

И. Д. Шапиро

ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ

ШВЕДСКОЙ МУХИ (*OSCINELLA FRIT* L.) С ПОВРЕЖДАЕМЫМИ
РАСТЕНИЯМИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ УСТОЙЧИВОСТИ КУКУРУЗЫ
К ЭТОМУ ВРЕДИТЕЛЮ

[I. D. SHAPIRO. PECULIARITIES OF INTERRELATIONS BETWEEN THE FRIT-FLY (*OSCINELLA FRIT* L.) AND INJURED PLANTS AND THEIR SIGNIFICANCE FOR CORN RESISTANCE TO THIS PEST]

Шведские мухи (*Oscinella frit* L. и *O. pusilla* Mg.) стали серьезными и постоянными вредителями кукурузы на территории нечерноземной полосы европейской части СССР. Вследствие наносимых этими вредителями повреждений растения отстают в росте. Это приводит к большим недоборам урожая зеленой массы и ухудшению ее кормовой ценности за счет заметного снижения доли початков. Поэтому проблема защиты этой важной культуры от шведской мухи приобрела в упомянутой зоне первостепенное значение.

Выявленные за последние годы тесные связи между повреждениями кукурузы шведской мухой и поражением растений пузырчатой головней (Павлов и Кожевникова, 1957; Мегалов и Пан Сюн-фей, 1959; Шапиро, 1961) указывают на то, что этот вредитель имеет немалое значение и в более южных районах, где его прямой вред, как правило, невелик. Помимо Советского Союза, шведские мухи серьезно вредят посевам кукурузы и в Западной Европе, о чем свидетельствуют участвовавшие за последнее время публикации (Böning, 1952; Kania, 1955; Hahn, 1958; Nolte und Fritzsche, 1959; Masurat und Stephan, 1960, и др.).

В настоящее время для защиты всходов кукурузы от шведских мух широко используются химические методы. Однако в силу ряда причин они не обеспечивают достаточно полного снижения повреждаемости растений. Это подчеркивает необходимость значительного усовершенствования защитных мероприятий. Накопленный нами опыт показывает, что одним из важнейших путей снижения недоборов урожая кукурузы является использование устойчивых сортов и гибридов. Анализ взаимоотношений шведской мухи с повреждаемыми ею растениями послужит теоретической основой для решения этой задачи.

ПОСТАНОВКА ВОПРОСА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Известно, что большое разнообразие форм проявления устойчивости к вредителям очень сильно затрудняет исследования природы этого явления (Пайнтер, 1953; Чесноков, 1956). Вместе с тем углубленное изучение взаимоотношений между вредителями повреждаемыми растениями на фоне динамически изменяющихся условий внешней среды позволяет выявить ведущие факторы устойчивости растений к повреждениям и направленно их усиливать. Поэтому при изучении явлений устойчивости злаков к шведской мухе, вредящая фаза которой живет внутри растения, необходимо особенно внимательно анализировать отношения, возникающие между вредителем и растением-хозяином в процессе роста и развития обоих организмов с учетом исторически сложившихся адапта-

ций вредителя к специфическим условиям среды обитания. Однако, несмотря на необходимость такого подхода к решению этой задачи, нам неизвестны комплексные исследования, где в равной мере учитывались бы важнейшие особенности онтогенеза вредителя и растения, за счет которого последний существует.

Такие комплексные исследования были нами начаты на Пушкинской научно-исследовательской базе Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР), в г. Пушкин Ленинградской области. Наряду с методами полевой экологии использовались анатомо-гистологические, биохимические и морфофизиологические методы. Изучались особенности поведения взрослых насекомых, характер откладки яиц на растения и ее сопряженность с фазами развития и процессами роста растений; строение пищеварительного тракта личинок в связи с характером их питания и некоторые реакции растений на повреждение; условия жизни личинок внутри стеблей колосовых зерновых культур (главным образом яровой пшеницы) и кукурузы на фоне процессов органогенеза растений (дифференциации конусов нарастания, формирования и роста зачаточных листьев внутри стеблей) и т. п. При этом широко использовались методы биологического контроля за развитием растений, разработанные Ф. М. Куперман и ее сотрудниками (1955).

В работе наряду с автором статьи принимали участие научные сотрудники Н. Ф. Батыгин и Е. В. Рыжкова (главным образом ботаническая часть работы), а также аспиранты ВИЗР Л. М. Лисина, С. Г. Жуковский и Н. А. Вилкова. Биохимический раздел исследования ферментативной активности экскретов слюнных желез шведской мухи выполнен совместно с сотрудником ВИЗР А. В. Хотяновичем.

В течение 1955—1960 гг. проводилась оценка повреждаемости различных сортов, гибридов и самоопыленных линий кукурузы шведской мухой в условиях Ленинградской области. Для этой цели использовалась методика, разработанная нами (Шапиро и Батыгин, 1957), при которой степень нанесенного шведской мухой вреда оценивалась по пятибалльной шкале. За указанный период времени было оценено более 1500 образцов кукурузы из мировой коллекции Всесоюзного института растениеводства (ВИР). Поврежденность многих образцов оценивалась на протяжении ряда лет. Работа по оценке сортов проводилась совместно с Отделом кукурузы и крупных культур ВИР (зав. отделом Ф. Ф. Сидоров).

В настоящей статье мы кратко остановимся на рассмотрении некоторых результатов этой работы, имеющих, на наш взгляд, более существенное значение для понимания ведущих факторов устойчивости кукурузы к этому вредителю.

УСЛОВИЯ ЖИЗНИ ЛИЧИНОК В СТЕБЛЯХ ТОНКОСТЕБЛЕВЫХ ЗЛАКОВ И КУКУРУЗЫ

Биологические циклы видов рода *Oscinella* приспособлены к жизни за счет широко распространенных в лесной, лесостепной и степной зонах дикорастущих и культурных корневищных и однолетних рыхлокустовых злаков (Нарчук, 1955а). Из большого числа палеарктических видов только *O. frit* L. и *O. pusilla* Mg. повреждают культурные зерновые злаки. Н. И. Нефедов (1953) полагает, что их переход к питанию зерновыми злаками произошел сравнительно недавно (несколько тысяч лет тому назад). Это, несомненно, способствовало процветанию этих видов, так как на культурных злаках они получили наиболее благоприятные условия питания. По-видимому, совсем недавно, с началом выращивания в Палеарктике кукурузы, шведские мухи стали в качестве кормового растения осваивать и эту культуру.

Вместе с тем эти виды вследствие недостаточного соответствия между ритмикой их сезонных циклов и ритмикой роста и развития зерновых культур сохраняют свои кормовые связи с дикорастущими злаками. По мнению Т. Г. Григорьевой и А. И. Карповой (1953), смена корма в течение сезона является с биологической точки зрения положительным фактором, обеспечивающим повышение жизнеспособности популяции *O. pusilla* в суровых для нее условиях Сталинградского Заволжья.

Не вдаваясь в рассмотрение адаптаций шведских мух к смене кормовых растений на протяжении отдельных периодов сезонного цикла, носящих по существу частный характер в различных зонах, мы хотим подчеркнуть одну, весьма существенную, общую закономерность — приуроченность личинок и куколок к существованию внутри тонкостеблевых злаков. К этому выводу мы пришли на основании сравнительного анализа усло-

вий жизни и развития преимагинальных фаз *O. frit* в стеблях яровой пшеницы и кукурузы.

Важнейшей особенностью биологии *O. frit* и *O. pusilla*, равно как и других видов этого рода, является приуроченность личинок к питанию внутри стеблей эмбриональными или еще слабо дифференцированными тканями в зоне конуса нарастания или в колосках формирующимися зерновками. Специфике обитания личинок внутри растений и подчинена вся организация этих насекомых.

Откладка самками яиц на растения происходит рано, что позволяет личинкам проникнуть в стебель тогда, когда его конус нарастания еще находится на самых начальных этапах органогенеза. Этим определяется также и характер размещения самками яиц на растениях. У шведской мухи четко выражена приуроченность откладки яиц к определенным фенологическим фазам растений — от всходов до появления у растений 3—4 листьев.

Проникновение внутрь растений осуществляется личинками первого возраста. С этого момента насекомое вступает в активную связь с растением-хозяином, за счет которого происходит питание вредителя. Несмотря на обилие литературы, посвященной различным сторонам биологии шведских мух, вопросы, связанные с характером питания их личинок, до последнего времени оставались не освещенными. На основании микроскопического анализа травмированных личинками участков растительных тканей нами был сделан вывод о наличии у личинок шведских мух внекишечного пищеварения (Шапиро, 1958). Дальнейшее изучение этого вопроса подтвердило этот вывод и дало возможность в значительной мере оценить адаптивное значение такого типа питания на пути освоения личинками некоторых скрытностеблевых и минирующих насекомых эмбриональных или еще слабо дифференцированных тканей растений в качестве специфических мест обитания (Шапиро 1959а).

Установлено, что экстраинтестинальное пищеварение у личинок *O. frit* осуществляется за счет выделений экскретов слюнными железами. Эти экскреты содержат специфический набор ферментов. Весьма характерно, что экскреты слюнных желез шведской мухи наряду с высокой протеолитической активностью не обладают амилолитическим действием. Это указывает на то, что питание личинок осуществляется за счет активного освоения ими белка растений, в то время как углеводное питание сводится к непосредственному — пассивному усвоению простых сахаров (Шапиро, Хотянович, Веденева, 1960). Такой тип питания и соответствующий ему набор ферментов биологически вполне оправдан и обусловлен тем, что питание личинок происходит за счет эмбриональных и слабо дифференцированных тканей конусов нарастания и зачаточных листочков, прилегающих к конусам. Эти ткани, как известно, очень богаты белками и моносахарами. В специальных опытах, поставленных *in vitro* Л. М. Лисиной, по воздействию секретов слюнных желез *O. frit* на конусы нарастания яровой пшеницы сорта Гордеиформе-189, находящиеся на различных этапах органогенеза (по Куперман), показано, что наиболее сильно лизирующее действие секретов проявлялось на слабо дифференцированных конусах.

На важную роль слюнных желез в пищеварении личинок шведских мух указывает также их чрезвычайно мощное развитие относительно других отделов пищеварительного тракта (рис. 1). Рассмотрение представленной схемы пищеварительного тракта личинок показывает, что последние приспособлены к усвоению только предварительно подготовленной жидкой пищи. Размеры просвета их пищевода настолько малы, что не могут пропускать не только частички растительных тканей, состоящие из агрегатов клеток, но и отдельные клетки. На невозможность механического раздробления пищи внутри их пищеварительного тракта указывает

также отсутствие каких-либо хитиновых образований в передней части желудка. На это же указывает и то, что при просмотре масс в желудке личинки не удастся обнаружить каких-либо видимых форменных элементов.

В результате воздействия экскретов слюнных желез происходит лизис конусов нарастания и травмированных участков зачаточных листьев, облегающих конус. Это приводит к задержке или к полной приостановке роста стебля.

Таким образом, следует признать, что внекишечная обработка пищи у личинок шведских мух достигла высокой степени совершенства, и что возможность выделения лизирующих экскретов играет весьма существенную роль при взаимодействии насекомого с растением. Лизирующее действие на растительную ткань экскретов слюнных желез приобретает важное значение при проникновении личинок первого возраста в растение. По Э. П. Нарчук (1955б), проникновение внутрь побега облегчается также тем, что личинки этого возраста имеют мощное хетоидное вооружение и развитую систему околотротовых каналов. С переходом личинок во второй и третий возраста это вооружение заметно редуцируется. Уменьшение числа кутикулярных выростов и упрощение системы околотротовых каналов у личинок старших возрастов связано с разделением биологических функций между личинками различных возрастов. Так, названный автор указывает, что основная «биологическая задача» личинок I возраста сводится к проникновению вредителя к месту питания; личинками же II и III возрастов в результате интенсивного питания осуществляется накопление резервов. Таким образом, цикл развития шведских мух, как правило, происходит внутри одного стебля, где обычно они и окукливаются.

Будущее и решающее значение в приспособлении к существованию личинок шведской мухи внутри стеблей злаков, по-видимому, имел стандартизирующий отбор (Берг, 1956, 1958). В результате проходившего в этом направлении отбора вырабатывалось строгое соответствие в форме и величине насекомого (личинки и куколки) с внутренним строением и диаметром стеблей тонкостеблевых злаков. Именно это обстоятельство в сочетании со способностью личинок выделять экскреты слюнных желез, ферменты которых задерживали интенсивность роста и развития конусов нарастания, определили принципиальную возможность освоения этими

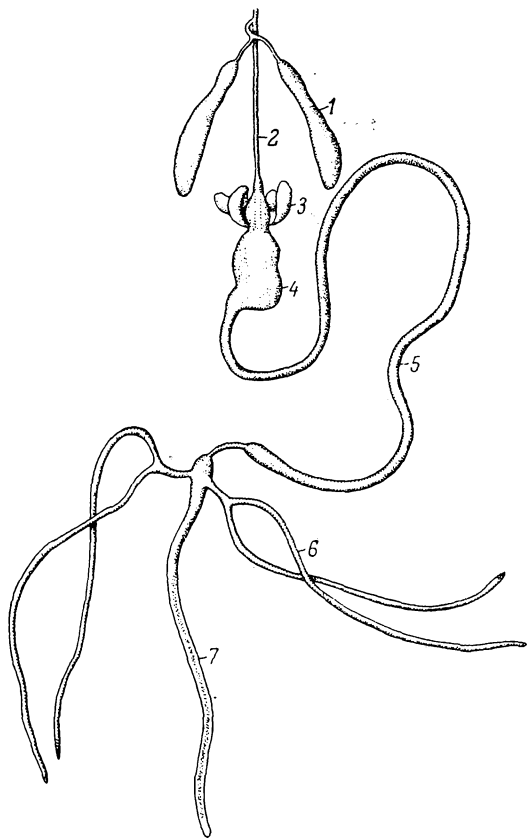


Рис. 1. Строение пищеварительного тракта личинки шведской мухи.

1 — слюнные железы; 2 — пищевод; 3 — преджелудок; 4 — желудок; 5 — средняя кишка; 6 — мальпигиевы сосуды; 7 — задняя кишка.

насекомыми весьма выгодной для них и в тоже время очень сложной в экологическом отношении ниши, какой является зона конуса нарастания молодых побегов злаков (Шапиро, 1958, 1959а).

Сделанные нами промеры многих десятков личинок *O. frit*, извлеченных из яровой пшеницы, дали следующие результаты:

	Длина в мм	Ширина в мм
I возраст	0.72—1.19	0.132—0.264
II возраст	1.27—2.47	0.264—0.396
III возраст	2.55—4.37	0.396—0.660

Что касается растений, то большинство видов и сортов колосовых зерновых (пшеницы, ржи, ячменя и овса) характеризуется небольшим

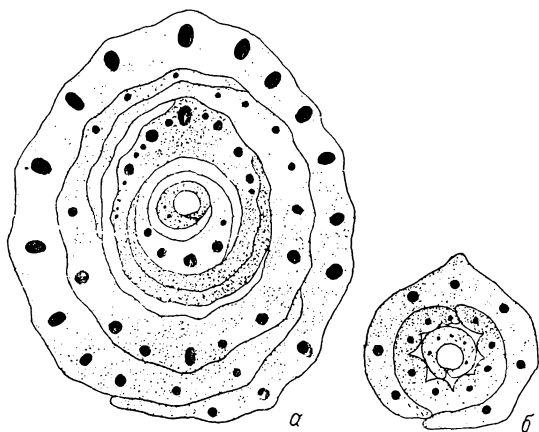


Рис. 2. Поперечные срезы проростков кукурузы и пшеницы в зоне конуса нарастания (схема). а — кукуруза Одесская-10; б — пшеница Лютесценс-62.

числом листьев — от 4 до 7 (Куперман и др., 1955). Наши исследования показали, что в период проникновения личинок шведской мухи в побеги яровой пшеницы конус нарастания бывает окружен всего лишь 3—4 слоями листьев (рис. 2), диаметр же побега в это время едва достигает 1.5—2 мм. У таких растений конусы нарастания представляют собой небольшой бугорок со сравнительно широким основанием. Так, на первом и втором этапах органогенеза диаметр их основания равен 0.15—0.20 мм, а высота конуса достигает 2 мм. Таким образом, весьма целесообразно сочетаются ве-

личина тела и форма личинок с внутренним устройством и диаметром молодых побегов тонкостеблевых зерновых злаков. Это, при наличии у личинок мощного аппарата внедрения в растения, обеспечивает им сравнительно быстрое проникновение в зону конуса нарастания. Весьма важно, что малые размеры личинок обеспечивают им возможность завершения цикла за счет сравнительно небольшой, но высокоценной в энергетическом отношении массы меристематических тканей одного стебля, что исключает необходимость миграции неприспособленных к открытому образу жизни личинок из стебля в стебель и имеет решающее значение в сохранении вида. Благодаря этим особенностям насекомому удастся приостановить рост и развитие повреждаемого им стебля. Сохраняя ему жизнь, личинка завершает в нем свое развитие и окукливается уже в отмирающем стебле. Внешним проявлением такого исхода во взаимоотношениях между вредителем и растением является широко известный среди энтомологов «классический» тип повреждения побегов колосовых злаков (овса, ячменя, пшеницы, ржи) — увядание и отмирание среднего листа (2—3-го, иногда 4-го) и впоследствии засыхание всего побега. В этих случаях остановка в росте стебля связана с разрушением его верхушечной почки — конуса нарастания.

Такой тотальный тип повреждения стеблей колосовых злаков является свидетельством весьма тонкой пригнанности вредителя к жизни внутри побегов этих растений. При этом сопряженность онтогенезов насекомого и растения складывается таким образом, что темпы развития личинок

должны в известной мере опережать темпы дифференциации побега. Результаты исследований, выполненных в нашей лаборатории (Лисина, 1958, 1959), показали, что, наряду с весьма широко представленным «классическим» типом повреждения побегов колосовых злаков, существует ряд других, не описанных ранее в литературе, типов повреждения растений (рис. 3). Такие типы повреждений появляются в тех случаях, когда личинка по тем или иным причинам не смогла настолько существенно

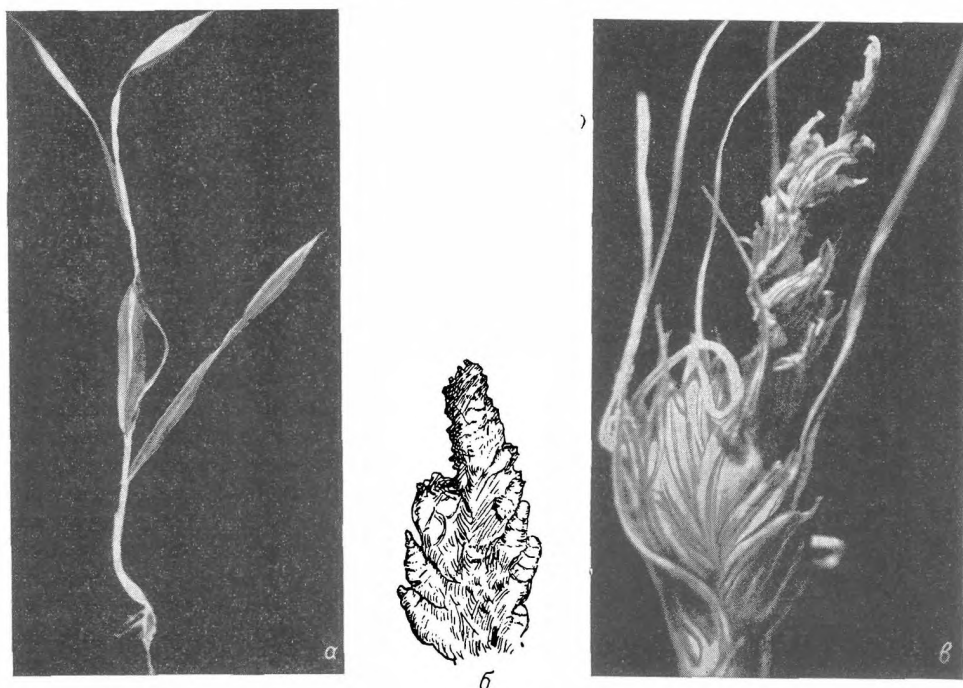


Рис. 3. Малоизвестные типы повреждения пшеницы личинками шведской мухи (по Л. М. Лисинной).

a — у растения конус нарастания не разрушен — поврежденный стебель продолжает рост; *б* — конус нарастания частично поврежден на 5-м этапе органогенеза; *в* — колос, у которого конус нарастания был частично поврежден на 5-м этапе органогенеза.

повредить конус нарастания побега, чтобы полностью остановить его рост. Это резко ухудшает условия для завершения развития личинки в стебле. Последний, разрастаясь, оттесняет личинку вверх и выносит из системы растения, что обрекает ее на гибель.

Наличие различных типов повреждения побегов зерновых злаков свидетельствует о том, что адаптации, выработавшиеся в процессе приспособления шведских мух к существованию внутри побегов тонкостеблевых злаков, относительноны. Рассмотренные нами отношения носят ярко выраженный антагонистический характер. В зависимости от складывающихся обстоятельств эти межвидовые отношения могут в корне измениться и привести к совершенно различному исходу в судьбе обоих организмов, т. е. либо к гибели растения (стебля), либо к сохранению побега и к гибели вредителя. Следует, однако, подчеркнуть, что в подавляющем большинстве случаев поврежденные стебли колосовых зерновых гибнут и насекомые успешно завершают свой жизненный цикл.

Иные отношения складываются при проникновении личинок шведской мухи в побеги такого толстостеблевого злака, каким является кукуруза.

Т а б л и ц а 1
Особенности формирования и внутреннего строения побегов (стеблей) яровой пшеницы Лютесценс-62 и кукурузы Воронежская-80

	Через 5 дней после посева				Через 11 дней после посева				Через 20 дней после посева			
	фаза раз- вития растения	по корот- кому диа- метру	по длин- ному диа- метру		фаза раз- вития растения	по корот- кому диа- метру	по длин- ному диа- метру		фаза раз- вития растения	по корот- кому диа- метру	по длин- ному диа- метру	
Средние размеры стебля (в мм)	Пшеница	0.59	0.95		2 листа	0.87	1.25		3—4 листа	—	—	
	Кукуруза	1.73	1.71		3 листа	2.06	2.28		4 листа	—	—	
Среднее количество листовых слоев	Пшеница	3.22	3.33		2 листа	5.5	6.7		3—4 листа	6.0	7.0	
	Кукуруза	8.2	10.9		3 листа	9.6	12.7		4 листа	10.3	14.0	

Эта культура, как известно, характери-
зуется большим числом листьев, которых,
в зависимости от сорта и условий выра-
щивания, на растениях может насчиты-
ваться от 9 до 30 и более. Нами установ-
лено, что к моменту проникновения личи-
нок шведской мухи в молодые растения
кукурузы диаметр последних достигает
3—5 мм и внутри побега уже успевает
сформироваться 5—6 листочков. При этом
часть из них, вследствие того, что они
бывают свернуты в трубку вокруг ко-
нуса нарастания, образует 1.5—2 листо-
вых слоя (рис. 2).

Полученные нами данные (табл. 1) по-
казывают, что к началу заселения всходов
кукурузы личинками шведской мухи ра-
диус их стеблей превышает радиус стеб-
лей пшеницы в 2—3 раза, а при про-
никновении к конусу нарастания куку-
рузы личинкам приходится преодолевать
по крайней мере в 2 раза большее число
листовых слоев. Эти, казалось бы, чисто
количественные различия обуславливают
целую цепь качественных изменений в усло-
виях существования личинок шведской
мухи в побегах кукурузы. Многочислен-
ные листовые слои являются особо серьез-
ным препятствием на пути проникновения
личинки к конусу. Наблюдения показали,
что чаще всего личинки начинают заметно
задерживаться уже при их прохождении
через листовые слои 3—4 листьев. Одно-
временно с прохождением личинки через
листовые слои продолжается рост листьев,
что увлекает личинку вверх. Поэтому
проникновение к конусу связано с ча-
стой переориентацией направления ее
движения. Поэтому ее путь представляет
собой сложную ломаную линию. В резуль-
тате личинке редко удается достичь ко-
нуса нарастания кукурузы. Трудности
попадания вредителя в зону расположе-
ния эмбриональных и еще слабо дифферен-
цированных тканей ухудшают условия его
питания. Все это резко удлиняет продол-
жительность критического периода в жиз-
ни личинки.

Повреждение периферических листо-
вых слоев, хотя и задерживает, но не
останавливает полностью рост и развитие
стебля и листьев кукурузы. Разрастаясь и
постепенно выдвигаясь кверху, листья
увлекают за собой личинку. Наши иссле-
дования показали, что скорость роста 3-го
и 4-го листьев у некоторых сортов куку-

рузы достигала 3—3.5 мм в час или 7—8 см в сутки. Вследствие отсутствия у личинок шведской мухи приспособлений к активному сопротивлению силе роста листьев они в большинстве случаев, так и не достигнув конуса нарастания растений, выносятся из системы растения.

Такое «самоочищение» кукурузы от личинок начинается на фазе 4-го листа и часто заканчивается к периоду разворачивания растениями 6—7-го листьев. Даже в таких северных областях, как Ленинградская, почти все личинки выбрасываются из растений задолго до завершения ими питания. Лишь в случаях проникновения в одно растение 4—5, а иногда и 10—11 личинок или при одновременном повреждении растений проволочниками, стеблевыми блохами и т. п., очень редко удавалось находить в стебле кукурузы пупарии шведской мухи. Основная масса личинок выносятся из растения в I и II возрастах и лишь незначительная часть в начале и середине III возраста. Скорость «самоочищения» кукурузы от личинок, а следовательно, и их возрастной состав в значительной мере связаны с условиями роста растений. Поэтому возраст обнаруживаемых в растениях личинок изменяется в различных зонах и в зависимости от погодных условий. Оказавшись на поверхности развернувшихся листьев, не закончившие питание личинки под губительным для них воздействием инсоляции, дождя и ветра гибнут.

Таким образом, разобранные нами взаимоотношения между личинками шведской мухи и кукурузой являются весьма интересным случаем «биологического парадокса», так как самки шведских мух при откладке яиц на кукурузу обрекают свое потомство на гибель. Все это свидетельствует о том, что шведские мухи в настоящее время находятся еще в самом начале своего приспособления к новой для нее кормовой культуре — кукурузе.

Однако несмотря на это, вредоносность шведской мухи на кукурузе очень высока. Об этом свидетельствуют материалы, часто публикуемые в различных изданиях и ежегодно поступающие от службы прогнозов и распространения вредителей и заболеваний растений союзных и автономных республик. Часть материалов была обобщена и опубликована нами (Шапиро, 1959б, 1960, 1961).

О ФАКТОРАХ УСТОЙЧИВОСТИ КУКУРУЗЫ К ПОВРЕЖДЕНИЯМ ШВЕДСКОЙ МУХОЙ

Кукуруза (*Zea Mays* L.) — полиморфный вид. Многочисленные ее формы (сорта и гибриды) характеризуются весьма существенными различиями в консистенции семян, высоте растений и облиственности, по длине вегетационного периода, требовательности к теплу и другим абиотическим факторам. Поэтому большой интерес представляло сравнительное изучение их повреждаемости шведской мухой. Среди испытанных нами образцов имелись представители всех известных подвидов кукурузы: лопающейся (*Z. M. everta* Sturt.), крахмалистой (*Z. M. amylacea* Sturt.), зубовидной (*Z. M. indentata* Sturt.), кремнистой (*Z. M. indurata* Sturt.), сахарной (*Z. M. saccharata* Sturt.), пленчатой (*Z. M. tunicata* Sturt.) и восковидной (*Z. M. ceratina* Kulesh.).

Образцы, принадлежащие к различным подвидам, отличались по скороспелости, происхождению и т. п.

Поврежденность растений учитывалась в период, когда они находились на фазе 7—8-го листьев, т. е. после того, как нанесенные личинками шведской мухи повреждения внешне уже достаточно полно проявлялись. Оценка степени повреждения растений проводилась по 5-балльной шкале, после чего для каждого сорта (гибрида) вычислялся средневзвешанный балл повреждения.

В течение 1955—1960 гг. было испытано более 1500 различных образцов кукурузы, при этом не было выделено ни одного абсолютно устой-

чивого к шведской мухе образца. Наблюдения за всходами многих сортов кукурузы показали, что самки шведских мух при откладке яиц не делают заметного выбора между сортами. В то же время уже в течение первых двух лет оценки поврежденности коллекции были выявлены весьма существенные различия в степени устойчивости (выносливости) отдельных групп и сортов (Шапиро и Вилкова, 1959). По своей выносливости к повреждениям шведской мухи выделялись сорта зубовидного подвида; сорта, принадлежащие к остальным подвидам, характеризуются меньшей выносливостью. Было также установлено, что позднеспелые формы, как правило, являются значительно более устойчивыми к шведской мухе, чем раннеспелые. Дальнейшие исследования подтвердили эти выводы. Полученные материалы (табл. 2) показывают, насколько сильно отличаются представители разных

Таблица 2

Сравнительная поврежденность различных подвидов кукурузы шведской мухой (г. Пушкин Ленинградской области, 1958 г.)

Наименование подвида	Наименование сорта	№ по каталогу ВИР	% поврежденности растений		Среднебалловая оценка поврежденности	Обнаружено личинок шведской мухи при анализе всходов			
			общий	из них растений погибших		в среднем на 100 растений	в том числе по возрастам (в %)		
							I	II	III
Лопающаяся	Блэк диамант . . .	5949	100.0	43.4	4.05	270.5	3.6	48.9	47.5
Крахмалистая	Казахская	10085	100.0	16.6	3.25	107.6	7.2	28.5	64.3
Сахарная	Золотой Бентам . .	10072	96.0	8.3	3.59	139.0	57.9	38.4	3.7
Кремнистая	Первенец Сибири .	—	100.0	4.0	2.44	82.0	46.4	53.6	0
Зубовидная	Стерлинг	11121	72.2	3.8	1.62	47.2	70.0	30.0	0

подвидов кукурузы по устойчивости к шведской мухе и количеству и возрастному составу личинок, обнаруживаемых в растениях. Далее (табл. 3) приводятся аналогичные данные для характеристики устойчивости сортов кукурузы, отличающихся по длине вегетационного периода.

Таблица 3

Сравнительная поврежденность различных по скороспелости сортовых групп кукурузы шведской мухой (г. Пушкин Ленинградской области, 1958 г.)

Группы сортов	Количество в группе	% поврежденных растений		Среднебалловая оценка поврежденности	Обнаружено личинок шведской мухи при анализе всходов			
		общий	из них растений погибших		в среднем на 100 растений	в том числе по возрастам (в %)		
						I	II	III
Раннеспелая	9	96.0	2.5	2.29	70.5	36.3	33.7	30.0
Среднеспелая	7	94.8	1.2	1.37	49.1	36.2	57.5	6.3
Позднеспелая	8	92.2	5.1	1.42	29.0	29.0	64.9	6.1

Результаты проведенной нами работы дали возможность выделить наиболее устойчивые сорта к повреждению шведской мухой. Среди них следует в первую очередь назвать сорт Воронежская-80, Буковинские

гибриды 2 и 3, Одесская-10 и др. Использование этих сортов обеспечивает снижение недобора урожая, вызываемого шведской мухой, в 3—4 и более раз.

Исследования ряда образцов кукурузы, резко отличающихся по своей устойчивости к повреждениям шведской мухой, показали, что устойчивость сортов в первую очередь определяется степенью доступности для личинок конуса нарастания метелки, и во вторую — возможностями вредителя разрушить его. Как выяснилось, это связано с особенностями роста и онтогенеза повреждаемых растений.

В числе факторов, затрудняющих проникновение личинок к конусу нарастания, большое значение имеют темпы роста листьев. Они ответственны и в значительной мере определяют судьбу насекомого на протяжении периода от откладки яйца до завершения «самоочищения» растения от личинок. Так, местонахождение отложенных яиц за время их инкубации в связи с ростом растений может существенно измениться. Это сказывается на возможности проникновения личинок в побег, а следовательно, и на их выживаемости вскоре после отрождения. На сортах, у которых листовые пластинки и влагалища 1-го и 2-го листьев более сильно разрастаются, создаются более жесткие условия для вредителя (Шапиро и Вилкова, 1959).

Еще более существенное значение имеют темпы роста 3-го и 6-го листьев, которые в результате своего последовательного развития и разрастания оттесняют и выносят из зоны эмбрионального роста побега личинок вредителя (Шапиро, Коломыцев, Рыжкова, 1959). Установлено, что позднеспелые сорта чаще всего характеризуются относительно более высокими темпами роста этих листьев по сравнению со скороспелыми сортами (рис. 4). Это связано с тем, что у этой группы сортов процессы формирования и роста листьев на ранних этапах органогенеза преобладают над процессами дифференциации конуса нарастания метелки.

Быстрота проникновения личинок к конусу нарастания определяется также особенностями внутреннего строения побегов. Здесь наиболее существенную роль играет мощность побегов, темпы и характер закладки листьев, а также количество листьев и листовых слоев, облегающих конус нарастания. При исследовании этих черт органогенеза у различных сортов использовались тщательно откалиброванные семена. Некоторые результаты этой работы приведены в табл. 4.

Как видно, закладка и разрастание листьев у различных сортов происходит неодинаково. Поэтому по внешнему виду растений нельзя судить о его внутреннем состоянии. Так, при равном количестве вышедших листьев количество зачаточных листьев и листовых слоев, окружающих конус роста, оказывается различным (рис. 5). У сорта Воронежская-80, который

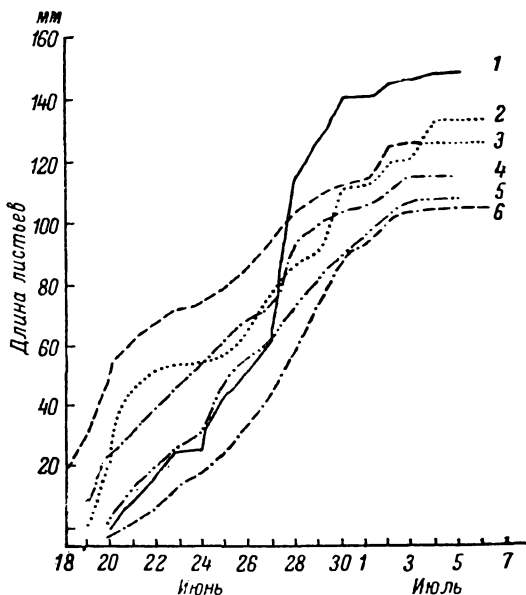


Рис. 4. Динамика роста листьев у кукурузы разных сортов.

1 — Воронежская-80; 2 — ВИР-25; 3 — Московская ранняя; 4 — Казанская-108; 5 — Белоарое пшено; 6 — линия 29.

Т а б л и ц а 4

Особенности строения побегов кукурузы и их связь с вредоносностью шведской мухи

Наименование сорта	Фаза развития растений (количество листьев)	Размеры радиуса побега (в мм)		Количество листовых слоев		Размеры листьев (в мм)				Количество личинок шведской мухи на 100 растений	Балловая оценка повреждения растений (в среднем за 3 года)
						3-й лист		4-й лист			
		по короткому диаметру	по длинному диаметру	по короткому диаметру	по длинному диаметру	длина	ширина	длина	ширина		
Воронежская-80	4—4.5	1.92	2.13	10.3	14.0	156.5	13.6	128.7	13.2	39.0	1.09
Одесская-10	4—4.5	1.88	2.16	9.5	12.8	145.5	16.1	119.4	14.8	69.6	1.27
Рисовая белая-716 . . .	4—4.5	1.48	1.60	8.4	11.1	131.0	11.9	96.3	10.0	131.5	2.72

П р и м е ч а н и е. Учет личинок проведен на 21-й день после начала появления всходов.

оказался в числе наиболее устойчивых к шведской мухе, личинка, продвигающаяся к конусу нарастания, должна пройти через 14 слоев листьев,

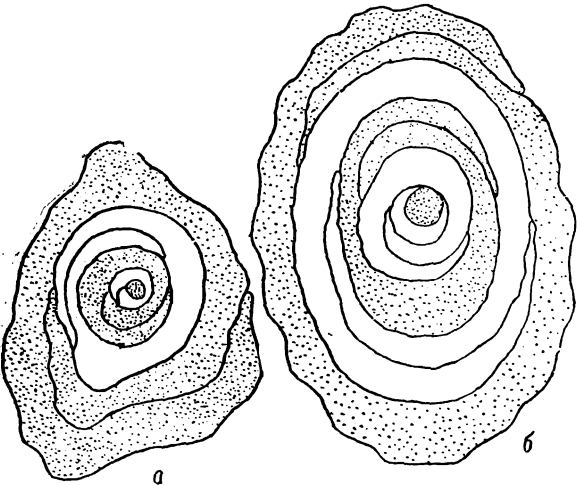


Рис. 5. Поперечные срезы проростков кукурузы в зоне конуса нарастания (схема). а — Рисовая белая; б — Одесская-10.

а при движении по короткому диаметру на ее пути оказывается 10.3 листовых слоя. У сорта Рисовая белая-716, сильно повреждаемому вредителем, при аналогичном передвижении личинке приходится преодолевать меньшее количество листовых слоев — 11.1 при следовании по длинному диаметру и 8.4 — по короткому. Слабоустойчивый к шведской мухе сорт Рисовая белая-716 обнаруживает отставание по всем учитываемым в данном исследовании признакам, т. е. его листья медленнее разрастаются в длину и в ширину, в соответствии с чем оба диа-

метра поперечного сечения стебля также оказались наименьшими.

На прямую связь вредоносности с темпами «самоочищения» растений рассматриваемых нами сортов от личинок указывает число обнаруженных в растениях вредителей при анализах растений.

Таким образом, приведенные материалы показывают, что ведущими факторами устойчивости кукурузы к повреждению шведской мухой является система факторов, затрудняющих проникновение ее личинок к конусу нарастания. Однако в тех случаях, правда, значительно более редких на кукурузе, чем на колосовых зерновых злаках, когда личинке удастся проникнуть к конусу нарастания, в действие вступают другие факторы. Последние связаны с характером, темпами дифференциации и разрастания самого конуса нарастания. Здесь в наиболее выгодном положении в смысле устойчивости к повреждению шведской мухой оказываются ранние и среднеспелые сорта, у которых к периоду проникновения личинок конусы

нарастания успели пройти первые этапы органогенеза. Благодаря быстрому разрастанию конусов нарастания личинки уже бывают не в состоянии нанести им существенные повреждения и погубить или резко ослабить растения.

Естественно, что, кроме затронутых здесь факторов, на исходе встречи вредителя и растения должна сказываться активность ферментов, выделяемых его слюнными железами, и характер ответных (биохимических и тканевых) реакций растений на их действие. Поэтому можно полагать, что дальнейшая разработка этих вопросов даст много нового в познании природы устойчивости.

Вскрытые особенности взаимоотношений шведской мухи с кукурузой позволили нам дать конкретные рекомендации об использовании в зонах постоянного вреда этого вредителя таких сортов, как Воронежская-80, сортолинейных гибридов Буковинские 2 и 3, Стерлинг, Одесская-10 и др., отличающихся высокой степенью выносливости к нему. Весьма существенно и то, что вскрытые «механизмы устойчивости» кукурузы к шведской мухе могут быть положены селекционерами в основу при создании еще более устойчивых к этому вредителю сортов и гибридов.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е р г Р. Л. 1956. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка. Бот. журн., 41, 3 : 318—334.
- Б е р г Р. Л. 1958. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка. Бот. журн., 43, 1 : 12—27.
- Г р и г о р ь е в а Т. Г. и А. И. К а р п о в а. 1953. Кормовая специализация шведской мухи *Oscinella pusilla* Meig. в условиях Заволжья. Зоол. журн., XXXII, 5 : 893—902.
- К у л е р м а н Ф. М., Ф. А. Д в о р я н к и н, З. П. Р о с т о в ц е в а, Е. И. Р ж а н о в а. 1955. Этапы формирования органов плодоношения злаков. Изд. МГУ : 1—318.
- Л и с и н а Л. М. 1958. Изучение вредоносности шведской мухи на различных злаках с применением методов морфофизиологического анализа конусов нарастания. Тез. докл. XI планово-метод. совещ. по н.-и. раб. по защ. раст. в сев.-зап. зоне СССР : 37—38.
- Л и с и н а Л. М. 1959. Связь между типами повреждения конусов нарастания злаков и степенью вредоносности скрытоствольных вредителей. Тез. докл. совещ. по морфогенезу растений. Изд. МГУ, 1 : 107—108.
- М е г а л о в В. А. и П а н С ю н - ф е й. 1959. Агротехнические и химические меры защиты кукурузы от вредителей в условиях Московской области. Докл. Тимиряз. с.-х. акад., 41 : 141—147.
- Н а р ч у к Э. П. 1955а. Ритмика размножения и кормовые растения *Oscinella pusilla* Mg. Зоол. журн., XXXIV, 4 : 1080—1084.
- Н а р ч у к Э. П. 1955б. Материалы по систематике и экологии рода *Oscinella*. Автореферат кандид. диссерт., МГУ : 1—13.
- Н е ф е д о в Н. И. 1953. К происхождению и сравнительному изучению биocenозов пшеничного и люцернового поля. Учен. зап. Сталинградск. гос. пед. инст., 3 : 139—172.
- П а в л о в И. Ф., Л. М. К о ж е в н и к о в а. 1957. Роль шведской мухи в пространстве пузырчатой головни. Журн. «Кукуруза», 7 : 44—45.
- П а й н т е р Р. 1953. Устойчивость растений к насекомым. М.—Л. : 442.
- Ч е с н о к о в П. Г. 1956. Устойчивость зерновых культур к насекомым. М., Сов. наука : 307.
- Ш а п и р о И. Д. 1958. Некоторые новые аспекты биологии шведской мухи в связи с продвижением кукурузы в северные районы возделывания. Докл. на IX международной конференции по карантину и защите растений от вредителей и болезней. М. : 12.
- Ш а п и р о И. Д. 1959а. Внекишечное пищеварение у личинок насекомых, живущих в растениях, и его биологическое значение. ДАН СССР, 126, 1 : 214—216.
- Ш а п и р о И. Д. 1959б. Вредители кукурузы в новых районах возделывания. Обзор распространения массовых вредителей и болезней с.-х. культур в 1958 г. и прогноз их появления в 1959 г. М. : 119—129.
- Ш а п и р о И. Д. 1960. Шведская муха на кукурузе. Обзор распространения главных массовых вредителей и болезней с.-х. культур в 1959 г. и прогноз их появления в 1960 г. Л. : 124—129.

- Шапиро И. Д. 1961. Шведская муха как вредитель кукурузы. Обзор распространения главных массовых вредителей и болезней с.-х. культур в 1960 г. и прогноз их появления в 1961 г. Л. : 54—62.
- Шапиро И. Д., Н. Ф. Батыгин. 1957. Методические указания по учету повреждения кукурузы шведской мухой. Изд. ВИЗР, Л. : 21.
- Шапиро И. Д. и Н. А. Вилкова. 1959. Краткие итоги изучения характера откладки яиц шведской мухой на всходах кукурузы и других культурных злаках в условиях Ленинградской области. Тез. докл. XII планово-метод. совещ. по защ. раст. в сев.-зап. зоне СССР, Рига : 94—95.
- Шапиро И. Д., Г. Г. Коломыцев, Е. В. Рыжкова. 1959. Значение скорости роста листьев кукурузы для устойчивости ее к повреждениям шведской мухой. Агробиолог., 2, 116 : 208—212.
- Шапиро И. Д., А. В. Хотькович, Н. А. Веденеева. 1960. О воздействии личинок шведской мухи на растительную ткань. Краткие итоги н. и. по защите растений в Прибалтийской зоне СССР в 1960 г. Рига : 91.
- Böning K. 1952. Krankheiten und Schädlinge an Mais. Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz, 32 : 5.
- Hahn E. 1958. Untersuchungen über die Fritfliege am Mais anlässlich eines starken Auftretens im Jahre 1958. Nachrichtenbl. für den Deutsch. Pflanzenschutzdienst, 11 : 201—209.
- Kania Cf. 1955. Ochrona kukurydzy przed szkodnikami i chorobami. Nowe Rolnictwo, 3 : 53—67.
- Masurat G. u. Stephan. 1960. Das Auftreten der wichtigsten Krankheiten u. Schädlinge der Landwirtsch. Kulturpflanzen in der Jahre 1958 u. 1959 in Bereich der DDR. Nachrichtenbl. für den Deutsche Pflanzensch. : 141—176.
- Nolte H. W. u. Fritzsche. 1959. Beobachtungen über Maisschädlinge in Sommer 1958. Deutsch. Landwirtsch., 3 : 116—118.

Всесоюзный институт защиты
растений, Ленинград.

SUMMARY

The study on the conditions of life of preimaginal phases of the frit fly (*Oscinella frit* L.) in unusual conditions, i. e. young shoots of corn, has given much valuable to understand their adaptations to the life in thin-stemmed cereals. The revealed peculiarities of interrelations between larvae of the pest and food plants has enabled to understand deeper «devices of resistance» of corn to injury. It has been established the presence of extraintestinal digestion in larvae of the frit fly. It is shown that a definite junction in the development of a pest and a plant, growth rate and rate of leaves formation, the number of leaves' layers blocking the larva's way to the apical cone of a stem are of great significance in the number of factors of cone resistance to the frit fly. Varieties characterized by quick growth rates of the first leaves, of the 3^d—6th ones in particular, are more resistant to injury. While studying the collection enumerating more than 1500 specimens more resistant (of great endurance) varieties are revealed. To their number are referred Voronezh-80, Bukovin hybris 2 and 3, Sterling, Odessa-10 and others. Dissilient, sugar, starchy varieties are injured by the fly most of all. The use of the revealed factors of resistance enables selectionists to create more resistant varieties to the frit fly.