

Г. А. Викторov

ОСОБЕННОСТИ ЭКТОПАРАЗИТИЗМА НЕКОТОРЫХ НАЕЗДНИКОВ  
(HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE, BRACONIDAE)[G. A. VICTOROV. ON THE PECULIARITIES OF SOME ECTOPARASITIC  
ICHNEUMONIDS AND BRACONIDS (HYMENOPTERA)]

Настоящая работа посвящена биологии четырех видов наездников: *Epiurus ventricosus* Tschek., *Cryptus viduatorius* F., *Mesostenus albinotatus* Grav. (Ichneumonidae) и *Bracon piger* Wesm. (Braconidae), отмеченных нами в качестве паразитов бобовой огневки (*Etiella zinckenella* Fr.) в Сталинградской области (Викторов, 1951). Все они развиваются эктопаразитически за счет гусениц хозяина. Сведения по экологии и значению этих видов в регуляции численности бобовой огневки изложены в другой нашей статье, поэтому здесь мы ограничимся главным образом рассмотрением особенностей их паразитизма.

*Cryptus viduatorius* F. (Ichneumonidae, Cryptinae)

Осенью 1952 г. особи *C. viduatorius*, выведенные из коконов второго поколения бобовой огневки, содержались попарно (♂ и ♀) под перевернутыми полулитровыми банками. Ежедневно сменяемый корм состоял из увлажненного сахара и воды. В садки помещались коконы бобовой огневки, содержащие зимующих гусениц. Раз в сутки они вскрывались и заменялись свежими. В этих условиях самки наездника жили от трех недель до полутора месяцев. Яйцекладка у некоторых особей начиналась очень скоро — на второй день после вылета. Другие самки начинали заражать хозяев лишь через 10—11 дней после появления на свет.

При откладке яиц самки *C. viduatorius* некоторое время обследуют поверхность кокона антеннами и кончиком яйцеклада, после чего последним прокалывают стенку кокона и наносят укол гусенице. Подвергшиеся нападению наездника особи хозяина неподвижны и несут на разных частях тела крупные капли застывшей гемолимфы, выступившей из ран, нанесенных яйцекладом. Укол приводит к парализации хозяина, который остается неподвижным, но сохраняет совершенно свежий вид длительное время (до 2 месяцев). Яйца помещаются самкой обычно на тело гусеницы, реже на внутреннюю поверхность кокона, но не прикрепляются к субстрату. Они достигают в длину 1.6 мм при максимальном поперечнике около 0.3 мм. Обычно яйца откладываются одиночно, но нередко встречались случаи перезаражения, когда их количество в одном коконе достигало 2—3, хотя во всех случаях достигает зрелости только один паразит. В некоторых случаях парализация хозяина не сопровождалась яйцекладкой.

Для наблюдения за ходом постэмбрионального развития наездника парализованные гусеницы вместе с яйцами паразита помещались в небольшие овальные углубления в мягком дереве, закрытые сверху прозрачными стеклами. Эмбриональное развитие при комнатной температуре (около 18°) длится 2—3 суток.

Выходящая из яйца личинка первого возраста достигает в длину 1.5—1.6 мм. Покровы спинной и боковых поверхностей тела вооружены мелкими бугорками, на вершинах которых сидят острые шипики. Среди них поперечными рядами расположены осязательные щетинки в количестве 5 пар на каждом сегменте. Трахейная система имеет 9 пар дыхалец (на I и IV—XI сегментах тела). Вентральная поверхность тела имеет гладкие покровы и образует почти на всех сегментах поперечные тупые выступы (рис. 1), по концам которых имеется по одной, а на первом сегменте по 2 осязательные щетинки. С их помощью личинка довольно быстро ползает на брюшной поверхности тела. Во время движения по ее телу пробегают волны сокращений, как у гусениц бабочек.

Покровы крупной головы слегка склеротизованы и несут на дорзальной поверхности личинный шов V-образной формы и короткие антенны. Ротовой аппарат (рис. 2) ориентирован вниз и имеет форму присоски, образованной верхней и нижней губами и максиллами (рис. 3). Такое устройство ротовых частей позволяет сосать из ранки, нанесенной с помощью заостренных жвал, гемолимфу хозяина, составляющую единственную пищу личинки в разные периоды развития. Существенное адаптивное значение имеет также гипогнатизм головы молодой личинки. Паразит в это время имеет небольшие размеры, по сравнению с хозяином, и лежит на покровах последнего на брюшной поверхности тела. В таком состоянии вентральное положение ротового аппарата обеспечивает наиболее благоприятные условия для питания личинки наездника.

Паразит в этот период своего развития весьма активен. Он часто меняет место пи-

тания на хозяине, нередко покидает тело последнего и ползает по стенкам заключающей его камеры. Обычно в этом возрасте происходит и элиминация излишних особей. В некоторых случаях первая вылупившаяся личинка уничтожает остальные яйца, в других происходит столкновение личинок, которое в отдельных случаях кончается гибелью обоих паразитов. Первый личиночный возраст отличается наибольшей продолжительностью. Первая линька происходит обычно через 2—3 суток после выхода из яйца, а иногда этот период увеличивается до 4 и даже 6 дней. Второй личиночный возраст в значительной мере сходен с предыдущим по форме тела, строению и положению ротового аппарата (рис. 4).

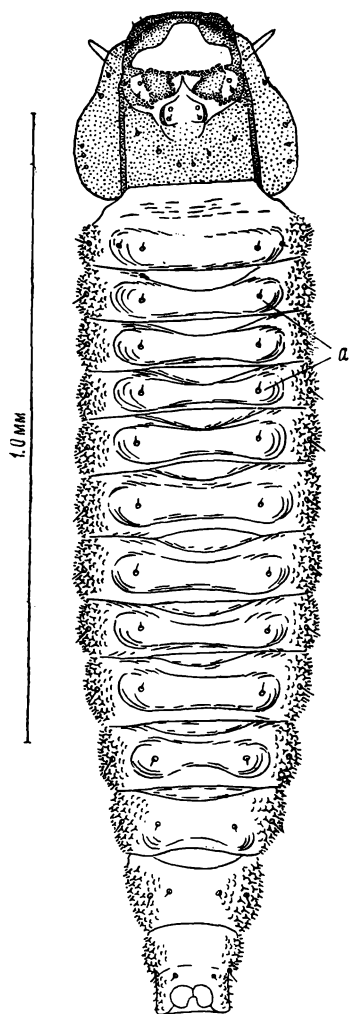


Рис. 1. Личинка *Cryptus viduatorius* F. I возраста. Вид снизу.

a — ходильные выступы стернитов.

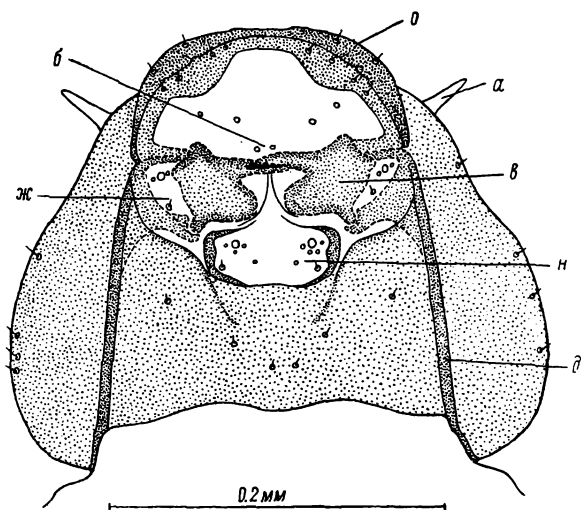


Рис. 2. Голова личинки *Cryptus viduatorius* F.  
I возраста. Вид снизу.  
Обозначения те же, что на рис. 6.

Покровы тела попрежнему снабжены мелкими бугорками, которые несут на вершине едва заметные пики, а нередко и вообще лишены их. Вентральные выступы продолжают существовать, обеспечивая паразиту значительную подвижность. Длина его в это время достигает 2.5—3.0 мм. Вторая линька происходит через 1—2 дня после первой. Третий и четвертый личиночные возрасты в свою очередь похожи друг на друга. Покровы тела в обоих возрастах сохраняют мелкобугорчатую структуру, сходную с наблюдаемой после первой линьки. В значительной мере подобно и строение ротового аппарата, который к IV возрасту утрачивает форму присоски (рис. 5). Весьма характерен также процесс перемещения ротовых частей на переднюю поверхность головы, заканчивающийся у взрослой личинки. Эти изменения находятся в тесной связи с изменением способа питания паразита, переходящего от всасывания гемолимфы к поеданию внутренних органов хозяина.

По мере роста личинка *C. viduatorius* утрачивает подвижность и приобретает характерную для высших перепончатокрылых червеобразную форму. Размеры паразита сильно возрастают. Он лежит теперь рядом с хозяином, начиная вгрызаться

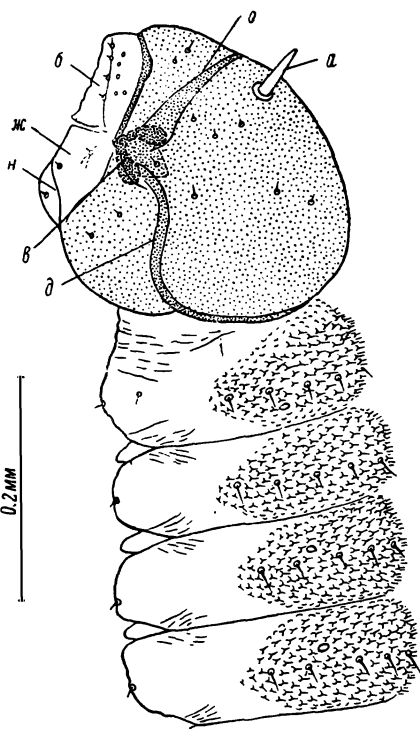


Рис. 3. Личинка *Cryptus viduatorius* F.  
I возраста. Вид сбоку.  
Обозначения те же, что на рис. 6.

в его тело, пожирая внутренние органы. В этих условиях источник пищи лежит не под паразитом, как в ранний период развития, а перед ним.

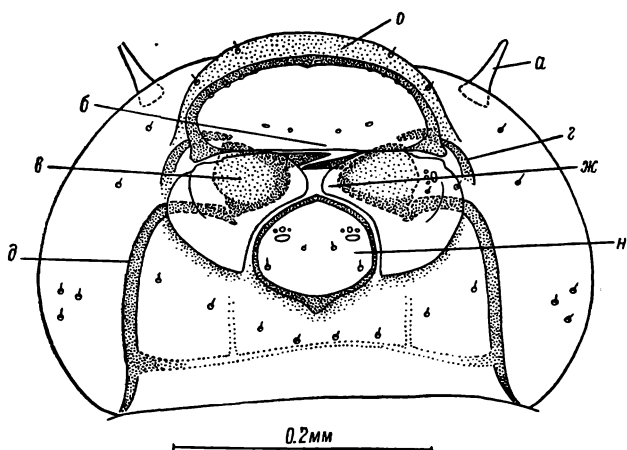


Рис. 4. Голова личинки *Cryptus viduatorius* F. II возраста. Вид снизу.  
Обозначения те же, что на рис. 6.

так что прогнатная голова вполне отвечает способу питания. И третий и четвертый личиночные возрасты отличаются незначительной продол-

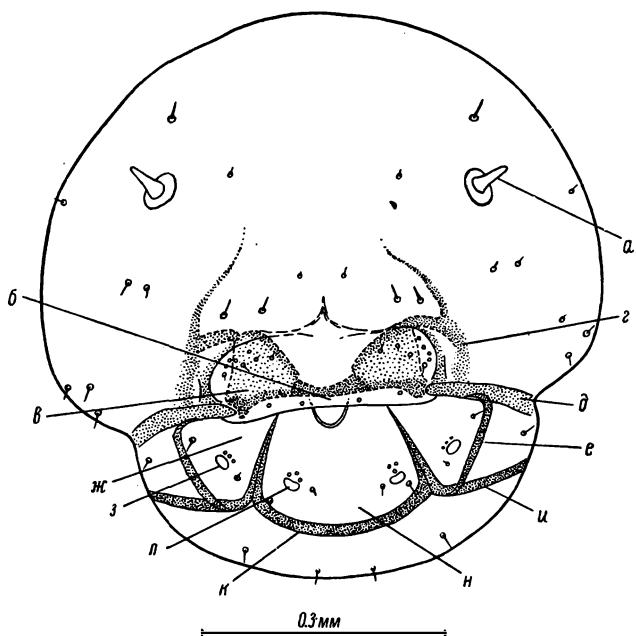


Рис. 5. Голова личинки *Cryptus viduatorius* F. IV возраста.  
Вид спереди.  
Обозначения те же, что на рис. 6.

жительностью, обычно не более суток (третий иногда двое суток) каждый. Тело хозяина продолжает все это время сохранять свежий вид и заметно худеет лишь перед четвертой линькой паразита.

Взрослая личинка питается весьма интенсивно; менее чем в сутки она целиком поглощает внутренние органы хозяина, от которого остается только комок сморщенных покровов. В связи с обильным питанием размеры паразита сильно увеличиваются (до 9.0—10.0 мм в длину). Структура покровов взрослой личинки сходна с таковой предыдущих возрастов. Прогнатная голова вооружена мощным ротовым аппаратом типичного строения (рис. 6). Окончив питание личинка изготовляет кокон, имеющий обычно белую матовую окраску.

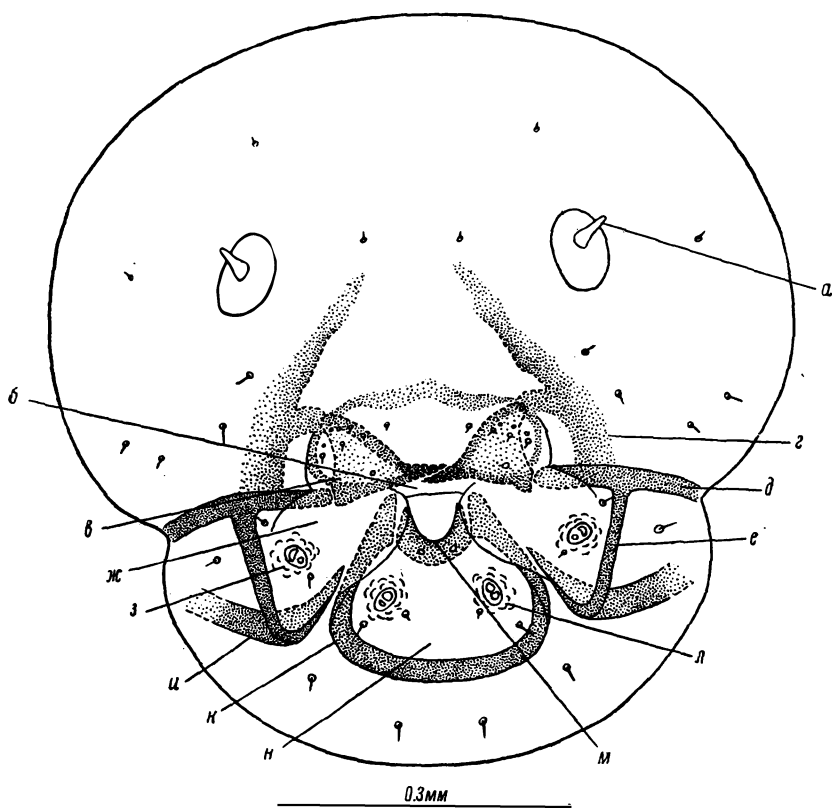


Рис. 6. Голова взрослой личинки *Cryptus viduatorius* F. Вид спереди.

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

Подавляющее большинство развивавшихся осенью 1952 г. личинок *C. viduatorius* впало в диапаузу. Лишь в одном случае через 22 дня после коконирования одна из особей превратилась в имаго. Продолжительность ее индивидуального развития равнялась 37 дням. Учитывая невысокую температуру (не более 18°), при которой происходило развитие наездника, следует предполагать, что в летнее время оно совершается значительно быстрее.

**Mesostenus albinotatus** Grav. (*Ichneumonidae, Cryptinae*)

Биология *M. albinotatus* не отличается сколько-нибудь существенно от *C. viduatorius*. Самки этого вида также парализуют закононировавшихся

гусениц бобовой огневки, а его личинки вполне сходны с личинками *C. viduatorius*, поэтому мы не будем останавливаться на их описании.

*Epiurus ventricosus* Tschek. (*Ichneumonidae*, *Pimplinae*)

В отличие от предыдущих видов, *E. ventricosus* заражает гусениц бобовой огневки последних двух возрастов в период их питания в плодах кормовых растений. Судя по неподвижности зараженных особей хозяина, наездники парализуют их перед откладкой яйца. Эмбриональное развитие длится, повидимому, не более 2 суток, так как из всех найденных яиц уже на следующий день выходили личинки I возраста. Для *E. ventricosus* харак-

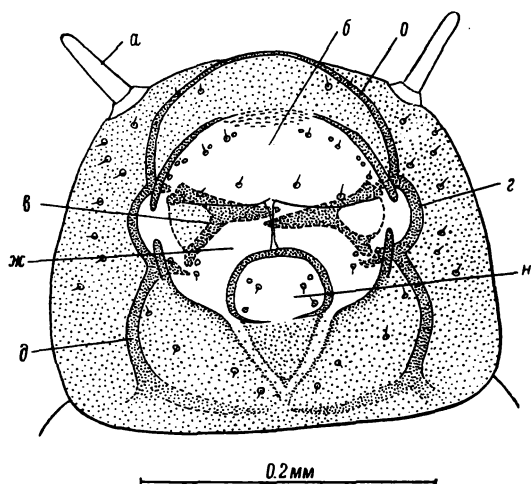


Рис. 7. Головка личинки *Epiurus ventricosus* Tschek. I возраста. Вид снизу. Обозначения те же, что на рис. 6.

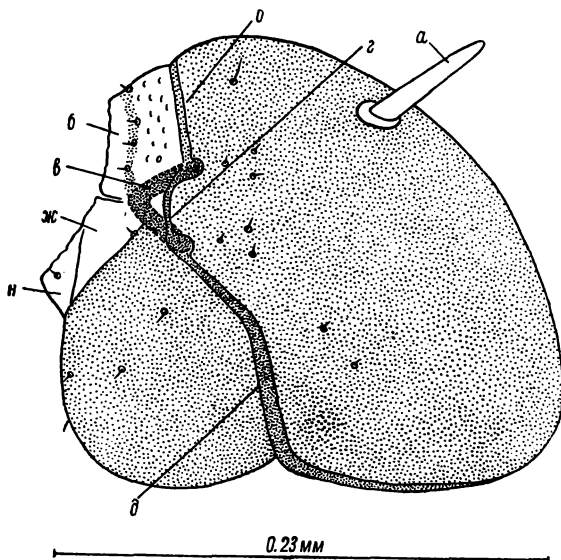


Рис. 8. Голова личинки *Epiurus ventricosus* Tschek. I возраста. Вид сбоку. Обозначения те же, что на рис. 6.

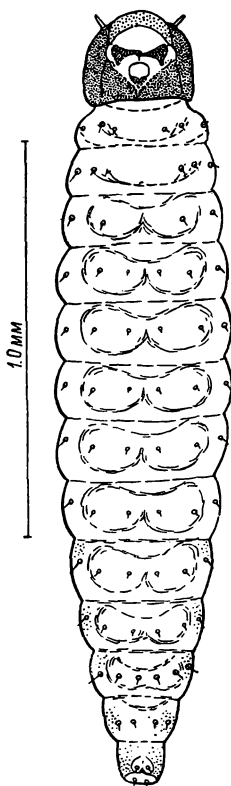


Рис. 9. Личинка *Epiurus ventricosus* Tschek. I возраста. Вид снизу.

терен одиночный паразитизм, причем случаев перезаражения нам наблюдать не приходилось.

Личинки I возраста имеют сильно вытянутое тело, образованное головой и 13 сегментами. По своей организации они весьма сходны с описан-

ными выше личинками *Cryptus viduatorius*. Заметно склеротизованная голова имеет бледнокоричневую окраску и несет на вентральной поверхности ротовой аппарат присоскообразной формы (рис. 7 и 8). Кутикула на спинной поверхности и по бокам тела покрыта мелкими тупыми бугорками, среди которых располагаются осязательные щетинки в количестве двух пар на каждом сегменте. Стерниты почти всех сегментов тела имеют поперечные выступы, выполняющие локомоторную функцию (рис. 9). Личинка I возраста весьма подвижна; прежде чем приступить к питанию, она некоторое время ползает по телу хозяина и стенкам его убежища.

Дальнейшее развитие происходит по той же схеме, что и у *Cryptus viduatorius*. С возрастом личинка утрачивает подвижность и переходит

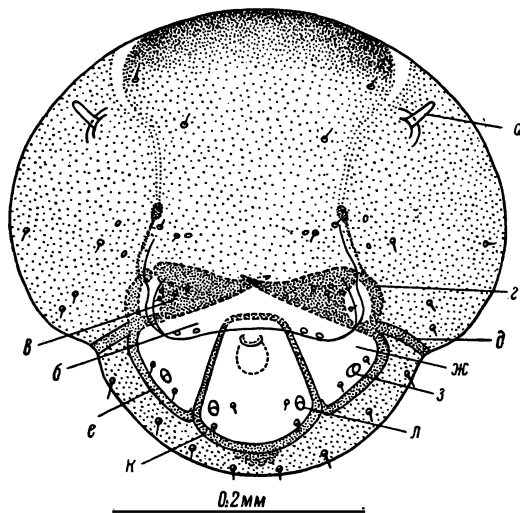


Рис. 10. Голова личинки *Epiurus ventricosus* Tschek. III возраста. Вид спереди. Обозначения те же, что на рис. 6.

от всасывания гемолимфы к пожиранию внутренних органов хозяина, что сопровождается описанными выше изменениями в строении ротового аппарата (рис. 10 и 11). Весь период личиночного развития длится очень недолго: уже через 3—4 дня после выхода паразита из яйца от гусеницы хозяина остается комок сморщенных покровов, а личинка достигает последнего, V возраста. Размеры ее колеблются от 5.4 до 9.0 мм, в зависимости от возраста и размеров хозяина. Окончив питание, личинка плетет себе возле остатков хозяина просторный кокон с почти прозрачными стенками. Через 7—8 дней из него вылетает взрослый наездник. Часть особей, развивавшихся в августе на втором поколении бобовой огневки, остается зимовать в виде взрослых закоконировавшихся личинок, причем они, в отличие от многих других других наездников, освобождаются от экскрементов до зимовки.

### ***Bracon piger* Wesm. (*Braconidae*, *Braconinae*)**

*B. piger* нападает на гусениц бобовой огневки IV—V-го возраста в период их питания в плодах кормового растения. Самка парализует хозяина и откладывает на него от 1 до 5 яиц; последние достигают в длину 1 мм при максимальном поперечнике 0.15 мм. Личинка I возраста (рис. 12) имеет сильно вытянутое тело, состоящее из 13 сегментов и несущее на

каждом из них поперечный поясик из шипиков, сидящих на небольших бугорках. Этот поясик, проходя через всю спинную поверхность сегмента,

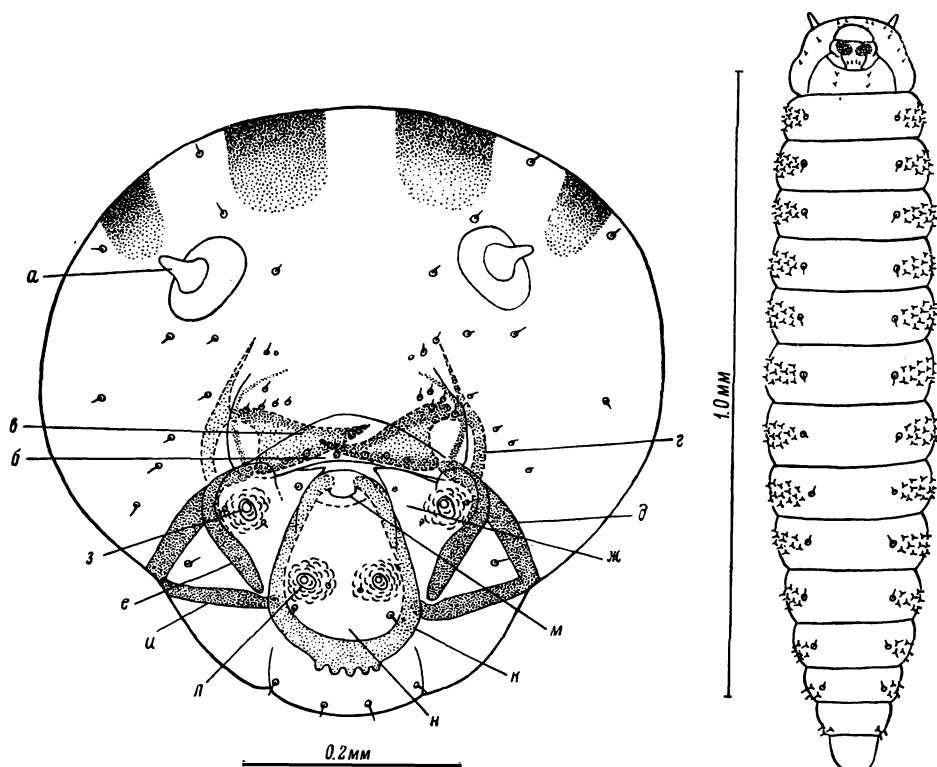


Рис. 11. Голова взрослой личинки *Epiurus ventricosus* Tschek.  
Вид спереди.  
Обозначения те же, что на рис. 6.

Рис. 12. Личинка *Bracon piger* Wesm. I возраста. Вид снизу.

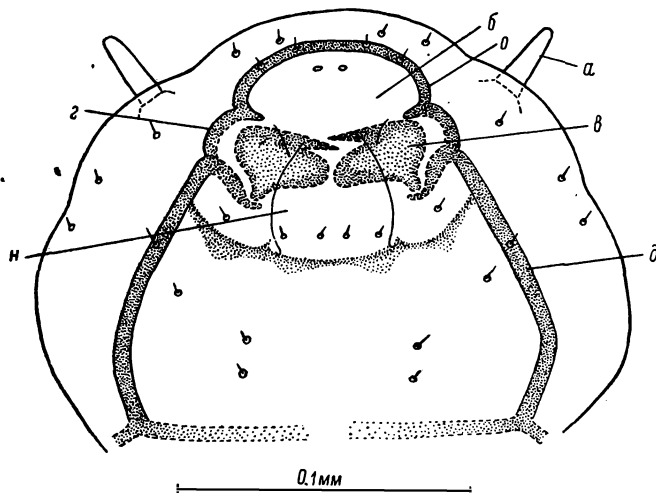


Рис. 13. Голова личинки *Bracon piger* Wesm. I возраста. Вид снизу.  
Обозначения те же, что на рис. 6.

распространяется лишь на боковые части стернитов, где заканчивается с каждой стороны осязательной щетинкой. Длина личинки I возраста ко-

леблется от 1.0 до 1.2 мм. Ротовой аппарат у нее расположен на вентральной поверхности головы (рис. 13), образуя подобие присоски (рис. 14). Головная капсула не склеротизована и несет на дорзальной поверхности короткие антенны. Трахейная система сообщается с наружной средой 9 парами стигм, открывающихся на I и IV—XI сегментах тела.

После первой линьки покровы паразита становятся совершенно гладкими и несут лишь небольшое количество осезательных щетинок. Дыхальца сохраняются в прежнем числе, но становятся заметно крупнее. Ротовой аппарат (рис. 15) попрежнему сохраняет вентральное положение и форму присоски. Длина личинки II возраста достигает 1.8—2.0 мм. После третьей линьки голова паразита становится почти прогнатной (рис. 16), а длина тела возрастает до 2.5—3.8 мм. Покровы попрежнему остаются лишенными кутикулярных образований.

Наблюдать последовательно все линьки одной особи не удалось, поэтому остается открытым вопрос: сколько личиночных возрастов имеется у данного вида — четыре или пять?

Период питания паразита длится 3—4 дня, после чего личинка достигает взрослого состояния. В зависимости от числа особей, развивавшихся на одном хозяине, и размеров последнего длина ее достигает 3.5—5.2 мм.

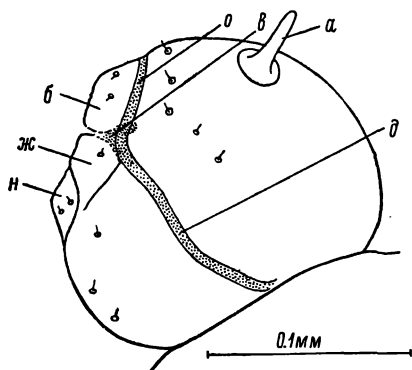


Рис. 14. Голова личинки *Bracon piger* Wesm. I возраста. Вид сбоку. Обозначения те же, что на рис. 6.

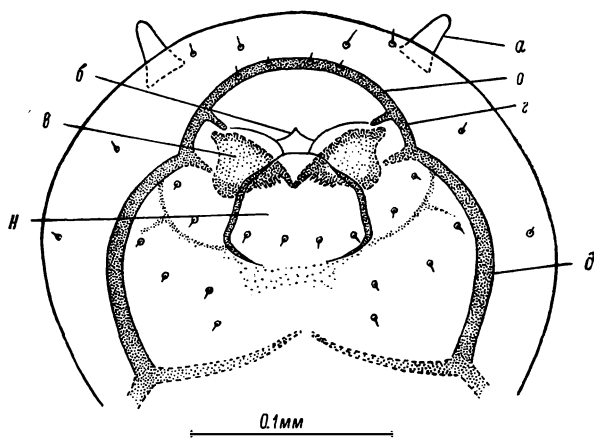


Рис. 15. Голова личинки *Bracon piger* Wesm. II возраста. Вид снизу. Обозначения те же, что на рис. 6.

В отличие от предыдущих возрастов, кутикула взрослой личинки покрыта острыми шипиками. Свободными от них остаются лишь узкие полосы вдоль границ сегментов и поверхность небольших бугров в основании тергитов. Прогнатная голова (рис. 17) несет рудиментарные антенны и ротовой аппарат типичного для паразитических перепончатокрылых строения. Окончив питание, личинки плетут возле остатков хозяина плотные непрозрачные коконы обычно грязновато-розового цвета. В случае со-

вместного развития нескольких особей коконы располагаются плотной группой. Через 6—7 дней после коконирования появляется имаго. Все индивидуальное развитие совершается в течение 12—14 дней.

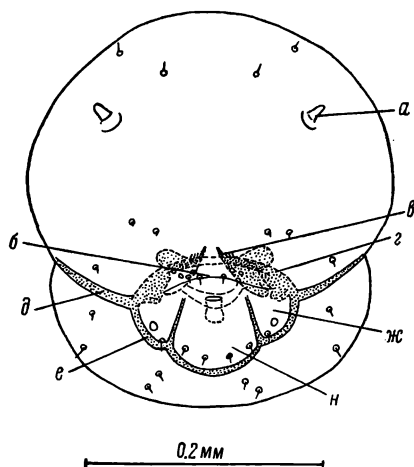


Рис. 16. Голова личинки *Bracon piger* Wesm. III возраста. Вид спереди. Обозначения те же, что на рис. 6.

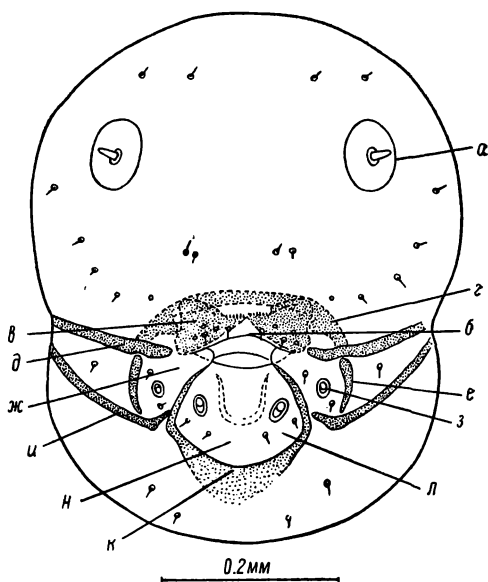


Рис. 17. Голова взрослой личинки *Bracon piger* Wesm. Вид спереди. Обозначения те же, что на рис. 6.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше данные говорят о значительном сходстве биологии эктопаразитических наездников, относящихся к семействам *Ichneumonidae* и *Braconidae*. Для всех рассмотренных видов характерны парализация хозяев и наличие активной личинки I возраста, напоминающей по своей организации планидии представителей семейств *Perilampidae* и *Eucharididae*. В ходе постэмбрионального развития личинка утрачивает подвижность и приобретает типичную для высших перепончатокрылых червеобразную форму. Эти изменения находятся в соответствии со сменой типа питания паразита. В ранний период развития он сосет гемолимфу хозяина с помощью присоскообразного ротового аппарата, расположенного на вентральной поверхности головы. В конце личиночной фазы (особенно в последнем возрасте) происходит переход к поеданию внутренних органов хозяина, в связи с чем ротовой аппарат утрачивает форму присоски, а голова из гипогнатической превращается в ортогатическую.

Инстинкт парализации хозяина вообще широко распространен среди эктопаразитических наездников различных семейств. Среди ихневмонид он отмечен у ряда представителей подсемейств *Cryptinae* (Рыков, 1948; Blunck, 1951, 1952; Simmonds, 1948) и *Pimplinae* (Cushman, 1913; Rosenberg, 1934). Особый интерес представляют данные о парализации хозяев такими видами, как *Rhyssa persuasoria* L., *Xylonomus brachylabris* Kriechb. и *X. irrigator* F. (Chrystal a. Skinner, 1931), заражающими личинок рогахвостов и усачей, обитающих в древесине.

В сем. *Braconidae* парализация хозяев отмечена у *Habrobracon juglandis* Ashm. (Hase, 1924), *H. brevicornis* Wesm. (Скобло, 1940) и двух неотропических видов *Ipobracon* (Meyers, 1932), развивающихся эктопаразити-

чески за счет гусениц бабочек. Сходная картина наблюдается в ряде семейств хальцид: *Elasmidae*, *Pteromalidae* и *Eulophidae* (Voukassovitch, 1931; Gontarski, 1939; Clausen, 1940). Напротив, у более специализированных паразитов из отряда перепончатокрылых парализация хозяев встречается значительно реже и имеет временный характер, облегчая самке акт яйцекладки. Впоследствии хозяин оправляется и вновь обретает подвижность.

Таким образом, инстинкт парализации хозяев, являясь принадлежностью наездников лишь с примитивными формами паразитизма, деградирует у более специализированных представителей этой группы перепончатокрылых, а не возникает в процессе ее эволюции, как это полагает Малышев (1949). Исходя из приведенных данных, представляются необоснованными попытки этого автора искать корни происхождения инстинктов жалоносных перепончатокрылых среди специализированных форм наездников (типа *Paniscus*).

Против филогенетических построений Малышева говорят и результаты анализа эволюции онтогенеза перепончатокрылых, проведенного Ивановой-Казас (1954). Согласно этим данным, индивидуальное развитие *Aculeata* не претерпело существенных изменений, тогда как эволюция паразитических перепончатокрылых сопровождалась глубокими изменениями онтогенеза, приводящими у специализированных форм к дезэмбрионизации развития или к формированию трофических оболочек, выполняющих роль посредника между организмом хозяина и развивающимся зародышем паразита. Таким образом, эволюция паразитических и жалоносных перепончатокрылых шла совершенно различными путями. Для первых характерно усложнение паразитизма, сопровождающееся серьезными изменениями онтогенеза, при сохранении имагинальных инстинктов в общем на прежнем уровне. Иная картина наблюдается среди *Aculeata*, эволюция которых шла по пути усложнения инстинктов взрослой особи, тогда как индивидуальное развитие не претерпевало существенных изменений. Учитывая изложенные данные, нам представляются необоснованными попытки искать предков жалоносных перепончатокрылых среди современных групп наездников (Малышев, 1949). Значительно более близкой к истине является концепция Костылева (1941), изложенная в его докторской диссертации. На основании изучения морфологии перепончатокрылых он приходит к признанию единства подотрядов *Parasitica* и *Aculeata* и происхождения их несколькими независимыми стволами от общего корня гипотетических предков — пранаездников, близких к цефоидным пилильщикам.

## ЛИТЕРАТУРА

- Викторов Г. А. 1951. Паразиты акациевой огневки (*Etiella zinckenella* Tr.) в Сталинградской области. Зоол. журн., XXX, 5 : 385—390.
- Иванова-Казас О. М. 1954. Об эволюции эмбрионального развития у перепончатокрылых. Докл. Акад. Наук СССР, XCVI, 6 : 1265—1268.
- Малышев С. И. 1949. Пути и условия эволюции инстинктов низших Hymenoptera (*Symphyla* и *Terebrantia*). Журн. общ. биол., 10, 1 : 13—42.
- Рыков Н. А. 1948. О наезднике спилокрипте. Природа, 12 : 60—62.
- Скобло И. С. 1940. Экология и возможность использования паразита гусениц хлопковой совки *Habrobracon brevicornis* Wesm. Вестн. зап. росс., 5 : 65—75.
- Blunck H. 1951. Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 4. Beitrag: *Gelis cf. transfuga* Först. Ztschr. angew. Entomol., 33, 1/2 : 217—267.
- Blunck H. 1952. Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 5. Beitrag: *Hemiteles simillimus sulcatus* Taschb. Die Metamorphose. Ztschr. angew. Entomol., 33, 3 : 421—459.
- Chrystal R. N. and E. R. Skinner. 1931. Studies in the biology of *Xylonomus brachylabris* Kr. and *X. irrigator* F. parasites of the larch longhorn beetle *Tetropium gabrieli* Weise. Forestry, 5 : 21—23.

- Clausen C. P. 1940. Entomophagous insects. New York—London : 1—688.
- Cushman R. A. 1913. The *Calliephialtes* parasite of the codling moth. Journ. Agric. Res., 1, 3 : 211—237.
- Gontarski H. 1939. Zur Biologie der Schlupfwespe *Dibrachys cavus* Walk. Ztschr. Morphol. Oekol. Tiere, 35, 27 : 203—220.
- Hase A. 1924. Die Schlupfwespen als Gifttiere. Biol. Zentrbl., 44, 5 : 209—243.
- Meyers J. G. 1932. Biological observations on some neotropical parasitic Hymenoptera. Trans. Entomol. Soc. London, 80 : 121—136.
- Rosenberg H. T. The biology and distribution in France of the larval parasites of *Cydia pomonella* L. Bull. Entomol. Res., 25, 2 : 201—256.
- Simmonds F. 1948. The biology of parasites of *Loxostege sticticalis* L. in North America. IV. *Cryptus inornatus* Pratt. Proc. Roy. Entomol. Soc. London, A, 23, 7—9 : 71—79.
- Voukassovitch H. et P. 1931. Sur la ponte des Hyménoptères parasites entomophages. C. R. Soc. biol., Paris, 106 (8) : 695—697.

Кафедра энтомологии  
Московского Государственного университета  
Москва

---