РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт аридных зон ЮНЦ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute of Arid Zones SSC

Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 8. Вып. 1

Vol. 8. No. 1

Ростов-на-Дону
2012

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

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

**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-letyia Lenina sq., 4, Ulyanovsk 432700 Russia. E-mail: a.misch@rambler.ru

Ключевые слова: дубовая минирующая моль-пестрянка *Phyllonorycter roboris*, хальцидоидные наездники, эктопаразитизм, эндопаразитизм.

Key words: oak leaf-mining moth *Phyllonorycter roboris*, chalcidoid parasitic wasps, ectoparasitism, endoparasitism.

Резюме. В статье приводятся сведения о наездниках-паразитах дубовой минирующей моли-пестрянки *Phyllonorycter roboris*, гусеницы которой минируют листья дуба. Впервые описаны особенности преимагинального развития двух доминантных видов комплекса паразитов: эктопаразитического *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834) (Eulophidae) и эндопаразитического *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848) (Encyrtidae).

Abstract. The article gives information on parasitic wasps, infesting leaf-mining moth, *Phyllonorycter roboris*. Larvae of the moth mine leaves of oak. Features of preimaginal stages of two dominant species of the parasitocomplex are described for the first time. Parasitic wasps *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834) (Eulophidae) and *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848) (Encyrtidae) are considered as an example of ecto- and endoparasitism on leaf-mining moth.

Введение

Исследование паразитических наездников, заражающих минирующих чешуекрылых, актуально, поскольку вредоносность минирующих молей в древесных экосистемах за последние десятилетия существенно возросла. Это проявляется как во вспышках их размножения, так и в проникновении в новые области [Sefrova, 2003]. Изучение биологических особенностей паразитических наездников, а также выявление перспективных видов, оказывающих существенный сдерживающий эффект на рост популяции минёра, следует считать приоритетными направлениями в развитии биологического подавления минирующих молей.

Рассматриваемая в статье дубовая моль-пестрянка, указываемая как вредитель дуба в Европе, Закавказье и Малой Азии [Кузнецов, 1981], минирует листья ряда

видов рода *Quercus*. В ходе исследований были описаны как биологические особенности дубовой минирующей моли, так и экто- и эндопаразитизм развивающихся на ней наиболее многочисленных видов хальцидоидных наездников.

Материал и методы

Материал собран на юго-западе Краснодарского края близ Анапы в районе с географическими координатами с 44°52' по 45°08' с.ш. и с 37°15' по 37°40' в.д. Минируемые листья дуба собирались в ходе полевых исследований в июне 2011 года, после чего подвергались камеральной обработке. Поскольку цельные листья подвержены воздействию плесени, мины срезались с листовой пластинки, вскрывались тонкой иглой и просматривались на предмет наличия личинок и куколок молей, затем помещались в пластиковые пробирки объемом 10 мл по одной для последующего изучения в лабораторных условиях. Для улучшения аэрации и соблюдения постоянного микроклимата пробирки закрывались ватными тампонами и выдерживались при температуре 20–22°C в термостате. Каждые 24 часа содержимое мин изучали при помощи стереоскопического микроскопа МС-2 ZOOM и фотографировали при помощи цифровой камеры Samsung L73. В минах присутствовали либо гусеницы и куколки дубовой минирующей моли-пестрянки, либо личинки хальцидоидных наездников, развивающихся на данном хозяине. Стадии развития как молей, так и паразитов фиксировались через равные промежутки времени (24 часа).

Результаты и обсуждение

Комплекс паразитов дубовой моли-пестрянки. Всего было собрано около 500 мин моли, из которых выведено около 200 особей бабочек и 242 – наездников из семейств: Eulophidae (4 вида) – *Chrysocharis*

laomedon (Walker, 1839), *Prigalio soemius* (Walker, 1839), *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834), *Minotetrastichus frontalis* (Nees, 1834) и Encyrtidae (1 вид) – *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848). Таким образом, всего из гусениц и куколок дубовой моли-пестрянки выведено 5 видов хальцидоидных наездников, из которых преобладающими являются 2 вида – *S. sericeicornis* и *A. testaceipes* (44% и 43% соответственно от всех выведенных паразитов). Указанные доминантные виды наездников, по-видимому, играют основную роль в сдерживании численности минёра, поскольку в районе проведения исследований угнетения кормовых растений и ранней дефолиации не наблюдалось, поэтому изучению их биологии уделено наибольшее внимание. Следует отметить, что ранее для дубовой минирующей моли-пестрянки указывались только 2 вида наездников-паразитов – *S. sericeicornis* и *M. frontalis* [Noyes, 2011]. Остальные виды отмечены в качестве паразитов дубовой минирующей моли-пестрянки впервые.

Биология дубовой минирующей моли-пестрянки (Color plate 17: рис. 1). Яйца самкой моли откладываются на нижнюю сторону листьев дуба, без их четкой локализации. Выходящие гусеницы начинают прокладывать ход через эпидерму в мезофилл листа, образуя в течение 5–7 дней пятновидную, немного деформирующую лист, мину площадью 2–2.5 см² (Color plate 17: рис. 2). За этот период гусеница претерпевает 5 линек и увеличивается в размерах более чем в 5 раз (до 6–8 мм). Гусеницы питаются ассимиляционными тканями листа между верхним и нижним эпидермисом; при этом образуется полость, в которой располагается сама гусеница и ее экскременты (обычно скученно в одном месте, Color plate 17: рис. 3). Окукливание осуществляется непосредственно в мине в слабо выраженном коконе (Color plate 17: рис. 4). Выход взрослой моли происходит через 6–8 дней.

Биология доминантных видов наездников – *S. sericeicornis* и *A. testaceipes*. Около 87% от общего числа паразитов приходится на два указанных вида. Первый из них развивается наружно на гусеницах и куколках моли, тогда как личинки второго паразитируют внутри исключительно гусениц хозяина. Следует отметить, что преимагинальное развитие этих наездников ранее не было изучено. *S. sericeicornis* является распространенным многоядным паразитом насекомых, скрытоживущие личинки которых питаются внутри растительных тканей: минирующих молей, жуков-долгоносиков, пилильщиков, – что типично для наездников с идиобионтной личинкой [Никольская, 1978; Askew, Shaw, 1986; Сугоняев, Войнович, 2006]. *A. testaceipes* также ранее отмечался как эндопаразит гусениц чешуекрылых рода *Lithocolletis* Hübner, 1825 [Никольская, 1952].

Наездник *S. sericeicornis* (Color plate 17: рис. 5) заражает гусениц либо куколок дубовой моли, парализуя их и откладывая только одно яйцо на поверхность тела хозяина (солитарный эктопаразитизм), предварительно прокалывая яйцекладом эпидерму листа над местом локализации. Личинка паразита питается гемолимфой, прокалывая покровы хозяина мандибулами (Color plate 17: рис. 6). Развитие до окукливания продолжается 5–7 дней, при этом осуществляется 4 линьки. Личинка *S.*

sericeicornis старшего возраста (Color plate 17: рис. 7) достигает 2.5–3 мм в длину, имеет хорошо выраженное сегментарное строение (13 сегментов), лишена каких-либо двигательных придатков. При стереомикроскопии через прозрачные покровы хорошо просматривается трахейная система, состоящая из двух продольных стволов, идущих по латеральным сторонам тела справа и слева. От каждого ствола отходят трахеи, открывающиеся дыхательными отверстиями на 3–11 сегментах (по паре на каждом сегменте, всего 9 пар, Color plate 17: рис. 8). Головной сегмент способен втягиваться, глаза отсутствуют, имеется пара очень коротких антенн; ротовое отверстие расположено вентрально, с парными изогнутыми мандибулами. Перед окукливанием личинка выделяет меконий и теряет подвижность. Развитие куколки длится 6–8 дней; в начальный период покровы ее светло-коричневые (Color plate 17: рис. 9), затем постепенно темнеют. При формировании плотного покрова куколка выделяет вблизи анального конца эластичный филамент, при помощи которого фиксируется в мине хозяина. Взрослая самка наездника (показана на Color plate 17: рис. 5) до 3 мм в длину.

A. testaceipes является эндопаразитом гусениц старшего возраста дубовой минирующей моли-пестрянки (Color plate 17: рис. 10). Аналогично предыдущему виду наездника, самка *A. testaceipes* безошибочно определяет место локализации гусеницы в мине и производит кладку яйца в один из брюшных сегментов тела хозяина, предварительно осуществляя прокол листа; при этом не наблюдается парализации, но наездник вводит в тело личинки вещества, по-видимому, задерживающие ее дальнейшее развитие и превращение в куколку. Для данного вида наездника характерна полиэмбриония [Никольская, 1952], при которой в одном хозяине из отложенного яйца развивается сразу несколько зародышей. В ходе исследований минимальное количество развивающихся личинок паразита на гусенице моли равнялось 5, максимальное – 11. Развитие личинок происходит в течение 7–9 дней с тремя линьками (Color plate 17: рис. 11). Личинки старшего возраста не более 0.5 мм в длину, имеют 13-сегментное строение, без каких-либо придатков и прикрепительных структур. Перед окукливанием каждая располагается в отдельной капсуле из видоизмененных покровов гусеницы, коконов не образуют (Color plate 17: рис. 12). Следует отметить, что питающиеся внутри одной гусеницы паразиты не конкурируют между собой, а пищевой ресурс хозяина распределяется равномерно между всеми особями, так что размеры личинок практически одинаковы. После выделения мекония личинки окукливаются; развитие куколки длится примерно 7–10 дней. В начале своего формирования куколки прозрачные, с хорошо выраженными при микроскопии красными глазами (Color plate 17: рис. 13), затем темнеют (Color plate 17: рис. 14). Взрослые особи вылетают, прогрызая лётное отверстие в стенках капсулы (Color plate 17: рис. 15). *A. testaceipes*, вероятно, следует охарактеризовать как наездника с коинобионтной стратегией развития, поскольку при заражении хозяина прослеживается регуляция его физиологических функций на гормональном уровне,

Рис. 1–4. Стадии развития *Phyllonorycter roboris* (Zeller, 1839).

1 – имаго моли; 2 – нижнесторонняя мина на листе дуба; 3 – гусеница во вскрытой мине; 4 – куколка во вскрытой мине.

Fig. 1–4. Stages of *Phyllonorycter roboris* (Zeller, 1839).

1 – imago of moth; 2 – leaf mine on *Quercus*; 3 – larva in mine; 4 – pupa in mine.

Рис. 5–9. Стадии развития *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834).

5 – имаго наездника; 6 – солитарный эктопаразитизм личинки на куколке дубовой минирующей моли-пестрянки; 7 – личинка старшего возраста с дорсальной стороны (хорошо выражена сегментация тела); 8 – личинка старшего возраста с латеральной стороны (показана трахейная система); 9 – куколка на ранней стадии развития (виден прикрепительный филамент и меконий).

Fig. 5–9. Stages of *Sympiesis sericeicornis* (Nees, 1834).

5 – imago of parasitic wasp; 6 – solitary ectoparasite on pupa of *Phyllonorycter roboris*; 7 – last instar larva with segmentation (dorsal view); 8 – last instar larva with tracheal system (lateral view); 9 – attached pupa with filament and meconium.

Рис. 10–15. Стадии развития *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848).

10 – имаго наездника; 11 – гregarный эндопаразитизм на гусенице дубовой минирующей моли-пестрянки; 12 – личинки старшего возраста внутри капсул в гусенице хозяина; 13 – куколки на ранней стадии развития внутри гусеницы хозяина (видны сформированные глаза и меконий); 14 – куколки на поздней стадии развития внутри гусеницы хозяина; 15 – выход имаго из мумии хозяина.

Fig. 10–15. Stages of *Ageniaspis testaceipes* (Ratzeburg, 1848).

10 – imago of parasitic wasp; 11 – gregarious endoparasitism inside larva of *Phyllonorycter roboris*; 12 – larvae in capsules inside larva of *Ph. roboris*; 13 – first instar pupae inside larva of *Ph. roboris* (visible red eyes and meconium); 14 – last instar pupae inside larva of *Ph. roboris*; 15 – emergence of imago from the host's body.

что достигается введением самкой при кладке яйца токсинов, ингибирующих дальнейшее развитие и метаморфоз гусениц молей.

Возможно, наездник *S. sericeicornis* обладает большей экологической пластичностью, поскольку способен заражать как гусениц, так и куколок дубовой минирующей моли-пестрянки. Кроме того, рассматриваемый вид хальцидоидных наездников указывается как первичный паразит более 180 видов насекомых из отрядов Coleoptera, Hymenoptera и Lepidoptera (наиболее часто ассоциируется с молями-пестрянками семейства Gracillariidae) и как вторичный – для 12 других видов наездников [Noyes, 2011]. *S. sericeicornis*, по-видимому, не обладает специфическими морфологическими и биологическими адаптациями к конкретному виду хозяина (дубовой минирующей моли-пестрянке), но, тем не менее, приспособлен к паразитизму именно на скрытоживущих насекомых. Это подтверждается многочисленными примерами трофической специализации самого наездника: *S. sericeicornis* заражает жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionidae), личинки которых развиваются в толще растительных тканей, пилильщиков (Hymenoptera: Tenthredinidae) и молей (Lepidoptera: Bucculatricidae, Gelechiidae, Gracillariidae, Lyonetiidae, Nepticulidae, Tischeriidae), минирующих листья [Noyes, 2011]. Примерами адаптаций к паразитизму на минёрах можно назвать: способность самок находить место локализации хозяина, скрывающегося под слоем растительных тканей, введение перед откладкой яйца парализующего токсина, действующего на широкий спектр хозяев из разных отрядов насекомых, образование прикрепительного филамента куколками паразита для фиксации в мине хозяина.

A. testaceipes использует в качестве хозяев узкий спектр чешуекрылых-минёров из семейств Gelechiidae, Gracillariidae, Lyonetiidae и Nepticulidae (около 35 видов) [Noyes, 2011], при этом он более адаптирован к паразитизму на конкретных видах насекомых (в основном это моли-пестрянки семейства Gracillariidae). Наездник вступает в сложное взаимодействие со своим хозяином, выделяя специфические для конкретного вида вещества, замедляющие его формирование и переход в следующую стадию преимагинального развития.

Определительная таблица семейств хальцидоидных наездников из комплекса паразитов дубовой минирующей моли-пестрянки [Никольская, 1952]

- 1(2). Бока среднегруди цельные, выпуклые. Средние голени с длинной толстой шпорой. Шпора средних голени без зубцов. Среднеспинка выпуклая, без парасидальных борозд. Мargинальная жилка переднего крыла короткая. Члеников жгутика менее 7. Encyrtidae
- 2(1). Бока среднегруди всегда разделенные. Средние голени с нормальной шпорой. Лапки 4-члениковые. Субмаргинальная жилка плавно переходит в маргинальную, длиннее ее. Радиальная жилка длинная, постмаргинальная имеется. Брюшко без стебелька. Парасидальные борозды отсутствуют либо немного намечены спереди. Антенны самцов часто ветвистые. Eulophidae

Определительная таблица рода и вида хальцидоидных наездников семейства Encyrtidae из комплекса паразитов дубовой минирующей моли-пестрянки [Никольская, 1952]

Ageniaspis Dahlbom, 1857. Самка. Голова спереди округлая, глаза овальные, опушенные, лоб широкий, мандибулы 3-зубые. Усики прилегают выше края рта, основной членик цилиндрический или слегка расширен, поворотный длиннее 1-го, жгутик короткий, иногда 5-члениковый, членики обычно не длиннее ширины, булава большая, утолщенная, на вершине закругленная или слегка усеченная. Среднеспинка и щитик бархатисто-матовые, щитик выпуклый. Крылья большие, бесцветные, маргинальная жилка короткая, радиальная длиннее маргинальной, постмаргинальная длиннее радиальной. Шпора средних голени равна переднему членику лапок. Брюшко длиннее ширины, яйцеклад не выдается. Радиальная жилка почти в 2, а постмаргинальная в 4 раза длиннее маргинальной. Крылья бесцветные. Жгутик усиков слегка булавовидный, членики (иногда в числе 5) не шире длины. Яйцеклад не выдается. Тело черное, со слабым металлическим блеском. У самца лоб шире, усики прилегают на уровне нижнего края глаз, поворотный членик короче 1-го, членики жгутика длиннее ширины.

- 1(1). Жгутик усиков 5-члениковый, все членики чуть длиннее ширины. Лоб и темя шагреневанные, синие. Тело черное, с легким металлическим блеском на брюшке, основание брюшка желтое, усики грязно-желтоватые, основной и поворотный членики почти черные, ноги беловатые, бедра и задние голени затемненные. Жгутик усиков самца 6-члениковый. Паразиты гусениц бабочек-молей рода *Lithocolletis*. *Ageniaspis testaceipes*

Определительная таблица родов и видов хальцидоидных наездников семейства Eulophidae из комплекса паразитов дубовой минирующей моли-пестрянки

[Никольская, 1952; Тряпицын, 1978; Сторожева и др., 1995]

- 1(2). Субмаргинальная жилка переднего крыла с ясным надломом в вершинной части. Щит среднеспинки обычно с тонкой срединной продольной линией. Тело с ярким зеленым металлическим блеском, часто с обширными желтыми участками. Промежуточный сегмент трапециевидный, большой, дыхальца маленькие, расположены на расстоянии 1.5 их диаметра от переднего края промежуточного сегмента. 1. *Minotetrastichus*
- 2(1). Субмаргинальная жилка переднего крыла без надлома в вершинной части.
- 3(6). Жгутик усиков самок 4-члениковый. Постмаргинальная жилка переднего крыла более чем в 2 раза длиннее радиальной жилки.
- 4(5). Промежуточный сегмент с 3 продольными килями, которые соединены 2 поперечными килями. Если поперечные кили отсутствуют, то боковые продольные кили всегда полные, более или менее развитые. Щитик без продольных борозд. Парасидальные борозды неполные, слегка намечены спереди, поверхностные. Постмаргинальная жилка переднего крыла в 2 раза длиннее радиальной жилки. 2. *Prigalio*
- 5(4). Промежуточный сегмент лишь с продольным срединным килем или без него, боковые складки иногда более или менее развитые, но расходящиеся кпереди и, как правило, не достигающие переднего края промежуточного сегмента, всегда сглаженные спереди. Брюшко самки заострено на вершине. Заднеспинка без поперечного киля, гораздо менее выступающая, иногда вдавленная. Членики жгутика усика обычно слегка расширенные и сжатые с боков. 3. *Sympiesis*
- 6(3). Жгутик усиков самок 3-члениковый. Постмаргинальная жилка переднего крыла в 1.5 раза длиннее радиальной

жилки. Мargинальная жила слегка изогнутая, спереди с тонкими и густыми волосками, крыловой диск густо опушенный. Усики с однородным опушением. Промежуточный сегмент с узкой выемкой, охватывающий стебелек брюшка. Брюшко как правило широкое. Край наличника почти усеченный. Грудь часто с сетчатой скульптурой. 4. *Chrysocharis*

1. *Minotetrastichus* Kostjukov, 1977. Членики жгутиков усиков длиннее своей ширины. Щит среднеспинки со слабой срединной продольной бороздой, с 1–2 волосками вдоль внутренней стороны каждой парасидальной борозды.
1(1). Размеры тела самок 0.7–1 мм. Жгутик антенны самок 3-члениковый, самцов – 4-члениковый, булава антенны 3-члениковая. Антенны самцов ветвистые. Голова желтая, грудь металлически блестящая, зеленая. Основание брюшка желтое, вершина его темно-зеленая, ноги светло-желтые. *Minotetrastichus frontalis*
2. *Phigalia* Schrank, 1802. Срединная лопасть щита среднеспинки, по меньшей мере в передней половине, с многочисленными беспорядочными щетинками. Одиночные, иногда групповые, первичные или вторичные эктопаразиты личинок преимущественно листовых минёров и галлообразователей.
1(1). 4-й членик жгутика усика менее чем в 1.5 раза длиннее своей ширины. Срединная площадка между боковыми киями промежуточного сегмента немного шире своей длины. Одиночный паразит личинок минирующих насекомых. *Phigalia soemius*
3. *Sympiesis* Förster, 1856. Парасидальные борозды отсутствуют, либо полные, но поверхностные и дуговидно изогнутые. Жгутик усика самца обычно 4-члениковый, с 3 длинными ветвями, реже 5-члениковый, без ветвей. Одиночные или групповые наружные паразиты гусениц (иногда куколок) Lepidoptera (Gracillariidae).
1(1). Передние крылья прозрачные, незатемненные. Расстояние между краем глаза и задним глазком приблизительно равно диаметру заднего глазка. Тело зеленое, синеватое или синее с выраженным фиолетовым блеском; голени ног темные. Щитик немного длиннее своей ширины. Размеры самок – 2.4–3.6 мм. Преимущественно одиночный первичный или вторичный одиночный паразит многих видов минирующих Lepidoptera. *Sympiesis sericeicornis*
4. *Chrysocharis* Förster, 1856. Передние крылья на вершине широко закруглены, с короткой бахромкой. Голова спереди шире длины, глаза большие, опушенные, щеки короткие. Усики прилегают ниже середины лица. Промежуточный сегмент короткий, гладкий, без кия посередине. Брюшко овальное, к вершине заострено, стебелек небольшой, конический. Паразиты минирующих мух, бабочек и жуков-долгоносиков.
1(1). Щеки очень короткие. Темя и грудь сверху обычно более-менее огненно-бронзовые. Ноги, за исключением тазиков, белые. Размеры тела самок обычно 2–2.1 мм. Первичный, реже вторичный внутренний паразит многих видов минирующих чешуекрылых из рода *Lithocolletis*. *Chrysocharis laomedon*

Заключение

Таким образом, из пяти выведенных из дубовой моли-пестрянки видов паразитических наездников только 2 вида – *S. sericeicornis* и *A. testaceipes*, – по-видимому, являются наиболее приспособленными к развитию на данном виде хозяина, поскольку они составляют подавляющее большинство (87%) в комплексе паразитов изученного вида-хозяина. Другие виды хальцидоидных наездников, выведенные из моли-хозяина – *Ch. laomedon*, *P. soemius* и *M. frontalis* (вместе составляют около 13%), по-видимому, не оказывают существенного влияния на ограничение численности минёров.

Заражение гусениц хозяина происходит на поздних возрастах, когда на кормовом растении практически полностью сформированы мины и повреждение уже нанесено; поэтому основная роль наездников, развивающихся на указанном вредителе, состоит в уменьшении числа особей минёров, способных достичь зрелости и дать полноценное потомство.

Виды наездников *S. sericeicornis* и *A. testaceipes*, наиболее обычные на дубовой минирующей моли-пестрянке, заслуживают дальнейшего исследования для создания научной основы их рационального использования как важного биологического ресурса.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность доктору биологических наук, профессору энтомологии Е.С. Сугоняеву (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за ценные замечания и помощь при подготовке рукописи.

Работа выполнена при поддержке Совета по грантам Президента Российской Федерации, грант МК-2009.2012.4.

Литература

- Кузнецов В.И. 1981. Сем. Gracillariidae (Lithocolletinae) – моли-пестрянки. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 4. Ч. 2. Л.: Наука. 788 с.
- Никольская М.Н. 1952. Хальциды фауны СССР. М.–Л.: АН СССР. 574 с.
- Никольская М.Н. 1978. Семейство Chalcididae – хальцидины. Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 2. Л.: Наука. 757 с.
- Сугоняев Е.С., Войнович Н.Д. 2006. Адаптации хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) к паразитированию на ложнощитовках (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccidae) в условиях различных широт. М.: Товарищество научных изданий КМК. 263 с.
- Сторожева Н.А., Костюков В.В., Ефремова З.А. 1995. Семейство Эвлофиды – Eulophidae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Ч. 2. Владивосток: Дальнаука: 291–506.
- Тряпицын В.А. 1978. Сем. Eulophidae – эвлофиды // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3. Ч. 2. Л.: Наука: 381–467.
- Askew R.R., Shaw M.R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development // Insect Parasitoids (J. Waage, D. Greathead eds.). London: Academic Press: 225–264.
- Noyes J.S. 2011. Universal Chalcidoidea Database – World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoidea/index.html>.
- Sefrova H. 2003. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae) // Ekológia (Bratislava). 22: 132–142.

References

- Askew R.R., Shaw M.R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. *In*: Insect Parasitoids. London: Academic Press: 225–264.
- Kuznetsov V.I. 1981. 24. Family Gracillariidae. *In*: Oprelidelitel' nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. Tom 4. Cheshuekrylye. Vtoraya chast' [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 4. Lepidoptera. Part 2]. Leningrad: Nauka: 149–311 (in Russian).
- Nikolskaya M.N. 1952. Khal'tsidy fauny SSSR [Chalcid fauna of the USSR]. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR. 574 p. (in Russian).
- Nikolskaya M.N. 1978. 1. Family Chalcididae. *In*: Oprelidelitel' nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. Tom 3. Pereponchatokrylye. Vtoraya chast' [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 3. Hymenoptera. Part 2]. Leningrad: Nauka: 40–51 (in Russian).
- Noyes J.S. 2011. Universal Chalcidoidea Database – World Wide Web electronic publication. Available at: <http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoidea/index.html> (accessed 1 March 2011).
- Šefrová H. 2003. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae). *Ekologia (Bratislava)*, 22: 132–142.
- Storozheva N.A., Kostyukov V.V., Efremova Z.A. 1995. 46. Family Eulophidae. *In*: Oprelidelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii. T. 4. Setchatokryloobraznye, skorpionnitsy, pereponchatokrylye. Chast' 2. Pereponchatokrylye [Key to the insects of Russian Far East. Vol. 4. Neuropteroidea, Mecoptera, Hymenoptera. Part 2. Hymenoptera]. Vladivostok: Dal'nauka: 291–506 (in Russian).
- Sugonyaev E.S., Voynovich N.D. 2006. Adaptatsii khal'tsidoidnykh naezdnikov (Hymenoptera, Chalcidoidea) k parazitirovaniyu na lozhnoshchitovkakh (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccidae) v usloviyakh razlichnykh shirot [Adaptations of Chalcid Wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) For Parasitization on Sternorrhynchan Hemiptera-Soft Scale Insects (Coccidae) Under the Different Latitude Conditions]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 263 p. (in Russian).
- Trjapitzin V.A., Kostyukov V.V. 1978. 13. Family Eulophidae. *In*: Oprelidelitel' nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. Tom 3. Pereponchatokrylye. Vtoraya chast' [Keys to the insects of the European part of the USSR. Vol. 3. Hymenoptera. Part 2]. Leningrad: Nauka: 381–467 (in Russian).