

УДК 595.792.23 : 591.431.2 + 591.489.6 + 591.467.3

© Е. С. Сугоняев

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ МАНДИБУЛ, КРЫЛЬЕВ, ЯЙЦЕКЛАДА И БРЮШКА У ХАЛЬЦИДОИДНЫХ НАЕЗДНИКОВ (HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA)

[E. S. SUGONYAEV. FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF VARIATION IN THE SHAPE OF THE MANDIBLES, WINGS, OVIPOSITOR, AND ABDOMEN IN CHALCIDOID WASPS (HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA)]

Предлагаемая статья ставит своей целью развить некоторые положения о приспособительной изменчивости морфологических структур у наездников, высказанные ранее в общей форме (Сугоняев, Войнович, 2006).

ФОРМА И ФУНКЦИЯ МАНДИБУЛ

Тряпицын (1977, 1989) рассмотрел основные направления в изменчивости формы мандибул у наездников-энциртид (Encyrtidae) и предположил их вероятное функциональное значение. Им обоснована плезиоморфность трехзубцового типа мандибул, от которого, по-видимому, произошли все другие их модификации в подсемействах Tetracneminae и Encyrtinae. Одновременно были подчеркнуты трудности, возникающие при построении сравнительно-морфологических рядов мандибул различного типа, поскольку часто остается неясным функциональное значение имеющихся между ними различий. Аналогичное положение наблюдается и для изменчивости формы мандибул у наездников-афелинид (Aphelinidae).

Многолетний опыт выведения взрослых наездников энциртид и афелинид из мумий паразитированных ими хозяев-кокцид (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccoidea) позволил накопить значительный эмпирический материал и выявить основные направления изменчивости мандибул у наездников, имеющей адаптивное значение.

Для наездников-тетракнемин, паразитирующих на мучнистых червцах (Pseudococcidae) с мягкими наружными покровами, характерны двух- или трехзубцовые мандибулы (рис. 1, 2). Двухзубцовые мандибулы, будучи всегда с удлинненными и острыми зубцами, присущи специализированным тетракнеминам (Тряпицын, 1977). Трехзубцовые мандибулы со слабо заостренными зубцами, из которых наибольшее развитие получает средний зубец, известны для генерализованных, менее специализированных форм, каковыми являются виды родов *Moraviella* и *Charitopus* (Сугоняев, 1960а; Тряпицын, 1977). Стенки мумии хозяина, в которой паразит завершает развитие, тонкие и хрупкие. При прогрызании летного отверстия на одном из концов продолговатой мумии наездник делает правильный надрез по окружности, вследствие чего образовавшаяся «крышечка» отваливается

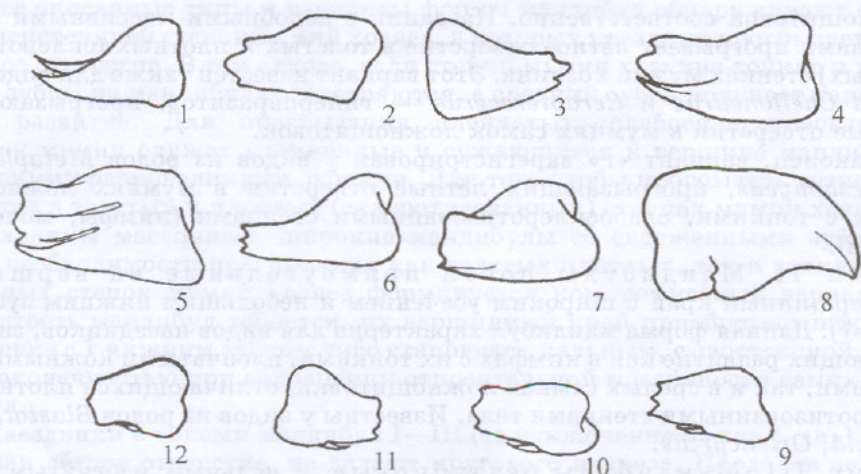


Рис. 1—12. Форма мандибул различных видов наездников — энциртид и афелинид.

1 — *Callipteroma quinquegutata* Motschulsky, 2 — *Charitopus fulviventris* Foerster, 3 — *Aphycus apicalis* Dalman, 4 — *Microterys scarlatoi* Sugonyaev, 5 — *M. roseni* Sugonyaev, 6 — *Metaphycus stagnarum* Hoffer, 7 — *Blastothrix longipennis* Howard, 8 — *Encyrtus lecaniorum* Mayr, 9 — *Coccophagus gurneyi* Compere, 10 — *C. piceae* Erdoes, 11 — *C. spiraeae* Jasnosh, 12 — *C. differens* Jasnosh.

и наездник выходит наружу. Вероятно, наездник действует своими удлиненными и обычно острыми мандибулами как ножницами.

У энциртин (*Encyrtinae*) — первичных и вторичных паразитов ложнощитовок (*Coccidae*), прогрызающих летные отверстия в различных местах мумии хозяина, известно несколько типов мандибул.

Тип I. Трехзубцовые мандибулы. Их модификации можно свести к 4 основным вариантам: а) удлиненные, с острыми зубцами, причем средний зубец особенно развит (рис. 3); б) менее удлиненные, широкие, с равновеликими и заметно заостренными зубцами (рис. 4); в) широкие и массивные, со сглаженными зубцами, имеющими широкие основания, верхний зубец наименее, нижний — наиболее развитый (рис. 5); г) удлиненные, сужающиеся к вершине, с мелкими равновеликими зубцами (рис. 6).

Вариант «а» характерен для видов наездников-энциртин из родов *Aphycus*, *Pseudaphycus*, *Pseudococcobius* — паразитов мучнистых червецов. Известное сходство строения их мандибул с таковыми видов наездников-тетракарнемин, упомянутых выше, имеет конвергентную природу, так как в обоих случаях при прогрызании летного отверстия наездники имеют дело с тонкими и хрупкими стенками мумий хозяев. По-видимому, наличие такого рода конвергенций (в том числе в строении брюшка) послужило основанием ряду авторов поместить подтрибу *Aphicina* Hoffer в подсемейство *Tetracneminae* (Compere, Annecke, 1960; Rosen, 1981), что признано ошибочным (Шарков и Войнович, 1988; Тряпицын, 1989).

Вариант «б» известен для видов рода *Microterys* — *M. scarlatoi* Sugonyaev и *M. hesperidum* Trjapitzin et Khlorunov. Первый вид — паразит взрослых самок червеца *Antonina* sp., второй — самок мягкой ложнощитовки (*Coccus hesperidum* L.). Виды их хозяев, относящиеся к различным семействам, тем не менее отличаются близкими по консистенции, умеренно плотными, кожистыми наружными покровами, что объясняет сходство формы мандибул у обоих видов наездников, прогрызающих в них летные отверстия.

Вариант «в» свойствен большинству видов рода *Microterys*, паразитирующих или вторично хищничающих на зрелых и яйцекладущих самках

ложнощитовок соответственно. Наездник с подобными массивными мандибулами прогрызает лётное отверстие в толстых и плотных (склеротизованных) стенках мумий хозяина. Этот вариант известен также для видов из родов *Cheiloneurus* и *Cerapterocerus* — гиперпаразитов, прогрызающих лётные отверстия в мумиях самок ложнощитовок.

Наконец, вариант «г» зарегистрирован у видов из родов *Metaphycus* и *Mesaphycus*, прогрызающих лётные отверстия в мумиях ложнощитовок с тонкими, слабосклеротизованными стенками (нимфы, молодые самки).

Тип II. Мандибулы почти прямоугольные на вершине. Их вершинный край с широким усечением и небольшим нижним зубцом (рис. 7). Данная форма мандибул характерна для видов наездников, заканчивающих развитие как в нимфах с их тонкими, пленчатыми кожными покровами, так и в зрелых самках ложнощитовки, отличающихся плотными склеротизованными стенками тела. Известны у видов из родов *Blastothrix*, *Sauleia*, *Oriencyrtus*.

Тип III. Мандибулы беззубцовые, с цельным изогнутым вершинным краем, причем нижний зубец превращается в его заостренную оконечность (рис. 8). Наездник, выходя наружу, прогрызает лётное отверстие либо в эластичных кожных покровах молодой самки, либо в плотных склеротизованных покровах зрелой самки ложнощитовки. Известны у видов рода *Encyrtus*.

Изменения формы мандибул и их зубчатости, возможно, осуществлялись следующим образом (рис. 13). Наиболее близкими к исходному типу являются относительно широкие трехзубцовые мандибулы с равновеликими и заметно заостренными зубцами (тип I, вариант «б»). От него развивается направление, ведущее к образованию удлинённых мандибул с заостренными зубцами, из которых наибольшего размера достигает средний зубец (тип I, вариант «а»). Близким к нему, но самостоятельным направлением является образование удлинённых, сужающихся к вершине мандибул с 3 равновеликими мелкими зубцами (тип I, вариант «г»).

Третье направление, наоборот, характеризуется увеличением массивности мандибул, снабженных волнистым вершинным краем вследствие сглаживания зубцов и увеличения их оснований (тип I, вариант «в»). Наиболее вероятно, что возникновение типов II и III произошло на базе этого последнего варианта типа I путем постепенного исчезновения верхних зубцов (тип II), а затем всех зубцов с образованием цельного скошенного вершинного края (тип III).

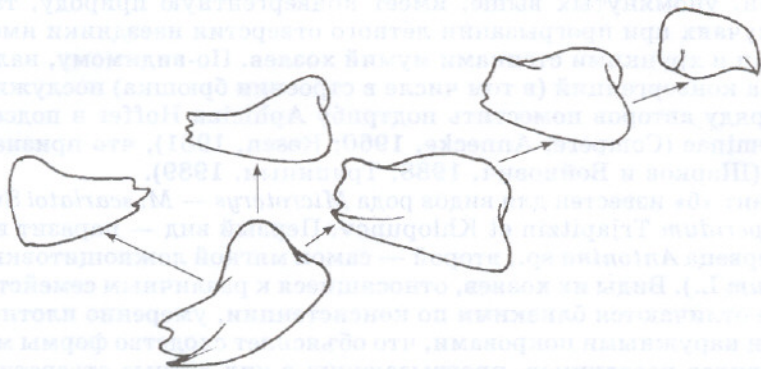


Рис. 13. Вероятные направления изменения формы мандибул наездников — энциртид в зависимости от консистенции и плотности стенок мумий их хозяев-кокцид.

Все описанные типы и варианты формы мандибул обнаруживают связь с консистенцией стенок мумий хозяев, в которых наездник прогрызает свое лётное отверстие. В том случае, если стенки мумии хозяина тонкие и хрупкие, зубцы на мандибулах заостряются, а средний зубец получает наибольшее развитие. Для прогрызания пленчатых, слабосклеротизованных стенок мумии служат удлинённые и сужающиеся к вершине мандибулы с мелкими равновеликими зубцами. Для того чтобы прогрызть лётное отверстие в толстых и плотных (склеротизованных) стенках мумии хозяина, необходимы массивные, широкие мандибулы со сглаженными зубцами. При необходимости прогрызания как толстых плотных, так и тонких эластичных стенок мумий хозяев формируется компромиссный вариант — зубчатость мандибул теряется, их вершинный край приобретает широкое усечение с 1 нижним зубцом либо становится цельным, с заостренной нижней оконечностью при сохранении относительной массивности самих мандибул.

Наездники с типами мандибул I—III (за исключением типа I, «а»), прогрызая лётное отверстие, не делают кругового надреза. Продолав небольшое отверстие, они продолжают отгрызать от образовавшегося края небольшие полулунные куски, работая относительно тупыми мандибулами, скорее, как долотом.

Аналогичная тенденция при изменении формы мандибул выявлена у наездников-афелинид рода *Coccophagus*. Так, у *C. gurnei* Compere, прогрызающего лётное отверстие в тонких и хрупких стенках мумии мучнистого червеца рода *Pseudococcus*, мандибулы четко трехзубцовые, причем средний и нижний зубцы заметно заостренные (рис. 9). *C. piceae* Erdoes, паразитирующей в нимфах самцов ложнощитовок с тонкими эластичными кожными покровами, обладает также трехзубцовыми мандибулами, но с более сглаженными зубцами (рис. 10). *C. spiraeae* Jasnosh прогрызает лётное отверстие как в тонких пленчатых стенках мумии нимфы 2-го возраста, так и в более плотных стенках мумии зрелой самки ложнощитовки. Его мандибулы теряют верхние зубцы и приобретают на вершине широкое усечение (рис. 11). Мандибулы *C. differens* Jasnosh — паразита ложнощитовок с сильно склеротизованными стенками тела зрелых самок — вовсе лишены зубцов, с цельным вершинным краем (рис. 12).

Конвергентный характер сходства изменчивости мандибул у наездников-афелинид с их изменчивостью у наездников-энциртид подчеркивает значение консистенции стенок мумии хозяина как главного условия формирования основных черт мандибул.

ДЛИНА КРЫЛЬЕВ: ПРИЧИНЫ ИХ РАЗВИТИЯ ИЛИ РЕДУКЦИИ

Большинство известных видов наездников, специализированных к заражению ложнощитовок, живущих на деревьях, являются *дендрофилами*, что выражается в значительном развитии их крыльев — вершины последних далеко заходят за вершину брюшка (рис. 14). Последний признак типичен для видов родов *Blastothrix*, *Microterys*, *Metaphycus*, из афелинид — для *Coccophagus*. Данная черта связана с необходимостью полета и поиска самками наездников особой хозяев в кронах деревьев, что было подчеркнуто Тряпицыным (1977).

Однако в роде *Blastothrix* известны виды, представленные как длиннокрылой (f. *macroptera*), так и короткокрылой (f. *brachyptera*) (рис. 15) формами. Так, количество короткокрылых самок в популяции *B. matesovae* Sugonyaev составляет в наших сборах 32.4 %, *B. truncatipennis* Ferrière — 89.5 %. Первый вид заражает карагановую ложнощитовку (*Eulecanium ca-*

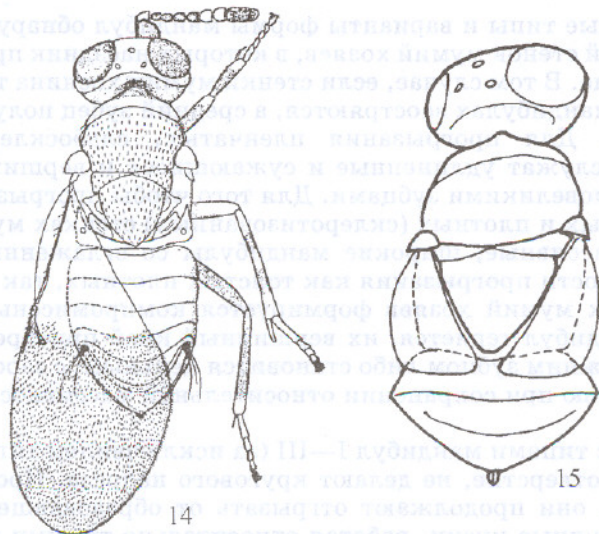


Рис. 14, 15. *Blastothrix* Mayr, самка.

14 — *B. longipennis* Howard; 15 — *B. truncatipennis* Forrière, короткокрылая форма.

raganae Borchs.) как на низкорослых, так и древовидных видах караган (включая *Saragana arborescens*) в степи и лесостепи в Южной Сибири и Монголии. Второй вид — паразит березовой ложнощитовки (*E. douglasi* Sulc), живущей на карликовой березе (*Betula nana*) на торфяных болотах в Северной Карелии и в лесотундре на Кольском полуострове. По этой особенности оба вида наездников относятся к *тамнофилам*.

Короткокрылость, наблюдаемая у самок видов наездников-энциртид, обитающих в открытых ландшафтах, предположительно связывается как с воздействием ветров, так и с обитанием их хозяев в укрытых местах — на прикорневой шейке растения, за влагищем листа злака и т. п. (Тряпцын, 1977). Представляет интерес проследить, как условия, в которых осуществляется жизнедеятельность вида, влияют на проявления длиннокрылости, или наоборот, короткокрылости у самки наездника.

Установлено, что самки *B. truncatipennis* длиннокрылой формы вылетают в случае, если в одной самке хозяина развивалось не более 3 особей паразита. Их особенность — крупные размеры тела (1.5 ± 0.12 мм). Самки короткокрылой формы появляются в потомстве, состоящем из 4 и более личинок паразита в одной самке хозяина, т. е. при ее относительном перезаражении. Их размеры заметно меньше (1.16 ± 0.08 мм). Из мелких нимф 2-го возраста хозяина (~ 2 мм), в которых паразит развивается солитарно, всегда вылетают самки короткокрылой формы. Таким образом, непосредственной причиной появления короткокрылой формы в популяции наездника являются взаимоотношения паразита и хозяина, опосредованные через обеспеченность личинок первого пищевым ресурсом (Сугоняев, Войнович, 2006). Приспособительное значение различной длины крыльев у видов рода *Blastothrix* выявляется при сравнении стереотипов их поиска хозяина либо на деревьях, либо на кустарниках. В первой группе видов (дендрофилы) тенденция к короткокрылости отсутствует вследствие того, что полет является необходимым элементом их поискового поведения. При перезаражении хозяина, т. е. нехватке пищевого ресурса, у них наблюдается аномальная редукция некоторых структур, но крылья сохраняют нормальную длину (Сугоняев, 1960б, 1965). У видов второй группы (тамнофилы), наобо-

рот, четко выраженная тенденция к короткокрылости не влияет отрицательно на эффективность поискового поведения самок наездника, так как в этом случае наблюдается снижение роли полета при увеличении значения пешего обследования субстрата с целью заражения хозяина, обычно открыто поселяющегося на ветвях и только в особом случае — скрытно (при стелющейся форме растения).

Описываемое явление в целом отражает общие связи, возникшие в процессе адаптивной эволюции видов наездников обеих групп. Принцип экономии при морфогенезе — редукция крыльев — реализуется лишь в том случае, когда он не наносит ущерба основной функции самки наездника — поиску хозяина и размножению.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЛИНЫ ЯЙЦЕКЛАДА И ФОРМЫ БРЮШКА

Исходный (плезиоморфный) тип брюшка у наездников птеромалидного и злофидного комплексов характеризуется сравнительно коротким яйце-кладом, основание которого обычно достигает середины брюшка, а вершина не выступает за вершину последнего. Данному, или *первому базисному*, типу яйце-клада соответствует овальное или яйцевидное брюшко, широко закругленное на вершине, с равномерно развитыми тергитами, умеренно изогнутыми в вершинной трети, в связи с чем пигостили располагаются в вершинной половине брюшка, стерниты поперечные и короткие, в результате чего вершинная половина яйце-кладного комплекса оказывается открытой (рис. 16). Этот тип характерен для *Encyrtus lecaniorum* Mayr, *Microterys hortulanus* Erdoes, *Coccophagus lycimnia* Walker. При яйце-кладке самка наездника прокалывает яйце-кладом лишь относительные тонкие наружные покровы незащищенного хозяина. Личинки эндопаразитические.

Второй апикально-удлиненный тип яйце-клада наездника заметно удлиненный, его вершина — ножны (третьи вальвы) и стилеты яйце-клада (первая и вторая вальвы) — значительно выступает за вершину брюшка. Вершинные тергиты, помимо 9-го, сильно дугообразно изогнуты. Пигостили сдвинуты к основанию брюшка. Стерниты укороченные. Брюшко удлиненное, конической формы (рис. 17). Этот тип яйце-клада наблюдается у *Microterys indicus* Subba Rao и *Metaphycus gerardi* Sugonyaev. При яйце-кладке самка наездника должна предварительно пронзить яйце-кладом слой воска, покрывающий тело хозяина. Поэтому выступающая часть вершины яйце-клада составляет $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ длины брюшка (Сугоняев, 2001). Личинки эндопаразитические.

Третий базально-удлиненный тип яйце-клада характеризуется удлиненными основными частями — основаниями вторых вальвифер и сопряженных с ними наружных пластинок яйце-клада, достигающими основания брюшка. В то же время вершина яйце-клада слабо выступает или не выступает за вершину брюшка (скрытый, удлиненный яйце-клад). Стерниты укороченные. Брюшко заметно конической формы (рис. 18, 19). Такой яйце-клад типичен для видов рода *Microterys* с хищной личинкой, например *M. sylvius* Dalman, гиперпаразитов из родов *Cheiloneurus* (*Ch. claviger* Thomson), *Pachyneuron* (Pteromalidae), *Aprostocetus* (Tetrastichinae). Самка наездника при яйце-кладке прокалывает яйце-кладом непосредственно кожные покровы незащищенного хозяина. Далее возможны 2 варианта: а) самка прокалывает тело хозяина насквозь, подвешивая яйцо к его вентральной стороне, непосредственно в массе отложенных яиц; б) самка прокалывает только дорсальную стенку мумии ложнощитовки и откладывает яйцо на тело предкуколки первичного паразита. Личинки наездника либо

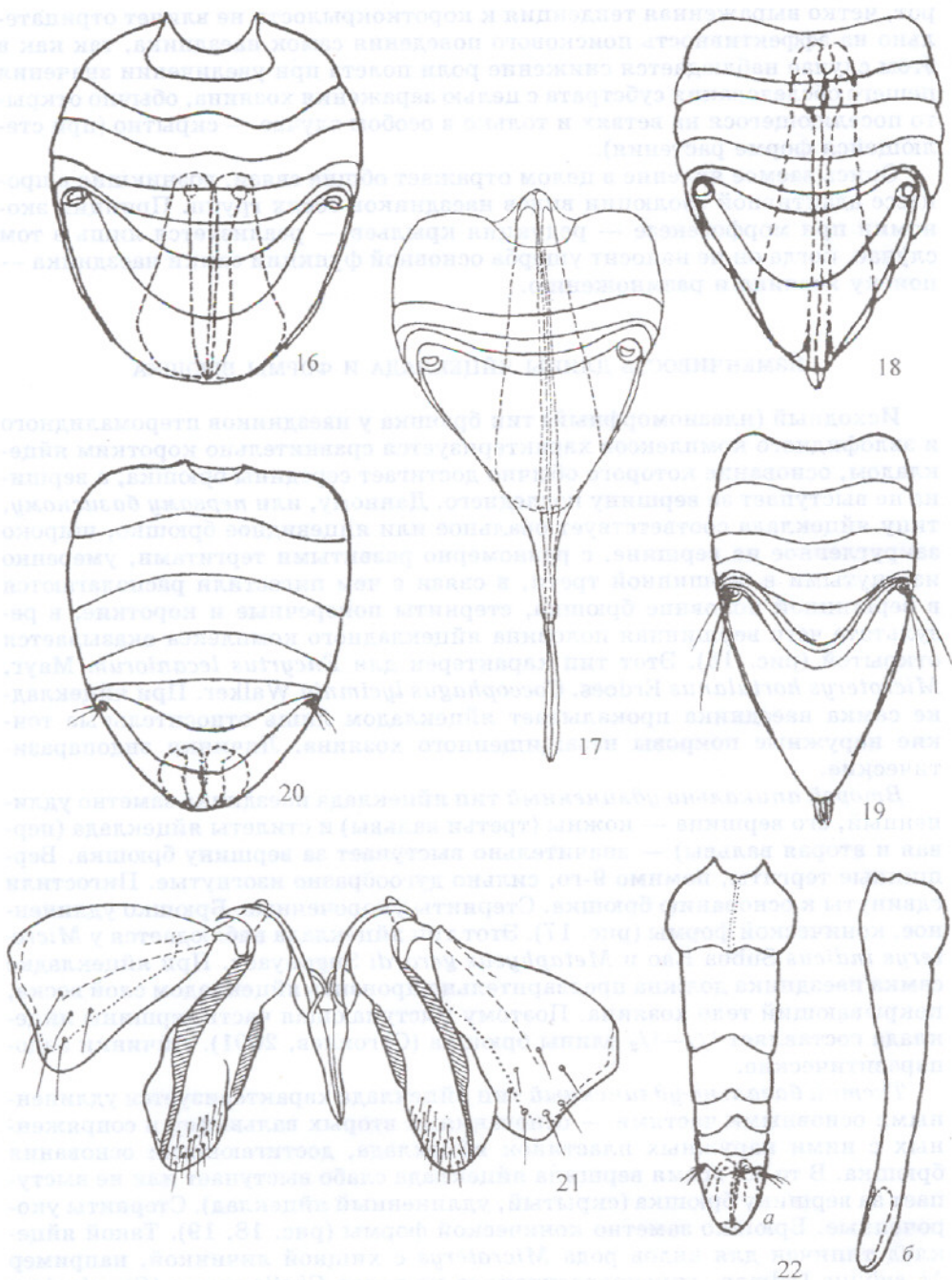


Рис. 16—22. Брюшко (16—20, 22) и яйцекладный комплекс (21).

16 — *Encyrtus lecaniorum* Mayr; 17 — *Microterys indicus* Narayanan; 18 — *M. sylbius* Dalman; 19 — *Cheiloneurus claviger* Thomson; 20, 21 — *Encyrtus infidus* Rossi; 22 — *E. ludmilae* Sugonyaev (a — сверху, б — сбоку).

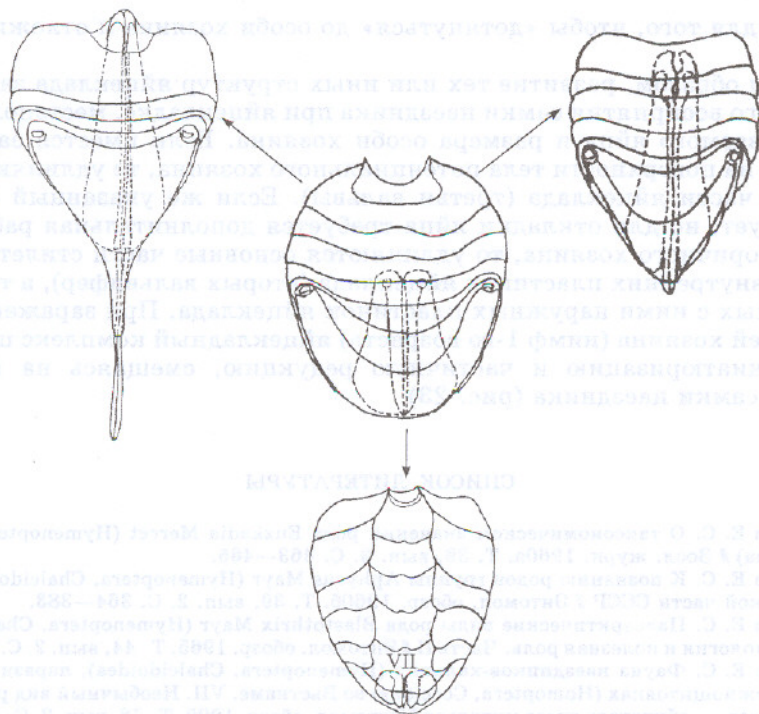


Рис. 23. Вероятные направления изменения строения яйцекада и брюшка самок у наездников-энциртид в зависимости от особенностей заражаемых ими особей хозяина.

хищничают на отложенных яйцах, либо являются вторичными эктопаразитами соответственно.

Четвертый апикально-укороченный тип яйцекада отличается сильной укороченностью и смещением яйцекадного комплекса на вершину небольшого, сердцевидной формы брюшка (рис. 20). Вторые вальвиферы и сопряженные с ними наружные пластинки яйцекада заметно расширенные, что позволяет сохранить достаточную поверхность склеритов для прикрепления мышц. Стилеты яйцекада утолщенные у основания, короткие. Их длина почти в 2 раза меньше длины вторых вальвифер. Ножны (третьи вальвы) отсутствуют (рис. 21). Четвертый тип яйцекада описан для *Encyrtus injidus* Rossi. Благодаря очень короткому яйцекаду, крупная самка наездника (2.7—2.8 мм) способна откладывать яйца в мелких нимф 1-го возраста хозяина (0.5—0.7 мм) — ложнощитовок из рода *Eulecanium* (Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979). Данный тип яйцекада известен также у видов родов *Pseudorhopus* (Encyrtidae) и *Lounsburyia* (Aphelinidae).

Эндопаразитическая личинка обычно ведет себя как транзитный паразит, завершая развитие во взрослой самке хозяина.

Оригинальный вариант апикально-укороченного яйцекада известен у вида *Encyrtus ludmilae* Sugonyaev. Его особенность — расположение укороченного яйцекадного комплекса на вершине сильно удлиненного и тонкого брюшка (рис. 22) (Сугоняев, 1999). Благодаря его строению самка наездника способна откладывать яйца в особой мирмекофильной ложнощитовки *Megalocriptes bambusicola* Green, поселяющейся в узких пространствах — полостях на бамбуке в гнездах муравья *Crematogaster* sp. в тропиках. Так как крупная самка (3—4 мм) наездника не в состоянии проникнуть в указанные полости, она, по-видимому, использует свое длинное и гибкое

брюшко для того, чтобы «дотянуться» до особи хозяина и отложить в нее яйцо.

Таким образом, развитие тех или иных структур яйцеклада зависит от сенсорного восприятия самки наездника при яйцекладке, местоположения откладываемого яйца и размера особи хозяина. Если имеется защитный субстрат на поверхности тела потенциального хозяина, то удлиняются верхние части яйцеклада (третьи вальвы). Если же указанный субстрат отсутствует, но для откладки яйца требуется дополнительная работа или поиск вторичного хозяина, то удлиняются основные части стилетов яйцеклада и внутренних пластинок яйцеклада (вторых вальвифер), а также сопряженных с ними наружных пластинок яйцеклада. При заражении мелких особей хозяина (нимф 1-го возраста) яйцекладный комплекс претерпевает миниатюризацию и частичную редукцию, смещаясь на вершину брюшка самки наездника (рис. 23).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Сугоняев Е. С. О таксономическом значении рода *Euzkadia* Mercet (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Зоол. журн. 1960а. Т. 39, вып. 3. С. 463—465.
- Сугоняев Е. С. К познанию родов группы *Aphycus* Mayr (Hymenoptera, Chalcidoidea) европейской части СССР // Энтомол. обозр. 1960б. Т. 39, вып. 2. С. 364—383.
- Сугоняев Е. С. Палеарктические виды рода *Blastothrix* Mayr (Hymenoptera, Chalcidoidea), их биология и полезная роль. Часть II // Энтомол. обозр. 1965. Т. 44, вып. 2. С. 395—410.
- Сугоняев Е. С. Фауна наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea), паразитирующих на ложнощитовках (Homoptera, Coccidae) во Вьетнаме. VII. Необычный вид рода *Encyrtus* Latr. — обитатель гнезд муравьев // Энтомол. обозр. 1999. Т. 78, вып. 2. С. 453—456.
- Сугоняев Е. С. Системы адаптаций наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) к паразитированию на сосущих насекомых-ложнощитовках (Homoptera, Coccidae) в основных природно-климатических поясах Северного полушария // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80, вып. 1. С. 8—39.
- Сугоняев Е. С., Войнович Н. Д. Адаптации хальцидоидных наездников к паразитированию на ложнощитовках в условиях различных широт. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 263 с.
- Сугоняев Е. С., Ву Куанг Кон. Взаимоотношения хозяина и паразита у насекомых на примере карагановой ложнощитовки и ее паразита *Encyrtus infidus* Rossi. Л., Наука. 1979. 84 с.
- Тряпицын В. А. Характерные черты морфологии взрослых энциртид (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae) и их систематическое значение // Тр. Всесоюз. энтомол. общ-ва, 1977. Т. 58. С. 145—199.
- Тряпицын В. А. Наездники-энциртиды Палеарктики. Л.: Наука, 1989. 487 с.
- Шарков А. В. и Войнович Н. Д. Новый род энциртид (Hymenoptera, Encyrtidae) из северной Карелии и Финляндии // Энтомол. обозр. 1988. Т. 68, вып. 4. С. 826—830.
- Compre H., Annecke D. P. A reappraisal of *Aphycus* Mayr, *Metaphycus* Mercet, and allied genera (Hymenopt.: Encyrtidae) // J. Ent. Soc. S. Africa. 1960. Vol. 23, N 2. P. 375—389.
- Rosen D. A new species of *Pseudaphycus* (Hym.: Encyrtidae), with notes on the angelicus group // Entomophaga. 1981. Vol. 26, N 3. P. 251—263.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург. Поступила 11 I 2007.

SUMMARY

The shape of mandibles, the degree of the wings development, and the configuration and length of the ovipositor of parasitic chalcidoid wasps depend on their adaptations to the hardness of the host mummy integument, conditions of the host search, oviposition into unprotected or protected host, and host size.