

**ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСА ПАРАЗИТОИДОВ
(HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE)
В ОЧАГЕ ОСИНОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ
(*PHYLLONORYCTER APPARELLA*, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)**

© 2022 г. И. В. Ермолаев^{a, *}, З. А. Ефремова^{b, **}, Ю. С. Куропаткина^c, Е. Н. Егоренкова^d

^aБотанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130 Россия

^bСтейнхардт Музей Естественной истории, Тель-Авивский университет, Тель-Авив, 69978 Израиль

^cУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

^dУльяновский государственный педагогический университет, Ульяновск, 432071 Россия

*e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

**e-mail: eulophids@mail.ru

Поступила в редакцию 10.03.2021 г.

После доработки 06.11.2021 г.

Принята к публикации 11.11.2021 г.

Исследован комплекс паразитоидов осинового моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*) (Lepidoptera, Gracillariidae) в хроническом очаге минера близ г. Ижевска. Выявлено 26 видов Eulophidae и Braconidae, восемь из них (*Prigalio mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *Zagrammosoma variegatum*, *Chrysocharis longitarsus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis cuprifrons* и *N. formosus*) впервые указаны в качестве паразитоидов минера. В 2014–2017 гг. развитие комплекса было связано с ежегодным увеличением числа 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). В 2014–2016 гг. смертность *Ph. apparella* была обусловлена преимущественно фактором неизвестной природы. В 2017 г. ведущим фактором смертности минера стали паразитоиды (до $69.8 \pm 4.8\%$), в результате чего очаг прекратил свое существование. Изменение структуры комплекса паразитоидов было основано на мультитрофических взаимодействиях между видами.

Ключевые слова: взаимодействие хозяина и паразитоида, смертность хозяина, динамика заражения

DOI: 10.31857/S0044513422040055

Исследование паразитоидов в очаге насекомого-филлофага чаще всего сводится к однократной оценке видовой структуры комплекса паразитоидов и зараженности хозяина. Крайне редкие многолетние стационарные работы позволили выявить два динамичных процесса, согласованно развивающихся в системе “филлофаг–паразитоиды”: усложнение видовой структуры комплекса паразитоидов и рост показателя зараженности паразитоидами последующих генераций хозяина. Например, роль паразитоидов в очагах серой листовенничной листовертки (*Zeiraphera griseana* Hbn.) в Восточной Саяне резко возростала в районах, где очаги листовертки существовали на ограниченной территории в течение 2–3 лет подряд (Плешанов, 1982). При этом зараженность паразитоидами выросла с 25.6 до 61.6% (Плешанов, 1982). Изучение очага дубовой зеленой листовертки (*Tortrix viridana* L.) в Крымском заповеднике (Буковский, 1940) показало, что в 1932 г.

(первый год существования очага) общая смертность филлофага составила 20%, в 1933 и 1934 гг. — около 40 и до 80%, соответственно. Выявлено, что наиболее важным фактором смертности *T. viridana* были паразитоиды. Число паразитированных куколок с 1932 по 1934 гг. росло с течением времени: 10, 20, 64% (Буковский, 1940). Схожие данные были получены в очаге *T. viridana* в Воронежском заповеднике в 1952–1954 гг. При этом наблюдали как увеличение числа видов паразитоидов, с 10 до 25, так и усиление зараженности листовертки паразитоидами с 1.2 до 68% (Смирнов, 1960). Условиями таких структурных и функциональных изменений комплекса паразитоидов являются не инвазионное происхождения филлофага и отсутствие значительной антропогенной трансформации в исследуемой экосистеме. К сожалению, причины и механизмы изменения видовой структуры паразитоидов в очаге фитофага и изменения функциональной роли отдельных

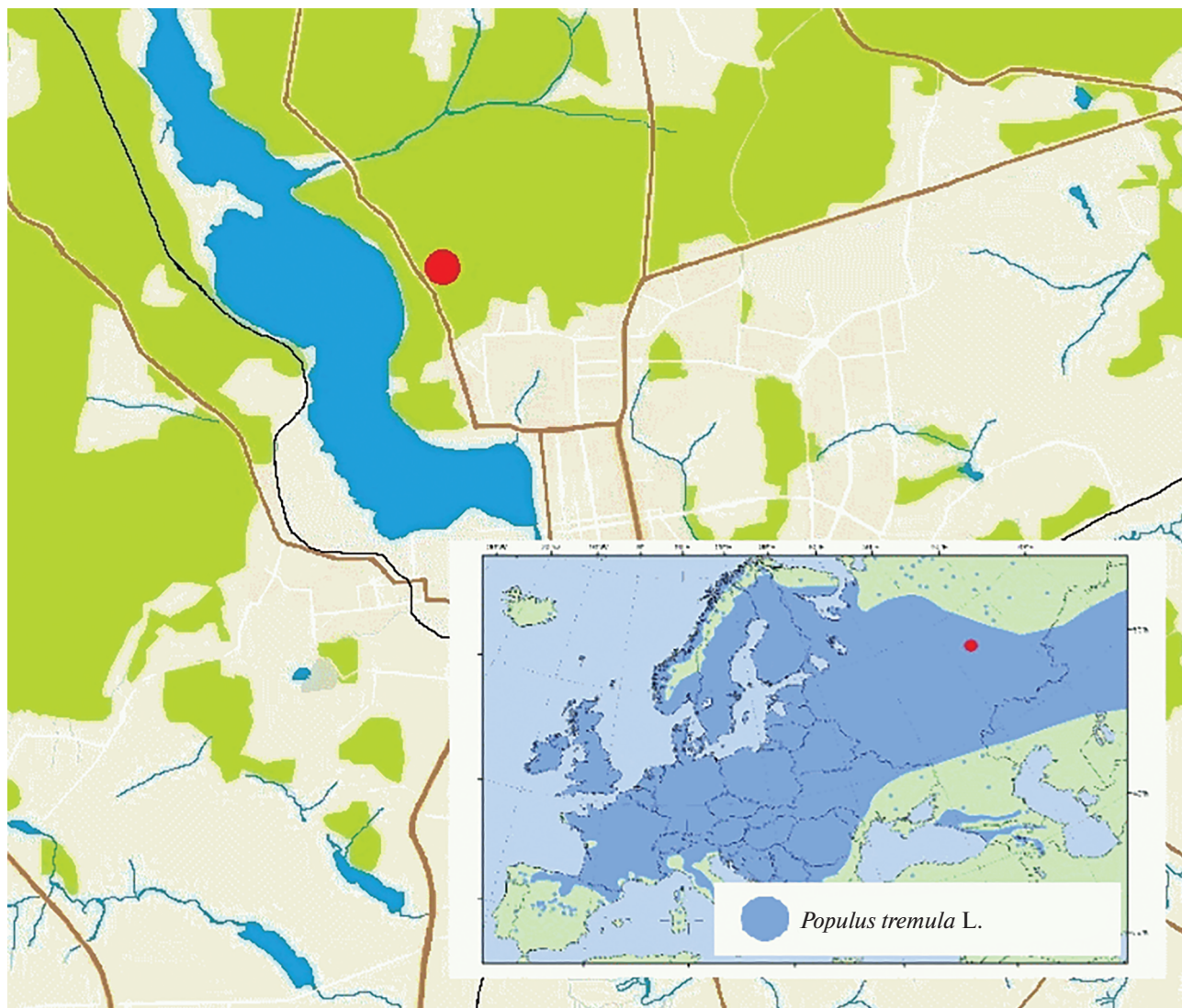


Рис. 1. Место проведения исследования. Очаг *Ph. apparella* близ г. Ижевск (2014–2018 гг.) обозначен красной точкой.

видов паразитоидов со временем были практически не выявлены.

Цель представленной работы — исследовать изменение структуры комплекса паразитоидов в очаге осиновой моли-пестрянки (*Ph. apparella*) близ г. Ижевска.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Стационарное исследование комплекса паразитоидов *Ph. apparella* было проведено в 2014–2018 гг. в г. Ижевске в хроническом очаге минера. С этой целью в молодом осиннике (*Populus tremula* L.) была заложена одна пробная площадь 0.5 га (56°88' с.ш., 53°17' в.д.) (рис. 1). Описание древостоя пробной площади было дано ранее (Ермолаев и др., 2019). Осинник граничил со злаково-луговохвощевым липняком с участием ели

сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). В липняке функционировал хронический очаг инвазионного вида липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii* (Kumata 1963)).

Работу проводили на 40 постоянных модельных деревьях осины. Ежегодно в период окукливания *Ph. apparella* (первая декада июля) на трех ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева проводили учеты плотности заселения минером. С этих же ветвей собрали 70–80 листьев. Мины вырезали ножницами и помещали в пластиковые боксы с номером модельного дерева. Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории биостанции Удмуртского государственного университета “Сива”. Пластиковые боксы с вырезанными минами хранили до лета следующего года в натуральных условиях.

За время исследования было вырезано 13343 мин, выведено 5800 экз. *Ph. apparella* и 2649 экз. паразитоидов. Правильность определения *Ph. apparella* была подтверждена С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН).

Выведенные паразитоиды из семейств паразитических перепончатокрылых были определены З.А. Ефремовой. При определении видов рода *Chrysocharis* и *Achrysocharoides* использованы ключи для Палеарктических видов (Hansson, 1985, 1985a), видов рода *Minotetrastichus* — ключ для европейских видов Tetrastichinae (Graham, 1987), представителей семейства Braconidae — ключ для видов рода *Pholetesor* (Whitfield, 2006).

В работе были использованы карты “Удмуртская Республика. Атлас. Масштаб 1 : 100 000”, составленные ФГУП “Уралаэрогеодезия” (2009) и “*Populus tremula* Distribution Map” электронного ресурса “European Forest Genetic Resources Programme” (2020).

Схема взаимосвязей в комплексе паразитоидов в очаге *Ph. apparella* построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2020).

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M/L$, где R — плотность заселения индивидуального модельного дерева, M — общее число мин на трех модельных ветвях нижнего яруса кроны, L — общее число листьев на этих ветвях.

$V = B/N \times 100$, где V — выживаемость куколок *Ph. apparella* на индивидуальном модельном дереве, B — число вышедших из мин бабочек, N — общее число собранных мин.

$P = W/N \times 100$, где P — зараженность паразитоидами гусениц и куколок *Ph. apparella* на индивидуальном модельном дереве, W — общее число экземпляров паразитоидов, N — общее число собранных мин.

$K = D - S$, где K — смертность от факторов неизвестной природы (причина смерти особи затруднена для идентификации, например, смертность при индуцированной реакции на повреждение дерева-хозяина, смертность от ряда патогенов, смертность от дополнительного питания паразитоидов, смертность от внутривидовой конкуренции гусениц), D — общая смертность гусениц и куколок, S — смертность гусениц и куколок от паразитоидов.

Во всех случаях повторность наблюдений составила 40. Статистическую обработку материала проводили стандартными методами (Ивантер, Коросов, 2011), в тексте приведены значения средней арифметической и ее ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эруптивные (более 1 мины на лист) (Auerbach et al., 1995) плотности *Ph. apparella* на территории Удмуртской Республики были отмечены авторами в 2007–2020 гг. в Увинском, Можгинском, Алнашском, Завьяловском, Воткинском и ряде других районов преимущественно в молодых осинниках. Очаги носили локальный характер, их местоположение не зависело от наличия и степени антропогенной нагрузки. Внутри очага все деревья были заселены минером. Особенности жизненного цикла *Ph. apparella* в Удмуртии были описаны нами ранее (Ермолаев и др., 2019).

Исследуемый очаг *Ph. apparella* (площадью около 2 га) просуществовал с 2014 по 2017 гг. В 2014 г. плотность заселения осины на пробной площади составила 4.3 ± 0.4 , в 2015, 2016 и 2017 гг. — 7.4 ± 0.4 , 7.8 ± 0.4 и 1.0 ± 0.1 мин на лист, соответственно. В 2018 г. на месте очага не было найдено ни одной мины *Ph. apparella*.

В период существования очага выживаемость генерации минера падала. Если в 2014 г. этот показатель составил $66.9 \pm 3.2\%$, то в 2015, 2016, 2017 гг. — 63.2 ± 1.7 , 25.2 ± 1.4 и 0% , соответственно. При этом только в 2014 г. показатель положительно и достоверно был связан с плотностью заселения дерева-хозяина ($r = 0.46$, $P < 0.05$), во всех других случаях связь была не достоверна. В течение 2014–2016 гг. выход молей из куколок происходил во второй декаде июля. При этом в период с 15 по 20 июля в 2014 г. вышло 91.8, в 2015 и 2016 гг. — 68.6 и 98.3% всех бабочек соответственно.

В 2014–2016 гг. смертность *Ph. apparella* была обусловлена главным образом факторами неизвестной природы, значение которых со временем возрастало. Если в 2014 г. смертность минера составляла 25.7 ± 2.2 , то в 2015 и 2016 гг. — уже 28.1 ± 1.7 и $55.2 \pm 2.1\%$ соответственно. В 2017 г. роль смертности от факторов неизвестной природы стала второстепенной и составила $30.2 \pm 4.8\%$. Связь смертности, вызванной неизвестными факторами, с плотностью заселения дерева в 2014 и 2016 гг. была достоверно отрицательной ($r = -0.37$ и $r = -0.33$, $P < 0.05$), в 2015 г. отсутствовала, а в 2017 г. была достоверно положительной ($r = 0.43$, $P < 0.05$).

Динамика смертности гусениц и куколок *Ph. apparella* от паразитоидов представлена на рис. 2. Если в 2014–2015 гг. значения показателя были сопоставимы (7.4 ± 1.4 и 8.7 ± 0.9), то в 2016–2017 гг. наблюдали их стремительный рост — 19.6 ± 1.6 и $69.8 \pm 4.8\%$ соответственно. В 2014 и в 2017 гг. смертность от паразитоидов падала при росте плотности заселения дерева минером ($r = -0.48$ и $r = -0.43$, $P < 0.05$), в 2015 и 2016 гг. связь была не достоверна. Выход паразитоидов происходил в июле на протяжении трех и более недель: в 2014 г. — с 9 по 30 (с максимумом 13 июля), в 2015

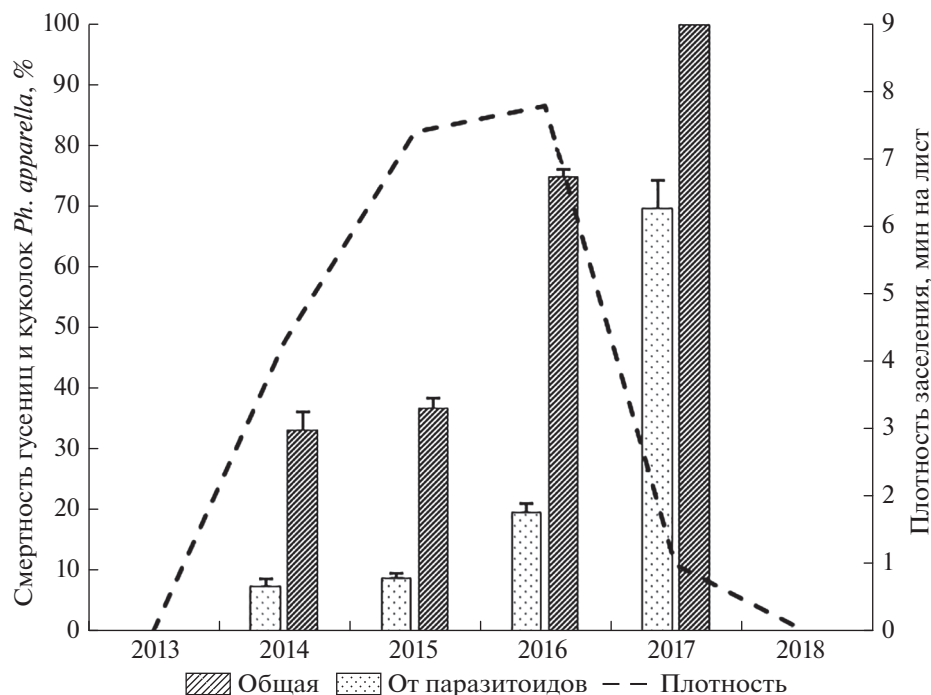


Рис. 2. Динамика плотности и смертности *Ph. apparella* в очаге минера близ г. Ижевск.

и 2016 гг. — с 4 по 30 (с максимумом 21 июля) и с 8 по 30 (с максимумом 15 июля), соответственно. Большинство паразитоидов, проходивших развитие на *Ph. apparella* 2017 г., вышло на следующий год.

За четыре года существования очага из мин *Ph. apparella* было выведено 26 видов паразитоидов. Комплекс включает 25 видов Eulophidae и 1 вид Braconidae (табл. 1). Из них восемь видов (*Pnigalio mediterraneus* Ferriere et Delucchi 1957, *Sympiesis dolichogaster* Ashmead 1888, *Zagrammosoma variegatum* (Masi 1907), *Chrysocharis longitarsus* Hansson 1985, *Ch. phryne* (Walker 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt 1838), *Neochrysocharis cuprifrons* Erdős 1954 и *N. formosus* (Weswood 1833)) впервые указаны в качестве паразитоидов этой моли.

В течение 2014–2017 гг. в комплексе паразитоидов *Ph. apparella* отмечено ежегодное увеличение количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно) и смена доминантных видов (*P. circumscriptus*) — (*C. trifasciatus* + *M. frontalis*) — (*C. pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) — (*Ch. pentheus*), соответственно (табл. 1).

Корреляция между плотностью заселения дерева *Ph. apparella* и степенью зараженности доминирующим видом паразитоида ежегодно варьировала. Если в 2014 г. этот показатель для пары “*Ph. apparella*—*P. circumscriptus*” был достоверно отрицательным ($r = -0.32$, $P < 0.05$), то в 2015 г. для пары “*Ph. apparella*—*C. trifasciatus*” и “*Ph. apparella*—*M. frontalis*” такой связи не было. Если в

2016 г. корреляция для пары “*Ph. apparella*—*C. trifasciatus*” была достоверно положительной ($r = 0.39$, $P < 0.05$), то для пар “*Ph. apparella*—*C. pictus*” и “*Ph. apparella*—*M. frontalis*” связь была недостоверной. В 2017 г. показатель зараженности минера *Ch. pentheus* достоверно падал с ростом плотности заселения дерева *Ph. apparella* ($r = -0.43$, $P < 0.05$).

Как видно из табл. 1, в первый год существования очага *Ph. apparella* (2014 г.) гусениц и куколок минера атаковали шесть видов паразитоидов. Это *Cirrospilus pictus*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Neochrysocharis formosus* и *Pholetesor circumscriptus*. Первых пять видов были отмечены в этом биотопе ранее, поскольку они входили в комплекс паразитоидов *Ph. issikii* (Ермолаев и др., 2011, 2018). Видовая структура комплексов паразитоидов представителей рода *Phylloorycter* близка (Askew, Shaw, 1974, 1979; Rott, Godfray, 2000; Ефремова и др., 2009). Это позволяет использовать компоненты одной ассоциации (*Ph. issikii*) при построении другой (*Ph. apparella*). Несмотря на это, среди видов абсолютно доминировал первичный эндопаразитоид *P. circumscriptus*. Этот вид тесно связан с *Ph. apparella* в Западной Сибири, например в Новосибирской (Криволюцкая, 1962), Томской (Коломиец, 1965), Кемеровской (Криволюцкая, 1962; Тобиас, 1971) областях и Красноярском крае (Криволюцкая, 1962). Увеличение плотности *Ph. apparella* способствовало росту численности, прежде всего,

Таблица 1. Видовая структура комплекса паразитоидов осиновой моли-пестрянки (*Ph. apparella*) на пробной площади

Вид паразитоида, показатель	Доля от общего числа особей, %			
	2014	2015	2016	2017
Eulophidae				
<i>Cirrospilus pictus</i> (Nees 1834)* •	0.2 ± 0.2	0	13.6 ± 2.3	0
<i>C. vittatus</i> Walker 1838* •	0	0	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
<i>Hyssopus geniculatus</i> (Hartig 1838)* •	0	0	0.6 ± 0.3	0.1 ± 0.1
<i>Phygadeuon mediterraneus</i> Ferrière et Delucchi 1957* +	0	0.2 ± 0.2	0	0
<i>P. pectinicornis</i> (Linnaeus 1758)* •	0	0	0	0.1 ± 0.1
<i>P. soemius</i> (Walker 1839)* •	0	0	0.6 ± 0.2	0
<i>Sympiesis acalle</i> (Walker 1848)* •	0	0	1.0 ± 0.4	0
<i>S. dolichogaster</i> Ashmead 1888* • +	0	0	1.5 ± 0.5	0
<i>S. gordius</i> (Walker 1839)* •	1.6 ± 1.6	0.3 ± 0.2	7.8 ± 1.7	0.5 ± 0.3
<i>S. sericeicornis</i> (Nees 1834)* •	3.1 ± 3.1	4.1 ± 1.7	5.4 ± 1.1	2.5 ± 0.8
<i>Zagrammosoma variegatum</i> (Masi 1907)* +	0	0	0	0.1 ± 0.1
<i>Achrysocharoides</i> sp.	0	0	0.9 ± 0.4	0
<i>Chrysocharis amanus</i> (Walker 1839) •	0	0	0	1.9 ± 0.5
<i>Ch. laomedon</i> (Walker 1839) •	1.8 ± 1.1	1.6 ± 0.7	6.4 ± 1.1	5.4 ± 1.2
<i>Ch. longitarsus</i> Hansson 1985+	0	0	0	2.3 ± 1.0
<i>Ch. nephereus</i> (Walker 1839) •	0	0	2.7 ± 0.7	0.6 ± 0.3
<i>Ch. pentheus</i> (Walker 1839) •	0	0.5 ± 0.4	0	64.4 ± 3.9
<i>Ch. phryne</i> (Walker 1839) • +	0	0	1.8 ± 0.5	0
<i>Ch. pubicornis</i> (Zetterstedt 1838) • +	0	0	0	2.5 ± 0.6
<i>Ch. viridis</i> (Nees 1834)	0	0	2.0 ± 0.6	1.8 ± 0.7
<i>Closterocerus trifasciatus</i> Westwood 1833	0	20.5 ± 3.6	33.4 ± 2.7	0.8 ± 0.3
<i>Neochrysocharis cuprifrons</i> Erdős 1954 • +	0	0	0	0.4 ± 0.2
<i>N. formosus</i> (Westwood 1833) • +	0.9 ± 0.8	12.8 ± 2.5	0	1.7 ± 0.5
<i>Baryscapus</i> sp.	0	0	0	9.1 ± 3.2
<i>Minotetrastichus frontalis</i> (Nees 1834)* •	0	45.1 ± 5.0	12.5 ± 2.2	1.6 ± 0.6
Braconidae				
<i>Pholetesor circumscriptus</i> (Nees 1834)	92.4 ± 3.7	14.9 ± 3.6	9.7 ± 1.4	4.1 ± 1.7
Число экз.	228	312	782	1327

Примечания. * – эктопаразитоид. • – паразитоид, выявленный у местной популяции *Ph. issikii*. + – указан впервые как паразитоид *Ph. apparella*. Жирным шрифтом выделены доли доминирующих видов.

первичного паразитоида *P. circumscriptus*. Потенциально *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *C. pictus*, *Ch. laomedon* могли проявить себя и как первичные паразитоиды *Ph. apparella*, и как вторичные паразитоиды *Ph. circumscriptus* (рис. 3).

В 2015 г. общее число видов в комплексе паразитоидов выросло до девяти. При этом произошла смена доминирующих видов. Наиболее заметным среди них становится гregarный эктопаразитоид личинок и куколок *Minotetrastichus frontalis*. Увеличение численности этого доминирующего в комплексе паразитоидов *Ph. issikii* вида произошло на фоне роста плотности минера (Ер-

молаев и др., 2018). Появление *M. frontalis* в комплексе *Ph. apparella* потенциально могло произойти как в результате первичного, так и вторичного паразитизма на *Ph. circumscriptus* (рис. 3). Субдоминант – эндопаразитоид *Closterocerus trifasciatus* – ранее был отмечен нами в Ижевске в комплексе тополевой моли-пестрянки *Ph. populi-foliella* (Ermolaev et al., 2016). В фундаментальном исследовании паразитоидов насекомых-минеров Британии (Askew, Shaw, 1974) показано, что *C. trifasciatus* при взаимодействии с представителями рода *Phyllonorycter* в большинстве случаев проявил себя именно как вторичный паразитоид.

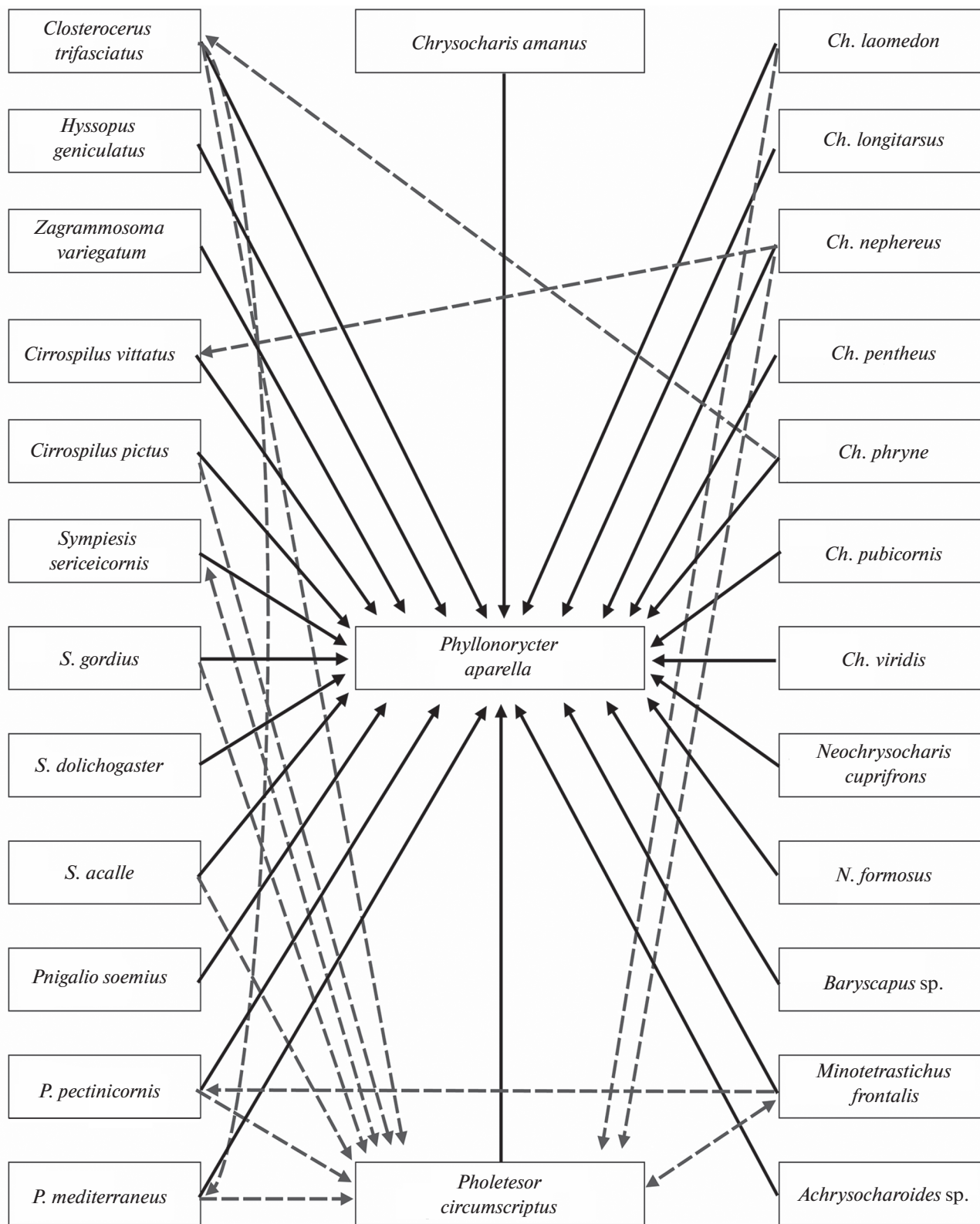


Рис. 3. Схема известных взаимосвязей в комплексе паразитоидов *Ph. apparella*. Сплошной стрелкой показан первичный паразитизм, пунктирной – гиперпаразитизм. Схема построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2020).

При этом вид потенциально мог атаковать как *Ph. circumscriptus*, так и другого представителя комплекса *Ph. populifoliella* (Ermolaev et al., 2016) – *Ph. nigalio mediterraneus* (рис. 3).

В 2016 г. комплекс паразитоидов *Ph. apparella* состоял из 16 видов. К прежним доминантам добавился эктопаразитоид *Cirrospilus pictus*. При этом доля *M. frontalis* падала, доля *C. trifasciatus* росла. Расширение разнообразия существующих в очаге связей “минер–паразитоиды” создало возможности для появления новых случаев гиперпаразитизма. Примером может служить появление в комплексе *Chrysocharis phryne* благодаря возможности атаковать *C. trifasciatus* или *Ch. nephereus* при паразитировании на *C. vittatus* (рис. 3).

В 2017 г. общее количество видов паразитоидов в комплексе *Ph. apparella* выросло до 19. При этом доминировал эндопаразитоид *Ch. pentheus*. Особенность этого вида заключается в том, что он обычно нападает на гусениц старшего возраста (Mafi, Ohbayashi, 2010). Предположительно вид проявил себя как вторичный паразитоид: атаковал виды, доминировавшие в 2016 г. (*Cirrospilus pictus*, *Closterocerus trifasciatus*, *Minotetrastichus frontalis*), ушел в диапаузу и появился из мин *Ph. apparella* только в 2018 г.

Изменение структуры комплекса паразитоидов в очаге *Ph. apparella* основано на мультитрофических взаимодействиях между видами. Увеличение количества видов может происходить двумя путями: за счет усиления конкуренции за минера первичных паразитоидов и за счет появления новых случаев гиперпаразитизма.

Косвенным свидетельством увеличения роли гиперпаразитизма со временем в очаге *Ph. apparella* является динамика численности основного первичного паразитоида *Ph. circumscriptus*. Если в 2014 г. его доля в комплексе составляла $92.4 \pm 3.7\%$, то в 2015, 2016 и 2017 гг. – 14.9 ± 3.6 , 9.7 ± 1.4 и $4.1 \pm 1.7\%$ соответственно. Не исключено, что *Ph. circumscriptus* выполняет здесь роль своеобразного эдификатора. Вид создает будущее для других, но сам в этом будущем участия не принимает.

Результаты работы позволяют сформулировать следующие выводы:

1. В многолетней динамике комплекса паразитоидов *Ph. apparella* наблюдается как увеличение числа видов паразитоидов, так и ежегодная смена доминирующих видов.

2. Ежегодное увеличение зараженности приводит к тому, что паразитоиды становятся ведущим фактором смертности в популяции *Ph. apparella*. Если в 2014–2016 гг. в очаге минера преобладала смертность от факторов неизвестной природы, то в 2017 г. основной вклад внесли паразитоиды ($69.8 \pm 4.8\%$), в результате чего очаг *Ph. apparella* прекратил свое существование.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН) за проверку правильности определения видовой принадлежности минера. Благодарим С.Ю. Синева (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкина (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее реализации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буковский В.И., 1940. Население беспозвоночных преимущественно вредителей листвы дуба в Крымском заповеднике // Труды Крымского госзаповедника. Симферополь. Вып. 2. С. 39–162.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В., 2011. Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 24–32.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б., 2018. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. Т. 97. № 4. С. 401–407.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Рублёва Е.А., Куропаткина Ю.С., 2019. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) в очаге минера в Удмуртии // Зоологический журнал. Т. 98. № 5. С. 525–534.
- Ефремова З.А., Краюшкина А.В., Мищенко А.В., 2009. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 88. № 10. С. 1213–1221.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В., 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 302 с.
- Коломиец Н.Г., 1965. Паразиты вредных насекомых Сибири // Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Доклады симпозиума 17–20 ноября 1964 г. Новосибирск: Наука. Вып. 2. С. 63–77.
- Криволуцкая Г.О., 1962. Осиновая минирующая моль (*Lithocolletis apparella* Н.-S.) в лесах Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Труды биологического института СО АН СССР. Вып. 8. С. 180–188.
- Плешанов А.С., 1982. Насекомые-дефолианты листовенных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 209 с.
- Смирнов Б.А., 1960. Паразиты дубовой листовертки и их значение в подавлении очага // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Изд-во Воронежского университета. Вып. 9. С. 81–87.
- Тобиас В.И., 1971. Обзор наездников-браконид (Hymenoptera, Braconidae) фауны СССР // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Паразитиче-

- ские насекомые-энтомофаги. Л.: Наука. Т. 54. С. 156–268.
- Удмуртская Республика. Атлас, 2009. Масштаб 1 : 100000. ФГУП “Уралаэрогеодезия”. 124 с.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 6. P. 289–335.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1979. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 2. Biology of the parasite species // *Zoological Journal of Linnean Society*. V. 67. P. 51–64.
- Auerbach M.J., Connor E.F., Mopper S., 1995. Minor miners and major miners: population dynamics of leaf-mining Insects // *Population dynamics. New Approaches and Synthesis*. N. Cappuccino, P. Price (ed.). New York: Academic Press. P. 83–110.
- Graham M.W.R. de V., 1987. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera // *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*. V. 55. № 1. 392 p.
- Ermolaev I.V., Yefremova Z.A., Trubitsyn A.V., 2016. Parasitoids of *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) on *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) in western European Russia (Lepidoptera: Gracillariidae) // *SHILAP Revista de lepidopterologia*. V. 44. P. 303–312.
- Hansson C., 1985. The entedontine genera *Achrysocharoides* Girault, *Chrysocharis* Forster and *Kratoysma* Boucek (Hymenoptera: Eulophidae) in the Oriental region // *Entomologica Scandinavica*. V. 16. P. 217–226.
- Hansson C., 1985a. Taxonomy and biology of the Palaearctic species of *Chrysocharis* Forster, 1856 (Hymenoptera: Eulophidae) // *Entomologica Scandinavica* (supplement). V. 26. P. 1–130.
- Mafi Sh., Ohbayashi N., 2010. Biology of *Chrysocharis pentheus*, an endoparasitoid wasp of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton // *Journal of Agricultural Science and Technology*. V. 12. P. 145–154.
- Noyes J., 2020. Universal Chalcidoidea Database – World Wide Web electronic publication. html (accessed 6 October 2020). Available from: <http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index>
- Populus tremula Distribution Map. European Forest Genetic Resources Programme, 2020. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.euforgen.org/distribution-maps> Дата обновления: 05.03.2021.
- Rott A.S., Godfray H.C.J., 2000. The structure of a leafminer-parasitoid community // *Journal of Animal Ecology*. V. 69. P. 274–389.
- Whitfield J.B., 2006. Revision of the Nearctic species of the genus *Pholetesor* Mason (Hymenoptera: Braconidae) // *Zootaxa*. № 1144. 94 p.

CHANGES IN THE STRUCTURE OF THE PARASITOID COMPLEX (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE) IN AN OUTBREAK FOCUS OF THE ASPEN LEAFMINER (*PHYLLONORYCTER APPARELLA*, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

I. V. Ermolaev¹, *, Z. A. Yefremova², **, Yu. S. Kuropatkina³, E. N. Yegorenkova⁴

¹Botanic Garden Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130 Russia

²The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Tel Aviv, 69978 Israel

³Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia

⁴Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, 432071 Russia

*e-mail: ermolaev-i@yandex.ru

**e-mail: eulophids@mail.ru

The assemblage of hymenopteran parasitoids associated with the aspen leafminer, *Phyllonorycter apparella* (Lepidoptera, Gracillariidae), that develops on aspen, *Populus tremula* L., was studied near the town of Izhevsk, Russia. Twenty-six species (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) were reared from *Ph. apparella*, eight of them (*Pnigalio mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *Zagrammosoma variegatum*, *Chrysocharis longitarsus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis cuprifrons* and *N. formosus*) representing the first records as parasitoids of this pest. The development of the parasitoid complex in a persistent outbreak focus of *Ph. apparella* during 2014–2017 was marked by an annual increase in the number of species (first from 6 to 9, later to 16, and ultimately up to 19), a change in the composition of dominants: (*Pholetesor circumscriptus*) – (*Closterocerus trifasciatus* + *Minotetrastichus frontalis*) – (*Cirrospilus pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Chrysocharis pentheus*). In 2014–2016, the mortality of *Ph. apparella* was mainly due to a factor of unknown nature. In 2017, parasitoids became the leading factor in the miner mortality rate (up to $69.8 \pm 4.8\%$). As a result, the *Ph. apparella* outbreak focus ceased to exist. Changes in the structure of the parasitoid complex were based on multitrophic interactions between the species.

Keywords: host-parasitoid interaction, host mortality, infestation dynamics