

**Новые данные о паразитизме наездников-эвлофид
(Hymenoptera: Eulophidae) на моли-пестрянке
Phyllonorycter issikii (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae) –
вредителе липы в Среднем Поволжье (Россия)**

**New data on parasitism of eulophid wasps (Hymenoptera: Eulophidae)
on *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) (Lepidoptera: Gracillariidae),
a pest of lime-tree in the Middle Volga Region (Russia)**

**А.В. Мищенко
A.V. Mishchenko**

ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова», пл. 100-летия Ленина, 4, Ульяновск 432700 Россия
Department of Zoology, Ulyanovsk State Pedagogical University, 100-letiya Lenina sq., 4, Ulyanovsk 432700 Russia. E-mail: a.misch@rambler.ru

Ключевые слова: Hymenoptera, Eulophidae, инвазивные виды, паразитизм, *Phyllonorycter issikii*, Среднее Поволжье, Россия.

Key words: Hymenoptera, Eulophidae, invasive species, parasitism, *Phyllonorycter issikii*, Middle Volga Region, Russia.

Резюме. В статье приводятся новые данные о наездниках-эвлофидах, входящих в комплекс вредителя *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963). Описываются преимагинальные стадии, приводятся примеры взаимодействия (гиперпаразитизм, мультипаразитизм) наездников разных видов, рассмотрены особенности экто- и эндопаразитического развития.

Abstract. The article deals with new information on eulophid wasps in the complex of parasitoids of *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963). The article presents new data on preimaginal stages, parasitism and relations of eulophid wasps.

Введение

Проблема листовых минеров в последние десятилетия все острее встает перед специалистами в области защиты растений. Развиваясь скрыто в ассимиляционных тканях листа, насекомые этой экологической группы нередко наносят существенный ущерб ценным древесным породам и выращиваемым человеком сельскохозяйственным растениям. Особенно остро встает проблема так называемых заносных (инвазивных) видов листовых минеров, распространяющихся в новые области, ранее ими не заселенные, не встречающих естественных врагов и дающих в короткие сроки массовые вспышки численности, что приводит в конечном итоге к дефолиации культивируемых растений и потерям урожая. На одной листовой пластинке может развиваться несколько особей, при этом площадь поражения оказывается весьма значительной и полностью выводится из фотосинтеза, что приводит к угнетению растения и опадению листьев.

Листовые мины являются своеобразной экологической микросредой со своим сложившимся

комплексом организмов, большую часть которых составляют насекомые. Главная роль здесь принадлежит, безусловно, минерам-фитофагам, образующим камеру мины в процессе питания. В свою очередь сами личинки и куколки являются кормовой базой для развития как паразитических организмов (например наездников), так и различных хищников.

Минирующий вид чешуекрылых, липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963), был описан из Японии (Хоккайдо) и уже в 1970-х годах обнаружен на территории России, в Приморском крае [Ермолаев, 1977]. С 80-х годов XX века начал отмечаться на территории европейской части России в Воронежской [Кузнецов и др., 1988], Московской [Осипова, 1990], Калужской [Шмытова, 2001], Ульяновской [Мищенко, Золотухин, 2003], Тульской [Барышникова, Большаков, 2004] и Ярославской [Клепиков, 2005] областях. Липовая моль использует в качестве кормовых древесные растения рода *Tilia*, причем может развиваться именно на тех видах, которые произрастают в областях распространения вредителя: в Японии это виды *T. maximowicziana*, *T. japonica* и *T. kiusiana*, в Приморском крае – *T. amurensis* и *T. mandshurica*, а на территории европейской части России – *T. cordata* [Ефремова, Мищенко, 2008]. До сих пор достоверно не выявлены причины столь быстрого распространения *Phyllonorycter issikii* по территории Евразии с востока на запад, поскольку разделяющая европейскую часть России и Дальний Восток Сибирь не входит в ареал липы; высказываются предположения об антропогенном заносе минера авиатранспортом через области, где не произрастают древесные растения рода *Tilia* и, соответственно, отсутствует кормовая база для развития моли [Мищенко, Золотухин, 2003]. *Phyllonorycter issikii* также отмечен в различных областях Европы: Белоруссия, Польша [Buszko,

Mazurkiewicz, 1998; Buszko et al., 2000], Литва [Noreika, 1998], Чехия, Словакия, Австрия и Венгрия [Sefrova, 2002]; с 2001 года известен из восточных территорий Германии [Ефремова, Мищенко, 2008].

На территории исследований (Среднее Поволжье) *Phyllonorycter issikii* заселяет липу сердцевидную *T. cordata* и дает до трех генераций за вегетационный период, причем количество минующих повреждений на одном листе может достигать 20 [Ефремова, Мищенко, 2008]. Многолетнее изучение паразитофауны липовой моли позволило выявить комплекс наездников, развивающихся на ней и подавляющих численность вредителя. Более чем на 98% это виды семейства эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae) – мелкие наездники (не более 2 мм), личинки которых развиваются в основном на различных скрытоживущих насекомых-минерах [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Ефремова и др., 2009].

В статье приводятся новые сведения об особенностях развития паразитических наездников-эвлофид на виде-вселенце *Phyllonorycter issikii*, впервые описываются преимагинальные стадии некоторых видов эвлофид, входящих в паразитокомплекс моли, а также взаимодействие как самих паразитов и хозяина, так и их гиперпаразитизм.

Материал и методы

Материалом к написанию статьи послужили сборы в июне – августе 2012 года в окрестностях Ульяновска листьев липы *T. cordata* с минующими повреждениями, образуемыми гусеницами *Phyllonorycter issikii*. Сразу после отбора поврежденных листьев мины срезались и помещались по одной в увлажняемые чашки Петри для выведения молей и развивающихся на них эвлофид. Чашки выдерживались при постоянной температуре (20 °C) в лабораторных условиях, мины аккуратно вскрывались препаровальной иглой для изучения развития личинок *Phyllonorycter issikii* и наездников. Последовательность стадий развития насекомых фиксировалась с помощью стереоскопического микроскопа MC-2 ZOOM с комплектом визуализации на базе фотокамеры Canon Power Shot A 640 (10 mPix).

Выведенные наездники фиксировались при помощи этилацетата, монтировались на картонные треугольники и этикетировались. Определение видовой принадлежности эвлофид проводилось на основе работ Грехема [Graham, 1959] и Тряпицына [1978]. Имаго молей после фиксации накалывались на тонкие минующие и расправлялись; их видовой принадлежность устанавливалась по особенностям строения гениталий самцов [Норейка, 1997], для чего предварительно изготавливались временные микропрепараты путем кипячения брюшка в растворе щелочи.

Результаты и обсуждение

Биология липовой моли *Phyllonorycter issikii*.

Имаго имеет относительно небольшие размеры – не более 5–7 мм в размахе крыльев, с серо-коричневой

окраской (Здесь и далее Color plate 9-12: рис. 1). На территории Среднего Поволжья дает 3 генерации: в середине июня, в конце июля и во второй половине августа – начале сентября. Для более ранних генераций характерна светлая окраска крыла, в то время как для имаго, уходящих на зимовку, характерно темно-серое окрашивание. Кладка обычно производится на нижнюю сторону листа, но при высокой степени заселения листовой пластинки гусеницами наблюдаются и верхнесторонние мины. Выходящая из яйца личинка имеет размеры менее 1 мм, прогрызает эпидермис листа и начинает выедать мезофилл, формируя в течение 5–7 дней пятновидную мину площадью 1.5–2 см² (рис. 2, 3). После 5 линек гусеница достигает размера 6–7 мм и окукливается непосредственно в мине без кокона. Выход имаго происходит через 7–10 дней. Заселяют моли преимущественно нижний ярус кроны липы на расстоянии 2–3 м от поверхности почвы. Предыдущими исследованиями показано негативное воздействие минирования листьев этой молю как на вегетативные части растения, так и на его продуктивность [Ермолаев, Зорин, 2008]; соответственно, изучение естественных биологических факторов, например таких, как паразитические наездники, ограничивающие численность вредителя, является достаточно актуальным.

Паразитофауна липовой моли *Phyllonorycter issikii*. На протяжении многолетних исследований в Среднем Поволжье выявлены виды наездников-эвлофид, заражающих личинок и куколок моли непосредственно в мине. Всего на территории исследований в 2006–2009 годах из мин *Ph. issikii* в лабораторных условиях выведено 16 видов паразитов: *Aprostocetus zoilus* (Walker, 1839), *Chrysocharis laomedon* (Walker, 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt, 1838), *Cirrospilus diallus* (Walker, 1838), *C. elegantissimus* (Westwood, 1832), *C. lyncus* (Walker, 1838), *C. viticola* (Rondani, 1877), *Hyssopus geniculatus* (Hartig, 1838), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834), *Mischotetrastichus petiolatus* (Erdős, 1961), *Oomyzus incertus* (Ratzeburg, 1844), *Pediobius cassidae* (Erdős, 1958), *P. metallicus* (Nees, 1834), *Phygadeuon soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis gordius* (Walker, 1848), *S. sericeicornis* (Nees, 1834) [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Ефремова и др., 2009].

В 2012 году список был дополнен еще 3 видами: *Elachertus inunctus* (Nees, 1834), *Phygadeuon cristatus* (Ratzeburg, 1848) и *Phygadeuon gyamiensis* (Myartseva et Kurashev, 1990). Наиболее часто в выведениях с липовой моли присутствуют *Minotetrastichus frontalis* (от 20 до 66% от всех наездников за разные годы), *Sympiesis gordius* (18–42%), *Chrysocharis laomedon* (около 11%) и *Phygadeuon soemius* (около 10%); остальные виды эвлофид составляют менее 10% от всех выведенных паразитов [Ефремова, Мищенко, 2008, 2009; Ефремова и др., 2009; Мищенко, 2012a].

Исследование хозяино-паразитарных отношений является ключом к пониманию того, каким образом энтомофагам удастся сдерживать инвазию липовой моли в регионе, поскольку, несмотря на общее угнетение и высокую плотность мин, в районе исследований не наблюдается дефолиации и полного уничтожения

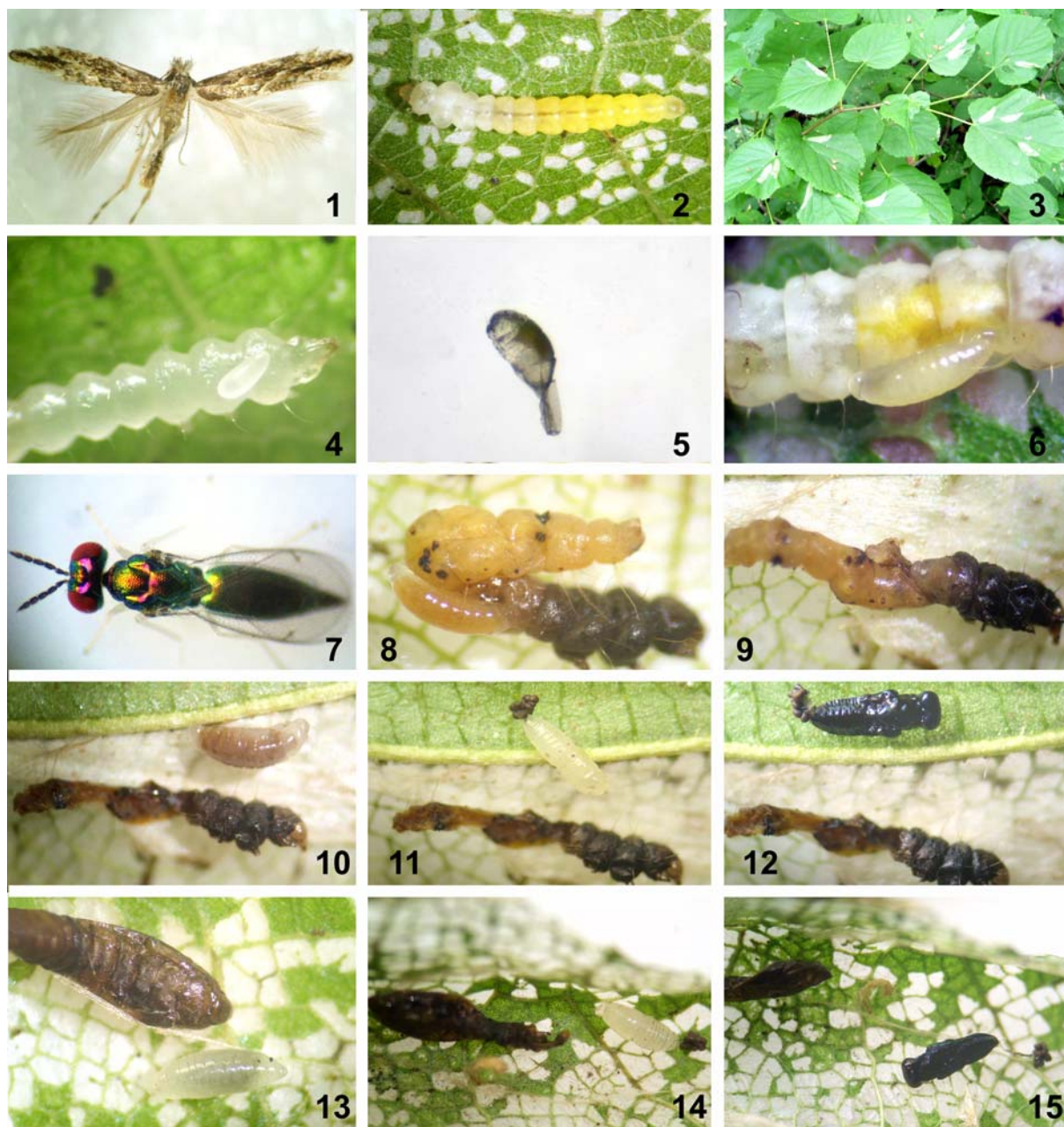


Рис. 1–15. Стадии развития моли *Phyllonorycter issikii* и паразитических наездников семейства Eulophidae.

1 – имаго моли; 2 – гусеница во вскрытой мине; 3 – мины на листьях липы; 4 – яйцо наездника на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 5 – выход личинки наездника из яйца; 6 – солитарный эктопаразитизм личинки наездника на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 7 – имаго *Chrysocharis laomedon*; 8 – эктопаразитизм личинки *Chrysocharis laomedon* раннего возраста на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 9 – эндопаразитизм личинки *Chrysocharis laomedon* старшего возраста на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 10 – вышедшая личинка *Chrysocharis laomedon* старшего возраста вблизи остатков гусеницы *Phyllonorycter issikii*; 11 – предкуколка *Chrysocharis laomedon*; 12 – куколка *Chrysocharis laomedon*; 13 – эктопаразитизм личинки *Chrysocharis laomedon* на куколке *Phyllonorycter issikii*; 14 – предкуколка *Chrysocharis laomedon*; 15 – куколка *Chrysocharis laomedon*.

Figs 1–15. Stages of moth *Phyllonorycter issikii* and parasitic wasps of the family Eulophidae.

1 – imago of moth; 2 – larva of the moth in mine; 3 – leaf mines on *Tilia cordata*; 4 – egg of parasitic wasp on larva of *Phyllonorycter issikii*; 5 – emergence of larva of parasitic wasp from the egg; 6 – solitary ectoparasitism of larva of *Phyllonorycter issikii*; 7 – imago of *Chrysocharis laomedon*; 8 – first instar ectoparasite *Chrysocharis laomedon* on larva of *Phyllonorycter issikii*; 9 – last instar endoparasite *Chrysocharis laomedon* inside larva of *Phyllonorycter issikii*; 10 – last instar larva *Chrysocharis laomedon* near the host's body; 11 – prepupa of *Chrysocharis laomedon*; 12 – pupa of *Chrysocharis laomedon*; 13 – ectoparasite *Chrysocharis laomedon* on pupa of *Phyllonorycter issikii*; 14 – prepupa of *Chrysocharis laomedon*; 15 – pupa of *Chrysocharis laomedon*.

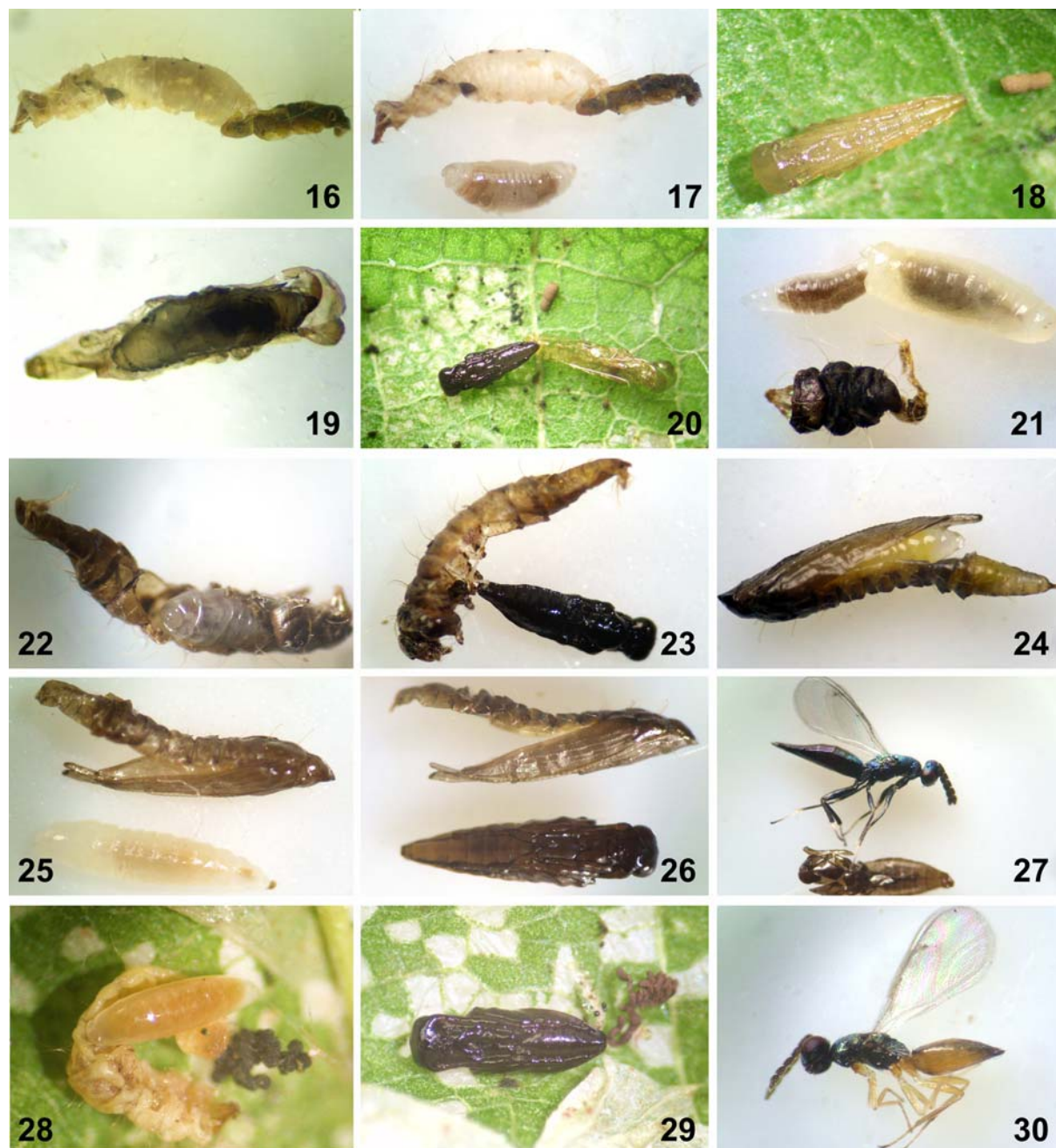


Рис. 16–30. Стадии развития паразитических наездников семейства Eulophidae.

16 – эндопаразитизм личинки *Chrysocharis laomedon* на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 17 – вышедшая личинка *Chrysocharis laomedon* старшего возраста вблизи остатков гусеницы *Phyllonorycter issikii*; 18 – куколка *Pnigalio soemius*, зараженная яйцом *Chrysocharis laomedon*; 19 – эндопаразитизм личинки *Chrysocharis laomedon* на куколке *Pnigalio soemius*; 20 – куколка *Chrysocharis laomedon*, прикрепленная к покровам *Pnigalio soemius*; 21 – гиперпаразитизм *Chrysocharis laomedon* на личинке *Pnigalio soemius*; 22 – эндопаразитизм личинки *Chrysocharis laomedon* на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 23 – куколка *Chrysocharis laomedon*, прикрепленная к покровам гусеницы *Phyllonorycter issikii*; 24 – эндопаразитизм личинки *Sympiesis sericeicornis* на куколке *Phyllonorycter issikii*; 25 – личинка *Sympiesis sericeicornis* старшего возраста вблизи остатков куколки *Phyllonorycter issikii*; 26 – куколка *Sympiesis sericeicornis* вблизи остатков куколки *Phyllonorycter issikii*; 27 – имаго *Sympiesis sericeicornis* с куколочными покровами; 28 – эктопаразитизм личинки *Pnigalio soemius* на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 29 – куколка *Pnigalio soemius*; 30 – имаго *Pnigalio soemius*.

Figs 16–30. Stages of parasitic wasps of the family Eulophidae.

16 – endoparasite *Chrysocharis laomedon* inside larva of *Phyllonorycter issikii*; 17 – last instar larva *Chrysocharis laomedon* near the host's body; 18 – pupa of *Pnigalio soemius* with egg of *Chrysocharis laomedon*; 19 – endoparasite *Chrysocharis laomedon* inside pupa of *Pnigalio soemius*; 20 – pupa of *Chrysocharis laomedon* with the host's body; 21 – hyperparasite *Chrysocharis laomedon* on larva of *Pnigalio soemius*; 22 – endoparasite *Chrysocharis laomedon* inside larva of *Phyllonorycter issikii*; 23 – pupa of *Chrysocharis laomedon* with the host's body; 24 – endoparasite *Sympiesis sericeicornis* inside pupa of *Phyllonorycter issikii*; 25 – last instar larva *Sympiesis sericeicornis* near the host's body; 26 – pupa of *Sympiesis sericeicornis* with the host's body; 27 – imago of *Sympiesis sericeicornis* with pupal exuviae; 28 – ectoparasite *Pnigalio soemius* on larva of *Phyllonorycter issikii*; 29 – pupa of *Pnigalio soemius*; 30 – imago of *Pnigalio soemius*.

кормовых растений.

Преыдущими исследованиями выявлены особенности преимагинального развития доминантных видов паразитокомплекса: изучены стадии *Minotetrastichus frontalis* и *Chrysocharis laomedon* [Мищенко, 2012а; Yefremova, Mishchenko, 2012]. В данной статье приводятся сведения по развитию других преобладающих в паразитокомплексе *Phyllonorycter issikii* эвлофид – *Phnigalio soemius* и *Sympiesis gordius*, а также уточняются особенности развития и морфологии преимагинальных стадий *Chrysocharis laomedon*, *Phnigalio gyamiensis*, впервые описываются таковые для *Elachertus pulcher* и *Phnigalio cristatus*. Приведены также некоторые данные о конкуренции и других взаимоотношениях между наездниками разных видов.

Развитие наездников-эвлофид на *Phyllonorycter issikii*. Из перечисленных доминантных видов эвлофид в комплексе *Phyllonorycter issikii* множественный паразитизм на одном хозяине свойственен только для *Minotetrastichus frontalis*, причем на одной гусенице моли может одновременно паразитировать и успешно завершать развитие до 7 особей [Мищенко, 2012а]. Для остальных видов характерно одиночное развитие на гусеницах и куколках *Phyllonorycter issikii*. Самки эвлофид после спаривания осуществляют активный поиск минера и безошибочно определяют при помощи антенн местоположение личинок молей под эпидермисом листа. Кладка единственного яйца производится путем прокола листа яйцекладом и предварительной парализации хозяина, после чего оно прикрепляется к покровам гусеницы либо куколки, при этом хозяин остается живым вплоть до выхода паразита.

Яйцо имеет вытянутую форму, на одном полюсе, как правило, более утолщенное, на другом узкое, поверхность гладкая, без каких-либо прикрепительных образований, размеры – не более 0.5 мм (рис. 4). Выход личинки (рис. 5) происходит через 2–3 дня после кладки, после чего личинка прикрепляется к покровам хозяина и начинает питаться его гемолимфой, периодически меняя свое местоположение по мере роста и линек (рис. 6).

Для большинства эвлофид паразитокомплекса *Phyllonorycter issikii* характерно наружное развитие на хозяине (эктопаразитизм). Однако для *Chrysocharis laomedon* нами обнаружено явление перехода от изначально экто- к эндопаразитизму в течение периода питания личинок. В отдельных случаях наездник *Chrysocharis laomedon* (рис. 7) начинает свое развитие как эктопаразит (рис. 8), но затем личинка по мере истощения хозяина проникает внутрь его тела и переходит к эндопаразитическому развитию (рис. 9). На последней стадии развития личинка паразита практически полностью поглощает внутренности гусеницы, оставляя лишь покровы, затем выходит наружу (рис. 10) и окукливается в mine вблизи хозяина (рис. 11, 12). Данный факт может рассматриваться как типичное для полифагов хищничество, а не эндопаразитизм, поскольку личинка *Chrysocharis laomedon* не истощает своего хозяина, а полностью

поедает его ткани и органы в процессе развития. Наряду с этим наблюдалось развитие *Chrysocharis laomedon* как типичного эктопаразита как на гусеницах, так и на куколках *Phyllonorycter issikii* без проникновения внутрь (рис. 13–15). И, наконец, нами выявлен третий вариант паразитизма этого вида как типичного эндопаразита, когда самка откладывала единственное яйцо под покровы хозяина и развитие личинки проходило внутри (рис. 16, 17). Для *Chrysocharis laomedon* характерен также гиперпаразитизм на других видах эвлофид, развивающихся в минах липовой моли. В частности, нами были отмечены случаи эндопаразитизма этого вида в куколках наездников *Phnigalio soemius* (рис. 18), когда одиночная личинка *Chrysocharis laomedon* развивалась под прозрачными покровами хозяина, по мере роста заполняя все его внутреннее пространство (рис. 19), но затем личинка окукливалась снаружи, прикрепляясь к кукольным покровам *Phnigalio soemius* (рис. 20). Выявлены также случаи паразитизма *Chrysocharis laomedon* на личинках старших возрастов *Phnigalio soemius*, завершивших свое развитие на гусеницах моли (рис. 21). Независимо от экто- или эндопаразитического типа развития наездника завершающая свое развитие личинка всегда окукливается либо на покровах хозяина, либо вблизи него (рис. 22, 23). Подобные вариации типов паразитирования *Chrysocharis laomedon* могут служить примером эволюционного перехода от наружного типа развития наездников к внутреннему, когда личинки начинают развиваться под защитой покровов хозяина и повышают вероятность выживаемости потомства. Кроме того, способность *Chrysocharis laomedon* в случае, если найденный минер уже «занят» другим видом наездника и притом съеден им, переходить к гиперпаразитизму и заражать личинок и куколок первичного паразита, говорит о высокой степени его приспособляемости и экологической пластичности.

Другим примером перехода от экто- к эндопаразитическому развитию может служить вид *Sympiesis sericeicornis*, эктопаразитические стадии развития которого были ранее описаны на дубовой моли-пестрянке *Phyllonorycter roboris* [Мищенко, 2012б]. В 2012 году нами был отмечен факт внутреннего развития указанного наездника на куколках *Phyllonorycter issikii*, при котором личинка развивалась одиночно под покровами хозяина, полностью выедавая его изнутри, но затем окукливалась снаружи вблизи хозяина (рис. 24–27). Примеры перехода от экто- к эндопаразитизму, возможно, будут обнаружены и у других эвлофид, развивающихся на *Phyllonorycter issikii*, поскольку являются экологически выгодными и позволяют наездникам эффективно приспосабливаться к неблагоприятным факторам среды и полностью реализовывать пищевой ресурс хозяина.

Развитие наездников *Phnigalio soemius* (рис. 28–30) и *Sympiesis gordius* (рис. 31–35) сходное. После парализации гусеницы либо куколки *Phyllonorycter issikii* самки откладывают по одному яйцу на хозяина; выход личинок происходит в течение 3 дней в зависимости от внешних условий. Личинки претерпевают 4 линьки, питаются на хозяине 3–5 дней,

при этом размеры их увеличиваются с 0.5 до 1.5–2 мм. Тело личинки состоит из 13 сегментов, покровы прозрачные, какие-либо придатки для передвижения отсутствуют. Окукливание всегда внутри мины, при этом личинки старшего возраста прекращают питание, теряют подвижность и выделяют кишечное содержимое. Куколка развивается около 5–7 дней, на начальном этапе покровы полупрозрачные, светло-коричневые, затем темнеют до почти черного. При образовании куколочного покрова на анальном конце всегда формируется гелеобразный прикрепительный филамент, фиксирующий куколку к субстрату. В ходе исследований для *Pnigalio soemius* и *Sympiesis gordius* не было зафиксировано вторичного паразитирования на личинках либо куколках других видов эвлофид, что говорит об исключительной избирательности самок этих видов по отношению к хозяину и, соответственно, меньшей трофической пластичности, чем у относящегося к паразитокомплексу липовой моли *Chrysocharis laomedon*. В свою очередь описываемые виды сами являются жертвами гиперпаразитического развития личинок других наездников. На личинках и куколках *Pnigalio soemius* может паразитировать упомянутый выше *Chrysocharis laomedon*, а на личинках *Sympiesis gordius* отмечено эктопаразитическое развитие наездника *Minotetrastichus frontalis*.

Интересным является факт мультипаразитизма, отмеченный в ходе исследований мин *Phyllonorycter issikii* в 2012 году. Данное явление встречается крайне редко, поскольку при заражении молей каким-либо видом эвлофид самки другого вида либо избегают производить кладку на уже заселенного хозяина и ищут свободного, либо, если гусеница моли съедена, заражают находящегося в мине паразита другого вида и развиваются на нем. Единственным случаем, отмеченным нами, является одновременное развитие на куколке *Phyllonorycter issikii* двух видов эвлофид – *Minotetrastichus frontalis* в количестве 2 экз. и единственной личинки *Chrysocharis laomedon* (рис. 36).

При изучении развития эвлофид на *Phyllonorycter issikii* проведено уточнение описания преимагинальных стадий *Pnigalio gyamiensis*, выполненных ранее [Yegorenkova, Yefremova, 2012]. Личинки данного вида (рис. 37–39) являются солитарными и эктопаразитическими, сходны с таковым *Pnigalio soemius* по морфологии и продолжительности развития, имеют 4 возрастных стадии с линьками; личинки на всех этапах развития не имеют никаких двигательных придатков и щетинок. Личинки *Pnigalio gyamiensis* также одиночные. Куколки имеют светло-коричневую окраску покровов, по мере формирования имаго темнеют (рис. 40, 41). Гиперпаразитизм для данного вида (рис. 42) отмечен не был.

В ходе исследований были зафиксированы новые для паразитокомплекса *Phyllonorycter issikii* виды наездников – *Elachertus inunctus* и *Pnigalio cristatus*, которые не являются доминантными и выведены впервые из мин липовой моли в 2012 году. *Elachertus inunctus* – наездник с солитарным эктопаразитическим типом развития личинок. Имаго имеет размеры 1.5–1.8 мм, окраска тела черная, конечности светло-

коричневые, грудь с характерными длинными щетинками на дорсальной стороне (рис. 43). Заражение гусениц молей наблюдалось нами с середины августа, самки парализуют личинок *Phyllonorycter issikii* и откладывают на покровы одно яйцо. Личинки голые (рис. 44), проходят в своем развитии 4 возраста. Прозрачные покровы личинок старшего возраста позволили выявить структуры, расположенные под покровами: вдоль тела личинки расположены жировые включения, которые ориентированы под углом около 45° к продольной оси и собраны в продольные ряды по 6–8 в одном (рис. 45): 2 ряда располагаются вентрально и 2 – дорсально. В процессе питания данные структуры аккумулируют питательные вещества, которые затем используются при формировании имаго. С латеральных сторон тела личинки хорошо заметна трахейная система, состоящая каждая из продольного ствола с отходящими от него к поверхности тела более мелкими трубочками, открывающимися восьмью дыхательными отверстиями на 2–10 сегментах (рис. 46). Каждый сегмент тела личинки на дорсальной стороне имеет характерные выросты с проходящей внутри спиральной сократимой структурой, значение которой окончательно не выявлено. Подобные структуры ранее описывались для другого вида паразитокомплекса липовой моли – *Minotetrastichus frontalis* [Мищенко, 2011] – и, вероятно, принимают активное участие в перемещении личинки по телу хозяина, а выросты служат своеобразной опорой при движениях (рис. 47). Около 60–70% объема личинки занимает мешковидный кишечник, темное содержимое которого хорошо просматривается через прозрачный покров. Питание личинок продолжается 5–7 дней, после чего они окукливаются в мине хозяина (рис. 48). Куколки непрозрачные, с черными, сильно хитинизированными покровами (рис. 49), развитие длительное – более 1 месяца. Прикрепительных структур, характерных для куколок других видов эвлофид, у *Elachertus inunctus* не обнаружено.

Pnigalio cristatus является одиночным эктопаразитом липовой моли (рис. 50), развитие сходно с таковым *Pnigalio soemius*. Личинки молочно-белого цвета, с хорошо выраженными латеральными и дорсальными прикрепительными выростами (рис. 51). Куколка вытянутая, с темно-коричневыми покровами, в мине фиксируется анальным филаментом (рис. 52). Имаго не более 2 мм, грудь темно-зеленого цвета, конечности и брюшко светло-коричневые, почти желтые, вершина брюшка черная (рис. 53). Для описываемых видов не характерен гиперпаразитизм на других наездниках.

В ходе проведенных исследований получены данные о видовом составе и развитии наездников-эвлофид, заражающих липовую моль *Phyllonorycter issikii*, сведения о взаимоотношениях эвлофид, развивающихся внутри листовых мин. Выявлены примеры высокой экологической и трофической приспособляемости наездников при паразитизме в условиях пищевой конкуренции с родственными видами. На примере эвлофид показаны такие типы взаимодействия паразитов, как гиперпаразитизм, мультипаразитизм, а

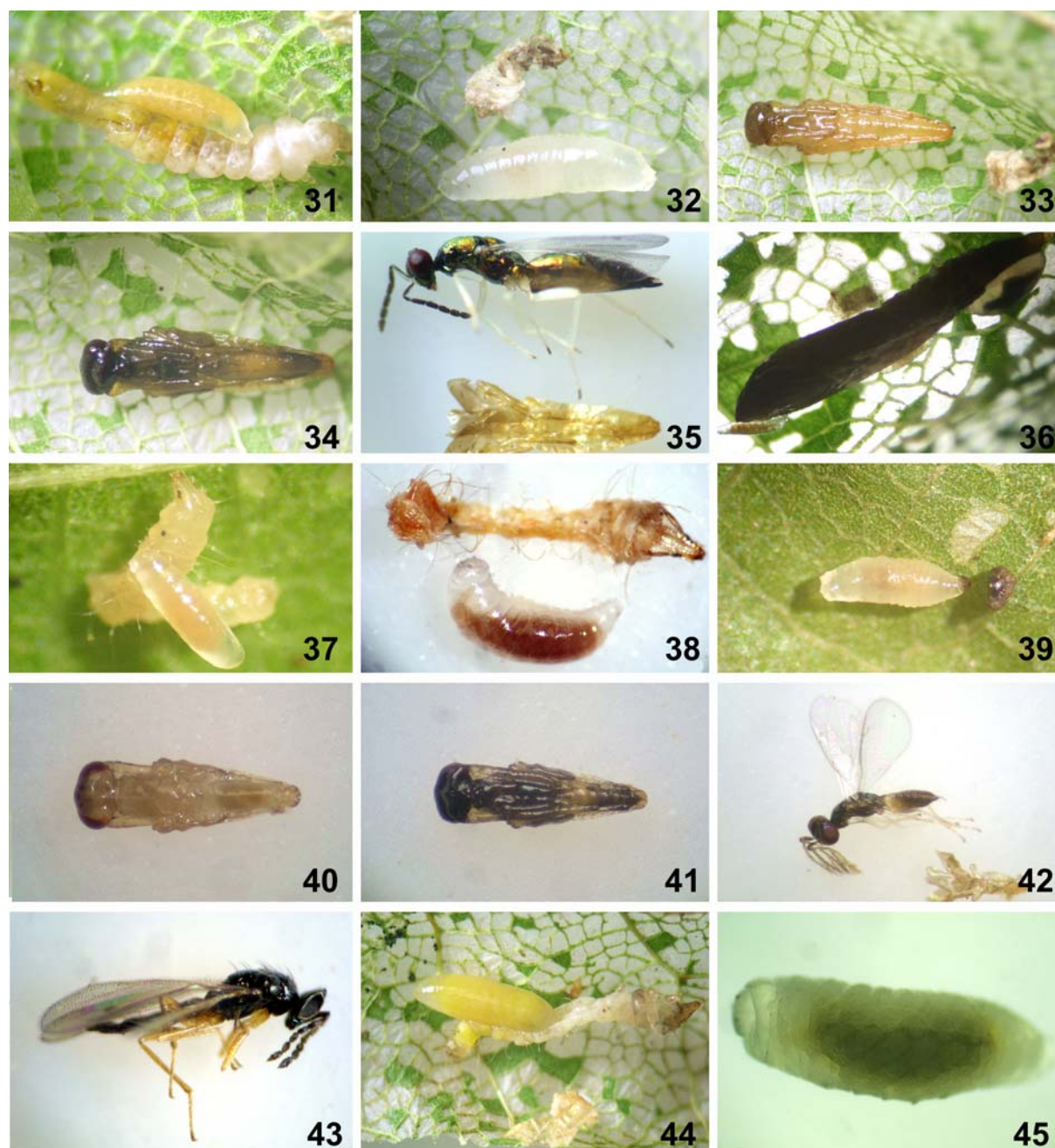


Рис. 31–45. Стадии развития паразитических наездников семейства Eulophidae.

31 – эктопаразитизм личинки *Sympiesis gordius* на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 32 – предкуколка *Sympiesis gordius*; 33 – куколка *Sympiesis gordius* на ранней стадии развития; 34 – куколка *Sympiesis gordius* на поздней стадии развития; 35 – имаго *Sympiesis gordius* с куколочными покровами; 36 – мультипаразитизм *Minotetrastichus frontalis* (2 личинки) и *Chrysocharis laomedon* (1 личинка) на куколке *Phyllonorycter issikii*; 37 – эктопаразитизм личинки *Pnigalio gyamiensis* раннего возраста на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 38 – личинка *Pnigalio gyamiensis* старшего возраста вблизи гусеницы *Phyllonorycter issikii*; 39 – предкуколка *Pnigalio gyamiensis*; 40 – куколка *Pnigalio gyamiensis* на ранней стадии развития; 41 – куколка *Pnigalio gyamiensis* на поздней стадии развития; 42 – имаго *Pnigalio gyamiensis* с куколочными покровами; 43 – имаго *Elachertus inunctus*; 44 – эктопаразитизм личинки *Elachertus inunctus* на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 45 – личинка *Elachertus inunctus* старшего возраста (через покровы видны жировые тела).

Figs 31–45. Stages of parasitic wasps of the family Eulophidae.

31 – ectoparasite *Sympiesis gordius* on larva of *Phyllonorycter issikii*; 32 – prepupa *Sympiesis gordius*; 33 – first instar pupa of *Sympiesis gordius*; 34 – last instar pupa of *Sympiesis gordius*; 35 – imago of *Sympiesis gordius* with pupal exuviae; 36 – multiparasitism of *Minotetrastichus frontalis* (2 larvae) and *Chrysocharis laomedon* (1 larva) on pupa of *Phyllonorycter issikii*; 37 – ectoparasite *Pnigalio gyamiensis* on larva of *Phyllonorycter issikii*; 38 – last instar larva *Pnigalio gyamiensis* near the host's body; 39 – prepupa of *Pnigalio gyamiensis*; 40 – first instar pupa of *Pnigalio gyamiensis*; 41 – last instar pupa of *Pnigalio gyamiensis*; 42 – imago of *Pnigalio gyamiensis* with pupal exuviae; 43 – imago of *Elachertus inunctus*; 44 – ectoparasite *Elachertus inunctus* on larva of *Phyllonorycter issikii*; 45 – last instar larva of *Elachertus inunctus* (visible fat bodies).



Рис. 46–53. Стадии развития паразитических наездников семейства Eulophidae.

46 – личинка старшего возраста *Elachertus inunctus* с латеральной стороны (показана трахейная система); 47 – личинка *Minotetrastichus frontalis* раннего возраста с латеральной стороны (показаны дорсальные выросты сегментов со спиральным сократимым филламентом внутри); 48 – предкуколка *Elachertus inunctus*; 49 – куколка *Elachertus inunctus*; 50 – эктопаразитизм *Pnigalio cristatus* личинки на гусенице *Phyllonorycter issikii*; 51 – личинка *Pnigalio cristatus* старшего возраста с дорсальными и вентральными выростами на сегментах; 52 – куколка *Pnigalio cristatus*; 53 – имаго *Pnigalio cristatus* в mine хозяина (вблизи остатки куколочных покровов).

Fig. 46–53. Stages of parasitic wasps of the family Eulophidae.

46 – last instar larva of *Elachertus inunctus* with tracheal system (lateral view); 47 – first instar larva *Minotetrastichus frontalis* with dorsal protuberances and spiral retractile filament (lateral view); 48 – prepupa of *Elachertus inunctus*; 49 – pupa of *Elachertus inunctus*; 50 – ectoparasite on larva of *Phyllonorycter issikii*; 51 – last instar larva with dorsal and ventral protuberances; 52 – pupa of *Pnigalio cristatus*; 53 – imago of *Pnigalio cristatus* inside leafmine with pupal exuviae.

также стратегии солитарного и гregarного развития.

Выявленные особенности развития, морфологии и взаимоотношений отдельных видов эвлофид, входящих в комплекс паразитофауны липовой моли, вносят вклад в познание стратегий паразитизма хальцидоидных наездников и могут быть полезны при дальнейшем исследовании доминантных видов, составляющих значительную долю от выводимых паразитов *Phyllonorycter issikii*, в плане использования их в биоконтроле численности минеро-вредителей.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Совета по грантам Президента Российской Федерации, грант МК-2009.2012.4, а также Министерства образования и науки РФ, соглашение № 14.В37.21.0196.

Литература

- Барышникова С.В., Большаков Л.В. 2004. Microlepidoptera Тульской области. 15. Молеобразные чешуекрылые семейств Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae (Hexapoda: Lepidoptera). В кн.: Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сборник научных трудов. Вып. 4. Тула: Гриф и К: 31–37.
- Ермолаев В.П. 1977. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья. Труды Зоологического института АН СССР 70: 98–116.
- Ермолаев И.В., Зорин Д.А. 2008. Оценка влияния липовой моли-пестрянки на прирост дерева-хозяина. В кн.: Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования. Сборник материалов II Всероссийской научно-практической конференции. Часть I (Нижний Тагил, 24–27 марта 2008 г.). Нижний Тагил: НТГСПА: 130–134.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. 2008. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье. Зоологический журнал. 87(2): 189–196.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В. 2009. Новые данные о трофических связях наездников Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Среднем Поволжье. Энтомологическое обозрение. 88(1): 29–37.
- Ефремова З.А., Мищенко А.В., Краюшкина А.В. 2009. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье. Зоологический журнал. 88(10): 1213–1221.
- Клепиков М.А. 2005. Обзор фауны кривоусых крохоток-молей и молей-пестрянок (Lepidoptera: Bucculatricidae, Gracillariidae) Ярославской области. Эверсманния. 3–4: 56–62.
- Кузнецов В.И., Козлов М.В., Сексяева С.В. 1988. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Bucculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов. Труды Зоологического института АН СССР. 176: 52–71.
- Мищенко А.В. 2011. Морфологические особенности личинок паразитического наездника *Minotetrastichus frontalis* (Nees) (Hymenoptera: Eulophidae). Прикладная энтомология. 4(6): 32–35.
- Мищенко А.В. 2012а. Особенности преимагинального развития наездника *Minotetrastichus frontalis* (Nees) (Hymenoptera, Eulophidae). Энтомологическое обозрение. 91(1): 58–62.
- Мищенко А.В. 2012б. Хальцидоидные наездники (Hymenoptera: Chalcidoidea) с разными типами паразитизма, заражающие гусениц и куколок дубовой моли-пестрянки *Phyllonorycter roboris* (Zeller, 1839) (Lepidoptera: Gracillariidae) на юго-западе Краснодарского края. Кавказский энтомологический бюллетень. 8(1): 155–158.
- Мищенко А.В., Золотухин В.В. 2003. Минирующие моли-пестрянки рода *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) фауны Ульяновской области. В кн.: Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов. Вып. 4. Ульяновск: Изд-во СНЦ РАН: 47–53.
- Норейка Р.В. 1997. Сем. Gracillariidae – моли-пестрянки. В кн.: Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука: 373–429.
- Осипова А.С. 1990. Липовая моль-пестрянка (Lepidoptera, Gracillariidae) и ее роль в комплексе фитофагов липовых насаждений Приокско-Террасного биосферного заповедника. В кн.: Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Ч. 3. Новгорода: Новгородский государственный педагогический институт: 107–109.
- Тряпицын В.А. 1978. Надсем. Chalcidoidea – Хальциды. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 2. А.: Наука: 28–30.
- Шмытова И.В. 2001. Чешуекрылые (Insecta, Lepidoptera) Калужской области. Аннотированный список видов. В кн.: Известия Калужского общества изучения природы местного края. Вып. 4. Калуга: Изд-во КГПУ: 60–172.
- Buszko J., Mazurkiewicz A. 1998. Rapid expansion of *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lep., Gracillariidae) in Poland. In: XI European Congress of Lepidopterology (Malle, Belgium, 22–26 March 1998). Tervuren: Royal Museum for Central Africa: 37.
- Buszko J., Sefrova H., Lastuvka Z. 2000. Invasive species of Lithocolletinae of Europe and the spreading (Gracillariidae). In: XII European Congress of Lepidopterology (Bialowieza, Poland, 29 May – 2 June 2000). Bialowieza: Societas Europaea Lepidopterologica: 22–23.
- Graham M.W.R. de V. 1959. Keys to the British genera and species of Elachertinae, Eulophinae, Entedontinae and Euderinae (Hymenoptera, Chalcidoidea). Transactions of the Society for British Entomology. 13(10): 169–204.
- Noreika R. 1998. *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania. Acta Zoologica Lituanica, Entomologia. 8(3): 34–37.
- Sefrova H. 2002. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae). Acta of Mendel University of agriculture and forestry Brno. 50(3): 99–104.
- Yegorenkova E., Yefremova Z. 2012. The preimaginal stages of *Pnigalio gyamiensis* Myartseva & Kurashev, 1990 (Hymenoptera, Eulophidae), a parasitoid associated with *Chrysoesthia sexguttella* (Thunberg) (Lepidoptera, Gelechiidae). ZooKeys. 214: 75–89.
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2012. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae). Journal of Natural History. 46(21–22): 1283–1305.

References

- Baryshnikova S.V., Bolshakov L.V. 2004. Microlepidoptera of Tula Region. 15. Moths of families Bucculatricidae, Gracillariidae, Lyonetiidae (Hexapoda: Lepidoptera). *In: Biologicheskoe raznoobrazie Tul'skogo kraja na rubezhe vekov. Sbornik nauchnykh trudov* [Biological diversity of Tula Region on a boundary of the centuries. Collected scientific works]. Iss. 4. Tula: Grif i K: 31–37 (in Russian).
- Buszko Ja., Mazurkiewicz A. 1998. Rapid expansion of *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lep., Gracillariidae) in Poland. *In: XI European Congress of Lepidopterology* (Malle, Belgium, 22–26 March 1998). Tervuren: Royal Museum for Central Africa: 37.
- Buszko Ja., Sefrova H., Lastuvka Z. 2000. Invasive species of Lithocolletinae of Europe and the spreading (Gracillariidae). *In: XII European Congress of Lepidopterology* (Bialowieza, Poland, 29 May – 2 June 2000). Bialowieza: Societas Europaea Lepidopterologica: 22–23.
- Ermolaev I.V., Zorin D.A. 2008. Evaluation of the lime leaf miner impact on growth of the host tree. *In: Ecologicheskies sistemy: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya. Sbornik materialov II Vserossiskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Ecological systems: fundamental and applied research. Materials of the 2nd All-Russian scientific and practical conference (Nizhny Tagil, Russia, 24–27 March 2008)]. Part 1. Nizhny Tagil: Nizhny Tagil State Social Pedagogical Academy Publ.: 130–134 (in Russian).
- Ermolaev V.P. 1977. A review of the fauna and ecology of miner-moths (Lepidoptera, Gracillariidae) of the South Primorye Territory. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*. 70: 98–116 (in Russian).
- Graham M.W.R. de V. 1959. Keys to the British genera and species of Elachertinae, Eulophinae, Entedontinae and Euderinae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Transactions of the Society for British Entomology*. 13(10): 169–204.
- Klepikov M.A. 2005. Review of the fauna of Bucculatricidae and Gracillariidae (Lepidoptera) of Yaroslavl Region. *Eversmannia*. 3–4: 56–62 (in Russian).
- Kuznetsov V.I., Kozlov M.V., Seksyaeva S.V. 1988. To the systematics and phylogeny of mining moths Gracillariidae, Bucculatricidae and Lyonetiidae (Lepidoptera) with consideration of functional and comparative morphology of male genitalia. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*. 176: 52–71 (in Russian).
- Mishchenko A.V. 2011. Morphology of larvae of parasitic wasps *Minotetrastichus frontalis* (Nees) (Hymenoptera: Eulophidae). *Prikladnaya entomologiya*. 4(6): 32–35 (in Russian).
- Mishchenko A.V. 2012a. Preimaginal development of the parasitoid *Minotetrastichus frontalis* (Nees) (Hymenoptera, Eulophidae). *Entomologicheskoe obozrenie*. 91(1): 58–62 (in Russian).
- Mishchenko A.V. 2012b. Chalcidoid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) with different parasitism types infesting caterpillars and pupae of *Phyllonorycter roboris* (Zeller, 1839) (Lepidoptera: Gracillariidae) in south-west of Krasnodar province. *Caucasian Entomological Bulletin*. 8(1): 155–158 (in Russian).
- Mishchenko A.V., Zolotukhin V.V. 2003. The leaf mining moths of the genus *Phyllonorycter* Hbn., 1822 (Lepidoptera: Gracillariidae) in Ulyanovsk Region. *In: Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Collected scientific works]. Iss. 4: 47–53 (in Russian).
- Noreika R. 1997. Gracillariidae. *In: Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii*. T. 5. Rucheyniki i cheshuekrylye. Ch. 1 [Key to the insects of Russian Far East. Vol. 5. Trichoptera and Lepidoptera. Part 1]. Vladivostok: Dal'nauka: 373–429 (in Russian).
- Noreika R. 1998. *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica, Entomologia*. 8(3): 34–37.
- Osipova A.S. 1990. The lime leaf miner (Lepidoptera, Gracillariidae) and its role in the complex of phyllophages of lime trees in Prioksko-Terrasni Biosphere Reserve. *In: Zapovedniki SSSR – ikh nastoyashchee i budushchee* [Reserves in the USSR, their present and future]. Part 3. Novgorod: Novgorod State Pedagogical Institute Publ.: 107–109 (in Russian).
- Sefrova H., 2002. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae). *Acta of Mendel University of agriculture and forestry Brno*. 50(3): 99–104.
- Shmytova I.V. 2001. Lepidoptera (Insecta) of Kaluga Region. An annotated check-list of species. *In: Investiya Kaluzhskogo obshchestva izucheniya prirody mestnogo kraja* [Proceedings of the Kaluga Society for Studying Local Nature]. Iss. 4. Kaluga: Kaluga State Pedagogical University Publ.: 60–172 (in Russian).
- Trjapitzin V.A. 1978. Chalcidoidea. *In: Opredelitel' Nasekomykh Evropeyskoy Chasti SSSR*. T. 3. Pereponchatokrylye. Ch. 2 [Key to the insects of European Part of the USSR. Vol. 3. Hymenoptera. Part 2]. Leningrad: Nauka: 28–30 (in Russian).
- Yefremova Z.A., Krayushkina A.V., Mishchenko A.V. 2009. Parasitoid Complexes (Hymenoptera, Eulophidae) of leafminers of the genus *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) in the Middle Volga Basin. *Zoologicheskii zhurnal*. 88(10): 1213–1221 (in Russian).
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2008. The parasitoid complex (Hymenoptera, Eulophidae) of the leafminer *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) from the Middle Volga Basin. *Zoologicheskii zhurnal*. 87(2): 189–196 (in Russian).
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2009. New data on the trophic relations between parasitic wasps (Hymenoptera, Eulophidae) and lepidopterans in Ulyanovsk Province. *Entomologicheskoe obozrenie*. 88(1): 29–37 (in Russian).
- Yefremova Z.A., Mishchenko A.V. 2012. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae). *Journal of Natural History*. 46(21–22): 1283–1305.
- Yegorenkova E., Yefremova Z. 2012. The preimaginal stages of *Pnigalio gyamiensis* Myartseva & Kurashev, 1990 (Hymenoptera, Eulophidae), a parasitoid associated with *Chrysoesthia sexguttella* (Thunberg) (Lepidoptera, Gelechiidae). *ZooKeys*. 214: 75–89.