

Г. А. Викторov

БИОЛОГИЯ LIMNERIA FUSCICARPUS THOMS. (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) — ПАРАЗИТА БОБОВОЙ ОГНЕВКИ

[G. A. VICTOROV. BIOLOGIE VON LIMNERIA FUSCICARPUS THOMS. (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) — PARASIT VON ETIELLA ZINCKENELLA TR.]

К числу важных паразитов бобовой огневки (*Etiella zinckenella* Tr.), отмеченных нами (Викторov, 1951) в Сталинградской области, относится *Limneria fuscicarpus* Thoms. — представитель трибы *Campoplegini* подсем. *Ophioninae*. Ряд сведений по экологии этого вида и его роли в регуляции численности вредителя изложен в другой нашей статье, поэтому ниже мы остановимся лишь на описании индивидуального развития паразита и его взаимоотношений с организмом хозяина.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

В литературе наиболее полные сведения имеются об онтогенезе *Limneria* (*Eulimneria*) *crassifemur* Thoms. По Томсону и Паркеру (Thompson a. Parker, 1930), самки этого вида откладывают яйца в тело гусениц кукурузного мотылька третьей-четвертой стадии. Развитие наездника происходит эндопаразитически, причем указанные авторы отмечают наличие трех личиночных стадий. Из них первая имеет сильно склеротизованную головную капсулу и состоящее из 13 сегментов тело, оканчивающееся длинным хвостовидным придатком. Во второй стадии покровы головы становятся несклеротизованными, а хвост редуцируется до размеров небольшого бугорка. Третья (последняя) личиночная стадия имеет типичную для паразитических перепончатокрылых внешность. Впервые в ней трахейная система начинает сообщаться с наружной средой посредством девяти пар стигм. Окончив питание, взрослая личинка коконизируется возле остатков хозяина.

Выходящие из коконов первого поколения бобовой огневки самки *L. fuscicarpus* имеют вполне развитую половую систему. Дистальные части яйцевых трубочек содержат сформированные яйца, имеющие бледную буроватую окраску. Длинные парные яйцеводы, несколько превышающие по длине яичники, у 6 из 7 вскрытых самок оказались пустыми и лишь у одной содержали по 10—11 яиц в каждом. У самок, пойманных в разгар лёта, парные яйцеводы сильно увеличены (в 2.5—3 раза превышают по длине яичники) и содержат значительное количество яиц, окраска которых варьирует от беловатой до коричневатой.

Наблюдать непосредственно яйцекладку нам не удалось, хотя самки *L. fuscicarpus* нередко встречались на плодах бобовых растений, занятые обследованием их поверхности с помощью усиков и вершины яйцеклада. Судя по результатам вскрытия, заражаются гусеницы бобовой огневки двух последних возрастов. Яйца паразита располагаются в полости тела

хозяина близ его заднего конца и, благодаря своей темной окраске, часто бывают заметны даже при наружном осмотре гусеницы. Длина их достигает 0.46—0.50 мм, при максимальном поперечнике 0.23—0.27 мм. Окраска хориона у всех яиц, найденных в теле гусениц, была темно-коричневой. Выход личинки из яйца происходит обычно после коконирования хозяина.

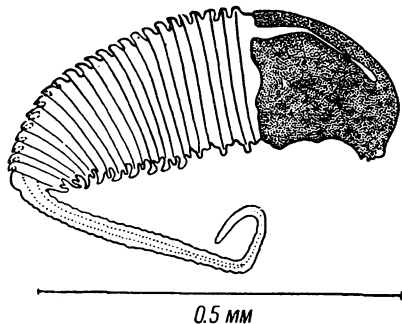


Рис. 1. Личинка *L. fuscicarpus* Thoms. первой стадии в момент выхода из яйца. Вид сбоку.

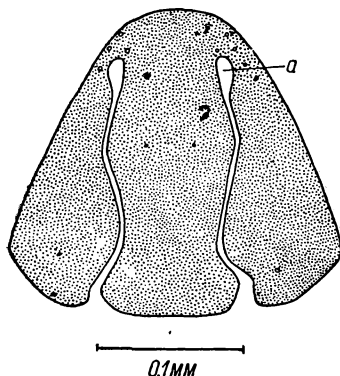


Рис. 2. Голова личинки *L. fuscicarpus* Thoms. первой стадии. Вид сверху.
а — линочный шов.

Личинка первой стадии весьма сходна с соответствующей стадией развития *L. crassifemur*. В момент выхода из яйца тело паразита (рис. 1) покрыто глубокими поперечными складками, располагающимися по 2 на каждом из первых 12 сегментов тела. Последний, 13-й сегмент несет длинный хвостовой придаток. Покровы крупной головы сильно склеротизо-

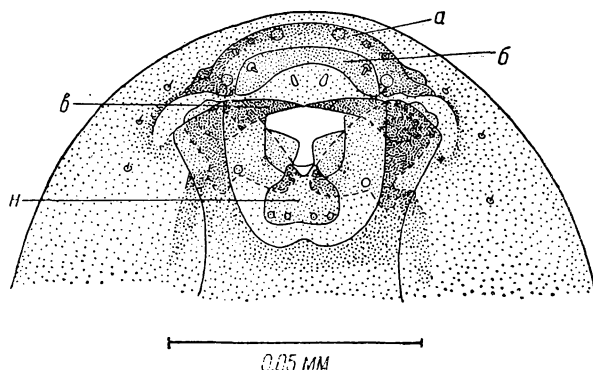


Рис. 3. Ротовой аппарат личинки *L. fuscicarpus* Thoms. первой стадии. Вид снизу.
а — наличник; б — верхняя губа; в — мандибулы;
н — нижняя губа.

ваны, за исключением двух слегка извитых полос на дорзальной поверхности (рис. 2), представляющих собою, по-видимому, линочные швы. Хорошо развитый ротовой аппарат (рис. 3) занимает вентральное положение. Сенсорное вооружение представлено значительным количеством коротких осязательных щетинок.

В ходе дальнейшего развития сначала происходит рост личинки, не сопровождающийся линьками. Размеры ее тела сильно возрастают за счет расправления складок, делающихся незаметными к концу первой

стадии (рис. 4). Длина туловища (без головы и хвоста) с 0.3—0.5 мм в момент вылупления достигает 1.0 мм перед первой линькой. Подобное явление описано и у некоторых других офионин, например у *Cremastus flavoorbitalis* Cam. (Bradley a. Burgess, 1934). Тело личинки *L. fuscicarpus* в первой стадии имеет гладкие покровы и лишено дыхалец. Пищеварительная система хорошо развита, небольшая задняя кишка впячена внутрь, но не сообщается с остальными отделами кишечника. Анальное отверстие открывается со спинной стороны у основания хвоста.

В ранее опубликованной работе (Викторов, 1951) мы отмечали наличие у *L. fuscicarpus* трех линек, однако изучение более обширного материала привело к увеличению этой цифры до 5. Вторая личиночная стадия (рис. 5) незначительно отличается по величине и форме тела от предшествующей. Длина паразита достигает в это время 1.8—2.0 мм, из которых 0.5 мм приходится на хвост. Все найденные личинки несли несброшенные головные капсулы первой стадии, что еще более увеличивает их сходство с нею. Склеротизация покровов головы во второй стадии (рис. 6) сильно

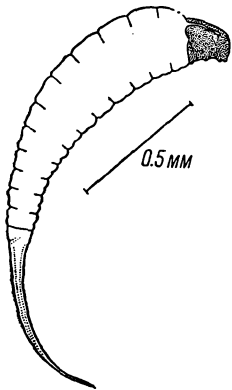


Рис. 4. Личинка *L. fuscicarpus* Thoms. первой стадии перед линькой. Вид сбоку.

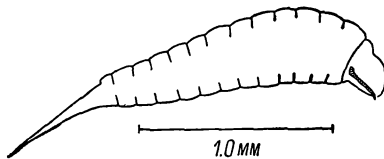


Рис. 5. Личинка *L. fuscicarpus* Thoms. второй стадии. Вид сбоку.

сокращается, ограничиваясь опорными элементами ротового аппарата. Последний устроен заметно проще по сравнению с предыдущей стадией и занимает по-прежнему вентральное положение. Значительно обеднено также сенсорное вооружение головы.

Личинки третьей и четвертой стадий весьма сходны между собой. У первых (рис. 7) длина колеблется от 2.6 до 4.0 мм, а хвостовой придаток отчетливо заметен, хотя и имеет скромные размеры. У четвертой стадии (рис. 8) длина тела возрастает до 5.2—5.3 мм, в то время как хвост почти полностью редуцируется. Полушаровидная голова имеет несклеротизованные покровы и смещенный на переднюю поверхность ротовой аппарат (рис. 9), строение которого почти тождественно в обоих возрастах. Покровы по-прежнему остаются гладкими и лишены стигм.

Особого рассмотрения заслуживает функциональное значение хвостового придатка, встречающегося у молодых личинок многих эндопаразитических *Ichneumonidae* и некоторых *Braconidae*. По этому поводу существуют достаточно противоречивые мнения. Наименьшим признанием пользуется точка зрения Вейсенберга (Thompson a. Parker, 1930), рассматривающего хвостовой придаток в качестве места отложения экскреторных веществ. Ряд авторов (Muesebeck, 1918, и др.) считал это образование локомоторным органом, но их взгляды опровергают Томпсон и Паркер (1930), опираясь на отсутствие мускулатуры в хвосте исследованной ими личинки *L. crassifemur*. Довольно широкое распространение получили представления о дыхательной функции хвостовидного придатка (Мейер, 1922, и др.). Несостоятельность последнего взгляда становится очевидной из простых физических соображений. С увеличением размеров

тела отношение его поверхности к объему уменьшается, что ухудшает условия кожного дыхания, обычного среди эндопаразитических перепончатокрылых. Исходя из этого, приспособления для увеличения поверхности тела более необходимы на поздних стадиях индивидуального развития эндопаразитов, когда их размеры достигают значительной величины. Между тем в действительности наблюдается совершенно обратное явление — редукция хвостового придатка с возрастом. Эти соображения подтверждаются экспериментальным изучением дыхания личинок некоторых *Ichneumonidae*, проведенным Торпом (Thorpe, 1932). У исследованных им видов (*Cremastus interruptor* Grav., *Omorgus muta-*

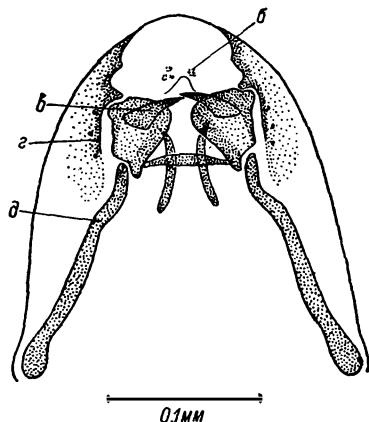


Рис. 6. Голова личинки *L. fuscicarpus* Thoms. второй стадии. Вид снизу.

б — верхняя губа; в — мандибулы; г — плевростом; д — гиллпостом.



Рис. 7. Личинка *L. fuscicarpus* Thoms. третьей стадии. Вид сбоку.

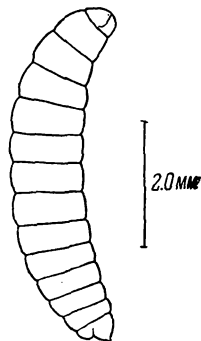


Рис. 8. Личинка *L. fuscicarpus* Thoms. четвертой стадии. Вид сбоку.

bilis Holmgr. и др.) хвостовой придаток почти полностью исключен из газообмена, совершающегося через покровы остальных частей тела.

Весьма сомнительным представляется также мнение Камерона (Cameron, 1938), считающего хвост личинок *Ichneumonidae* противовесом сильно склеротизованной голове. По нашему мнению, наиболее вероятно локомоторная функция этого образования. Такое объяснение наиболее соответствует другим особенностям организации молодых эндопаразитических личинок типа *Limneria fuscicarpus* (сильное развитие ротового аппарата, богатое сенсорное вооружение), свидетельствующим об их высокой активности. Для окончательного решения вопроса особенно желательны наблюдения за живыми личинками, провести которые нам не удалось.

В течение всех первых четырех личиночных стадий *L. fuscicarpus* лежит свободно в полости тела хозяина. Питание осуществляется в это время за счет гемолимфы, о чем можно судить по целостности внутренних органов зараженных гусениц. В связи с поздним заражением хозяина, последний не испытывает заметного уменьшения размеров по сравнению со здоровыми особями и, окончив питание, нормально коконируется.

Достигнув последней, пятой стадии, личинка *L. fuscicarpus* приступает к полному уничтожению внутренних органов хозяина. Ее прогнатная голова (рис. 10) вооружена хорошо развитым ротовым аппаратом и большим числом осязательных щетинок. Поверхность кутикулы покрыта микроскопическими тупыми бугорками. Трахейная система сообщается

с наружной средой 9 парами стигм, расположенных на 1-м и 4—11-м сегментах тела. Длина взрослой личинки после окончания питания достигает 6.2—8.0 мм. Обычно развитие заканчивается в теле гусеницы, покинув которую, паразит плетет кокон возле ее остатков. Нередко наблюдались, однако, случаи, когда хозяин успевал перейти в фазу куколки. В этом случае личинка *L. fuscicarpus* не поки-

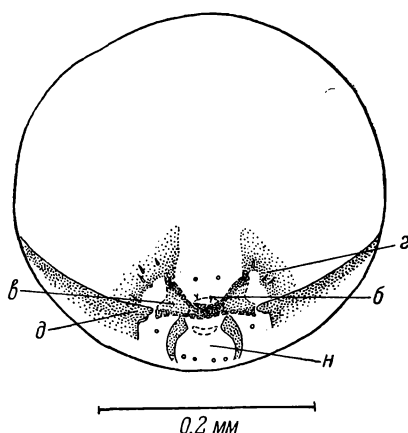


Рис. 9. Голова личинки *L. fuscicarpus* Thoms. третьей стадии. Вид спереди.

б — верхняя губа; в — мандибулы; г — плевростом; д — гипостом; н — нижняя губа.

дает шкурки съеденной ею куколки и изготовляет свой кокон внутри последней. Кокон *L. fuscicarpus* достигают в длину 6.2—8.7 мм. Окраска их сильно варьирует от наиболее обычной белой матовой до сероватой и даже черновато-серой. У более светлых коконов в средней части хорошо заметен более плотный поперечный пояс. Продолжительность индивидуального развития, определенная сопоставлением времени нахождения зараженных гусениц со сроками вылета имаго, достигает 20—30 дней.

Нормально за счет одной гусеницы бобовой огневки кончат развитие только одна особь *L. fuscicarpus*. Лишь в виде редкого исключения (всего 2 раза) встречались зараженные экземпляры хозяина, в которых 2 личинки наездника достигли взрослого состояния.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ ХОЗЯИНА И ПАРАЗИТА

При изучении биологии целого ряда видов паразитических перепончатокрылых нередко наблюдалась весьма эффективная защитная реакция со стороны организма хозяина. Сущность ее заключается в инкапсуляции развивающихся яиц и молодых личинок паразитов. Последние окружаются со всех сторон клетками, которые начинают интенсивно размножаться, в результате чего капсула приобретает значительную толщину. В последующем, во внутренних ее слоях происходит слияние клеток и превращение их в плотную массу.

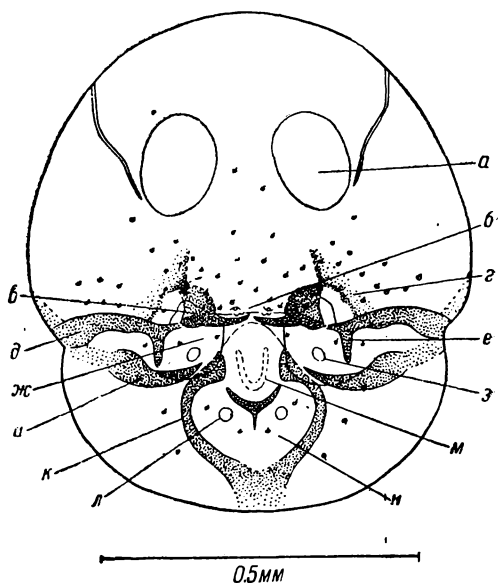


Рис. 10. Голова взрослой личинки *L. fuscicarpus* Thoms. Вид спереди.

а — антенны; б — верхняя губа; в — мандибулы; г — плевростом; д — гипостом; е — стипитальный склерит; ж — максилла; з — максиллярный шупик; и — максиллярный склерит; к — лабиальное кольцо; л — нижнегубной шупик; м — выводное отверстие протока шелкоотделительных желез; н — нижняя губа.

Существуют две основные точки зрения на природу иммунитета у насекомых (Muldrew, 1953). Согласно первой из них, более распространенной, первопричиной гибели служит сама инкапсуляция паразита клетками хозяина. Другая считает их смерть следствием воздействия гуморальных факторов, а за инкапсуляцией признает лишь санитарную функцию изоляции мертвых тел паразитов.

Происхождение клеток, образующих стенки капсулы, трактуется различно отдельными авторами. Ларченко (1933) рассматривает их в качестве производных недифференцированной мезенхимы, скопления которой наблюдаются в полости перикардии гусениц. Напротив, Мейер (1925) и Бёзе (Boese, 1936) считают, что эти клетки представляют собою фагоцитов гемолимфы. Некоторые авторы (Теленга, 1950) считают проявление защитной реакции хозяина следствием неприспособленности к нему данного паразита. По Шнейдеру (Schneider, 1951), *Diplazon (Bassus) fissorius* Grav. нормально развивается в обычном для него хозяине — личинке сирфиды *Epistrophe bifasciata* F. Напротив, в теле несвойственных этому наезднику хозяев *E. balteata* Deg. и *Syrphus ribesii* L. наблюдается инкапсуляция паразитов.

При изучении биологии *L. fuscicarpus* нам случалось наблюдать довольно значительную подчас гибель яиц и молодых личинок этого наездника в результате их инкапсуляции в теле хозяина. Высокий процент смертности наблюдался в 1953 г. в Камышине среди паразитов, развивавшихся в гусеницах второго поколения бобовой огневки (кормовое растение — белая акация). При учете зараженности вредителя в сентябре в его коконах было найдено 24 окончивших развитие и изготовивших коконы личинок *Limneria*. При вскрытии же гусениц в 10 особях были обнаружены инкапсулированные яйца наездника. Последние в большинстве случаев имели лопнувшую на вершине оболочку и содержали мертвых личинок; смертность паразита в этих условиях достигала 29,4%. При этом, как в случае успешного развития паразита, так и при его гибели, в особях хозяина встречалось лишь по одному яйцу *L. fuscicarpus*.

Сходная картина наблюдалась и в первом поколении вредителя в том же году в Камышине. При вскрытии коконов и гусениц осенью этого года из 21 зараженной паразитом особи в 6 наблюдалась гибель яиц и молодых личинок наездника в результате защитной реакции со стороны организма хозяина. Определить истинный процент смертности в данном случае трудно, так как анализировались диапаузирующие остатки первого поколения, часть особей которого уже превратилась в имаго летом. Еще более значительной была гибель среди наездников, развивавшихся на первом поколении бобовой огневки летом 1953 г. в Тингутинском лесхозе (кормовое растение — желтая акация). В одной из проб в 4 из 8 зараженных *L. fuscicarpus* особей были найдены инкапсулированные молодые личинки паразита, в основном еще не успевшие покинуть оболочку яйца. И в этом случае в теле хозяев встречалось по одному, реже по два яйца.

Значительно меньшая смертность наблюдалась среди особей *L. fuscicarpus*, паразитировавших летом 1950 г. в Камышине на первом поколении *Etiella zinckenella*, развивавшемся на желтой акации. Из 45 зараженных гусениц лишь в трех встретились инкапсулированные яйца и молодые личинки наездника. Только в одном из этих случаев погибли все три находившиеся в гусенице яйца, во втором эта участь постигла 3 особи из 16, а в третьем — одну из семи. Интересно, что в этом случае наблюдалось значительное перезаражение хозяина. В 45 зараженных гусеницах вредителя было найдено 268 яиц *L. fuscicarpus*, распределенных по отдельным особям хозяина следующим образом:

Количество яиц в одной особи хо-

зяина	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13	16	18	27
Количество случаев	10	7	2	3	2	5	3	4	1	1	1	2	2	1	1

Гибель излишних особей происходила, в основном, в первой личиночной стадии. Лишь в редких случаях погибшие личинки несли на себе несомненные следы механических повреждений. Обычно они имели несколько сжавшееся тело, в большей или меньшей степени покрытое темными пятнами. Не всегда выявляется первая вылупившаяся особь. В одном случае при вскрытии гусеницы был найден мертвый паразит, достигший третьей стадии и окруженный молодыми личинками, среди которых некоторые были живы.

Вполне возможно, что при большом количестве яиц в одном хозяине затрудняется их инкапсуляция фагоцитами, количество которых оказывается недостаточным для того, чтобы окружить плотной оболочкой всех присутствующих паразитов. Аналогичную зависимость успеха защитной реакции от количества отложенных в одну особь хозяина яиц отмечал еще ранее Бёзе (Boese, 1936). Таким образом, перезаражение в некоторых случаях может содействовать паразиту в его борьбе с защитными свойствами организма хозяина.

Значительный интерес представляет вопрос об интенсивности защитной реакции у гусениц бобовой огневки, развивающихся в естественных резервуариях вредителя — на некоторых дикорастущих бобовых, где *L. fuscicarpus* оказывается весьма эффективным паразитом. В посадках желтой и белой акации максимальная смертность гусениц от заражения *L. fuscicarpus* колебалась от 2.7—2.8% в Тингутинском лесхозе до 10.2—16.7% в Камышине, где в виде исключения достигала в 1950 г. 36.3%¹ (Викторов, 1954). Напротив, на таких кормовых растениях бобовой огневки, как ракичник и *Vicia cracca*, до 56—60% особей вредителя гибли от заражения наездником. Интересно, что в этих условиях перезаражение встречалось редко. Например, в 1953 г. в Тингутинском лесхозе среди зараженных *L. fuscicarpus* гусениц бобовой огневки, развивавшихся в плодах *Vicia cracca*, среднее количество яиц на одну особь хозяина составляло всего 1.6. Тем не менее случаев инкапсуляции ранних фаз развития наездника фагоцитами нам не приходилось наблюдать (правда, на весьма ограниченном материале). Вполне вероятно все же, что гусеницы *Etiella zinckenella*, развивающиеся на желтой и белой акации, обладают более сильно развитым иммунитетом, по сравнению с особями, питающимися в плодах дикорастущих бобовых.

Случаи сильного косвенного влияния кормового растения хозяина на эффективность паразита уже отмечались в литературе. Так, по данным Фландерса (Flanders, 1942), особи красной калифорнийской щитовки (*Aonidiella aurantii* Masc.), развивающиеся на саговой пальме, оказываются иммунными к хальцидам *Habrolepis rousi* Comp. и *Comperiella bifasciata* How., хотя эти паразиты успешно развиваются на том же хозяине, когда он кормится на цитрусовых.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторов Г. А. 1954. Паразиты акациевой огневки (*Etiella zinckenella* Tr.) в Сталинградской области. Зоол. журн., 30, 5 : 385—390.
(Ларченко К. И.) Lartschenko K. 1933. Die Unempfänglichkeit der Raupen von *Loxostege sticticalis* und *Pieris brassicae*. Zeitschr. Parasitenkunde, 5, 3/4 : 679—707.

¹ Именно в этих условиях наблюдалось отмеченное выше сильное перезаражение особей хозяина *L. fuscicarpus*.

- Мейер Н. Ф. 1922. К морфологии личинок некоторых наездников сем. Ichneumonidae. Изв. Отд. прикл. энтом. ГИОА, 2 : 25—40.
- Мейер Н. Ф. 1925. Об иммунитете у некоторых гусениц по отношению к их паразитам наездникам. Изв. Гос. инст. опытно. агроном., 3, 5—6 : 260—265.
- Теленга Н. А. 1950. Экспериментальное исследование роли энтомофагов в массовых размножениях насекомых. Научн. тр. Инст. энтом. и фитопат. АН УССР, 2 : 42—141.
- Boese G. 1936. Der Einfluss tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. Zeitschr. Parasitenkunde, 8 : 243—284.
- Bradley W. G. a. E. D. Burgess. 1934. The biology of *Cremastus flavorbitalis* an ichneumonid parasite of the european corn borer. U. S. Dept. Agric. Tech. Bull., 441 : 1—15.
- Cameron E. 1938. A study of the natural control of the pea moth *Cydia nigricana* Steph. Bull. entom. Res., 29 : 277—313.
- Flanders St. E. 1942. Abortive development in parasitic Hymenoptera, induced by the food-plant of the insect host. Journ. Econ. Entom., 35, 6 : 834—835.
- Muesebeck C. F. W. 1918. Two important introduced parasites of the brown-tail moth. Journ. Agric. Res., 14, 5 : 191—206.
- Muldrew J. A. 1953. The natural immunity of the larch sawfly (*Pristiphora erichsoni* Htg.) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* Morley in Manitoba and Saskatchewan. Canad. Journ. Zool., 31, 4 : 313—332.
- Schneider F. 1951. Einige physiologische Beziehungen zwischen Syrphidenlarven und ihren Parasiten. Zeitschr. angew. Entom., 33, ½.
- Thompson W. R. a. H. L. Parker. 1930. The morphology and biology of *Eulimneria crassifemur* an important parasite of the European corn borer. Journ. Agric. Res., 40 : 321—345.
- Thorp W. H. 1932. Experiments upon respiration in the larvae of certain parasitic Hymenoptera. Proc. Roy. Soc. (B), 109, 764 : 450—471.
-