

УДК 595.132

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ НЕМАТОДЫ PHAENOPSYLENCHUS LARICIS (SPHAERULARIOIDEA, PHAENOPSYLENCHIDAE)**Е. А. Коренченко**

Изучен жизненный цикл *Phaenopsitylenchus laricis* — паразита листовенничной златки, развивающегося с чередованием партеногенетической и бисексуальной генераций. Первая из них размножается в личиночных ходах хозяина, вторая — в полости тела куколок и имаго. Приведены сведения об экстенсивности и интенсивности инвазии златки этой нематодой. Получен ряд новых данных, свидетельствующих об участии *Ph. laricis* в естественной регуляции численности популяций листовенничной златки.

Нематода *Phaenopsitylenchus laricis* Blinova et Korentchenko, 1986 обнаружена на Северо-Востоке СССР и является единственным известным паразитом листовенничной златки *Phaenops guttulata* Gebl. (Coleoptera, Buprestidae). За пределами региона гельминтофауна этого важнейшего стволового вредителя листовенницы (Исаев, 1966) не исследована.

Биологию паразита изучали в природе и в эксперименте. Насекомых исследовали на всех стадиях метаморфоза. Работы проводили как в континентальных, так и в приморских районах региона. К первым относятся: среднее течение правого притока Колымы р. Омолон (70 км южнее Полярного круга, высота около 200 м над ур. м.), стационары Института биологических проблем Севера «Контакт» (южная оконечность Верхне-Колымского нагорья, 900 м над ур. м., около 62° с. ш.) и «Абориген» (юго-восточные отроги хр. Большой Анначаг, 500 м над ур. м., около 62° с. ш.) и верховье впадающей в Охотское море р. Яма (900 м над ур. м., около 61° с. ш.). В приморских районах исследования проводились к западу от Магадана в окрестностях поселков Балаганное (берег Охотского моря) и Талон (40 км от берега моря, высота около 20 м над ур. м.). Сведения о зараженности исследованных насекомых приведены в табл. 1.

В жизненном цикле *Phaenopsitylenchus laricis* чередуются 2 генерации, морфологически отличающиеся друг от друга настолько, что могут быть отнесены к разным надсемействам (Блинова, Коренченко, 1986). Установить принадлежность особей разных генераций фенопситиленхов к одному и тому же виду помогло культивирование свободноживущих стадий этих нематод на мицето-бактериальных средах (Коренченко, Восилите, 1987).

Цикл развития *Ph. laricis* синхронизирован с таковым насекомого-хозяина. Наши наблюдения с учетом данных Ивлиева и Кононова (1966) позволили установить некоторые особенности биологии листовенничной златки на Северо-Востоке СССР. В континентальных районах региона лёт златки продолжается с конца второй декады июня до первых чисел сентября. В приморских районах его сроки сокращены: в Талоне лёт наблюдался с начала июля до конца августа, а на берегу моря в Балаганном в 1986 г. он практически прошел за один день — 7 июля. Летают жуки в основном в тихую солнечную погоду. Самки откладывают яйца глубоко в трещины коры листовенницы. Вылупившиеся личинки

Таблица 1

Интенсивность и экстенсивность инвазии имаго, личинок и куколок листовенничной златки нематодой *Phaenopsitylenchus laricis* в различных районах Северо-Востока СССР

Район исследо- вания	Имаго			Личинки			Куколки					
	всего ис- следовано, экз.	из них за- ражено		интенсив- ность инва- зии, экз.	всего ис- следовано, экз.	из них за- ражено		интенсив- ность инва- зии, экз.	всего ис- следовано, экз.	из них за- ражено		интенсив- ность инва- зии, экз.
		экз.	%			экз.	%			экз.	%	
Омолон	10	3	30.3	1	4							
«Кон- такт»	31	6	19.4	1—10 (3.8)	88	7	8.0	1—2 (1.1)	26	3	11.5	1
«Абори- ген»	19	6	31.6	1—15 (3.3)	18	4	22.2	2—15 (7.5)				
Яма	23	6	26.1	1—23 (5.0)								
Талон	13	3	23.1	1—2 (1.3)								
Балаган- ное	11	1	9.1	1	26							

Примечание. В таблицу не включены исследованные на «Контакте» 12 дозревающих в местах отрождения молодых жуков, которые оказались незараженными. В скобках дано среднее значение интенсивности инвазии.

внедряются в кору и прокладывают ходы в слое луба, слегка затрагивая заболонь. С окончанием вегетационного периода перед наступлением холодов (приблизительно во второй половине сентября) личинки златки прекращают питание и развитие и впадают в состояние покоя, в котором уходят на зимовку. С началом вегетационного периода (в конце мая—начале июня) они выходят из состояния покоя и продолжают развитие. Окукливание происходит в корковом слое. Куколки сначала белые, к концу развития стадии у них темнеет сначала голова, затем стерниты. Молодые жуки остаются в местах отрождения до полного потемнения и отвердения хитинового покрова.

В жизненном цикле *Ph. laricis* чередуются гамогенетическая (бисексуальная) и партеногенетическая генерации. Особи гамогенетической генерации являются типичными представителями надсем. Sphaerularioidae Lubbock, 1861 (sensu Слободянюк, 1984), которое включает облигатных паразитов насекомых. Инвазионная стадия у фенопситиленхов, как и у других сферуляриоидей, представлена молодой осемененной самкой с недоразвитым яичником. Такие самки перкутанно проникают в полость тела личинок златки ранних возрастов, где располагаются свободно и сохраняют подвижность. В личинках хозяина нематоды практически не развиваются, у них наблюдается лишь небольшое увеличение длины тела и незначительный рост зачатка яичника: длина инвазионных самок не превышает 590 мкм при длине яичника не более 70 мкм, тогда как в личинках хозяина старших возрастов обнаружены нематоды длиной до 690 мкм с яичником до 90 мкм. Интенсивное развитие паразита идет сразу после окукливания златки. По-видимому, гормоны, отвечающие за метаморфоз хозяина, стимулируют и развитие паразита. В белой куколке нематоды достигают размеров взрослого червя (длиной более 1200 мкм) с яичником, занимающим более половины длины тела, становятся малоподвижными и начинают яйцекладку. Вокруг паразита формируется тонкостенная просторная капсула, в которой скапливаются и отложенные им яйца. К тому времени, когда куколка златки начинает темнеть, в капсуле с нематодой из яиц вылупляются личинки 1-й стадии. После превращения златки в имаго капсулу пронизывают мелкие трахеи хозяина (см. рисунок, а, см. вкл.), что, видимо, способствует усилению энергетического обмена паразита. Самка продолжает откладывать яйца, а ее личинки, достигнув 2-й стадии развития, выходят из капсулы в гемоцель жука, где линяют второй раз. Личинки фенопситиленхов заполняют всю полость брюшка златки, проникая в грудь и даже в голову. Когда самки златки приступают к откладке яиц, личинки нематод 3-й стадии проникают в яичники и яйцеводы (см. рисунок, б) и оттуда вместе с яйцами попадают под кору листовенницы.

Пути выхода нематод из самцов златки не прослежены. Одним из таких путей может быть передача личинок нематод самкам во время копуляции жуков. Но при этом в семяприемниках обнаруживались бы личинки фенопситиленхов 3-й стадии при отсутствии в полости тела хозяина зрелых паразитов и личинок ранних стадий. Подобная картина инвазии не наблюдалась ни разу. Возможно, что из самцов златки нематоды, подобно паразитам табачной блошки (Eisey, 1977), выходят через кишечник с экскрементами. Но в таком случае нематодам очень трудно попасть в личиночные ходы хозяина для продолжения развития, так как они рассеиваются по поверхности ствола лиственницы и быстро высыхают. Мы склонны полагать, что заражение самца хозяина скорее всего является тупиком в онтогенезе паразита. Некоторое подтверждение этому предположению дает сравнение зараженности фенопситиленхами самцов и самок лиственничной златки в двух районах, где исследованы наиболее представительные выборки насекомых (табл. 2). Не исключено, что эти данные отражают несколько большую приуроченность нематод к самкам хозяина, нежели к самцам.

Личинки *Ph. laricis*, вышедшие из самки лиственничной златки, не развиваются до вылупления личинок хозяина и начала их интенсивного питания. С последним связано появление микрофлоры в личиночных ходах, что необходимо для продолжения онтогенеза нематод. Постпаразитические личинки фенопситиленхов дважды линяют и превращаются в партеногенетических самок, имеющих морфологические признаки представителей надсем. Neotylenchoidea Thorne, 1941 и являющихся мицелиофагами. Эти самки откладывают яйца, из которых развиваются самцы и самки бисексуальной генерации. В ходах насекомых происходит копуляция нематод, которая, судя по степени заполнения сперматозоидами маток разных особей, бывает неоднократной. После копуляции самки становятся инвазионными, а самцы остаются в ходах и со временем погибают.

Культивирование на мицето-бактериальных средах позволило установить сроки развития некоторых свободноживущих стадий фенопситиленхов. В пробирки со средой помещали личинок нематод 3-й стадии, извлеченных из гемоцеля имаго златки. Появление в культуре личинок 4-й стадии отмечено на 2-й день, партеногенетических самок — на 4-й день после начала эксперимента. Последние начинали яйцекладку на следующий день после последней линьки. На 12-й день от начала яйцекладки отмечено появление самцов, а на 13-й — самок гамогенетической генерации.

Нематоды в ходах хозяина переживают зимний период даже при температурах воздуха ниже —50°. После весьма суровой зимы в начале июня в личиночных ходах лиственничной златки обнаружены многочисленные фенопситиленхи свободноживущих стадий обеих генераций, в том числе инвазионные самки. Следовательно, заражение личинок златки может происходить не только до, но и после зимовки.

Нематода *Ph. laricis* встречена во всех обследованных районах (табл. 1) и, по-видимому, ее ареал на Северо-Востоке совпадает с ареалом насекомого-хозяина. Экстенсивность инвазии златки фенопситиленхами, вероятно, находится в определенной зависимости от физико-географических условий место-

Т а б л и ц а 2

Сравнительная зараженность самцов и самок лиственничной златки нематодой *Ph. laricis*

Район исследований	Самцы			Самки		
	всего исследовано, экз.	из них заражено		всего исследовано, экз.	из них заражено	
		экз.	%		экз.	%
«Контакт»	21	2	9.5	17	4	23.5
Яма	11	2	18.2	12	4	33.3

обитания хозяина. Собранных материалов недостаточно для окончательных выводов, но некоторые тенденции прослеживаются. Стационары «Контакт» и «Абориген» находятся приблизительно на одной широте, но первый на 400 м выше второго. Зараженность златок на «Контакте» заметно ниже, чем на «Аборигене», так же как и по сравнению с верховьями Ямы, которые находятся на той же высоте, что и «Контакт», но на 1° южнее. Существенное влияние на зараженность златки фенопситиленхами, по-видимому, оказывает и близость моря: экстенсивность инвазии жуков в окрестностях Балаганного, расположенного на берегу, очень мала, тогда как в Талоне, удаленном от первого поселка в глубь материка на 40 км, зараженность златок практически не отличается от таковой в континентальных районах.

Ряд наблюдений позволяет предположить, что *Ph. laricis* играет определенную роль в естественной регуляции численности популяции листовенничной златки. Инвазированные личинки насекомого, исследованные во второй половине сентября, визуально отличались от незараженных. Последние — толстые, непрозрачные, с хорошо развитым жировым телом, вследствие чего передне-спинка у них была шире брюшка не более, чем на 1/3, находились уже в состоянии покоя перед зимовкой. Зараженные личинки были практически лишены жирового тела, из-за чего брюшко у них было более чем в половину уже передне-спинки, сквозь кутикулу просвечивал кишечник, набитый пищей, что свидетельствовало о продолжении питания. Можно предположить, что инвазированные личинки златки, лишенные энергетических ресурсов и не подготовленные к зимовке, последнюю переживают плохо. В таком случае популяция нематод сохраняется за счет весенне-летнего заражения хозяев.

У инвазированных самок златок, отловленных в период лета, яичники и яйцеводы сильно перфорированы личинками нематод и содержат очень мало (1—5) развитых яиц или совсем их не содержат, тогда как у незараженных они набиты яйцами (до 10 и более). По-видимому, фенопситиленхи способны существенно снижать плодовитость хозяина.

Экстенсивность инвазии златок, личинок, куколок и молодых имаго, извлеченных из-под коры, заметно ниже, чем жуков, пойманных во время лета (табл. 1). Поскольку златки заражаются только на личиночной стадии, эта картина, по-видимому, не отражает истинную зараженность летающих жуков. Расхождение можно объяснить тем, что инвазированные златки, подобно *Scolytus ventralis* (Aschraf et al., 1971), становятся менее подвижными, чем незараженные. Их легче поймать, вследствие чего повышается их численность в сборах. При извлечении из-под коры возможность сбора насекомых не зависит от зараженности паразитом. Если данное предположение верно, то зараженные жуки листовенничной златки становятся легкой добычей насекомоядных птиц, что также является одним из путей естественной регуляции численности популяции этого вредителя леса.

Л и т е р а т у р а

- Блинова С. Л., Коренченко Е. А. *Phaenopsitylenchus laricis* gen. et sp. n. (Nematoda, Phaenopsitylenchidae fam. n.) — паразит листовенничной златки и замечания по таксономии надсемейства Sphaerularioidea // Тр. ГЕЛАН. 1986. Т. 34. С. 14—23.
- Ивлиев Л. А., Кононов Д. Г. Златки (Buprestidae) Магаданской области и Камчатки // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатки, Магаданской области. М.; Л.: Наука, 1966. С. 97—111.
- Исаев А. С. Стволовые вредители листовенницы даурской. М.: Наука, 1966. 148 с.
- Коренченко Е. А., Восилите Б. С. Опыт культивирования энтомопаразитических нематод-ксиллобионтов на мицетобактериальных средах // Acta parasitologica Lituanica. 1987. Vol. 22. P. 97—101.
- Слободянюк О. В. Энтомопатогенные нематоды двухкрылых. М.: Наука, 1984. 200 с.
- Aschraf M., Maug W., Sybers H. D. Ultrastructural pathology of the flight muscles of *Sco-*

lytus ventralis (Coleoptera: Scolytidae) infectes by a nematode parasite // J. Invertebr. Pathol. 1971. Vol. 18. N 3. P. 363—372.
E l s e y K. D. Dissemination of Howardula sp. nematodes by adult tobacco flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) // Can. Entomol. 1977. Vol. 109, N 9. P. 1283—1285.

ИБПС ДВО АН СССР,
Магадан

Поступила 9.11.1988

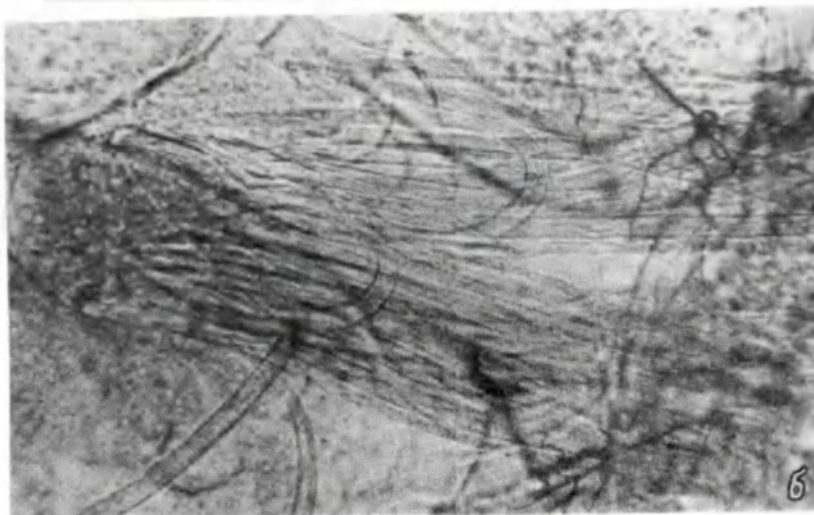
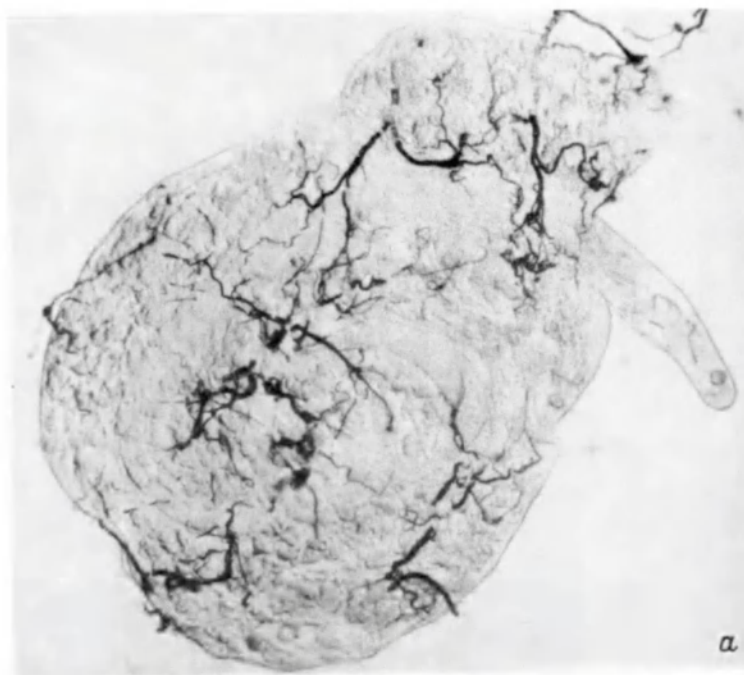
PECULIARITIES OF THE BIOLOGY OF THE NEMATODE PHAENOPSITYLENCHUS
LARICIS BLINOVA ET KORENTCHENKO, 1986
(SPHAERULARIOIDEA, PHAENOPSITYLENCHIDAE)

E. A. Korentchenko

S U M M A R Y

The life cycle of the nematode *Ph. laricis*, a parasite of *Phaenops guttulata*, which develops by alternating parthenogenetic and bisexual generations, is studied. The first generation, the specimens of which have a neotylenchoid organization, reproduces in the larval passages of the host, while the second one, having specimens of spherulariod organization, reproduces in the body cavity of its pupae and imago. Freelifving individuals of both generations of the parasite stand wintering and the infection of *Ph. guttulata* larvae can take place as before so after wintering. Data are given on the extensity and intensity of the infection of *Ph. guttulata* with Phaenopsitylenchidae. The data obtained show that *Ph. laricis* is a highly pathogenic parasite of *Ph. guttulata* and can participate in the natural regulation of the population abundance of this forest pest.

Вклейка к ст. Е. А. Коренченко



Ph. laricis.

a — капсула со зрелой паразитической самкой, яйцами и личинками из полости тела жука листовенничной златки; *б* — личинки 3-й стадии в яичнике листовенничной златки.