

Г. А. Викторov

ОСОБЕННОСТИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ PHANEROTOMA RJABOVI VOIN.-KR. (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

Представитель подсемейства *Sigalphinae*, *Phanerotoma rjabovi* Voin.-Kr., был отмечен автором (1951) в качестве одного из существенных паразитов бобовой огневки (*Etiella zinckenella* Tr.) в Сталинградской области. Характерной особенностью биологии видов трибы *Sigalphini*, к которой относится и *Phanerotoma*, является яйцо-личиночный паразитизм, т. е. откладка яиц в яйца хозяина с последующим развитием паразита в течение всей личиночной фазы хозяина (Теленга, 1936; Clausen, 1940). Данных по постэмбриональному развитию видов *Phanerotoma* в литературе нами не найдено, но они имеются для представителей соседних родов — *Chelonus* и *Ascogaster*.

Личинки I возраста *Chelonus annulipes* Wesm. (Vance, 1932) и *Ascogaster quadridentatus* Wesm. (Rosenberg, 1934) обладают хорошо обособленной головой, несущей крупные склеротизованные мандибулы. В течение этого возраста происходит сильное увеличение размеров тела и формирование анального пузыря — выпяченной наружу задней кишки. Анальный пузырь сохраняется и у последующих возрастов, кроме взрослой личинки, у которой он впячивается внутрь и соединяется со средней кишкой. Наряду с общими чертами развития, между этими видами отмечены и значительные различия. Тело личинки *Ch. annulipes* в момент выхода яйца расчленено на 9 сегментов, в то время как тело личинки *A. quadridentatus* в этот момент имеет уже полносегментный состав — 13 члеников, не считая головы. Расходятся также данные о числе и особенностях личиночных возрастов между первым и последним. Для *Ch. annulipes* (Vance, 1932) и *A. quadridentatus* (Rosenberg, 1934) отмечено существование только одного промежуточного возраста; личинки этого возраста у первого вида лишены мандибул, тогда как у последнего имеют слабо склеротизованные мандибулы с зазубренным задним краем. Кокс (Cox, 1932) для *Ascogaster carpocapsae* Vier. отмечает наличие у личинок двух промежуточных возрастов, из которых II лишен мандибул, а III вооружен ими.

Материал по постэмбриональному развитию *Phanerotoma rjabovi* был собран во время полевых работ в Сталинградской области (окрестности Камышина и Тингутинский степной лесхоз) в течение 1950—1952 гг. Для изучения морфологии личинок использовался материал, фиксированный жидкостью Буэна и 70% спиртом. Препараты личинок изготавливались частично проводкой через спирты возрастающей концентрации до 96%, с последующим просветлением в гвоздичном масле и заключением в канадский бальзам, частично с применением жидкости Фора.

Выходящие из коконов самки *Phanerotoma* имеют хорошо развитую половую систему, причем в дистальных частях яйцеводов содержится значительное количество (до 100) сформированных яиц. Яйца, находящиеся в половых путях самки, имеют вытянутую цилиндрическую форму (рис. 1), закруглены на полюсах и несколько изогнуты. Длина их достигает 0.2—0.22 мм, поперечник около 0.033 мм.

Для наблюдения за яйцекладкой и получения материала по ранним фазам развития паразита летом 1952 г. особи *Ph. rjabovi* содержались в садках. Самцы и самки помещались попарно под перевернутые банки, емкостью в 150 см³. Ежедневно сменяемый корм состоял из кусочка увлажненного сахара и капли воды. В этих условиях продолжительность жизни достигала у самцов 21, у самок 44 дня, причем прожившая этот срок самка откладывала яйца еще на 36 день своей жизни, после чего яйцекладка прекратилась. Для заражения самкам предлагались высохшие чашечки цветов желтой акации с отложенными на них яйцами бобовой

огневки. Ощупывая поверхность чашечки усиками, они быстро находили яйца и приступали к их заражению. При яйцекладке открыто лежащие яйца самка, расправляя ноги, приподнимала тело над субстратом, отгибала брюшко вниз почти под прямым углом к продольной оси тела и погружала яйцеклад в яйцо, оставаясь в этом положении около минуты. Если яйцо хозяина было отложено на внутреннюю поверхность чашечки, самка, удерживаясь лапками за край последней, просовывала брюшко внутрь ее и, нащупав яйцо, погружала в него яйцеклад.

Вскрытие зараженных яиц через различные промежутки времени показало, что яйца *Phanerotoma* откладываются вне тканевой развивающегося эмбриона хозяина, в желточную массу, и только впоследствии, по мере обрастания желтка тканями зародыша, оказываются в теле последнего. Продолжительность эмбрионального развития паразита достигает двух суток. В течение этого времени наблюдается увеличение объема яйца, выражающееся во вздутии переднего полюса, так что яйцо принимает запятовидную форму. Подобное увеличение размеров яйца в течение эмбриогенеза широко распространено среди эндопаразитических перепончатокрылых (Clausen, 1940). В зависимости от степени развития эмбриона хозяина в момент заражения, выход паразита из яйца может происходить или до обрастания его тканями зародыша, или после этого, даже в теле гусенички I возраста. Нередко зараженные яйца бобовой огневки содержали по несколько (до 15) яиц *Phanerotoma*, хотя нормально развиваться за счет одной особи хозяина может только один паразит. Такая склонность к перезаражению (суперпаразитизму) при лабораторном содержании наездников неоднократно отмечалась в литературе.

Молодая личинка *Phanerotoma* I возраста (рис. 2) достигает в длину 170—180 м и обладает относительно очень крупной головой, несущей в передней части на вентральной поверхности крупные склеротизованные мандибулы (а) и пару бугорков (б), снабженных на вершине сенсиллами в виде крошечных дисков. Тело состоит из 7 сегментов, из которых первый (в) равен по ширине голове и плотно прилегает к последней. Прочие сегменты значительно уже, а последний, кроме того, в несколько раз длиннее предыдущих. Средние 5 сегментов несут на дорзальной поверхности по 2 ряда направленных назад шипиков. Пищеварительной системы на тотальных, просветленных гвоздичным маслом, препаратах

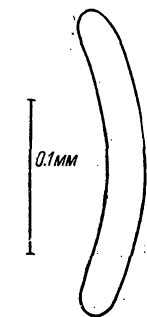


Рис. 1. Яйцо *Phanerotoma rjabovi* из яйцеводов самки.

Молодая личинка *Phanerotoma* I возраста (рис. 2) достигает в длину 170—180 м и обладает относительно очень крупной головой, несущей в передней части на вентральной поверхности крупные склеротизованные мандибулы (а) и пару бугорков (б), снабженных на вершине сенсиллами в виде крошечных дисков. Тело состоит из 7 сегментов, из которых первый (в) равен по ширине голове и плотно прилегает к последней. Прочие сегменты значительно уже, а последний, кроме того, в несколько раз длиннее предыдущих. Средние 5 сегментов несут на дорзальной поверхности по 2 ряда направленных назад шипиков. Пищеварительной системы на тотальных, просветленных гвоздичным маслом, препаратах

личинок этого возраста обнаружить не удалось. В течение всего периода питания гусеницы хозяина личинка *Phanerotoma* не линяет, но испытывает значительные изменения. Сначала, примерно до середины III возраста гусеницы хозяина, происходит некоторый рост размеров тела личинки, не сопровождающийся увеличением числа сегментов. К концу этого периода ее длина достигает 300—400 μ (рис. 3), причем особенно сильно увеличиваются размеры первого сегмента тела. На спинной поверхности последнего сегмента тела, сохраняющего крупные размеры, заметно небольшое вдавление. Впоследствии на его месте образуется округлое выпячивание (рис. 4) зачатка анального пузыря. В течение IV возраста хозяина наряду с общим ростом тела происходит увеличение числа члени-

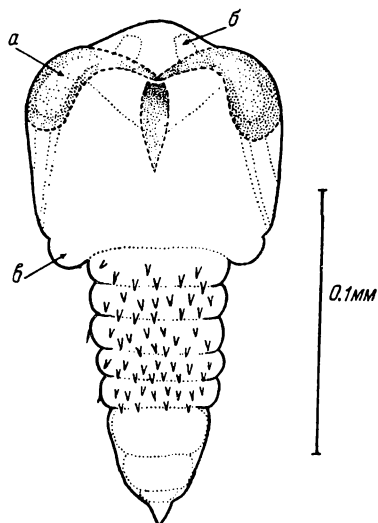


Рис. 2. Новорожденная личинка *Phanerotoma rjabovi* (вид со спинной стороны).

а — мандибулы; б — бугорки с сенсиллами; в — первый сегмент туловища.

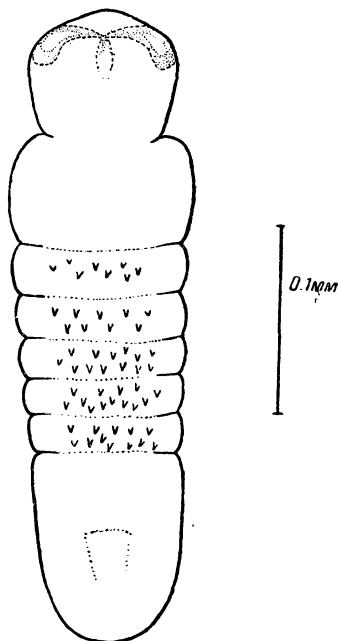


Рис. 3. Личинка *Phanerotoma rjabovi* I возраста из гусениц бобовой огневки III возраста, вид с спинной стороны.

ков за счет разделения крупного последнего сегмента и окончательное формирование анального пузыря, который постепенно (рис. 5) меняет дорзальное положение на терминальное. В гусеницах V возраста встречаются уже вполне сформированные личинки *Phanerotoma* I возраста, достигающие в длину 1.6—1.9 мм (рис. 6). Число сегментов тела достигает 13, не считая анального пузыря. Голова сохраняет прежние размеры и строение, но несколько погружается в 1-й туловищный сегмент. Последний образует мясистый вырост, нависающий над головой и прикрывающий около половины ее длины. На спинной поверхности 2—6-го сегментов тела сохраняются шипики, расстояние между которыми по сравнению с ранним I возрастом сильно увеличивается. На тотальных препаратах, просветленных гвоздичным маслом, хорошо видна пищеварительная система. Замкнутая сзади средняя кишка несколько вдается в полость анального пузыря, стенки которого образованы толстым слоем цилиндрического эпителия.

О функциональном значении анального пузыря, встречающегося у многих эндопаразитических браконид, существуют различные представления. Многие авторы, как Мейер (1931), Теленга (1936), рассматривают его как кровяную жабру, обеспечивающую газообмен между гемолимфой хозяина и организмом паразита. Экспериментальное изучение дыхания эндопаразитических личинок с помощью биологических индикаторов (некоторые виды *Flagellata*), проведенное Торпом (Thorpe, 1932), показало, что газообмен через поверхность анального пузыря происходит интенсивнее, чем на других участках тела. Однако, по подсчетам этого автора, на долю анального

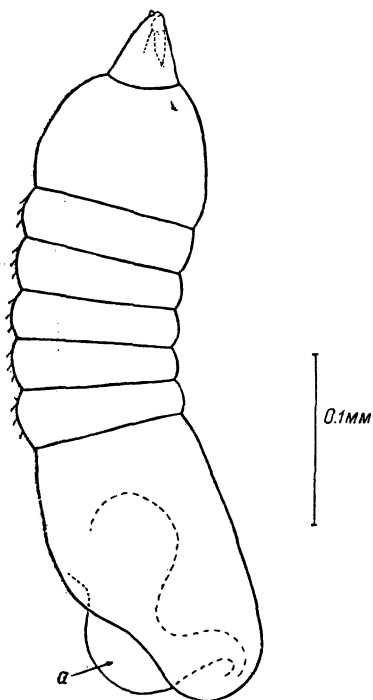


Рис. 4. То же, что рис. 3, вид сбоку.

a — закладка анального пузыря.

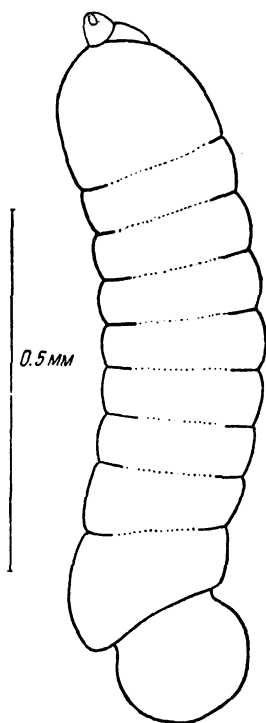


Рис. 5. Личинка *Phanerotoma rjabovi* I возраста из гусениц бобовой огневки IV возраста (вид сбоку).

пузыря у личинок *Apanteles* приходится всего $\frac{1}{3}$ газообмена, поэтому он склоняется к мнению, что дыхание является не единственной функцией этого образования. Грандори (Grandori, 1911), изучавший тонкое гистологическое строение анального пузыря у личинки *Apanteles glomeratus* L., установил, что большая часть его полости заполнена задней камерой спинного сосуда; наряду с этим личинка изученного им вида имела замкнутую переднюю кишку. Из всего этого Грандори заключил, что анальный пузырь несет также и функцию всасывания пищи. Во всяком случае, тесная связь этого образования с кровеносной системой говорит о его важной роли в обмене между организмами хозяина и паразита.

В течение I возраста объем тела личинки *Phanerotoma* (не считая головы, сохраняющей исходную величину) возрастает примерно в 1500 раз. Питание осуществляется все это время за счет гемолимфы, на что указывает целостность органов хозяина и совершенно прозрачное содержимое ки-

печника личинки. Присутствие паразита не отражается существенно на организме хозяина, который нормально развивается и, окончив питание, уходит в верхние слои почвы, где изготовляет себе земляной кокон. Однако размеры зараженных гусениц значительно меньше размеров здоровых; соответственно различается и величина изготовленных ими коконов. Средняя длина коконов незараженных гусениц — 10,2 мм, зараженных *Phanerotoma* — 7,8 мм. Только с переходом гусеницы в пронимфальное состояние наблюдается первая линька личинки *Phanerotoma*.

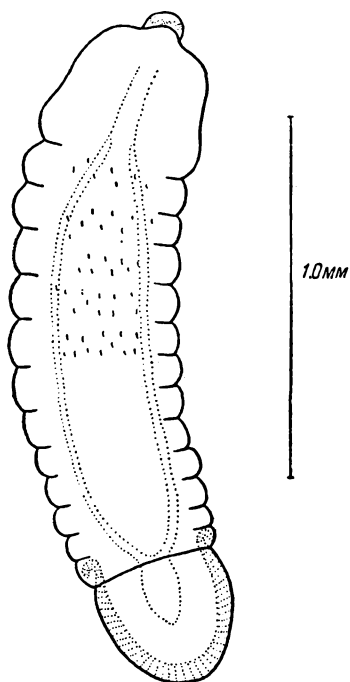


Рис. 6. Вполне сформированная личинка *Phanerotoma rjabovi* I возраста (вид со спинной стороны).

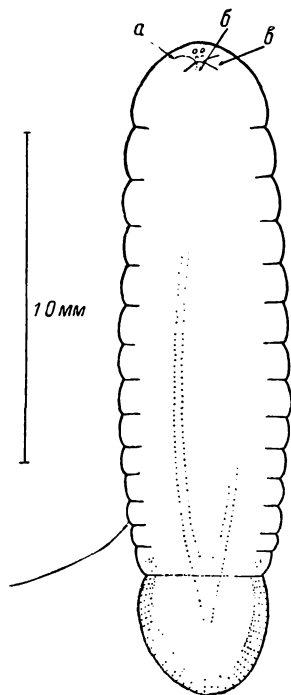


Рис. 7. Личинка *Phanerotoma rjabovi* II возраста (вид с брюшной стороны).

a — максиллы; *б* — нижняя губа; *в* — мандибулы.

Личинка II возраста (рис. 7) имеет длинное цилиндрическое тело, широко закругленное на концах. Голова не обособлена и несет на вентральной поверхности несклеротизованные ротовые части. Парные мясистые боковые лопасти (*a*), гомологичные, повидимому, максиллам, не соприкасаются по средней линии и в своей задней части несколько прикрыты нижней губой (*б*), имеющей вид непарной поперечной лопасти. Под максиллярными лопастями расположены несклеротизованные мандибулы (*в*) в виде заостренных пластинок с ровным задним краем. Впереди ротового аппарата на нижней поверхности головы заметны 2 пары сенсилл. Тело состоит из 13 сегментов и анального пузыря. Покровы совершенно гладкие, лишенные всяких кутикулярных образований. Питание и в этом возрасте осуществляется лишь за счет жидких соков тела хозяина. Далее быстро следуют друг за другом III и IV личиночные возрасты. Их непродолжительностью и сильным сходством между собой и со II возрастом объясняется, по всей вероятности, противоречивость приведенных

выше литературных данных о числе и особенностях личиночных возрастов у представителей родственных *Phanerotoma* родов *Chelonus* и *Ascogaster*.

Личинки III и IV возрастов *Phanerotoma rjabovi* имеют (рис. 8, 10) цилиндрическое тело, заканчивающееся анальным пузырем, и не обособленную от туловища голову, несущую, как и у личинок II возраста, сильно редуцированный ротовой аппарат. Длина личинки III возраста колеблется

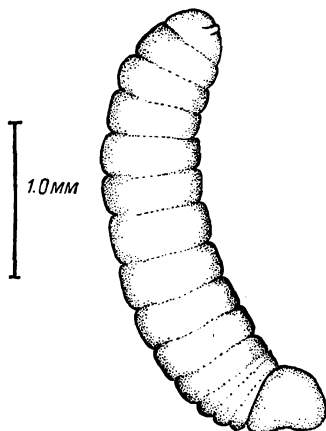


Рис. 8. Личинка *Phanerotoma rjabovi* III возраста (вид сбоку).

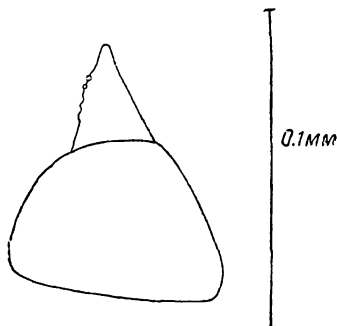


Рис. 9. Мандибулы личинки *Phanerotoma rjabovi* III возраста.

от 2.9 до 3.2 мм, IV — от 3.8 до 4.2 мм. Ротовой аппарат личинки III возраста (рис. 8), по сравнению с таковым II возраста, смещен вперед, максиллярные лопасти соприкасаются друг с другом, а мандибулы (рис. 9)

несут вдоль заднего края ряд слабо обособленных друг от друга бугорков. Содержимое кишечника прозрачно, что вме-

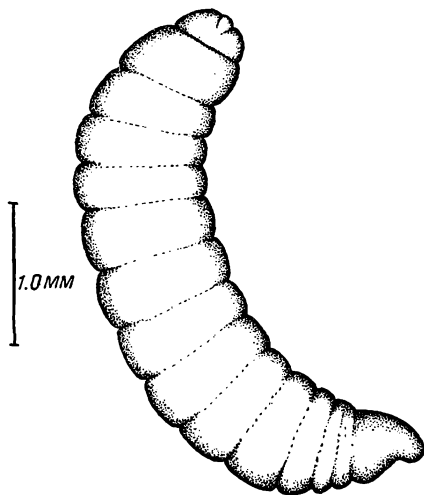


Рис. 10. Личинка *Phanerotoma rjabovi* IV возраста (вид сбоку).

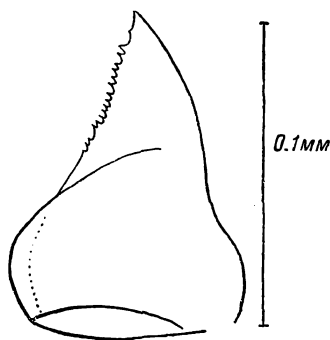


Рис. 11. Мандибула личинки *Phanerotoma rjabovi* IV возраста.

сте с целостью органов хозяина свидетельствует о продолжающемся питании гемолимфой. У живой личинки (в физиологическом растворе) впервые становятся хорошо заметными трахейные стволы, хотя стигмы в этом возрасте еще отсутствуют.

У личинки IV возраста (рис. 10) ротовой аппарат полностью смещен на переднюю поверхность головы. Вершины мандибул заходят друг за друга, а их задний край (рис. 11) вооружен рядом невысоких острых бугорков. Дыхалец и в этом возрасте нет, хотя трахейная система хорошо развита. Личинка IV возраста начинает поедать жировое тело хозяина, отчего содержимое ее кишечника становится мутным и белым. Как уже отмечалось выше, продолжительность IV возраста невелика; слиняв в четвертый раз, личинка переходит в последний, V возраст.

Взрослая личинка *Phanerotoma* в момент окончания питания (рис. 12) достигает 5—5.5 мм в длину. В верхней части передней поверхности головы (рис. 13) располагаются крупные рудименты антенн (а) в виде округлых пятен. Ротовой аппарат достигает значительной сложности. Внизу расположен сильно склеротизованный лабиальный склерит¹ (л), имеющий форму незамкнутого сверху кольца. Внутри последнего в виде узкой поперечной щели расположено выводное отверстие протока шелкоотделительных желез (u), ниже в виде овальных дисков с небольшими округлыми сенсиллами находятся нижнегубные щупики (к), а еще ниже располагается значительное число коротких щетинок, окруженных тонкими морщинками кутикулы. По бокам ротового отверстия находятся несклеротизованные лопасти максилл (д), ограниченные сверху гипостомом (з), а снизу — максиллярным склеритом (э). На своей поверхности они несут рудиментарные нижнечелюстные щупики (е) сходного строения с лабиальными. Крупные склеротизованные мандибулы (б), густо зазубренные по заднему краю (рис. 14), располагаются под верхней губой (м) и сочленяются проксимальными углами с плевростомом (в). В области лба кутикула несет 2 группы щетинок, окруженных мелкими морщинками. В самой нижней части поверхности головы покровы приобретают мелкобугорчатую структуру и несут несколько групп небольших щетинок. Такую же мелкобугорчатую структуру имеет кутикула и на остальном теле. Последнее состоит из 13 сегментов, из которых 5—8-й несут на спинной поверхности по две группы коротких склеротизованных шипиков (рис. 12, б). Трахейная система открывается наружу семью парами стигм (рис. 12, а), расположенных на 2-м и 4—9-м сегментах тела. Взрослая личинка *Phanerotoma* некоторое время остается в полости тела хозяина, поедая внутренние органы. В это время анальный пузырь у нее еще выпячен наружу. Затем личинка покидает тело гусеницы и полностью уничтожает внутренние органы последней. Как уже отмечалось, развитие паразита заканчивается под защитой кокона хозяина, однако летом 1952 г. был отмечен случай, когда зараженная гусеница бобовой огневки не смогла покинуть боб кормового растения (*Vicia cracca* L.) и развитие *Phanerotoma* окон-

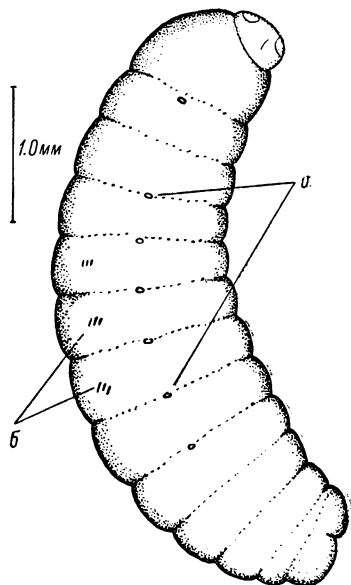


Рис. 12. Личинка *Phanerotoma rjabovi* V возраста (вид сбоку).
а — стигмы; б — кутикулярные шипики.

¹ Автор принимает с некоторыми изменениями терминологию Ванса и Смита (Vance a. Smith, 1933).

чилося внутри боба. Зараженные гусеницы никогда не переходят в фазу куколки.

Окончив питание, личинка плетет тонкий блестящий полупрозрачный кокон внутри кокона хозяина, в котором и превращается в куколку. Последняя постепенно приобретает имагинальную окраску. В первую очередь пигментируется голова и грудь, затем три первые сегмента брюшка. Сильно редуцированная у имаго и втянутая под щиток, образованный первыми тремя тергитами, вершина брюшка у куколки хорошо заметна и несет на своей поверхности рудименты тергитов в виде четырех пар узких склеритов.

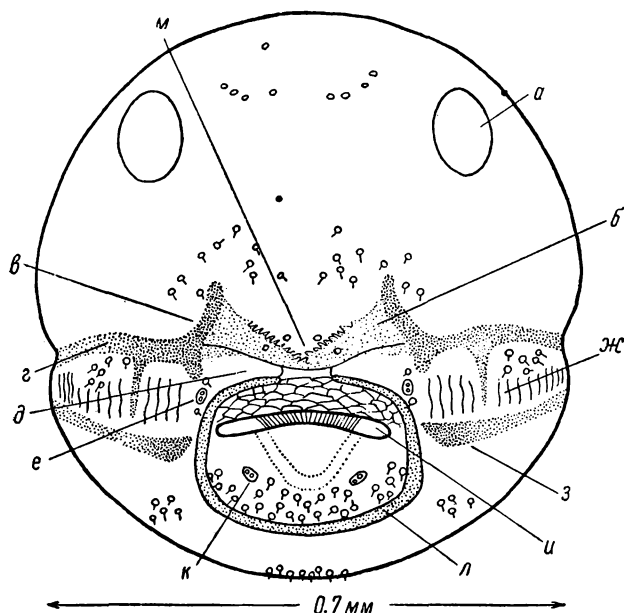


Рис. 13. Голова личинки *Phanerotoma rjabovi* V возраста (вид спереди).

а — антенны; б — мандибулы; в — плевростом; г — гипостом; д — максиллы; е — максиллярный щупик; жс — стипитальный склерит; з — максиллярный склерит; и — отверстие выводного протока шелкоотделительных желез; к — лабиальные щупики; л — лабиальный склерит; м — верхняя губа.

Как уже отмечалось (Викторов, 1951), жизненный цикл *Phanerotoma rjabovi* синхронен с таковым бобовой огневки. Зимовка паразита происходит в состоянии личинки I или II возраста в теле гусениц хозяина. В виде редкого исключения зимуют окончившие питание пронимфы.

Оценивая особенности развития *Phanerotoma rjabovi*, следует отметить значительную дезэмбрионизацию развития (в смысле А. А. Захваткина), о чем свидетельствуют мелкие размеры яиц и выход из яйца неполносегментной личинки.

Особого рассмотрения заслуживает отмеченное выше смещение ротового аппарата в процессе постэмбрионального развития с нижней поверхности головы на переднюю. Подобное перемещение ротовых частей описано Эвансом (Evans, 1933) и для другого представителя эндопаразитических браконид — *Alysia manducator* Panz., причем указанный автор справедливо видит в этом явлении отголосок эктопаразитического образа

жизни. Действительно, у эктопаразитических личинок наездников аналогичное перемещение ротового аппарата широко распространено и имеет существенное адаптивное значение. Молодая эктопаразитическая личинка, во много раз уступающая по размерам хозяину, лежит на покровах последнего на брюшной поверхности тела. В таком состоянии вентральное положение ротового аппарата обеспечивает наиболее благоприятные условия для питания паразита, осуществляющегося в это время всасыванием гемолимфы хозяина. Противоположная ситуация создается в конце развития эктопаразитической личинки, когда ее размеры приближаются к величине хозяина. Эктопаразит лежит теперь рядом с последним и начинает вгрызаться в его тело, целиком уничтожая внутренние органы хозяина. В этих условиях источник пищи находится не под паразитом, как в ранний период развития, а впереди него, и расположение ротовых частей на передней поверхности головы наиболее соответствует изменившимся условиям питания.

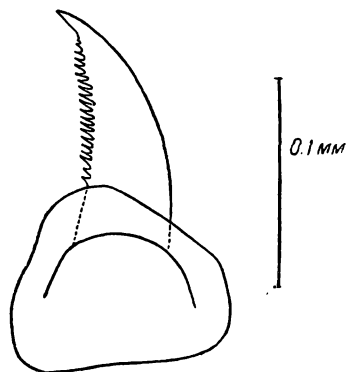


Рис. 14. Мандибулы личинки *V* возраста *Phanerotoma rjabovi*.

Для эндопаразитических личинок в ранний период развития положение ротового аппарата существенного значения не имеет, так как они со всех сторон окружены пищевым материалом. Поэтому отмеченное выше перемещение ротового аппарата у личинок *Phanerotoma rjabovi* служит интересным примером повторения в онтогенезе признака предков, утратившего свое непосредственное адаптивное значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторов Г. А. 1951. Паразиты акациевой огневки (*Etiella zinckenella* Tr.) в Сталинградской области. Зоол. журн., 30, 5 : 385—390. — Мейер Н. Ф. 1931. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз : 60—62. — Теленга Н. А. 1936. Фауна СССР, Насекомые перепончатокрылые, V, 2 : 8—10. — Clausen C. P. 1940. Entomophagous insects : 21—54. — Сох Y. A. 1932. Ascogaster carpocapsae Vier., an important larval parasite of the codling moth and oriental fruit moth. New York State Agric. exper. stat., Techn. Bull., 188 : 1—26. — Evans A. C. 1933. Comparative observations on the morphology and biology of some hymenopterous parasites of carrion-infesting Diptera. Bull. Entom. Res., 24, 3 : 385—405. — Grandori R. 1911. Contributo all'embriologia e alla biologia dell'*Apanteles glomeratus* L. Redia, 7 : 363—428. — Rosenberg H. T. 1934. The biology and distribution in France of the larval parasites of *Cydia pomonella* L. Bull. Entom. Res., 25, 2 : 201—256. — Thorpe W. H. 1932. Experiments upon respiration in the larvae of certain parasitic Hymenoptera. Proc. Roy. Soc., (B), 109, 164 : 450—471. — Vance A. M. 1932. The biology and morphology of the braconid *Chelonus annulipes* Wesm., a parasite of the european corn borer. U. S. Dept. Agric. Techn. Bull., 294 : 1—48. — Vance A. M. and H. D. Smith. 1933. The larval head of parasitic Hymenoptera and nomenclature of its parts. Ann. Entom. Soc. Amer., 26, 1 : 86—94.

Кафедра энтомологии
Московского Государственного
университета