.), для второго – 5 хозяев [Universal Chalcidoidea Database, 2021]. Известно, что заражение и полное развитие идиобионта происходит на одной фазе развития хозяина, у коинобионтов – на разных [Askew, Shaw, 1986]. Если первая стратегия характерна преимущественно для эктопаразитоидов, то вторая – для специализированных эндопаразитоидов [Тобиас, 2004]. Существование в

комплексе паразитоидов узкоспециализированных представителей с физиологическими адаптациями к хозяину – свидетельство продолжительности взаимодействий в системе «хозяин – паразитоид». Если дополнительно проведённое исследование в Калифорнии покажет широкое распространение и доминирование этих видов (и прежде всего *Ch. walleyi*) в комплексе паразитоидов *Ph. platani* – это может стать весомым аргументом в пользу североамериканского происхождения вида. Для сравнения, узкоспециализированных коинобионтов *Ph. platani* среди доминирующих паразитоидов Евразии не выявлено (табл. 1). И это странно. Теоретически около 150–200 лет назад *Ph. platani* из Северной Америки мог попасть, например, на Балканский полуостров и затем, расширяя ареал по кормовым растениям, двигаться в двух направлениях: сначала через Малую Азию на Кавказ и в Среднюю Азию и затем из Южной Европы на север континента.

Этот сценарий не противоречит существующим генетическим особенностям популяций *Ph. platani*. Генетический анализ 284 особей *Ph. platani*, собранных из 38 популяций Европы, Азии и Северной Америки (на основе митохондриального гена COI и 28S rDNA), позволил выявить два основных кла-



да: европейский (включая гаплотипы из Северной Америки) и азиатский [Tóth, Lakatos, 2018]. При этом генетическое расстояние между ними по фрагменту гена COI митохондриальной ДНК составило 2.08%, по ядерной ДНК – 0.10%. По предположению авторов, такая генетическая дивергенция могла быть образована после последнего ледникового периода [Tóth, Lakatos, 2018]. Однако подобные процессы могут происходить и значительно быстрее. Например, внутривидовая генетическая изменчивость по гену COI митохондриальной ДНК для 344 особей из первичного и вторичного ареала *Ph. issikii* (Kumata, 1963) составила 2.96% [Kirichenko et al., 2017] и была образована за период чуть больше трёх десятков лет. В любом случае высказанное предположение нуждается в серьёзном дополнительном исследовании.

### 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.

### Финансирование работы

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены за счёт собственных средств автора

### 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

- Авакян Г.Д. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr.) как новый вредитель в условиях Армении // Известия Академии наук Армянской ССР. Биологические и сельскохозяйственные науки. 1953. Т. 6 (1). С. 89–94.
- Аветян А.С., Тряпицын В.А., Эртевян Е.К. Обзор фауны паразитических хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) Армении // Зоологический сборник. Ереван: Институт зоологии. 1976. Т. 17. С. 33–86.
- Аимбетова С.И., Ермолаев И.В. Паразитоиды четырёх инвазионных видов молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) г. Братиславы // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26 (1). С. 105–111.
- Антохова О.В. Основные вредители древесно-кустарниковых пород ботанического сада города Тирасполя // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Материалы II международной научно-практической конференции, 15–16 сентября 2005 г. Тирасполь: Изд-во Приднестровского университета. 2005. С. 5–6.
- Антохова О.В., Мешкова В.Л. Фитофаги декоративных древесно-кустарниковых пород в Приднестровье. Тирасполь: Приднестровский государственный университет. 2011. 204 с.
- Герасимов А.М. Моли-минёры. I. Средне-Азиатские *Lithocolletis* (с введением по биологии молей-минёров вообще) // Известия Ленинградского института борьбы с вредителями в сельском и лесном хозяйстве. 1932. Вып. 3. С. 197–248.
- Дегтярёва В.И. Главные вредные чешуекрылые древесно-кустарниковой растительности центральной части Гиссарского хребта и Гиссарской долины (Lepidoptera). Душанбе: Издательство АН Таджикской ССР. 1964. 242 с.
- Ермолаев И.В. Паразитоиды (Hymenoptera) как фактор смертности *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 2. С. 18–37.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. 2018. Т. 97 (4). С. 401–407.
- Иванов С., Славов Н. Аннотированный список энтомофагов листовых минирующих молей сем. Gracillariidae, Lyonetiidae и Nepticulidae // Информационный бюллетень ВПС/МОББ. 1986. № 16. С. 7–25.
- Жижилашвили Т.И. Материалы к биологии платановой моли (*Lithocolletis platani* Stgr.) // Сообщения АН Грузинской ССР. Тбилиси. 1952. Т. 13 (8). С. 469–476.
- Коканова Э.О. Грызущие насекомые декоративных насаждений и лесополос и их энтомофаги в Южном Туркменистане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат: Институт зоологии АН Туркменистана, 1995. 19 с.
- Костюков В.В., Нагорный А.А. Сравнительный анализ комплексов паразитов *Phyllonorycter platani* Stgr. на платане и *P. blancardella* F. на айве // Биологическая защита – основа стабилизации агроэкосистем. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский ин-т биологической защиты растений. 2004. Вып. 2. С. 189–193.
- Кузнецов В.И. Семейство Gracillariidae – моли-пестрянки // Определитель насекомых европейской части СССР. Том 4. Чешуекрылые. 2-я часть. Л.: Наука. 1981. С. 149–311.
- Мирзоян С.А. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван: Изд-во Айастан, 1977. 453 с.

- 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.
- Agassiz D.J.L., Lasalle J. *Minotetrastichus platanellus* (Mercet) (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid new to Britain, tracking an invading host // *Entomologist's Gazette*. 1996. Vol. 47. P. 191–194.
- 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. 2. Aprocrita: Parasitica. Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Supplement 8. St Petersburg: Zoological Institute RAS, 2019. 594 p.
- 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.
- Beyarslan A. Checklist of Turkish Doryctinae (Hymenoptera, Braconidae) // *Linzer Biologische Beiträge*. 2017. Vol. 49 (1). P. 415–440.
- Bogavac M. Platanov miner – *Lithocolletis platani* Stgr. // *Zaštita bilja*. 1959. T. 51. C. 51–61.
- Bouček Z. A study of central European Eulophidae, 1: Eulophinae (Hymenoptera) // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. 1959a. Vol. 33. P. 117–170.
- Bouček Z. A study of central European Eulophidae, 2: *Diaulinopsis* and *Cirrospilus* (Hymenoptera) // *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. 1959b. Vol. 33. P. 171–194.
- Bouček Z., Askew R.R. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Index of Entomophagous Insects. Paris. 1968. 260 p.
- Celli G. Contributo allo studio degli Imenotteri parassiti di Insetti minatori. 3. Notizie su alcuni parassiti ed iperparassiti di insetti minatori delle foglie di pioppo (*Paraleucoptera sinuella* Rtt., *Phytomyza populi* Klth.), di platano (*Lithocolletis platani* Stgr.) e di ciliegio (*Lithocolletis cerasicolella* H.S.) // *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*. 1964. T. 27. P. 49–70.
- Descka G. *Phyllonorycter* (= *Lithocolletis*) *platani* (Staudinger 1870) in Oberösterreich (Lepidoptera, Lithocolletidae) // *Jahresbericht der Steyrer Entomologenrunde*. 1984. Bd. 17. S. 21–31.
- Deschka G. Schmetterlinge als Einwanderer // *Einwanderer – Neue Tierarten erobern Österreich*. Stapfia 37 zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseum N.F. 1995. Bd. 84. S. 77–128.
- Emmet A.M. A description of the adult and early stages of *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera: Gracillariidae) // *Entomologist's Record and Journal of Variation*. 1991. Vol. 103. P. 279–282.
- Erdős J. Additamenta ad cognitionem faunae Chalcidoidarum in Hungaria et regionibus finitimis. 6. 19. Eulophidae // *Folia Entomologica Hungarica*. 1956. Vol. 9. No. 1. P. 1–64.
- 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.
- Ferrière Ch. Les parasites de “*Lithocolletis platani*” en Italie // *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*. 1952. T. 19. P. 395–404.
- Fulmek L. Parasiten der Blattminierer Europas. Den Haag: Dr. W. Junk, 1962. 203 s.
- Gates M.W., Heraty J.M., Schauff M.E., Wagner D.L., Whitfield J.B., Wahl D.B. Survey of the Parasitic Hymenoptera on Leafminers in California // *Journal of Hymenoptera Research*. 2002. Vol. 11 (2). P. 213–270.
- 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*. 2007. Vol. 131 (9–10). P. 603–612.
- Godfray H.C.J., Agassiz D.J.L., Nash D.R., Lawton J.H. The recruitment of parasitoid species to two invading herbivore // *Journal of Animal Ecology*. 1995. Vol. 64. P. 393–402.
- Graham M.W.R. de V. The Pteromalidae of North-Western Europe (Hymenoptera: Chalcidoidea) // *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. Entomology Series. 1969. Supplement 16. 908 p.
- 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.
- Györfi J. *Lithocolletis platani* Stgr. és parazitái // *Erdészeti Kísérletek*. 1941. Bd. 43. S. 224–235.
- Györfi J. Faunistische Angaben zur Kenntnis der Verbreitung der Chalcididen im Karpaten-Becken // *Fragmenta Faunistica Hungarica*. 1942. Bd. 5 (1). S. 9–16.
- Györfi J. Beiträge zur Kenntnis der Wirte von Schlupfwespen // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1944. Bd. 30. S. 79–103.
- Györfi J. Beiträge zur Kenntnis der Ichneumoniden Ungarns. 4 // *Fragmenta Faunistica Hungarica*. 1947. Bd. 10. S. 69–73.
- Györfi J. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise der Chalcididen-Arten in Ungarn // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1962. Bd. 49 (2). S. 207–223.
- Halperin J. Arthropod fauna and main insect pest of plane trees in Israel // *Phytoparasitica*. 1990. Vol. 18 (4). P. 309–319.
- Heinrich C. On some forest Lepidoptera with descriptions of new species, larvae, and pupae // *Proceedings of the United States National Museum*. 1920. Vol. 57. P. 53–96.
- Kirichenko N.I., Triberti P., Ohshima I., Haran J., Byun B.-K., Li H., Augustin S., Roques A., Lopez-Vaamonde C. From east to west across the Palearctic: phylogeography of the invasive lime leaf miner *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera: Gracillariidae) and discovery of a putative new cryptic species in East Asia // *PLOS ONE*. 2017. 12 (2): e0171104. 22 p.

- Lopez-Vaamonde C., Agassiz D., Augustin S., De Prins J., De Prins W., Gomboc S., Ivinskis P., Karsholt O., Koutroumpas A., Kouttounpa F., Laštůvka Z., Marabuto E., Olivella E., Przybylowicz L., Roques A., Ryrholm N., Šefrová H., Šima P., Sims P., Sinev S., Skulev B., Tomov R., Zilli Z., Lees D. Chapter 11. Lepidoptera // Roques A. et al (Eds). Alien terrestrial arthropods of Europe. BioRisk. 2010. Vol. 4 (2). P. 603–668.
- Marković Č., Stojanović A. Parasitoids of *Phyllonorycter platani* (Staudinger) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia // Journal of Plant Studies. 2012. Vol. 1 (1). P. 79–84.
- Matošević D., Melika G. Raznolikost parazitoidskih kompleksa domaćih i stranih vrsta lisnih minera u Hrvatskoj // Šumarski list. 2012. Vol. 7–8. S. 367–376.
- Mey W. Über die Bedeutung autochthoner Parasitoidenkomplexe bei der rezenten Arealexpansion von vier *Phyllonorycter*-Arten im Europa (Insecta, Lepidoptera, Hymenoptera) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1991. Bd. 67 (1). S. 177–194.
- Powell J.A., Opler P.A. Moths of Western North America. University of California press: Berkeley, Los Angeles, London. 2009. 370 p.
- Principi M.M. Sviluppo postembrionale ed etologie della "*Lithocolletis platani*" Stgr. ("Lepidoptera Gracillariidae") // Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna. 1953. Vol. 19. P. 171–250.
- Rajabi G. Insect pest of rosaceous fruit trees in Iran. Management based on ecological principles. Vol. 1. Second edition. Iranian Research Institute of Plant Protection, Tehran, Iran. 2011. 640.
- Rebel H. Famil. Pyralidae – Micropterygidae // Catalog der Lepidopteren des Palaearctischen Faunengebietes. Berlin: R. Friedländer & Sohn, 1901. Th. 2. 368 s.
- Schimitschek E. Beiträge zur Forstentomologie der Türkei. I // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 1939. Bd. 25. S. 291–310.
- Šefrová H. *Phyllonorycter platani* (Staudinger) – a review of its dispersal history in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. 2001. Vol. 49 (5). P. 71–75.
- Šefrová H. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) // Ekológia (Bratislava). 2003. Vol. 22 (2). P. 132–142.
- Staudinger O. Beitrag zur Lepidopteren Fauna Griechenlands // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. 1870. Bd. 7. S. 3–304.
- Szöcs J. The parasitization of mining moths // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1959. Vol. (1–2). P. 147–164.
- Szöcs J. The parasites of mining moths // Folia Entomologica Hungarica (s.n.). 1965. Vol. 18. P. 123–151.
- Tóth V., Lakatos F. Phylogeographic pattern of the plane leaf miner, *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera: Gracillariidae) in Europe // BMC Evolutionary Biology. 2018. Vol. 18. Article number: 135.
- Tudor C., Drăghia I. Chalcidoidea (Hymenoptera) parasites des larves de Microlépidoptères mineurs // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa". 1978. Vol. 19. P. 315–319.
- Universal Chalcidoidea Database. 2021. // (<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/index.dsm1>). Accessed on 21.01.2021.
- Van Frankenhuyzen A. *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lep.: Gracillariidae), een bladmineerder op Platan in Nederland // Entomologische Berichten. 1983. D. 43. B. 19–25.
- Vidal S., Buszko J. Studies on the mining Lepidoptera of Poland. 8. Chalcidoid wasps reared from mining Lepidoptera (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Polskie Pismo Entomologiczne. 1990. T. 60. C. 73–103.
- 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.

# PARASITOIDS (HYMENOPTERA) OF *PHYLLONORYCTER PLATANI* (STAUDINGER, 1870) (LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

© 2023 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](mailto:ermolaev-i@yandex.ru)

The review is devoted to the complexes of parasitoids *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870) (Lepidoptera, Gracillariidae). Throughout its range, the miner is attacked by 72 species from 7 families of Hymenoptera. In Europe, 63 species have been identified, in North America, the Caucasus, Western and Central Asia – 5, 3, 12 and 1 species, respectively. Complexes of parasitoids *Ph. platani* in Eurasia are characterized by absence of narrow specialists. Parasitism rates in European populations of miner are low. Analysis of the composition of the complex of parasitoids indicates a possible North American origin of the miner.

**Key words:** plane leaf miner, *Phyllonorycter platani*, parasitoid, Europe.