

В. А. Масленникова

ОБ УСЛОВИЯХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ДИАПАУЗУ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ *APANTELES GLOMERATUS* L.
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE) И *PTEROMALUS PUPARUM* L.
(HYMENOPTERA, CHALCIDIDAE)

[V. A. MASLENNIKOVA. ON THE CONDITIONS DETERMINING THE DIAPAUSE
IN THE PARASITIC HYMENOPTERA *APANTELES GLOMERATUS* L.
(BRACONIDAE) AND *PTEROMALUS PUPARUM* L. (CHALCIDIDAE)]

Синхронность циклов паразита и хозяина — одно из самых интересных явлений в развитии паразитических насекомых. При изучении причин и условий синхронизации циклов прежде всего следует оценить роль влияния внешних факторов на паразита и влияния физиологического состояния хозяина. Под физиологическим состоянием насекомого подразумевается диапаузное или бездиапаузное развитие его. Экспериментальных работ по этим вопросам имеется не много, а кроме того, данные по разным видам имеют противоречивый характер. Ряд авторов считает, что решающее влияние на развитие паразита оказывает физиологическое состояние хозяина [Marshall, 1936 (по Lees, 1955); Schneider, 1950; Smith a. Langston, 1953]; из работ других авторов следует, что паразит в реакциях на внешние факторы может проявлять определенную независимость от физиологического состояния хозяина (Lathrop a. Newton, 1933; Гейс-пиц и Кяо, 1953).

Стадия зимнего покоя, которую насекомые чаще всего переносят в состоянии диапаузы, имеет очень большое значение в сопряженности сезонного развития паразита и хозяина. Поэтому не удивительно, что именно эта сторона связи партнеров привлекает внимание исследователей.

Целью нашей работы было экспериментальное выяснение условий, определяющих формирование диапаузы у двух видов паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* L. и *Pteromalus puparum* L., сравнительная оценка действия температурного фактора, суточного ритма освещения и физиологического состояния хозяина на диапаузу этих видов, а также сравнительный анализ температурных и фотопериодических реакций паразитов и хозяев (*Aporia crataegi* L., *Pieris brassicae* L., *P. napi* L. и *P. rapae* L.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты по изучению влияния температурных и фотопериодических условий на диапаузу проходили в фототермостатах с люминесцентными лампами. Регуляция температуры (со средними колебаниями до $\pm 0.5^\circ$) и суточного ритма освещения осуществлялись автоматически. Здесь же отметим, что в последующем изложении для характеристики суточного режима освещения употребляются три синонима: суточный ритм освещения, фотопериодика и длина дня, что означает количество часов света в сутки в том или ином опыте.

Паразитические насекомые *A. glomeratus* L. и *P. puparum* L. собраны в районе Старого Петергофа (определение В. А. Тряпицына и В. И. Тобиаса).

Общая численность *A. glomeratus* L. в опытах с капустницей (*P. brassicae* L.) составляет около 10 900 особей, а *P. puparum* L. — порядка 6200 особей.

Все методические подробности, касающиеся воспитания насекомых и постановки опытов с отдельными видами, приводятся в соответствующих разделах статьи.

Работа проводилась в течение мая—ноября 1956 г. в Лаборатории энтомологии Ленинградского университета под руководством А. С. Данилевского.

УСЛОВИЯ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИАПАУЗУ *APANTELES GLOMERATUS* L.

Влияние фотопериодики и температурных условий на диапаузу *Apanteles glomeratus* L. Соотношение фотопериодических и температурных реакций паразита и хозяина. В естественных условиях *A. glomeratus* L. развивается главным образом на гусеницах белянок. Наиболее постоянным хозяином паразита является капустница, которая в наших условиях бывает заражена на 90% и более. Сезонный цикл апантелеса четко согласуется с циклом хозяина. В условиях Ленинградской области капустница дает два поколения. Окукление первого поколения происходит в июле, начало окукления второго поколения приходится на август и продолжается до наступления холодов. Куколки первого поколения развиваются без диапаузы, а куколки второго уходят на зимовку в состоянии диапаузы. Однако при очень раннем окуклении гусениц второго поколения может происходить частичный вылет бабочек этого поколения (Данилевский и Гейспиц, 1948). Апантелес, развиваясь на капустнице, тоже дает два поколения в год; первое развивается без диапаузы, а второе уходит на зимовку в состоянии диапаузирующих личинок в коконах, вне тела хозяина, так как перед окуклением капустницы паразит покидает ее и коконизируется свободно.

Диапауза *A. glomeratus* L. в значительной степени зависит от влияния суточного ритма освещения (Гейспиц и Кяо, 1953).

В нашу задачу входило исследование совместного влияния фотопериодики, температурного режима и физиологического состояния хозяина на формирование диапаузы паразита, а также установление светового порога (порога фотопериодической реакции) паразита и верхнего температурного предела, при котором снимается его фотопериодическая реакция.

Опыты проводились следующим образом. Гусеницы капустницы 1-го возраста, искусственно зараженные апантелесом, развивались в различных температурных и фотопериодических условиях. Воспитание гусениц велось в стеклянных банках. В каждой серии опытов было по 25—50 гусениц. После того как паразит покидал хозяина и коконировался, коконы его содержались в пробирках до вылета имаго в тех же опытных условиях. Через 3—7 дней после вылета последнего апантелеса коконы вскрывались и подсчитывалось число диапаузирующих особей. Результаты опытов отражены на рис. 1.

Реакции капустницы на изменение длины дня при развитии в условиях температур 15, 20, 25—26° чрезвычайно близки, так что оказалось возможным представить их одной кривой (рис. 1, 4), средней для всех экспериментальных точек, обозначенных на рис. 1: треугольником (6) — 15°, кружком (5) — 20°, квадратом (7) — 25—26°. Реакция паразита на изменение длины дня при развитии в температуре 20° очень близка к реакции хозяина (рис. 1, 2). Эта сопряженность фотопериодических реакций партнеров дает основание полагать, что световые пороги обоих видов близки. При развитии в температурах 15° (рис. 1, 1) и 25—26° (рис. 1, 3) фотопериодические реакции паразита резко отличны от таковых хозяина. Даже при 20-часовом дне в температуре 15° большая

часть особей паразита (до 60%) диапаузирует, в то время как капустница в этих условиях всегда развивается без диапаузы. Если апантелес развивается при температуре 25—26°, то в любых условиях фотопериодики диапауза у него отсутствует: высокие температуры порядка 25—26° снимают фотопериодическую реакцию паразита.

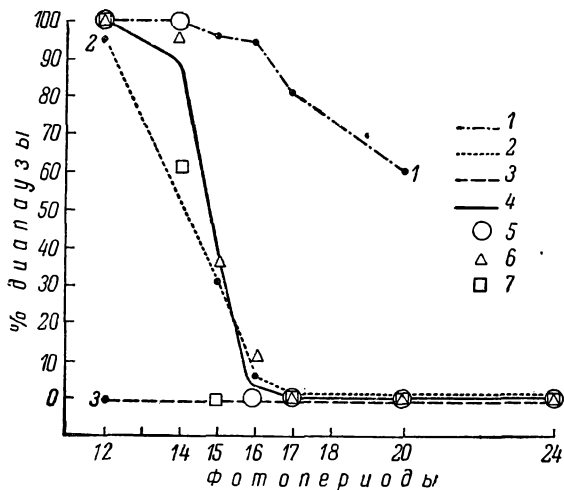


Рис. 1. Соотношение фотопериодических реакций *A. glomeratus* L. и *Pieris brassicae* L. при различных температурах. Объяснения в тексте.

Для анализа соотношения реакций хозяина и паразита на температурный фактор сопоставлены данные опытов, проведенных в различных температурах от 15 до 29° на фоне постоянного режима освещения: короткого (12-часового) дня и круглосуточного освещения (рис. 2); две верхние кривые отражают зависимость диапаузы паразита (сплошная линия) и хозяина (пунктирная линия) при развитии их в различных температурах на коротком дне (12 часов). В условиях круглосуточного освещения реакции паразита и хозяина на действие температуры аналогичны — у обоих наблюдается бездиапаузное развитие.

Из результатов опытов (рис. 2) следует, что верхние термические пределы, при которых снимается фотопериодическая реакция, у паразита и хозяина довольно резко расходятся: у апантелеса порог на 4—5° ниже, чем у капустницы. Таким образом, в температурных реакциях, как и в фотопериодических, паразит обнаруживает свою видовую специфику.

Влияние условий содержания коконов на диапаузу *Apanteles glomeratus* L. Как отмечалось выше,

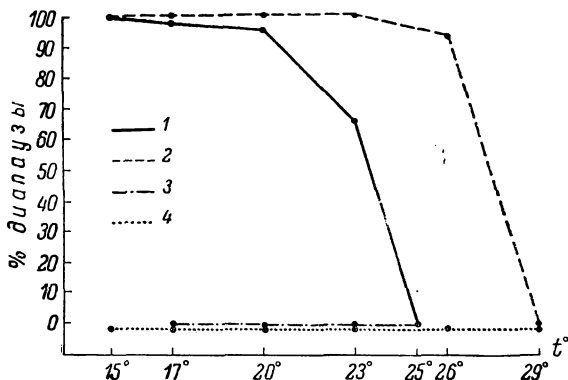


Рис. 2. Влияние температурных условий на диапаузу *A. glomeratus* L. и его хозяина *Pieris brassicae* L. Развитие на 12-часовом дне: 1 — паразита, 2 — хозяина. Развитие на 24-часовом дне: 3 — паразита, 4 — хозяина.

часть развития апантелеса, а именно с момента коконирования, проходит вне организма хозяина. В связи с такой особенностью развития важно было оценить роль этих двух этапов при формировании диапаузы.

Исследовано влияние суточного ритма освещения и температуры раздельно на стадию развития в организме хозяина и стадию свободного развития в коконах. Были проведены опыты, где развитие паразита в организме хозяина проходило при одних температурных и фотопериодических условиях, а с момента коконирования фотопериодические условия опыта менялись (табл. 1). В другом ряде опытов изменялись и температурные, и фотопериодические условия развития для коконов (табл. 2). Параллельно всем опытным сериям ставились контрольные серии, где все развитие от яйца до вылета имаго проходило в одних и тех же температурных и фотопериодических условиях.

Таблица 1

Влияние фотопериодических условий содержания коконов на диапаузу *Apanteles glomeratus* L.

Температура	Все развитие на 24-часовом дне		До коконирования 24-часовой день, после коконирования 12-часовой день		До коконирования 12-часовой день, после коконирования 24-часовой день		Все развитие на 12-часовом дне	
	% диапаузы	число объектов	% диапаузы	число объектов	% диапаузы	число объектов	% диапаузы	число объектов
15°	—	—	—	—	100	416	100	401
17	0	193	0	489	91	185	100	259
17	—	—	—	—	98	112	98	115
20	0	1005	0	1145	98	246	96	212
25	0	19	0	28	0	121	0	55

Таблица 2

Влияние температурных и фотопериодических условий содержания коконов на диапаузу *Apanteles glomeratus* L.

Условия развития до коконирования	17° и 12-часовой день			23° и 24-часовой день		
	17° и 12-часовой день	23° и 12-часовой день	23° и 24-часовой день	23° и 24-часовой день	15° и 24-часовой день	15° и 12-часовой день
Условия содержания коконов						
% диапаузы	98—100	96	95	0	0	0.5
Число объектов . .	384	347	306	459	459	565

Таблица 3

Влияние суточного ритма освещения на развитие *Apanteles glomeratus* L. и *Aporia crataegi* L. при температуре 25°

Длина дня	% диапаузы паразита	% диапаузы хозяина	Число особей хозяина	Число особей паразита
12 час.	100	100	122	223
14 »	—	100	20	—
16 »	—	100	35	—
18 »	—	100	14	—
24 »	100	100	61	82

По нашим данным, которые расходятся с имеющимися в литературе (Гейспиц и Кяо, 1953), решающая роль в формировании диапаузы паразита принадлежит стадиям его развития, протекающим в организме

хозяина. Температурные и фотопериодические условия содержания коконов оказывают совершенно ничтожное влияние на диапаузу апантелеса.

Однако при реактивации диапаузирующего паразита фотопериодические условия содержания коконов имеют решающее значение.

Цикл развития *Apanteles glomeratus* L. на боярышнице (*Aporia crataegi* L.). Боярышница в отличие от капустницы является строго моновольтинным видом. У нее зимуют гусеницы 2—3-го возраста в гнездах, в состоянии диапаузы. Уход на зимовку происходит в середине лета (в июле), когда, казалось бы, все условия благоприятствуют развитию. В литературе имеются указания (Мейер, 1937) о том, что *A. glomeratus* L., развиваясь на боярышнице, дает, аналогично ей, тоже только одно поколение в год и зимует в стадии молодой личинки в теле хозяина. Однако эти указания не были подкреплены экспериментальными данными. Кроме того, следовало уточнить, один ли и тот же вид апантелеса паразитирует на боярышнице и капустнице. Поэтому в наших опытах для заражения гусениц боярышницы использовался паразит, развивавшийся на капустнице.

Зараженные гусеницы боярышницы 1-го возраста воспитывались на ветках яблони или на листьях в эксикаторах. После коконирования и ухода в диапаузу гусеницы 2—3-го возраста вскрывались.

Паразитологическое вскрытие природных серий боярышницы показало, что личинки апантелеса отрождаются из яиц через 10 дней после заражения (заражение 8 VII, вскрытие 19 VIII). Размеры личинок паразита, только что отродившихся из яиц, как в гусеницах боярышницы, так и капустницы, варьируют от 0.3 до 0.5 мм. Вскрытие другой природной серии, произведенное через 56—70 дней после заражения (заражение 29 VI—14 VII, вскрытие 11 IX), обнаружило, что средние размеры личинок (113 измерений) оставались теми же (0.3—0.5 мм). При развитии в температуре 25° на 12-часовом дне (гусеницы 1-го возраста были заражены 22 VII, закоконировались 8 VIII и были вскрыты 16 VIII) выяснилось, что за 24 дня развития в этих условиях личинки паразита достигли средних размеров 0.3—0.5 мм (223 личинки). Для сравнения следует указать, что в тех же температурных и фотопериодических условиях апантелес в гусеницах капустницы за 17—20 дней успевает развиться от яйца до имаго.

Из изложенного выше видно, что развитие паразита в гусеницах боярышницы останавливается на стадии личинки 1-го возраста. Эта длительная задержка развития, видимо, полностью определяется физиологическим состоянием хозяина. Из табл. 3 видно, что ни диапаузу хозяина, ни остановку развития паразита не удается снять действием температурных и фотопериодических условий, в то время как эти же условия оказывают очень сильное влияние на паразита, если развитие его протекает на капустнице (рис. 1).

Результаты этих последних опытов ни в коей мере не опровергают сделанных ранее выводов о значительной самостоятельности реакций апантелеса на внешние факторы. В случае развития на боярышнице паразит уходит на зимовку в совершенно другой стадии и в состоянии, которое нет достаточных оснований назвать диапаузой. Поэтому естественно, что зимовка апантелеса в стадии личинки 1-го возраста в гусеницах боярышницы будет определяться иными факторами, чем диапауза закоконировавшихся личинок, развившихся на капустнице. Внутренние причины тесной связи реакций ранних стадий развития паразита с развитием хозяина требуют специальных физиологических исследований.

УСЛОВИЯ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИАПАУЗУ *PTEROMALUS PUPARUM* L.

Влияние температурных и фотопериодических условий на диапаузу *Pteromalus puparum* L. *P. puparum* L. заражает активных и диапаузирующих куколок

белянок и других дневных бабочек. Все развитие от яйца до имаго проходит в куколке хозяина. В условиях Ленинградской области паразит дает два поколения на белянках. В литературе есть указания на то, что он может давать до четырех поколений в этих районах: два на куколках белянок и два на куколках крапивницы (*Vanessa urticae* L.; Зорин, 1936). Осеннее поколение паразита диапаузирует в куколке хозяина в стадии личинки, закончившей питание. По Зорину (1936), большое влияние на диапаузу птеромала оказывают температурные условия развития.

Для опытов по исследованию влияния температуры, фотопериодики и физиологического состояния хозяина на диапаузу паразита использовался однородный в физиологическом отношении куколочный материал капустницы. С целью получения заведомо активных или диапаузирующих куколок, гусеницы хозяина воспитывались в лаборатории в строго определенных условиях. Зараженные куколки содержались по одной в пробирке. В каждой серии было по 25—30 куколок. После вылета имаго производилось вскрытие всех куколок для определения количества диапаузирующих особей паразита. Развитие опытных серий проходило в температурах от 15 до 30° на круглосуточном освещении и коротком (12-часовом) дне.

Из результатов экспериментов (рис. 3) видно, что количество диапаузирующих особей в любой из исследованных температур значительно больше при развитии на коротком дне, чем при круглосуточном освещении. Даже в температуре 15° при фотопериоде 24 часа диапауза паразита не превышает 30%. Высокие температуры порядка 30°, видимо, снимают реакцию на фотопериод. Сравнение характера этих двух кривых с контролем (рис. 3) говорит о чрезвычайно большой самостоятельности реакций птеромалюса на температуру и фотопериоду при развитии его на капустнице.

Влияние физиологического состояния хозяина (*Pieris brassicae* L., *P. napi* L., *P. rapae* L.) на диапаузу *Pteromalus riparius* L. Для исследования зависимости диапаузы паразита от физиологического состояния хозяина проведены эксперименты на трех видах белянок: капустнице, брюквеннице и репнице. Зараженные куколки, активные и диапаузирующие, содержались на коротком (12-часовом) дне и на круглосуточном освещении при температурах от 15 до 25°.

Как видно из табл. 4, при развитии на брюквеннице и репнице при температуре 17° фотопериодические реакции паразита на том и другом хозяине столь близки, что даже не видно влияния видовой специфики хозяина. Высокие температуры порядка 25° не снимают фотопериодической реакции птеромала, как это было у апантелеса. Развиваясь в диапаузирующих куколках брюквенной и репной белянок на 12-часовом дне, паразит во всех температурных условиях дает 100% диапаузирующих особей. Чрезвычайно большой интерес представляет развитие паразита в активных куколках брюквенницы при температуре 17° на 12-часовом дне. Здесь паразит дает 100% диапаузирующих особей. Этот факт говорит о полном отсутствии какого-либо влияния хозяина на формирование диапаузы птеромала.

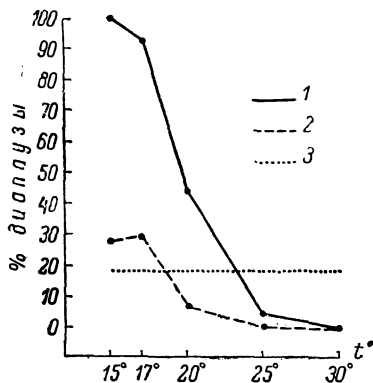


Рис. 3. Зависимость диапаузы *P. riparius* L. от температурных и фотопериодических условий.

1 — развитие на 12-часовом дне;
2 — развитие на 24-часовом дне;
3 — средний процент диапаузы хозяина.

Основываясь на изложенных данных, можно сказать, что диапауза *P. puparum* L. зависит от фотопериодики, температуры и физиологического состояния хозяина, но ведущая роль в формировании диапаузы

паразита остается за температурой и фотопериодикой. В некоторых условиях диапауза полностью определяется действием внешних факторов, обнаруживая полную независимость реакции птеромалюса от физиологического состояния хозяина.

Таблица 4

Зависимость диапаузы *Pteromalus puparum* L. от суточного режима освещения, температуры и физиологического состояния хозяина (цифры в скобках означают число особей в опыте)

Температура	Фотопериод			
	развитие на 12-часовом дне		развитие на 24-часовом дне	
	в диапаузирующих куколках	в активных куколках	в диапаузирующих куколках	в активных куколках

Хозяин — репница

15° . . .	100% (62)	—	75% (120)	—
17 . . .	100% (87)	—	38% (81)	—

Хозяин — брюквенница

17 . . .	100% (45)	100% (25)	38% (105)	5% (72)
25 . . .	100% (60)	60% (87)	6% (87)	0% (128)

Хозяин — капустница

20 . . .	24% (301)	44% (18)	5% (759)	6% (29)
----------	-----------	----------	----------	---------

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последней сводке по диапаузе членистоногих (Lees, 1955) убедительно показано, что многие перепончатокрылые паразиты обладают двумя совершенно различными формами задержки развития: покоем на начальных ларвальных стадиях и вполне развитой диапаузой ближе к последним личиночным стадиям. Как выяснилось из анализа литературы, все

авторы, подтверждающие полную зависимость реакций паразита от физиологического состояния хозяина, имели дело с явлением задержки развития паразита именно в первых ларвальных возрастах. Во всех этих случаях синхронность циклов паразита и хозяина обуславливается ходом сезонного развития хозяина. Таким примером в нашей работе является развитие *A. glomeratus* L. в боярышнице, где в связи с диапаузой хозяина останавливается развитие паразита. Другие взаимоотношения имеют место при развитии того же апантелеса на капустнице. Здесь паразит оказывается активным партнером. Он обладает иным по сравнению с хозяином характером фотопериодических и температурных реакций. Чрезвычайно большая независимость этих реакций от физиологического состояния хозяина показана и для *P. puparum* L.

Следует ожидать, что такой тип взаимоотношений хозяина и паразита, где синхронность развития достигается самостоятельными, но сходными реакциями партнеров на факторы среды, — явление, широко распространенное. Знание и дальнейшее изучение этого явления имеет большое значение для практического использования в биометоды.

ВЫВОДЫ

1. *Apanteles glomeratus* L., развиваясь на *Aporia crataegi* L., зимует в стадии личинки 1-го возраста в диапаузирующей гусенице. В данном случае синхронность циклов паразита и хозяина обуславливается ходом сезонного развития хозяина. Реакции апантелеса на внешние факторы в этой стадии тесно связаны с реакциями боярышницы.

2. При развитии *A. glomeratus* L. на *Pieris brassicae* L. имеет место другой тип взаимоотношений: здесь паразит оказывается активным партнером. Фотопериодические и температурные реакции апантелеса значительно отличаются от таковых хозяина.

3. Диапауза *A. glomeratus* L. определяется влиянием суточного ритма освещения и температуры в период развития паразита в организме хозяина. Действие этих факторов только на коконы сказывается на диапаузе незначительно.

4. *Pteromalus puparum* L. также обнаруживает чрезвычайно большую, а иногда полную самостоятельность своих фотопериодических и температурных реакций.

5. Формирование диапаузы *P. puparum* L. определяется действием температуры и фотопериодики. Физиологическое состояние хозяина на диапаузе паразита сказывается меньше.

ЛИТЕРАТУРА

- Гейс п и ц К. Ф. и Н. Н. К я о. 1953. Влияние длительности освещения на развитие некоторых наездников (Hymenoptera, Braconidae). Энт. обозр., XXXIII: 32—35.
- Д а н и л е в с к и й А. С. и К. Ф. Гейс п и ц. 1948. Влияние суточной периодичности на сезонную цикличность насекомых. Докл. АН СССР, 59, 2: 337—339.
- З о р и н П. В. 1936. Некоторые данные по биологии наездника птеромала куколочного (*Pteromalus puparum* L.) и к вопросу об использовании его в борьбе с капустной и репной белянками. Изв. Лен. обл. станц. заш. раст., 7, 3: 13—17.
- Мейер Н. Ф. 1937. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. ОГИЗ, Сельхозгиз, Л.: 1—189.
- L a t h r o p F. H. and R. C. N e w t o n. 1933. The biology of *Opius melleus* Gahan, a parasite of the blueberry maggot. Journ. Agric. Res., 46, 2: 143—161.
- L e e s A. D. 1955. The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge. Monographs in experimental biology, 4: 1—148.
- S c h n e i d e r F. 1950. Die Entwicklung des Syrphidenparasiten *Diplazon fissorius* in uni-, oligo- und polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapausenlarven durch *Diplazon pectoratorius* Grav. Mitt. Schweiz. Entom. Ges., 23, 2: 155—195.
- S m i t h O. J. and R. L. L a n g s t o n. 1953. Continuous laboratory propagation of western grape leaf skeletoniser and parasites by prevention of diapause. Journ. Econ. Entom., 46, 3: 477—485.

SUMMARY

1. *Apanteles glomeratus* L. hibernates in diapausing caterpillars of *Aporia crataegi* L. as a first-instar larva. In this particular instance the synchronism of life-cycles of the parasite and the host is determined not directly by environmental factors, but by physiology of the seasonal development of the host. At this stage of development the response to environmental factors in *Apanteles* is closely associated with that in *Aporia*.

2. An entirely different type of parasite-host relationship is observed between *A. glomeratus* and *Pieris brassicae* L. In this instance *A. glomeratus* L. proves to be to a great extent independent from the host in its seasonal development. Both photoperiodic and temperature reactions in *Apanteles* differ essentially from those of the host.

3. In *A. glomeratus* L. the diapause is determined by the influence of the day-length and temperature during the period of development of the parasite inside the host. The diapause is but slightly influenced by the action of these factors after the larvae had left the host.

4. *Pteromalus puparum* L. is also to a great extent (sometimes entirely) independent from the host in its responses to temperature and photoperiod.

5. In *P. puparum* L. the beginning of the diapause is determined mainly by the temperature and the photoperiod and to but a smaller extent by the physiological condition of the host.

6. The synchronism in the development of the host and the parasite determined by independent but similar reactions of both partners to the environmental factors is expected to be a widespread type of parasite-host relationship among insects. Investigation of the phenomena involved in this type of parasite-host relationship is of prime importance for the further development of biological pest-control.