

ОХРИДСКИЙ МИНЕР *CAMERARIA OHRIDELLA* DESCHKA & DIMIC: ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИОННЫХ ОЧАГОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ

О.В. Беднова

МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), 141005, Московская обл., г. Мытищи, ул. 1-я Институтская, д. 1

oliabednova@ Rambler.ru

Проанализированы экологические механизмы одной из самых динамичных биологических инвазий — колонизации искусственных насаждений каштана конского белого *Aesculus hippocastanum* L. охридским минером, или каштановой минирующей молью, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae). Обобщены материалы публикаций о биоэкологических особенностях *C. ohridella* в условиях нативного и инвазионного (вторичного) ареалов. Приведены результаты обследования инвазионных очагов фитофага в насаждениях Москвы. Проанализировано изменение популяционных характеристик (плотность, уровень повреждения энтомофагами) в связи с биотопическими условиями насаждений каштана конского и метеорологическими особенностями вегетационного сезона. Рассмотрены возможности снижения вредоносности *C. ohridella* посредством биологического контроля. Проанализирована информация о влиянии разных биотических факторов на фитофага. Особое внимание уделено паразитоидам как средству классического био-метода. Подходящего агента биологического контроля минера среди нативных паразитоидов до сих пор не выявлено, а уровень местного паразитизма в европейских инвазионных очагах низок. Мотивирована перспективность метода усиления местного паразитизма посредством накопления и контролируемого выпуска паразитоидов из листового опада. Эта технология уже опробована европейскими исследователями. Обоснована перспективность технологии сезонной колонизации энтомофагов-яйцеедов, которых можно массово разводить в условиях биологических лабораторий — паразитоидов трихограмм (Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae) и хищных златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae). В условиях инвазионных очагов *C. ohridella* эффективность сезонной колонизации предлагается усилить использованием синтетических аналогов летучих органических соединений, выделяемых растениями при повреждении фитофагами и привлекающих энтомофагов.

Ключевые слова: охридский минер, *Cameraria ohridella*, инвазионные очаги, биологический контроль, энтомофаги, сезонная колонизация

Ссылка для цитирования: Беднова О.В. Охридский минер *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic: особенности инвазионных очагов и перспективы биологического контроля численности // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2022. Т. 26. № 1. С. 5–16. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-1-5-16

Антропогенное вмешательство в природные процессы способно разрушать естественные механизмы расселения видов и размывать сформировавшиеся векторы расселения. При этом преднамеренная интродукция растений и животных является значимым фактором появления инвазивных видов. Однако в условиях развития транспортных путей и глобализации торговых грузопотоков активизируется и случайное расселение, провоцирующее эффект «биотического дождя» — экспансии чужеземных видов на новые территории [1].

По своего рода смешанному сценарию произошло развитие инвазии каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic), или охридского минера, который уже более 40 лет «терроризирует» искусственные насаждения каштана конского белого *Aesculus hippocastanum* L. — породы-интродуцента для большей части европейского континента. Биоэкологические особенности охридского минера —

способность к диффузному расселению на стадии имаго, поливольтинизм (несколько генераций (поколений) за вегетационный сезон), невысокая уязвимость со стороны биотических факторов [2] — успешно реализовались в условиях комплекса антропогенных воздействий. Так, широкое культивирование каштана конского белого по европейской территории, начиная с конца XVI в. [3], поддерживает обширную кормовую базу фитофага, а преобразование ландшафтов и развитие транспортных путей в зоне естественных рефугиумов каштана на юге Балканского полуострова создало огромные возможности для распространения его с растительным материалом, открыло множество коридоров для миграции имаго. Во всех регионах присутствия охридский минер вследствие высокой популяционной плотности снижает декоративные свойства и ослабляет экологические функции насаждений.

Заметное повреждение прежде неизвестным насекомым-минером было впервые зафиксировано в конце 1970-х годов в искусственных посадках каштана конского в окрестностях

Охридского озера, находящегося на границе Северной Македонии и Албании [4]. Фитофаг быстро распространялся в соседние регионы. Этот факт стимулировал таксономические исследования, и югославские энтомологи Г. Дешка и Н. Демич в 1986 г. описали новый вид минера как *Cameraria ohridella*, отнеся его к семейству *Lithocolletidae* (позднее — *Gracillariidae*) на основе материала, собранного в 1984–1985 гг. в очаге вредителя в 5...6 км к востоку от Охридского озера [5]. Далее, в конце 1980-х годов, последовала собственно инвазионная волна распространения вредителя, которую связывают со случайным продвижением минера по торговым и транспортным путям в искусственные насаждения каштана конского в Европе. На территории России этот фитофаг впервые официально зарегистрирован в 2003 г. в Калининградской обл. [6], в Москве в 2005 г. — мины фитофага были обнаружены на деревьях *A. hippocastanum* в дендрарии Главного ботанического сада Российской академии наук (далее — ГБС РАН), куда, вероятнее всего, фитофаг попал с посадочным материалом, импортированным из Европы [7]. В 2014 г. минера обнаружили в Казахстане, в озеленительных посадках Алма-Аты [8], в связи с чем было высказано предположение о формировании изолированного от европейского инвазионного ареала *C. ohridella* в Центральной Азии.

Примечательно, что долгое время вопрос о происхождении охридского минера оставался дискуссионным. Изначально предполагали, что это реликтовый вид, переживший ледниковый период совместно со своим растением-хозяином *A. hippocastanum* в юго-восточной части Европы [5, 9]. Однако высказывалась и гипотеза о том, что *C. ohridella* — вид не европейский, а завезен на Балканский полуостров с других континентов. Охридский минер иногда встречается в Европе на деревьях нескольких видов клена (*Acer* spp.), растущих вокруг заселенных деревьев *A. hippocastanum* [10]. Отсюда следует предположение о возможности перехода *C. ohridella* с другого вида растения-хозяина на каштан конский на Балканском полуострове или в ином месте, поскольку смещение с растения-хозяина обычно происходит тогда, когда насекомое встречает новое кормовое растение, и, если растение или насекомое эндемично [2]. Тем не менее, в настоящее время с помощью современных методов филогеографических исследований подтверждено происхождение минера из естественных рефугиумов *A. hippocastanum* на юге Балканского полуострова [12]. Гипотеза балканского происхождения была подкреплена и результатами анализа листьев шести европейских гербарных коллекций за период с 1879 по 1981 гг., собранных как в естественных биотопах, так и в зоне интро-

дукции каштана конского белого [12]. Для всех образцов спрессованных в гербариях остатков преимагинальных фаз минера была подтверждена идентичность *C. ohridella*, а результаты амплификации фрагментов штрих-кода ядерной ДНК и митохондриальной ДНК от личинок из самой старой коллекции 1879 г., собранной в природном биотопе *A. hippocastanum* в центральной части Греции, фактически отбросили историю охридского минера в Европе назад, по крайней мере, более чем на столетие, т. е. «новый» биологический вид — вовсе не открытие.

Высокий уровень численности *C. ohridella*, стабильно поддерживающийся в европейских насаждениях каштана конского, можно трактовать как инвазионную непериодическую волну [13]. В настоящее время охридский минер внесен в базу данных наиболее агрессивных инвазивных видов в Европе — DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) [14].

Как же минимизировать вредоносность охридского минера? Частично спасти положение может замена *A. hippocastanum* на устойчивые к повреждению минером виды конских каштанов [15]. Но что же делать с многочисленными существующими посадками каштана конского белого, постоянно испытывающими стрессовое воздействие со стороны фитофага? К тому же, следует иметь в виду, что культивирование *A. hippocastanum* остается актуальным и еще по нескольким причинам: помимо декоративности этот вид ценится как ранний медонос, а его цветки, плоды и кора являются ценным сырьем для фармацевтики, прежде всего как источник тритерпеновых гликозидов и дубильных веществ. Сбор и обработка лекарственного сырья стандартизованы, что предполагает использование насаждений каштана с определенными эталонными свойствами [16]. Механизмы стресс-толерантности — выработка защитных вторичных метаболитов, преждевременный сброс листвы в условиях высокой плотности фитофага — обеспечивают выживаемость деревьев, но в результате изменения физиологического режима на фоне развития минера количество питательных веществ, направляемых на биомассу семян, снижается до 50% [17]. В связи с этим уменьшение продуктивности растений вследствие повреждения *C. ohridella* приобретает хозяйственную значимость. Сбор листового опада с зимующими куколками и применение химических инсектицидов и инъекций [14] способны локально снизить вредоносность фитофага. Но уборка листвы не везде целесообразна и возможна, а применение химических защитных средств в условиях урбанизированных территорий практически запрещено. Поэтому актуальность приобретают возможности методов биологического контроля численности *C. ohridella*.

Таким образом, действующие очаги *C. ohridella* в искусственных насаждениях каштана конского белого — это результат одной из наиболее динамичных биологических инвазий, понимание механизмов, векторов и последствий (как наблюдаемых, так и потенциально возможных) которой подразумевает многоаспектный анализ ситуации.

Цель работы

Цель работы — анализ особенностей экологических механизмов, обеспечивающих устойчивое существование инвазионных очагов охридского минера и выявление возможностей снижения вредоносности этого фитофага с помощью способов биологического контроля.

Методы и объекты исследования

Обобщены материалы публикаций о биоэкологических особенностях *C. ohridella* в условиях нативного и инвазионного ареалов. Исследованы особенности инвазионных очагов охридского минера в насаждениях Москвы на основе значений экологической плотности фитофага.

В качестве объектов локализации очагов минера обследовались насаждения каштана конского белого в Парке Победы на Поклонной горе, в ГЭС РАН и на территории Выставки достижений народного хозяйства (ВДНХ). Обследованные насаждения имеют биотопические различия.

Так, в Парке Победы каштаны (деревья возрастом около 30 лет) представлены параллельно расположенными относительно друг друга посадками двух категорий — в рабатках и по газону (рис. 1). Деревья в рабатках находятся в стрессовых условиях вследствие нарушения водного и почвенно-солевого режима. Ежегодно в июне на листьях появляются признаки краевого неинфекционного некроза, который быстро прогрессирует, и происходит преждевременный листопад, независимо от заселенности минером. Деревья, высаженные по газону, произрастают в благоприятных условиях. Посадки в Парке Победы обследованы на протяжении вегетационных периодов 2019 и 2020 гг. В насаждениях парка ежегодно проводится уборка листового опада, а в конце лета 2019 г. вследствие массового раннего листопада она проведена особо тщательно.

На территории ВДНХ каштан конский белый представлен аллеями и куртинными посадками. Признаков краевого некроза на деревьях на протяжении вегетации не отмечено, что свидетельствует о благоприятных биотопических условиях. Уборка листового опада проводится на территории регулярно и качественно.



Рис. 1. Посадки каштана конского белого *Aesculus hippocastanum* L. в Парке Победы на Поклонной горе, Москва

Fig. 1. White horse chestnut *Aesculus hippocastanum* L. plantations in Victory Park on Poklonnaya Gora, Moscow

Каштаны на территории ГЭС РАН представлены компактной посадкой в окружении лесопарковой растительности и одиночными деревьями.

Очаги минера в насаждениях в ГЭС и ВДНХ обследовались в 2020 г.

Единицей учета экологической плотности вредителя был сложный пальчатый лист каштана конского, на котором подсчитывалось общее количество мин. Средняя плотность мин оценивалась для каждой генерации вредителя. Во всех выборочных исследованиях во внимание принимались учеты количества мин на 100 листьях каштана в трех повторностях. Оценка плотности проводилась стандартными статистическими методами с определением дисперсии и ошибки среднего. Для первой генерации *C. ohridella* была проведена оценка гибели вследствие повреждения птицами как доля поврежденных мин от общего числа учтенных мин. Для оценки уровня заражения паразитоидами листья с минами помещались в индивидуальные пластиковые контейнеры для выведения насекомых в лабораторных условиях.

Результаты и обсуждение

Особенности жизненного цикла *C. ohridella* хорошо изучены, опубликовано достаточно много сведений об экологической плотности минера в разных точках его современного ареала [2, 14].

Согласно результатам сопряженных исследований биотопических особенностей естественных насаждений *A. hippocastanum* и их заселенности охридским минером, численность фитофага варьирует и отрицательно коррелирует с высотой над уровнем моря [3]. Обнаружены ценопопуляции каштана как свободные от минера (одна из них находится на периферии естественного ареала конского каштана белого), так и заселенные на уровне, сопоставимом с численностью фитофага в искусственных насаждениях (не исключена возвратная инвазия в естественные насаждения

Т а б л и ц а 1
Популяционные показатели *Cameraria ohridella* в насаждениях Москвы
Population indicators of *Cameraria ohridella* in Moscow plantations

Месторасположение насаждения	Количество мин, шт./лист		
	1-е поколение	2-е поколение	3-е поколение
2019			
Парк Победы (газон)	6,83 ± 0,56	4,56 ± 0,44	0
$k_{р.п}$	0,66		–
Парк Победы (рабатки)	0,97 ± 0,15	2,78 ± 0,27	–
$k_{р.п}$	2,86		–
2020			
Парк Победы (газон)	0,74 ± 0,10	0,38 ± 0,04	0,29 ± 0,07
$k_{р.п}$	0,51		0,76
Парк Победы (рабатки)	0,19 ± 0,04	0,07 ± 0,02	–
$k_{р.п}$	0,36		–
ГБС РАН	9,03 ± 0,90	9,77 ± 0,61	7,17 ± 0,35
$k_{р.п}$	1,08		0,73
ВДНХ (центральная аллея)	0	0,03 ± 0,009	0
$k_{р.п}$	–		–
ВДНХ (у МФЦ)	0	0,63 ± 0,09	0
$k_{р.п}$	–		–
ВДНХ (Северный вход)	0	0,55 ± 0,07	0
$k_{р.п}$	–		–
Примечание. $k_{р.п}$ — коэффициент роста популяции			

из искусственных вследствие ослабления изоляции естественных рефугиумов каштана в связи с антропогенным освоением территорий). Что касается инвазионной части ареала *C. ohridella*, то информации о влиянии на плотность фитофага биотопических особенностей насаждений немного. Это же относится и к динамике численности: обычно приводятся сведения об изменении плотности минера по поколениям на протяжении вегетационного сезона, данных о длительной динамике — чрезвычайно мало.

Проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что в насаждениях Москвы экологическая плотность фитофага и ее сезонная динамика изменяются в зависимости от биотопических особенностей, режима хозяйственного содержания насаждений и метеорологической ситуации. Как свидетельствуют данные, приведенные в табл. 1, наиболее высокая плотность минера зафиксирована в ГБС РАН, что не было неожиданным — осенней уборки листьев здесь

не проводится, и фитофаг не претерпевает антропогенного вмешательства в ход своего естественного годового цикла. Бабочки, вылетающие в начале лета из опавшей листвы, дают достаточно высокую плотность яйцекладки. Вполне естественно выглядит и тенденция к росту плотности второго поколения. Для третьего поколения существенным фактором становится внутривидовая конкуренция — значительная часть листа уже занята минами предыдущих поколений.

Иная картина наблюдается в озеленительных посадках. В насаждениях ВДНХ, очевидно, имеют место миграционные очаги фитофага: отсутствие мин первого поколения свидетельствует об эффективности осенней уборки листвы в предыдущем сезоне, а их появление во второй половине лета указывает на миграцию бабочек из других насаждений. Высока вероятность насаждений ГБС РАН в качестве источника миграционной популяции. Что касается Парка Победы, то наличие информации за два вегетационных сезона позволяет расширить представления о биоэкологических особенностях вредителя. Прежде всего очевидны различия в значениях начальной плотности вредителя в 2019 и 2020 гг. (см. табл. 1). Низкую численность первой генерации минера в 2020 г можно связать с последствиями раннего листопада и тщательной уборки листьев в предыдущем сезоне. Что касается сезонной динамики *C. ohridella*, то здесь очевидны различия в зависимости от условий произрастания растения-хозяина: в обоих вегетационных сезонах характер популяционной динамики различается при развитии минера на деревьях, растущих в рабатках и по газону. Более низкую плотность фитофага в первой генерации на деревьях в рабатках можно объяснить запаздыванием распускания и формирования листвы с необходимыми пищевыми качествами — вредитель начинает осваивать ее позднее, чем на деревьях, растущих в менее стрессовых условиях по газону.

Для понимания различий в паттернах сезонной динамики фитофага двух вегетационных периодов были проанализированы особенности метеорологической ситуации: на основе метеоданных за период с 1 июня по 30 сентября в 2019 и 2020 гг. рассчитаны значения гидротермического коэффициента (ГТК) [18]. Значение ГТК, по метеоданным 2019 г., составило 1,086, что, согласно оценочной шкале, характеризуется как «обеспеченное увлажнение»; для 2020 г. значение ГТК выше — 2,016 и соответствует рангу «избыточное увлажнение». Условия более влажного вегетационного сезона 2020 г. для минера оказались менее благоприятными (см. табл. 1): развитие первого поколения было более растянутым и менее продуктивным, чем в предыдущем сезоне,

а появление второго поколения в массе было приурочено к середине августа, т. е. к периоду начала старения листьев (листва деревьев в рубатках к этому времени из-за сильного краевого некроза (см. рис. 1) была уже не пригодна для полного развития новой генерации). Такое положение определяет крайне низкое значение коэффициента роста популяции ($k_{p,n}$) от первого поколения ко второму. «Заторможенную» динамику в период более влажного вегетационного сезона 2020 г. иллюстрирует и ход развития минера в ГБС РАН. Так, при проведении учетов 27.09.2020 г. в фоновых для *C. ohridella* условиях ботанического сада листопад каштана еще не был массовым, и на листьях хорошо были различимы мины всех трех генераций (рис. 2).

Особого внимания заслуживают особенности влияния на численность *C. ohridella* биотических факторов в связи с исследованием возможностей ведения биологического контроля.

Известно, что в природных биотопах аборигенные виды минеров по сравнению со свободно живущими филлофагами имеют меньшую смертность на стадии яйца, реже гибнут от патогенов, но более зависимы от индуцированных защитных реакций растения-хозяина (прежде всего, преждевременного опадения листьев) [19], и уязвимы со стороны паразитоидов в преимагинальных стадиях — зараженность паразитоидами может превышать 60 % [20]. Инвазивные же виды насекомых-минеров могут и не встретить сильного давления со стороны местной исторически сложившейся фауны энтомофагов. Так, результаты многолетних исследований в европейских инвазионных очагах липовой моли-пестрянки — *Phyllonorycter issikii* (ее нативный ареал — юг Дальнего Востока и Япония) — свидетельствуют о крайне высокой выживаемости (53,2...81,7 %) куколок первой генерации и незначительной (0,9...12,5 %) смертности от паразитоидов независимо от происхождения и структуры насаждений *Tilia cordata* Mull. [21].

В работе [22] приведены таблицы выживаемости охридского минера: основными факторами личиночно-куколичной смертности являются поедание хищными членистоногими и птицами во всех поколениях минера и старение листьев — для летне-осеннего поколения, уровень гибели от паразитоидов составил 5 %.

Отмечено свыше 20 видов птиц, в основном синицы р. *Parus* (*P. caeruleus*, *P. major*, *P. palustris*), питающиеся личинками и куколками, а изредка и взрослыми молями. Однако их хищничество в городских насаждениях держится на уровне 2...4 % [23]. Спектр хищных беспозвоночных широк: прямокрылые — *Phaneroptera paleata* и *Meconema*



Рис. 2. Состояние листвы каштана конского, поврежденной *C. ohridella*, в ГБС РАН (снято 27.09.2020 г.)

Fig. 2. The state of the horse chestnut foliage damaged by *C. ohridella*, in the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (09.27.2020)

meridionale; сетчатокрылые — сем. *Chrysopidae* (златоглазки); уховертки — *Dermaptera*; полужесткокрылые; из муравьев отмечен *Crematogaster scutellaris*; настоящие осы; кокцинеллиды; пауки). Суммарная смертность от последних в период вегетации достигает лишь 2...10 % [14]. Гибель куколок, зимующих в листовом опаде, от дождевых червей и других деструкторов может достигать 90 % [22].

При изучении комплекса патогенных микроорганизмов из личинок и куколок *C. ohridella* изолированы энтомопатогенные грибы, принадлежащие к родам *Aspergillus*; *Hirsutella*; *Beauveria*; *Metarhizium*; *Lecanicillium* and *Isaria* [24], но их влияние носит энзоотийный характер. В опытах минер инфицируется почвенными нематодами рода *Steinernema*, но, вероятно, они не оказывают существенного влияния на естественные популяции [25].

Уязвимость охридского минера со стороны паразитоидов целенаправленно начали изучать со времени начала прогрессирования инвазии. Было установлено, что в зоне вторичного ареала фитофаг везде осваивается комплексами местных энтомофагов [23, 26], а видовой комплекс паразитоидов в инвазионных очагах в целом оказался идентичным таковому в естественных рефугиумах каштана конского [27]. Выявлено свыше 30 видов паразитоидов, развивающихся на охридском минере в Европе. Большинство из них относятся к хальцидам (*Chalcidoidea*): преобладают представители семейства *Eulophidae*, есть виды из семейств *Eupelmidae*, *Pteromalidae*, а также встречаются ихневмониды (*Ichneumonidea*) из семейства *Braconidae*. В Западной и Центральной Европе доминируют эктопаразитоидные зулофиды *Minotetrastichus frontalis*, *Pnigalio agraulis* и в меньшей степени — эндопаразитоиды *Chrysocharis nephereus*, *Closterocerus trifasciatus* и *Pediobius saulius*. В Восточной Европе

Т а б л и ц а 2

Уровень гибели *Cameraria ohridella* от паразитоидовDeath rate of *Cameraria ohridella* from parasitoids

Район	Автор	Гибель от паразитоидов, %
Греция — нативные и инвазионные очаги	Grabenweger et al., 2005 [27]	3,6...21,0
Чехия, Словакия, Словения	Volter, Kenis, 2006 [29]	1,0...17
Сербия, Македония	Freise et al., 2002 [26]	1,7...13,7
Латвия	Metla et al., 2013 [24]	1,5...6,1
Австрия	Tomiczek, Krehan, 1998 [30]	1,7...15,2
Великобритания — юго-западная часть Лондона	Bhatti et al., 2013 [31]	2,1...6,2
Россия — окрестности города Краснодар	Костюков и др., 2014 [32]	12,5...33,6



Рис. 3. Повреждение мин *Cameraria ohridella* птицами
Fig. 3. Bird damage to *Cameraria ohridella* mines

и на Балканском полуострове основу комплекса составляют те же виды, но преобладает кукольный эндопаразитоид *P. saulius*. В условиях инвазионного ареала, так же, как и в приведенном выше примере с *Phyllonorycter issikii*, уровень паразитизма *C. ohridella* значительно ниже по сравнению с местными видами минеров. К тому же он контрастирует с зараженностью неинвазивных представителей рода *Cameraria*: у *C. nipponica* на *Acer* spp. в Китае и Японии смертность от паразитоидов составила соответственно 92 и 62 %, а у *Cameraria* spp., развивающегося в Японии на *Aesculus turbinata* и *Acer mono* — 76 % [2].

Опубликованные результаты исследований (табл. 2) свидетельствуют о низкой зараженности охридского минера паразитоидами как в нативной, так и в инвазионной частях современного ареала. Наши данные о гибели фитофага от птиц (рис. 3) и паразитоидов в обследованных насаждениях каштана конского в Москве не контрастируют с результатами других исследователей (табл. 3). Следует подчеркнуть, что везде, где проходили исследования, отмечалось отсутствие специализированных в отношении *C. ohridella* паразитоидов: все выявленные виды являются полифагами, заражающими различных листовых минеров, хотя нельзя исключать и специфичные для охридского минера их биотипы [28].

Т а б л и ц а 3

Поврежденность *Cameraria ohridella* энтомофагами в насаждениях Москвы, %
Damage to *Cameraria ohridella* by entomophages in Moscow plantations, %

Группа энтомофагов	Обследованные насаждения	
	ГБС РАН	Парк Победы на Поклонной горе
Птицы	13,8	6,7
Паразитоиды		
1-я генерация минера	5,4	5,9
2-я генерация минера	3,5	6,4

Установлено, что главной причиной низкого паразитизма является плохая синхронизация между местными паразитоидами и *C. ohridella* весной: основная масса паразитоидов вылетает из листового опада за 6–8 недель до появления подходящих для заражения личинок и куколок минера [33]. Полезная деятельность паразитоидов в силу этого переносится на минеров других видов.

Однако постепенно видовое богатство и эффективность аборигенных паразитоидов могут увеличиваться. Вторгающийся хозяин, распространяясь, сталкивается с новыми видами энтомофагов из разных климатических зон, экологических регионов, разнообразных локальных биотопов, постепенно «обрастая новыми врагами» — это суть так называемой гипотезы экологической сортировки (the Ecological Sorting Hypothesis) [34]. При этом разным местным паразитоидам могут потребоваться различные по продолжительности периоды времени для поведенческих, фенологических и биологических адаптаций к новому хозяину. Авторы исследования [35], реконструировав картину паразитоидного комплекса *C. ohridella* как в пространственном, так и во временном масштабе, выявили тенденцию к усилению уровня паразитизма местных паразитоидов в инвазионных очагах в связи с длительностью пребывания инвайдера на территории.

Есть и еще одна гипотеза, объясняющая, как формируются паразитоидные сообщества инвазивных насекомых — *преследования хозяина* (Host-Pursuit Hypothesis). Согласно ей, паразитоиды из общей с хозяином области происхождения способны отслеживать расширения ареала хозяина [36]. В приложении к охридскому минеру эта гипотеза была проверена с помощью филогеографических исследований на примере *Pnigalio mediterraneus* (Hymenoptera: Eulophidae) — эктопаразитоида-полифага ряда листовых минеров и галлообразующих членистоногих [37]. По данным Grabenweger и соавт. [35], он доминирует в комплексе паразитоидов *C. ohridella* северо-западного кластера и обычен в юго-восточном. Очевидно, что «эффект преследования» могут демонстрировать и паразитоиды, приобретенные инвайдером в условиях вторичного ареала, распространяясь вместе с хозяином и адаптируясь (если нет географических и климатических ограничений) на новых территориях, т. е. механизмы, предсказываемые обеими гипотезами, сочетаются. Тем не менее процесс комплектации эффективного комплекса энтомофагов охридского минера займет длительное время. Следовательно, необходимо **изыскание прикладных методов биологического контроля** и апробация соответствующих технологий.

Как для любого инвазивного вида, для *C. ohridella* логичными представляются защитные меры классического биологического контроля, т. е. интродукции специализированных энтомофагов из области естественного распространения вредителя. Практическая реализация такого подхода долго не представлялась возможной в связи с неизвестностью происхождения фитофага. В настоящее время, когда проблема происхождения разрешилась, среди энтомофагов, выявленных в природном ареале *C. ohridella*, не обнаружено подходящих эффективных агентов.

Такое положение не отвергает целесообразности изысканий по использованию комплексов аборигенных паразитоидов в границах вторичного ареала. Напомним, что основным препятствием здесь является асинхронность развития охридского минера и местных паразитоидов. Можно ли преодолеть это несоответствие? В работе [38] представлена *технология усиления местного паразитизма*. Исследователи закладывали перезимовавший листовой опад с минами (он хранился при температурном режиме, не способствующем активации насекомых) в специальные контейнеры с отводным устройством, работающим по типу сепаратора. В первом отсеке сепаратора накапливались имаго минера, а в следующем — вылетевшие из зараженных личинок и куколок имаго паразитоидов, которых, накопив, выпускали, синхронизируя с жизненным циклом

C. ohridella. Использование подобной технологии в течение нескольких последовательных вегетационных сезонов имеет хорошие перспективы. Прием усиления паразитизма за счет контролируемого высвобождения паразитоидов из листового опада был апробирован на примере зулофида *Pnigalio agraulis* [39]: в полевом эксперименте был зафиксирован уровень паразитирования до 35 %, установлено, что при увеличении запаса выпускаемых энтомофагов в 10 раз уровень паразитирования минера увеличился в 4 раза.

Еще одним способом биологического контроля, потенциально перспективным в приложении к *C. ohridella*, может быть *сезонная колонизация энтомофагов-яйцеедов*, которых можно массово разводить в условиях биологических лабораторий. Так, паразитоидными яйцеедами являются наездники трихограммы — р. *Trichogramma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae). Разработка технологических схем использования трихограмм способом сезонной колонизации привлекает внимание уже длительное время, главным образом, для нужд полеводства и садоводства [40]. Из минирующих насекомых применение трихограмм успешно опробовано на томатной минирующей моли *Tuta absoluta* [41]. Представители *Trichogramma* spp. обладают рядом биологических особенностей [40], поэтому подбор подходящих видов и рас трихограмм для биологического контроля *C. ohridella* потребует не мало усилий. Другой группой энтомофагов, перспективных для контроля охридского минера на фазе яйца, являются златоглазки (Neuroptera, Chrysopidae). Их личинки являются хищниками-полифагами. На пространстве бывшего СССР видовой список златоглазок включает в себя 40 видов [42], а доминирует — *Chrysoperla* (= *Chrysopa*) *carnea* Steph. Этих насекомых на разных фазах развития можно обнаружить на листе каштана на протяжении вегетационного периода. Златоглазки природных популяций как эффективный фактор регуляции численности фитофагов проявляют себя, как правило, во второй половине лета. Сезонная колонизация может запустить механизм защиты раньше.

Технологические составляющие применения яйцеедов представляются следующими:

- 1) разведение лабораторной культуры энтомофага;
- 2) феромонный мониторинг лета и откладки яиц *C. ohridella*;
- 3) выпуск энтомофага в кроны каштанов в период массовой откладки яиц минером.

Но есть одна тонкость — и трихограммы, и златоглазки являются полифагами. При контролируемом выпуске необходимо избежать рассредоточения полезных насекомых и максимально привлечь их внимание к фитофагам-мишеням.

В связи с этим заслуживает внимания феномен семиохемиков — веществ, регулирующих химические взаимодействия организмов на популяционном и биоценотическом уровнях, в частности, вторичных метаболитов растений, проявляющих дистантное информационно-сигнальное действие. Так, в ответ на агрессию фитофага растение продуцирует летучие органические соединения — *herbivore-induced plant volatiles* (HIPV), привлекающие энтомофагов, трофически связанных с повреждающим растением фитофагом. Этот механизм противодействия растений фитофагам получил обозначение как «косвенная индуцированная устойчивость» [43]. По мере накопления данных появились идеи использования этого явления для усиления эффективности биологического контроля. В частности, наметились два пути:

1) создание и применение элиситоров косвенной индуцируемой устойчивости, способствующих увеличению эмиссии аттрактивных для энтомофагов летучих веществ [44];

2) синтез аналогов природных HIPV и разработка на их основе специальных химических препаратов [45].

Подобные исследования активизированы прежде всего в сфере защиты сельскохозяйственных культур. Но есть и результаты, полученные в условиях лесопарковых экосистем. Так, был идентифицирован компонентный состав летучих веществ с аттрактивным по отношению к энтомофагам действием, продуцируемых лесопарковой растительностью, и как наиболее часто встречающиеся отмечены Z-3-гексенилацетат, нонаналь, метилсалицилат, метилжасмонат, анисовый альдегид [46]. При оценке аттрактивного действия химических аналогов этих веществ выявлены различия в ольфакторной реакции лесных энтомофагов разных групп. В частности, для златоглазок аттрактивными свойствами обладают метилсалицилат и анисовый альдегид, для журчалок — анисовый альдегид, а у паразитоидов из числа микроперепончатокрылых не зарегистрированы достоверные различия в привлечении на ловушки с разными веществами. Сообщается о высокой ольфакторной восприимчивости к метилсалицилату и бензальдегиду у трихограмм [47].

Использование HIPV позиционируется в настоящее время в приложении к привлечению естественной полезной энтомофауны, однако в случае с *C. ohridella* эффективность этого приема целесообразно протестировать при обеих описанных выше технологиях контролируемого выпуска энтомофагов.

Выводы

Возможности биологического контроля численности охридского минера существуют. Так, *накопление и контролируемый выпуск местных*

энтомофагов-паразитоидов из листового опада является недорогой альтернативой сложной технологии лабораторного выращивания энтомофагов. Листовой опад, таким образом, становится важным технологическим ресурсом для накопления паразитоидов. *Сезонная колонизация энтомофагов-яйцеедов* с использованием аттрактивных в отношении энтомофагов HIPV, безусловно, потребует детальной проработки. В пользу целесообразности внедрения этой технологии можно привести следующее: выпуск энтомофагов-яйцеедов в очаги *C. ohridella* должен быть приурочен к периоду откладки яиц бабочками первой генерации. Поскольку в этот период повреждения листовой еще незначительны, то, очевидно, и выбор растением-хозяином легколетучих аттрактивных соединений сведен к минимуму — внесение синтетических аналогов HIPV в кроны деревьев может предотвратить нежелательное рассредоточение выпускаемых энтомофагов. На озелененных территориях эффект сезонной колонизации целесообразно подкрепить и традиционными биоценотическими (подсадка нектароносных травянистых растений, живые изгороди и т. п.) и биотехническими (углеводно-белковая подкормка имаго энтомофагов) методами.

Эти технологии предполагают интегрированный подход к снижению вредоносности охридского минера.

Список литературы

- [1] Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- [2] Kenis M., Tomov R., Svatos A., Schlinsog P., Lopez-Vaamonde C., Heitland W., Grabenweger G., Girardoz S., Freise J., Avtzi N. The horse-chestnut leaf miner in Europe. Prospects and Constraints for biological control // Proceedings of the 2nd International Symposium on biological control of arthropods, Davos, Switzerland, 12–16 September 2005. Morgantown: Forest Health Technology Enterprise Team, 2005, pp. 77–90.
- [3] Walas L., Dering M., Ganatsas P., Pietras M., Pers-Kamczyc E. The present status and potential distribution of relict populations of *Aesculus hippocastanum* L. in Greece and the diverse infestation by *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić // Plant Biosystems, 2018, no 1, pp. 1048–1058. DOI: 10.1080/11263504.2017.1415991
- [4] Simova-Tosic D., Filov S. Contribution to the horse chestnut miner // Zastita Bilja (in Serbo-Croat), 1985, v. 36, pp. 235–239.
- [5] Deschka G., Dimic N. *Cameraria ohridella* sp. aus Mazedonien, Jugoslawien (Lepidoptera; Lithocolletidae) // Acta Entomologica Jugoslaviae, 1986, v. 22, pp. 11–23.
- [6] Гниненко Ю.И., Орлинский А.Д. Новые фитофаги древесных насаждений // Защита и карантин растений, 2004. № 4. С. 33.
- [7] Голосова М.А., Гниненко Ю.И. Появление охридского минера на конском каштане в Москве // Вестник МГУЛ – Лесной вестник, 2006. № 2. С. 43–46.
- [8] Гниненко Ю.И., Мухамадиев Н.С., Ашикбаев Н.Ж. Охридский минер *Cameraria ohridella* (Lepidoptera,

- Gracillariidae) — обнаружение в Центральной Азии // Российский журнал биологических инвазий, 2016. № 4. С. 14–18.
- [9] Grabenweger G., Grill R. On the place of origin of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Beitrage zur Entomofaunistik Wien, 2000, v. 1, pp. 9–17.
- [10] Hellrigl K. Neue Erkenntnisse und Untersuchungen über die Rosskastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae) // Grederiana, 2001, v. 1, pp. 9–81.
- [11] Valade R., Kenis M., Hernandez-Lopez A., Augustin S., Mena M., Magnoux E., Rougerie R., Lakatos F., Roques A., Lopez-Vaamonde C. Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Mol Ecol., 2009, v. 18, pp. 3458–3470. DOI: 10.2307/23034440
- [12] Lees D.C., Lack H.W., Rougerie R., Hernandez-Lopez A., Raus T., Avtzis N. D., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: The case of the horse-chestnut leaf miner // Front Ecol Environ, 2011, v. 9, iss. 6, pp. 322–328. DOI: 10.1890/100098
- [13] Ермолаев И.В. Экологические механизмы непериодической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки — *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Журнал общей биологии, 2019. Т. 80. № 6. С. 451–476.
- [14] Invasive Species Compendium. URL: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/40598> (дата обращения 20.09.2021).
- [15] Каштанова О.А., Ткаченко О.Б. Устойчивость видов конского каштана (*Aesculus* L.) К охридскому минеру, или каштановой минирующей моли (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic) // Бюл. Мос. об-ва испытателей природы. Отделение биологии, 2020. Т. 125. Вып. 5. С. 45–51.
- [16] Белов П.В. Фармакогностическое исследование каштана конского обыкновенного (*Aesculus hippocastanum* L.) как перспективного источника биологически активных веществ: дис. ... канд. фарм. наук. Самара, 2020. 164 с.
- [17] Salleo S, Nardini A., Raimondo F., Lo Gullo M.A. Pace F., Giacomich P. Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in north-eastern Italy // Trees — structure and function, 2003, v. 17, pp. 367–375.
- [18] Беднова О.В., Губарев И.В. Особенности очагов охридского минера (*Cameraria ohridella*) в насаждениях Москвы // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск: Изд-во БГИТУ, 2021. Вып. 59. С. 113–117.
- [19] Connor E.F., Taverner M.P. The evolution and adaptive significance of leaf-mining habit // Oikos, 1997, v. 79, pp. 6–25.
- [20] Hawkins B.A. Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge: University Press, 1994, p. 190.
- [21] Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В. Паразиты как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал, 2011. Т. 90. № 1. С. 24–32.
- [22] Girardoz S., Quicke D., Kenis M. Factors favouring the development and maintenance of outbreaks in an invasive leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): a life table study // Agricultural and Forest Entomology, 2007, v. 9, iss. 2, pp. 141–158.
- [23] Grabenweger G., Kehrli P., Schlick-Steiner B., Steiner F., Stolz M., Bacher S. Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: identification and impact assessment // J. of Applied Entomology, 2005, v. 129, pp. 353–362.
- [24] Metla Z., Voitkāne S., Sešķēna R., Petrova V., Jankevica L. Presence of entomopathogenic fungi and bacteria in Latvian population of horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* // Acta Biol. Univ. Daugavp., 2013, v. 13, iss. 1, pp. 69–76.
- [25] Matuska-Lyżwa J., Kaca W., Żarnowiec P. Biological Activity of Wild Isolates of Entomopathogenic Nematodes to Horse Chestnut Leaf Miner (*Cameraria ohridella*) // Pol J Environ Stud., 2015, v. 24, pp. 1181–1184.
- [26] Freise J., Heitland W., Tosevski I. Parasitism of the horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lep., Gracillariidae), in Serbia and Macedonia // Anzeiger für Schädlingskunde, 2002, v. 75, pp. 152–157.
- [27] Grabenweger G., Avtzis N., Girardoz S., Hrasovec B., Tomov R., Kenis M. Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans // Agricultural and Forest Entomology, 2005, v. 7, pp. 291–296.
- [28] Girardoz S., Volter L., Tomov R., Quicke D.-L., Kenis M. Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners // J. of Applied Entomology, 2007, v. 13, iss. 9/10, pp. 603–612.
- [29] Volter L., Kenis M. Parasitoid complex and parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Czech Republic, Slovakia and Slovenia // Eur. J. Entomol, 2006, v. 103, pp. 365–370.
- [30] Tomiczek C., Krehan H. The horse chestnut leaf mining moth, (*Cameraria ohridella*): A new pest in central Europe // J. of Arboriculture, 1998, v. 24, pp. 144–148.
- [31] Bhatti I., Ozanne C., Shaw P. Parasitoids and Parasitism Rates of the Horse Chestnut Leaf Miner *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae) across Four Sites in South-West London // Arboricultural J.: The International J. of Urban Forestry, 2013, v. 35, iss. 13, pp. 147–159. DOI: 10.1080/03071375.2013.813706
- [32] Костюков В.В., Кошелева О.В., Наконечная И.В., Гунашева З.М. Первое сообщение о паразитах каштановой моли в России // Защита и карантин растений, 2014. № 9. С. 41–42.
- [33] Grabenweger G. Poor control of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), by native European parasitoids: a synchronisation problem // European J. of Entomology, 2004, v. 101, pp. 189–192.
- [34] Cornell H.V., Hawkins B.A. Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders // The American Naturalist, 1993, v. 141, iss. 6, pp. 847–865.
- [35] Grabenweger G., Kehrly P., Zweymuller I., Augustin S. Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe // Biol. Invasions, 2010, v. 12, iss. 8, pp. 2797–2813. DOI: 10.1007/s10530-009-9685-z
- [36] Stone G.N., Lohse K, Nicholls J.A, Fuentes-Utrilla P., Sinclair F., Schönrogge K., Csoka G., Melika G., Nieves-Al-drey J.-L., Pujade-Villar J., Tavakoli M., Askew R.R., Hickerson J. Reconstructing community assembly in time and space reveals enemy escape in a western Palearctic insect community // Curr. Biol, 2012, v. 22, pp. 532–537.
- [37] Gebiola M., Lopez-Vaamonde C., Nappo A.G., Bernardo U. Did the parasitoid *Pnigalio mediterraneus* (Hymenoptera: Eulophidae) track the invasion of the horse chestnut leaf miner? // Biol Invasions, 2014, v. 16, pp. 843–857. DOI: 10.1007/s10530-013-0542-8
- [38] Kehrli P., Lehmann M., Bacher S. Mass-emergence devices: a biocontrol technique for conservation and augmentation of parasitoid // Biological control, 2005, v. 32, pp. 191–199.

- [39] Klug T., Meyhöfer R., Kreye M., Hommes M. Native parasitoids and their potential to control the invasive leafminer, *Cameraria ohridella* DESCH. & DIM. (Lep.: Gracillariidae) // *Bulletin of Entomological Research*: Cambridge University Press, 2008, v. 98, pp. 379–387. DOI: 10.1017/S0007485308005695
- [40] Сорокина А.П. Применение трихограммы: прошлое и настоящее // *Защита и карантин растений*, 2011. № 10. С. 9–12.
- [41] Cabello T. Biological control of the South American Tomato Pinworm *Tuta absoluta* with releases of *Trichogramma achaeae* in tomato greenhouses of Spain. Integrated control in Protected Crops, Mediterranean Climate // *IOBC/WPRS Bulletin*, 2009, v. 49, pp. 225–230.
- [42] Коваленков В.Г. Технология разведения и применения энтомофагов должна соответствовать регламентам // *Защита и карантин растений*, 2011. № 6. С. 43–46.
- [43] Dicke M., van Poecke R.M.P., de Boer J.G. Inducible indirect defence of plants: From mechanism to ecological function // *Basic Appl. Ecol.*, 2003, v. 4, pp. 27–42.
- [44] Буров В.Н., Петрова М.О., Селищкая О.Г., Степанычева Е.А., Черменская Т.Д., Шамшев И.В. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 181 с.
- [45] Khan Z.R., James D.G., Midega C.A.O., Pickett J.A. Chemical ecology and conservation biological control // *Biological Control*, 2008, v. 45, pp. 210–224.
- [46] Степанычева Е.А., Петрова М.О., Черменская Т.Д. Атрактивность синтетических аналогов летучих соединений растений для энтомофагов // *Защита и карантин растений*, 2017. № 12. С. 22–24.
- [47] Simpson M., Simmons A.T., Wratten S.D., James D.G., Leeson G., Nicol H.I. Insect attraction to synthetic herbivore-induced plant volatile-treated field crops // *Agricultural and Forest Entomology*, 2011, v. 13., iss.1, pp. 45–57. DOI: 10.1111/j.1461-9563.2010.00496.x

Сведения об авторе

Беднова Ольга Викторовна — канд. биол. наук, доцент кафедры лесоводства, экологии и защиты леса МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), oliabednova@rambler.ru

Поступила в редакцию 27.09.2021.

Одобрено после рецензирования 24.11.2021.

Принята к публикации 06.12.2021.

OHRID MINER CAMERARIA OHRIDELLA DESCHKA & DIMIC: FEATURES OF INVASIVE FOCI AND PERSPECTIVES OF BIOLOGICAL CONTROL

O.V. Bednova

BMSTU (Mytishchi branch), 1, 1st Institutskaya st., 141005, Mytishchi, Moscow reg., Russia

oliabednova@rambler.ru

The ecological mechanisms of one of the most dynamic biological invasions such as a colonization of artificial plantations of horse chestnut *Aesculus hippocastanum* L. by the ohrid miner, or chestnut miner *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera, Gracillariidae) have been analyzed. The materials of publications on the bioecological features of *C. ohridella* in the conditions of native and invasive areas are summarized. The survey results of phytophage invasive foci in plantations of Moscow are presented. Particular attention is paid to the change in population characteristics (density, level of damage by entomophages) in connection with the biotopic conditions of horse chestnut plantations and meteorological features of the growing season. Measures to reduce the harm by *C. ohridella* by means of a biological control are considered. The information on the influence of various biotic factors on the phytophage is analyzed. Particular attention is paid to parasitoids as a means of the classical biological method. A suitable agent among parasitoids from natural foci of the miner has not yet been identified, and the level of local parasitism in European invasive foci is low. The perspective method of enhancing local parasitism through the accumulation and controlled release of parasitoids from leaf litter is substantiated. This technique makes it possible to synchronize the appearance of parasitoids with the phenology of the pest. This technology has already been tested by European researchers. Prospects are substantiated, the technology of seasonal colonization of parasits, which can be massively bred in biological laboratories such as parasitoids of *Trichogramma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Trichogrammatidae) and chrysopids (Neuroptera, Chrysopidae) is presented. Inside the invasive foci of *C. ohridella*, the effectiveness of seasonal colonization is proposed to be enhanced by using synthetic analogs of herbivore-induced plant volatiles (HIPV) that attract entomophages.

Keywords: Ohrid miner, *Cameraria ohridella*, horse chestnut, invasive foci, biological control, entomophages, seasonal colonization

Suggested citation: Bednova O.V. *Okhridskiy minor Cameraria ohridella Deschka&Dimic: osobennosti invazionnykh ochagov i perspektivy biologicheskogo kontrolya* [Ohrid miner *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic: features of invasive foci and perspectives of biological control]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2022, vol. 26, no. 1, pp. 5–16. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-1-5-16

References

- [1] *Biologicheskiye invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh* [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Moscow: Partnership of scientific publications KMK, 2004, 436 p.
- [2] Kenis M., Tomov R., Svatos A., Schlinsog P., Lopez-Vaamonde C., Heitland W., Grabenweger G., Girardo S., Freise J., Avtzis N. The horse-chestnut leaf miner in Europe. Prospects and Constraints for biological control. In Proceedings of the 2nd International Symposium on biological control of arthropods, Davos, Switzerland, 12–16 September 2005. Morgantown: Forest Health Technology Enterprise Team, 2005, pp. 77–90.
- [3] Walas L., Dering M., Ganatsas P., Pietras M., Pers-Kamczyc E. The present status and potential distribution of relict populations of *Aesculus hippocastanum* L. in Greece and the diverse infestation by *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić. *Plant Biosystems*, 2018, no 1, pp. 1048–1058. DOI: 10.1080/11263504.2017.1415991
- [4] Simova-Tosic D., Filov S. Contribution to the horse chestnut miner. *Zastita Bilja* (in Serbo-Croat), 1985, v. 36, pp. 235–239.
- [5] Deschka G., Dimic N. *Cameraria ohridella* sp. aus Mazedonien, Jugoslawien (Lepidoptera; Lithocolletidae). *Acta Entomologica Jugoslaviae*, 1986, v. 22, pp. 11–23.
- [6] Gninenko YU. I., Orlinskiy A.D. *Novyye fitofagi drevesnykh nasazhdeniy* [New phytophages of tree plantations] *Zashchita i karantin rasteniy*. [Plant Protection and Quarantine], 2004, no 4, p. 33.
- [7] Golosova M.A., Gninenko YU.I. *Poyavleniye okhridskogo minera na konskom kashtane v Moskve* [The appearance of the Ohrid leafminer on horse chestnut in Moscow]. *Moscow state forest university bulletin – Lesnoy vestnik*, 2006, no 2, pp.43–46.
- [8] Gninenko Yu.I., Mukhamadiev N.S., Ashikbaev N.Zh. *Okhridskiy minor Cameraria ohridella (Lepidoptera, Gracillariidae) — obnaruzheniye v Tsentral'noy Azii* [Ohrid miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) — detection in Central Asia]. *Rossiyskiy Zhurnal biologicheskikh invaziy* [Russian Journal of Biological Invasions], 2016, no. 4, pp. 14–18.
- [9] Grabenweger G., Grill R. On the place of origin of *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae). *Beitrag zur Entomofaunistik Wien*, 2000, v. 1, pp. 9–17.
- [10] Hellrigl K. Neue Erkenntnisse und Untersuchungen über die Rosskastanien-Miniermotte *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Lepidoptera, Gracillariidae). *Gredleriana*, 2001, v. 1, pp. 9–81.
- [11] Valade R., Kenis M., Hernandez-Lopez A., Augustin S., Mena M., Magnoux E., Rougerie R., Lakatos F., Roques A., Lopez-Vaamonde C. Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae). *Mol Ecol.*, 2009, v. 18, pp. 3458–3470. DOI: 10.2307/23034440
- [12] Lees D.C., Lack H.W., Rougerie R., Hernandez-Lopez A., Raus T., Avtzis N. D., Augustin S., Lopez- Vaamonde C. Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: The case of the horse-chestnut leaf miner. *Front Ecol Environ*, 2011, v. 9, iss. 6, pp. 322–328. DOI: 10.1890/100098
- [13] Yermolayev I.V. *Ekologicheskiye mekhanizmy neperiodicheskoy populyatsionnoy volny na primere topolevoy moli-pestryanki — Phyllonorycter populifoliella (Lepidoptera, Gracillariidae)* [Ecological mechanisms of non-periodic population waves on the example of the poplar moth — *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae)]. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of General Biology], 2019, v. 80, no. 6, pp. 451–476.
- [14] Invasive Species Compendium. Available at: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/40598> (accessed 09.20.2021).
- [15] Kashtanova O.A., Tkachenko O.B. *Ustoychivost' vidov konskogo kashtana (Aesculus L.) K okhridskomu mineru, ili kashtanovoy miniruyushchey moli (Cameraria ohridella Deschka & Dimić)* [Resistance of horse chestnut species (*Aesculus* L.) to Ohrid miner, or chestnut miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić)]. *Byul. Mosk. obshchestva ispytateley prirody. Otd. Biol* [Bul. Moscow society of nature testers. Dept. Biol], 2020, v. 125, iss. 5, pp. 45–51.
- [16] Belov P.V. *Farmakognosticheskoye issledovaniye kashtana konskogo obyknovennogo (Aesculus hippocastanum L.) kak perspektivnogo istochnika biologicheskii aktivnykh veshchestv* [Pharmacognostic study of horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) as a promising source of biologically active substances]. *Dis. ... Cand. Sci. (Pharmaceutical)*. Samara, 2020, p. 164.
- [17] Salleo S, Nardini A., Raimondo F., Lo Gullo M.A. Pace F., Giacomich P. Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in north-eastern Italy. *Trees — structure and function*, 2003, v. 17, pp. 367–375.
- [18] Bednova O.V., Gubarev I.V. *Osobennosti ochagov okhridskogo minora (Cameraria ohridella) v nasazhdeniyakh Moskvy* [Features of Ohrid miner (*Cameraria ohridella*) foci in Moscow plantations]. *Aktual'nyye problemy lesnogo kompleksa* [Actual problems of the forest complex]. Bryansk: BGITU, 2021, no. 59, pp. 113–117.
- [19] Connor E.F., Taverner M.P. The evolution and adaptive significance of leaf-mining habit. *Oikos*, 1997, v. 79, pp. 6–25.
- [20] Hawkins B.A. *Pattern and process in host-parasitoid interactions*. Cambridge: University Press, 1994, p. 190.
- [21] Yermolayev I. V., Yefremova Z. A., Izhboldina N. V. *Parazitoidy kak faktor smertnosti Lipovoy moli-pestryanki (Phyllonorycter issikii, Lepidoptera, Gracillariidae)* [Parasitoids as a factor of mortality of the Linden moth (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae)]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal], 2011, v. 90, no. 1, pp. 24–32.
- [22] Girardo S., Quicke D., Kenis M. Factors favouring the development and maintenance of outbreaks in an invasive leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae): a life table study. *Agricultural and Forest Entomology*, 2007, v. 9, iss. 2, pp. 141–158.
- [23] Grabenweger G., Kehrl P., Schlick-Steiner B., Steiner F., Stolz M., Bacher S. Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: identification and impact assessment. *J. of Applied Entomology*, 2005, v. 129, pp. 353–362.
- [24] Metla Z., Voitkāne S., Seškēna R., Petrova V., Jankevica L. Presence of entomopathogenic fungi and bacteria in Latvian population of horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella*. *Acta Biol. Univ. Daugavp.*, 2013, v. 13, iss. 1, pp. 69–76.
- [25] Matuska-Lyzwa J., Kaca W., Żarnowiec P. Biological Activity of Wild Isolates of Entomopathogenic Nematodes to Horse Chestnut Leaf Miner (*Cameraria ohridella*). *Pol J Environ Stud.*, 2015, v. 24, pp. 1181–1184.
- [26] Freise J., Heitland W., Tosevski I. Parasitism of the horse-chestnut leaf miner, *Cameraria ohridella* Deschka and Dimic (Lep., Gracillariidae), in Serbia and Macedonia. *Anzeiger für Schädlingkunde*, 2002, v. 75, pp. 152–157.
- [27] Grabenweger G., Avtzis N., Girardo S., Hrasovec B., Tomov R., Kenis M. Parasitism of *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae) in natural and artificial horse-chestnut stands in the Balkans. *Agricultural and Forest Entomology*, 2005, v. 7, pp. 291–296.

- [28] Girardo S., Volter L., Tomov R., Quicke D.-L., Kenis M. Variations in parasitism in sympatric populations of three invasive leaf miners. *J. of Applied Entomology*, 2007, v. 13, iss. 9/10, pp. 603–612.
- [29] Volter L., Kenis M. Parasitoid complex and parasitism rates of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Czech Republic, Slovakia and Slovenia. *Eur. J. Entomol.*, 2006, v. 103, pp. 365–370.
- [30] Tomiczek C., Krehan H. The horse chestnut leaf mining moth, (*Cameraria ohridella*): A new pest in central Europe. *J. of Arboriculture*, 1998, v. 24, pp. 144–148.
- [31] Bhatti I., Ozanne C., Shaw P. Parasitoids and Parasitism Rates of the Horse Chestnut Leaf Miner *Cameraria ohridella* Deschka and Dimić (Lepidoptera: Gracillariidae) across Four Sites in South-West London. *Arboricultural J.: The International J. of Urban Forestry*, 2013, v. 35, iss. 13, pp. 147–159. DOI: 10.1080/03071375.2013.813706
- [32] Kostyukov V.V., Kosheleva O.V., Nakonechnaya I.V., Gunasheva Z.M. *Pervoye soobshcheniye o parazitakh kashtanovoy moli v Rossii* [The first report on the chestnut moth parasites in Russia]. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant Protection and Quarantine], 2014, no. 9, pp. 41–42.
- [33] Grabenweger G. Poor control of the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae), by native European parasitoids: a synchronisation problem. *European J. of Entomology*, 2004, v. 101, pp. 189–192.
- [34] Cornell H.V., Hawkins B.A. Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: a comparison of hosts as natives and hosts as invaders. *The American Naturalist*, 1993, v. 141, iss. 6, pp. 847–865.
- [35] Grabenweger G., Kehrly P., Zweymüller I., Augustin S. Temporal and spatial variations in the parasitoid complex of the horse chestnut leafminer during its invasion of Europe. *Biol. Invasions*, 2010, v. 12, iss. 8, pp. 2797–2813. DOI: 10.1007/s10530-009-9685-z
- [36] Stone G.N., Lohse K., Nicholls J.A., Fuentes-Utrilla P., Sinclair F., Schönrogge K., Csoka G., Melika G., Nieves-Aldrey J.-L., Pujade-Villar J., Tavakoli M., Askew R.R., Hickerson J. Reconstructing community assembly in time and space reveals enemy escape in a western Palearctic insect community. *Curr. Biol.*, 2012, v. 22, pp. 532–537.
- [37] Gebiola M., Lopez-Vaamonde C., Nappo A.G., Bernardo U. Did the parasitoid *Pnigalio mediterraneus* (Hymenoptera: Eulophidae) track the invasion of the horse chestnut leaf miner?. *Biol. Invasions*, 2014, v. 16, pp. 843–857. DOI: 10.1007/s10530-013-0542-8
- [38] Kehrly P., Lehmann M., Bacher S. Mass-emergence devices: a biocontrol technique for conservation and augmentation of parasitoid. *Biological control*, 2005, v. 32, pp. 191–199.
- [39] Klug T., Meyhöfer R., Kreye M., Hommes M. Native parasitoids and their potential to control the invasive leafminer, *Cameraria ohridella* DESCH. & DIM. (Lep.: Gracillariidae). *Bulletin of Entomological Research: Cambridge University Press*, 2008, v. 98, pp. 379–387. DOI:10.1017/S0007485308005695
- [40] Sorokina A.P. *Primeneniye trikhogrammy: proshloye i nastoyashcheye* [Application of trichogramma: past and present]. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant protection and quarantine], 2011, no. 10, pp. 9–12.
- [41] Cabello T. Biological control of the South American Tomato Pinworm *Tuta absoluta* with releases of *Trichogramma achaeae* in tomato greenhouses of Spain. *Integrated control in Protected Crops, Mediterranean Climate. IOBC/WPRS Bulletin*, 2009, v. 49, pp. 225–230.
- [42] Kovalenkov V.G. *Tekhnologiya razvedeniya i primeneniya entomofagov dolzhna sootvetstvovat' reglamentam* [The technology of breeding and using entomophages must comply with the regulations]. *Zashchita i karantin rasteniy* [Protection and Quarantine], 2011, no. 6, pp. 43–46.
- [43] Dicke M., van Poecke R.M.P., de Boer J.G. Inducible indirect defence of plants: From mechanism to ecological function. *Basic Appl. Ecol.*, 2003, v. 4, pp. 27–42.
- [44] Burov V.N., Petrova M.O., Selitskaya O.G., Stepanycheva Ye.A., Chermenskaya T.D., Shamshev I.V. *Indutsirovannaya ustoychivost' rasteniy k fitofagam* [Induced plant resistance to phytophages]. Moscow: Partnership of scientific publications KMK, 2012, 181 p.
- [45] Khan Z.R., James D.G., Midega C.A.O., Pickett J.A. Chemical ecology and conservation biological control. *Biological Control*, 2008, v. 45, pp. 210–224.
- [46] Stepanycheva Ye.A., Petrova M.O., Chermenskaya T.D. *Attraktivnost' sinteticheskikh analogov letuchikh soyedineniy rasteniy dlya entomofagov* [The attractiveness of synthetic analogs of plant volatile compounds for entomophages]. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant Protection and Quarantine], 2017, no. 12, pp. 22–24.
- [47] Simpson M., Simmons A.T., Wratten S.D., James D.G., Leeson G., Nicol H.I. Insect attraction to synthetic herbivore-induced plant volatile-treated field crops. *Agricultural and Forest Entomology*, 2011, v. 13., iss.1, pp. 45–57. DOI: 10.1111/j.1461-9563.2010.00496.x

Author's information

Bednova Ol'ga Viktorovna — Cand. Sci. (Biology), Associate Professor of the BMSTU (Mytishchi branch), oliabednova@rambler.ru

Received 27.09.2021.

Approved after review 24.11.2021.

Accepted for publication 06.12.2021.