

З. Я. Агафонова

РАЗВИТИЕ КОМАРИКА *STENODIPLOSIS BROMICOLA* MAR. ET AG. (DIPTERA, ITONIDIDAE) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ БИОЛОГИИ КОСТРА (*BROMUS INERMIS* LEYSS И *BROMUS RIPARIUS* REHM.)

[Z. J. AGAFONOVA. DEVELOPMENT OF THE MIDGE *STENODIPLOSIS BROMICOLA* MAR. ET AG. (DIPTERA ITONIDIDAE). WITH RESPECT TO PECULIARITIES OF THE BROME BIOLOGY (*BROMIS INERMIS* LEYSS. AND *RIPARIUS* REHM.)]

В настоящее время в стране ощущается острый недостаток семян трав, что сдерживает темпы окультуривания лугов и пастбищ. Министр сельского хозяйства М. А. Ольшанский в 1960 году еще раз подчеркнул, что особо неблагоприятно у нас обстоит дело именно с семенами лугопастбищных трав.

Недостаток семян объясняется рядом причин, в том числе и огромным вредом, причиняемым семеноводству сельскохозяйственными вредителями. Последнее подтверждается работами А. И. Карповой (1930), А. Е. Моисеева (1949, 1950, 1960), А. А. Машек (1955, 1957), В. П. Антоновой (1958, 1960) и другими по вредной фауне целого ряда злаковых трав.

Представители семейства галлиц (*Ittonididae*) являются довольно частыми, наиболее специфичными и серьезными вредителями злаковых трав. Серьезная роль галлиц как вредителей злаковых трав подтверждается результатами наших анализов (табл. 1, 2).

Таблица 1

Поврежденность генеративных органов костра в Обоянском районе
Курской области (1960 г.)

Вид костра	Фаза развития	Хозяйство	Проана- лизиро- вано семян и цветков	Повреждено		
				семян и цветков	в %	в том числе галлицами (в % от числа повре- жденных)
Костер без- остый	Конец молоч- ной спелости	Колхоз «Победа»	89	63	70.8	68.0
Костер без- остый	То же	Плодопитом- ник	114	102	89.2	61.6
Костер пря- мой	Восковая спелость	То же	82	43	54.2	100

Предметом настоящей работы является биология костровой галлицы *Stenodiplosis bromicola* Mar. et. Ag. в связи с особенностями развития кормовых растений — *Bromus inermis* Leyss. и *Bromus riparius* Rehm.

Основой настоящей работы послужили наблюдения, проведенные в течение 6 лет (1956—1961 гг.) в Курской области, сначала в период моей работы научным сотрудником Курской государственной с.-х. опытной станции, а затем в годы обучения в аспирантуре ВИЗР под руководством И. Д. Шапи́ро.

Т а б л и ц а 2

Показатели поврежденности насекомыми плодоеlementов злаковых трав
в Центрально-Черноземном заповеднике имени В. В. Алехина («Стрелецкая
степь», 1960 г., полная спелость)

Вид злака	Место произрастания злака	Проана- лизиро- вано семян	Повре- ждено семян (в %)	Главней- шие вре- дители цветов и семян
Костер безостый	Некосимая степь	100	100	Галлицы.
Костер безостый	Питомник	112	93.6	»
Костер прямой	Некосимая степь	110	85.0	»
Костер прямой	Питомник	103	68.5	»
Пырей сизый	Косимая степь	100	100	»
Житняк гребенчатый	Питомник	100	97	Галлицы, трипсы.

П р и м е ч а н и е. В предшествующие годы поврежденность цветков и семян злаковых трав наблюдалась примерно в тех же размерах.

Аспирантская работа представляет собой один из разделов общей темы ВИЗР по изучению устойчивости злаков к вредителям.

До сего времени на кострах были известны только личинки галлиц, обитающие в стеблях. При изучении фауны костра на Курской государственной сельскохозяйственной опытной станции в 1956 г. нами был обнаружен новый вид галлицы, являющейся серьезным вредителем генеративных органов диких и культурных посевов костра безостого и костра прямого. В Курской области этот вид также был найден на Медвенском и Обоянском сортоучастках, на колхозных посевах в Ленинском районе и на территории Центрально-Черноземного заповедника имени В. В. Алехина. Сходные повреждения цветков и личинки галлиц (вид их не уточнен) были нами обнаружены в образцах семян костра безостого, полученных из Воронежской, Орловской, Рязанской, Московской, Ленинградской, Кустанайской областей и Краснодарского края.

На территории Курской области на костре мы наблюдали два вида галлиц. Кроме упомянутого, имеется еще вид *Contarinia* sp., также приуроченный к питанию плодоеlementами костра, который приносит заметный вред. Содержание настоящей статьи касается лишь только *Stenodiplosis bromicola* Mar. et Ag. кострового комарика.

Костровый комарик встречается только на костре, повреждает генеративные органы растений. В отдельные годы может уничтожить до 40 и даже 100 % цветков и семян костра безостого. Костер прямой повреждается обычно в меньших размерах, хотя различий в характере повреждений обоих видов костра не наблюдалось.

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ КОСТРОВОГО КОМАРИКА

Цикл развития комарика кратко заключается в следующем. Зимует взрослая диапаузирующая личинка в коконе, в поле, в опавших цветках и семенах, либо с семенным материалом в складе.

В условиях Курской области костровый комарик имеет четыре поколения с колебаниями по годам от двух в засушливые годы (1960 г.) и до четырех в умеренно влажные (1958 г.). Вылет первого поколения происходит в третьей декаде мая, второго — в середине июня, третьего — в первой половине июля; четвертого — в начале августа.

Самки костровой галлицы живут от 1.5 до 3 суток; самцы 1—2 суток; имаго не питаются. Самки вылетают с развитыми яичниками, которые содержат от 80 до 100—130 яиц; откладка яиц происходит вскоре после оплодотворения. Неоплодотворенные самки способны откладывать яйца,

но в значительно меньшем количестве (в 8—15 раз); из неоплодотворенных яиц развитие личинок не наблюдалось, на что указывали в свое время для других видов галлиц Кифер (Kieffer, 1900) и Домбровская (1934).

Продолжительность фазы яйца — до 3 дней, личинки — до 8 дней, куколки — 4—5 дней, а в среднем развитие одного летнего поколения галлицы происходит в течение 10—15 дней.

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ КОСТРА БЕЗОСТОГО И КОСТРА ПРЯМОГО И ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЗАВЯЗИ ЦВЕТКА

Изучение биологии костровой галлицы проводилось при одновременном наблюдении за биологией двух видов костра с применением морфофизиологического метода изучения онтогенеза растений (Куперман, 1953).

Применение этого метода позволило нам использовать метод биологического контроля за развитием растений костра безостого и прямого. Биологический контроль заключается в сочетании фенологических наблюдений с анализом дифференциации конуса нарастания и зачаточных органов. Метод позволяет систематически следить за состоянием растений и вовремя применять необходимые агротехнические мероприятия, направленные на повышение урожайности.

Ржанова (1957) изучала этапы формирования органов размножения костра безостого в зависимости от сроков посева в условиях Московской области. Подобных сведений по прямому костру в литературе не имеется. Нами же проводилось изучение фаз и этапов органогенеза безостого и прямого костра в связи с такими факторами, как климатические условия года, возраст травостоя, рельеф и микрорельеф места произрастания, способ хозяйственного использования и ряда других факторов. Поэтому результаты наших исследований по биологии этих видов костра, касающиеся этапов органогенеза, являются новыми не только для Курской области, но и для других районов страны. Полученные данные исследований вносят некоторую ясность в характер смещений развития этапов органогенеза в зависимости от биологических особенностей растений и факторов внешней среды.

Для более глубокого понимания существующих связей насекомого с кормовым растением важно учитывать характерную для биологии костра чрезвычайную разнокачественность цветков и зерновок в течение всего периода формирования и созревания органов размножения растений в травостое.

Разнокачественность цветков обусловлена следующими особенностями биологии растений костра.

Костер безостый и костер прямой являются многолетними злаками с преобладанием вегетативного размножения. Генеративные побеги многолетних злаков развиваются по типу однолетних злаков со всеми присущими им закономерностями стадийных процессов, фенологических фаз и этапов органогенеза. Органы размножения костра в своем развитии проходят 12 этапов органогенеза.

Особенностью биологии прямого костра является его скороспелость. Костер прямой опережает в развитии костер безостый в среднем на 7—13 дней, но в годы с неблагоприятными условиями для развития начальных этапов органогенеза прямого костра разрыв в развитии сокращается до 4—5 дней.

В травостое безостого и прямого костра имеется три типа побегов, различных по морфологии и стадийному развитию: плодоносящие побеги, укороченные вегетативные и удлиненные вегетативные. При определенных условиях вегетативные побеги развиваются в генеративные. Возраст травостоя, условия произрастания и способы хозяйственного использо-

вания оказывают влияние на преобладание в посеве того или иного вида побегов.

Генеративные побеги в травостое отличаются невыравненностью развития, у костра безостого это выражено гораздо сильнее, чем у костра прямого. Невыравненность развития побегов обусловлена различными темпами прохождения фаз и этапов органогенеза. На разнокачественность генеративных побегов существенное влияние оказывают почвенно-климатические условия, рельеф и микрорельеф, агротехника возделывания культуры, способы хозяйственного использования и возраст травостоя. Плодоносящие побеги 2—3-летнего травостоя развиваются на 2—5 дней быстрее таких же побегов 4—5-летних травостоев.

Соцветие костра характеризуется разнокачественностью колосков. Разнокачественность колосков обусловлена растянутостью формирования колосков в метелке. Формирование колосков начинается с верхней части метелки и постепенно переходит в среднюю и нижнюю ее части (рис. 1).

Каждый колосок представляет собой совокупность разнокачественных цветков и зерновок.

Формирование и созревание цветков в колоске также растянуто. Первыми формируются нижние цветки, затем средние и верхние (рис. 2, 3).

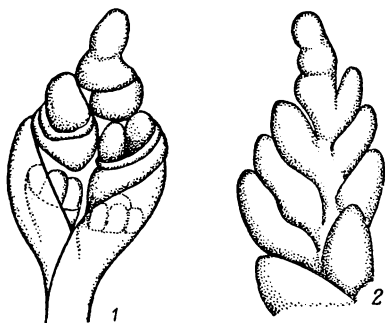


Рис. 1. Разнокачественность колосков в разных ярусах метелки.

1 — колосок с верхнего яруса — период образования генеративных бугорков в цветках; 2 — формирование колосковых лопастей в нижнем ярусе.

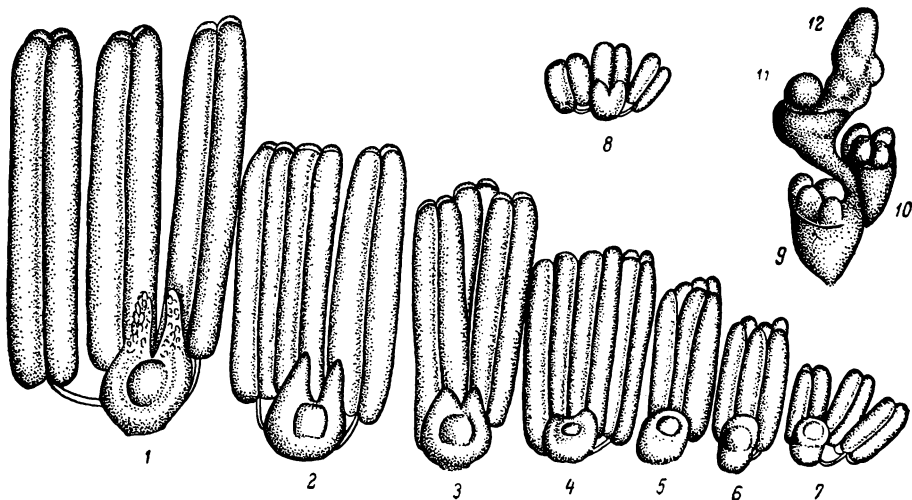


Рис. 2. Разнокачественность цветков в колоске костра безостого (счет цветков в колоске снизу вверх). 1-й цветок — шестой этап в развитии генеративных органов; 10-й — начало пятого этапа.

Разница во времени созревания нижних и верхних цветков колоска может достигать 3—5, иногда и 7 дней.

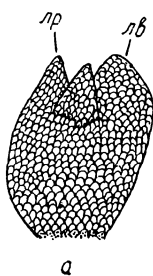
В колоске формирование зерновок начинается с нижних цветков и последовательно переходит в верхние. Созревание зерновок в нижних цветках наступает на 3—5 дней раньше, чем в верхних.

Таким образом, растянутость формирования и созревания генеративных органов костра, обусловленная разнокачественностью травостоя, неравномерностью развития плодоносящих побегов, разнокачественностью цветков и зерновок в зависимости от их положения в колоске и различных частях метелки, способствует продолжительному пребыванию растений в периоды развития, уязвимые для кострового комарика.

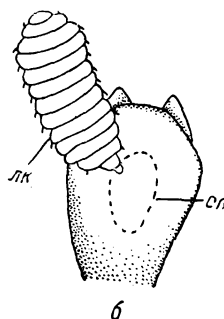
Характерной особенностью органов плодоношения костра безостого, отличающей его от других злаков, является строение пестика. Он образован тремя плодolistиками, причем третий плодolistик хорошо морфологически обособлен и представляет собой листовидное образование, покрытое довольно длинными волосками. У основания этого листовидного образования прикреплена семяпочка кампилатропного типа. Интегументов два, и каждый состоит из двух слоев клеток. Из двух боковых плодolistиков формируются лопасти рыльца (Ржанова, 1957). Строение завязи костра прямого сходно с костром безостым.



Рис. 3. Развитие цветков в колоске костра прямого.



а



б

Рис. 4. Внешний вид поврежденной завязи в первый период питания личинки. а — вид сбоку; б — вид со стороны листовидного выроста.

Питание личинки комарика в неоплодотворенном цветке происходит со стороны листовидного выроста (рис. 4, б).¹

Гистологические анализы указывают на существование некоторой связи между анатомическими особенностями строения завязи костра и его предпочтительностью для питания личинками комарика. У костров безостого и прямого семяпочка прикреплена более поверхностно, чем у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* L.) и ряда других трав, а плацента завязи с пучком проводящих сосудов и сама семяпочка легче доступны для питания личинки. Сходное с костром относительно поверхностное положение семяпочки в завязи наблюдается у пырея сизого (*Agropyron intermedium* Host), также сильно повреждаемого галлицей *Contarinia* sp. Однако решающего значения на размер повреждений цветков костра и пырея анатомическое строение завязи не имеет. Видимо, оно имело значение в эволюционном развитии этих видов насекомых, в приспособлении их образов жизни к костру и пырею.

¹ Условные обозначения для рис. 4, 8, 10, 11: *длр* — доли лопастей рыльца; *лр* — лопасти рыльца; *лв* — листовидный вырост завязи; *вол* — волоски; *сп* — семяпочка; *мл* — место питания личинки; *упк* — уплотненный кант; *кдл* — кокон диаузирующей личинки комарика.

СОПРЯЖЕННОСТЬ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМОГО И КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

Жизненный цикл кострового комарика являет собой пример необычайной пластичности организма насекомого в его приспособляемости к биологии кормовых растений.

Вылет первого поколения весной приурочен к появлению метелок раннеспелого вида костра — *Bromus riparius* Rehm. и первых еще очень редких метелок *Bromus inermis* Leyss.

Яйца (рис. 5) откладываются по 1, 2, реже по 3, а иногда кучками и по 10—12 в цветки на верхнюю часть внутренней стороны нижней цветочной чешуйки, иногда на верхнюю ее сторону под прикрытия ниже расположенного цветка или за колосковую чешуйку и очень редко внутри завязи (рис. 6).

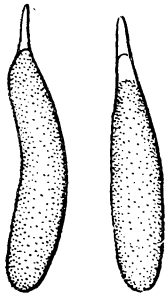


Рис. 5. Яйцо кострового комарика (яйцевая нить короче длины яйца).

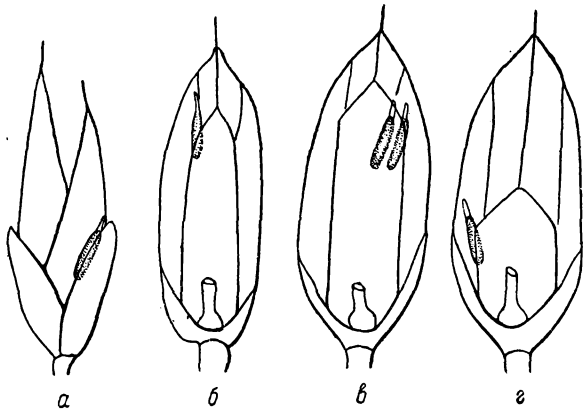


Рис. 6. Места кладки яиц комарика в цветке костра. а — за колосковую чешую; б—в — между цветочными чешуйками; г — в цветке с укороченной верхней чешуей.

Самки этого вида под эпидермис чешуй яйца не откладывают, хотя яйцекладом чешуйки могут прокалываться: при этом клетки довольно грубо проламываются яйцекладом и он выходит с другой стороны чешуйки.

В лаборатории кладка яиц интенсивно происходит при температуре 20—24° при относительной влажности воздуха 68—85%. Самки любят затенение. Процесс откладки яиц одной самкой с перерывами может продолжаться до 1.5 часа.

Для кладки яиц самка предпочитает метелки и цветки в них определенного состояния развития. Яйца откладываются лишь в такие цветки, в которых цветочные чешуйки закончили или заканчивают рост, окрепли и уже несколько разъединены между собой вследствие значительного развития лодикул. В таких цветках имеются уже пыльники тычинок, цвет их обычно желто-зеленый, а в завязи в этот период происходит процесс формирования и созревания семязпочек. Такое состояние цветков соответствует нулевому, первому или началу второго этапов микроспорогенеза (рис. 7).

В цветущие раскрытые цветки откладка яиц не происходит. В оплодотворенные цветки яйца откладываются в те же места, как и в неоплодотворенные цветки. При возможном выборе для кладки яйца откладываются лишь в более молодые по степени развития цветки, причем неоплодотворенные цветки предпочитаются в первую очередь.

Выживаемость личинок обуславливается местом откладки яиц в цветке и наличием завязи определенного состояния развития. Отродившаяся личинка способна достигнуть завязи, когда яйцо отложено на внутреннюю

сторону нижней цветочной чешуи, и чем ближе к завязи, тем лучше для личинки. Поэтому определенную роль в выживаемости личинок играет

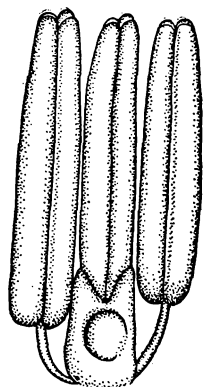


Рис. 7. Состояние развития завязи и тычинок цветка костра перед началом питания личинки комарика.



Рис. 8. Состояние развития здоровой завязи (вид со стороны листовидного выроста).

размер верхней цветочной чешуи. Мы наблюдали постоянно высокую повреждаемость цветков костра безостого с укороченной верхней чешуей (в 2—3 раза меньше обычных размеров), у которых размер этой чешуи равнялся 3 и 6 мм вместо обычных 9 и 10. По-видимому, в таких цветках создаются условия, лучшие для выживания личинок, так как при откладке яиц самка, стараясь проникнуть яйцекладом между чешуйками цветка, продвигает его под верхнюю чешуйку и тем самым яйца оказываются расположенными вблизи места питания личинки, т. е. в 2—3 раза ближе, чем в цветках с обычными размерами верхней чешуи. Очевидно, при селекции новых сортов костра размер верхней цветочной чешуи следует принимать во внимание.

Личинки уничтожают неоплодотворенную завязь и содержимое формирующихся, незрелых семян. Питание личинки комарика в неоплодотворенных и оплодотворенных цветках происходит несколько различно. В неоплодотворенном цветке личинка питается содержимым завязи со стороны листовидного выроста, где расположена семяпочка. В цветке питается обычно только одна личинка. В первый момент питания личинки замедляется или вовсе прекращается рост тычинок; прекращают рост и остаются в зачаточном состоянии лопасти рыльца; вовсе не происходит образования волосков на завязи, доли лопастей рыльца не развиваются совсем или остаются в зачаточном состоянии.

У поврежденной завязи в этот период наблюдается усиленное разрастание листовидного выроста; его размер становится почти вдвое больше обычного, на наружной поверхности появляется хорошо заметная бугристость, чего у неповрежденной завязи не наблюдается (рис. 4 и 8).

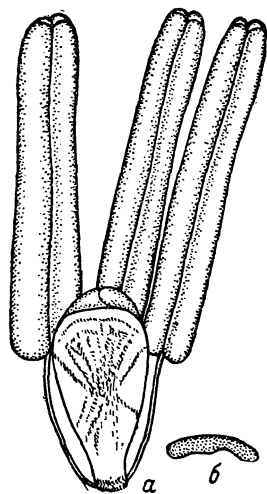


Рис. 9. Цветок после окончания питания личинки.

а — пестик и тычинки; б — поперечный разрез поврежденной завязи.

Личинка внутрь завязи не проникает, но по мере увеличения ее размеров тургор завязи падает, завязь пустеет. В итоге от завязи сохраняется лишь прозрачная ссохшаяся наружная оболочка (рис. 9 и 10). Цветок не раскрывается, тычинки не созревают, ссыхаются в цветке и чернеют. Цветок не плодоносит.

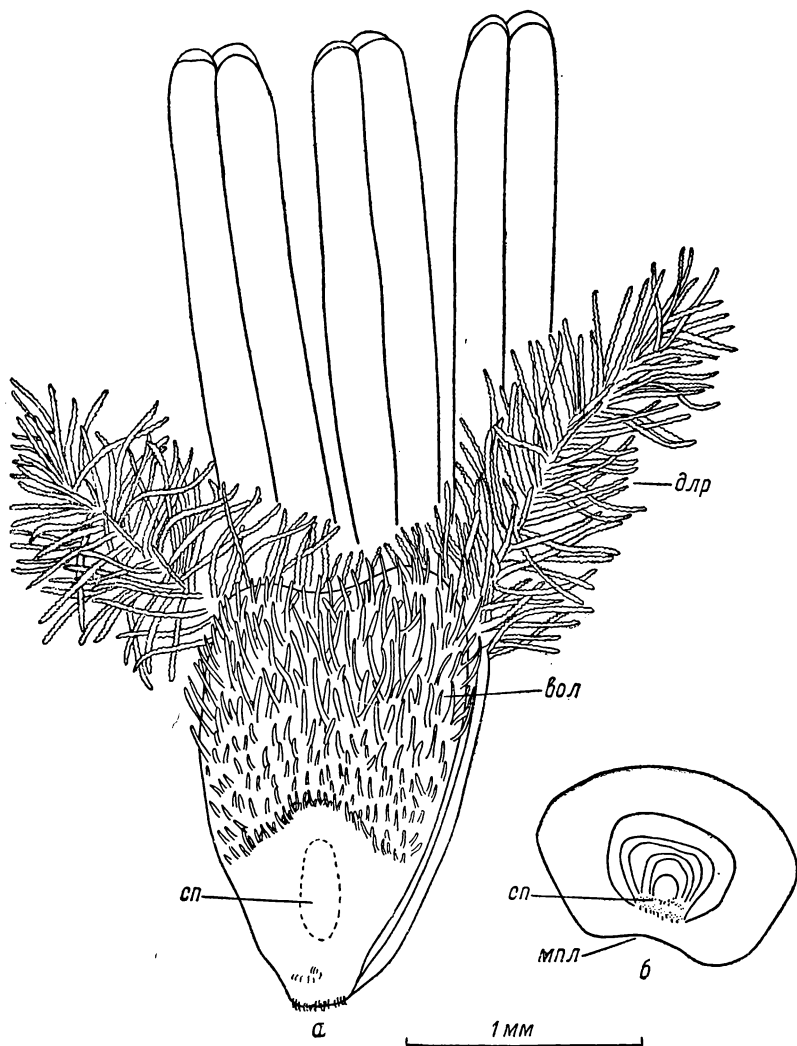


Рис. 10. Генеративные органы неповрежденного цветка.
а — пестик и тычинки; б — поперечный разрез завязи.

Иной характер повреждения вызывают личинки комарика при питании в цветке после оплодотворения. В этот период можно наблюдать четыре типа повреждений. Первый тип — повреждение завязи в период оплодотворения; в цветке могут сохраняться раскрывшиеся тычинки, иногда тычинки этого цветка полностью еще не раскрылись. При таком типе повреждения завязь уничтожается, а плод не развивается (рис. 11). Второй тип — повреждение оплодотворенной и разрастающейся зерновки. Формирующийся плод полностью уничтожается, от него сохраняется лишь наружная оболочка (рис. 12). Этот тип повреждений наиболее часто встречается. Третий тип — повреждение сформированной зерновки до наступления молочной спелости. Зерновка,

хотя и сохраняется, но из-за щуплости и легковесности она не способна дать нормальных всходов. Четвертый тип — наиболее редкий случай повреждения. Проявляется при питании личинки в конце молочной или в начале восковой спелости. Значительных изменений формы и веса зерновки не наблюдается (рис. 13). Чаще питается личинка со стороны проводящего пучка сосудов.

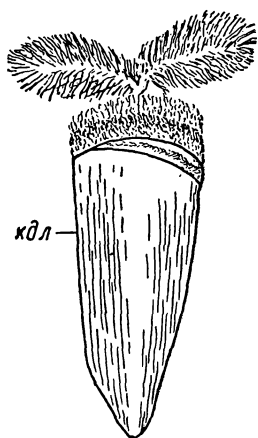


Рис. 11. Кокон с диапаузирующей личинкой комарика на поврежденной оплодотворенной завязи.¹

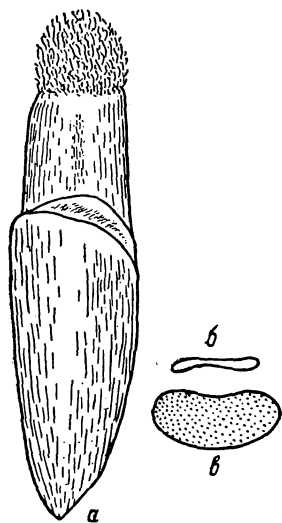


Рис. 12. Кокон комарика на разрастающейся зерновке.

а — общий вид; б — поперечный разрез поврежденной разрастающейся зерновки; в — поперечный разрез здоровой зерновки.

Различный характер повреждения неоплодотворенной и оплодотворенной завязей, очевидно, объясняется наибольшей приспособленностью набора ферментов слюнных желез личинки кострового комарика к воздействию на биохимические процессы, происходящие в неоплодотворенной завязи, где введение секрета личинок вызывает гипертрофию клеток и разрастание завязи. При питании личинки оплодотворенной завязью и формирующейся зерновкой уже не наблюдается увеличения размеров. Личинка высасывает их содержимое.

По мнению Слепяна (1961), слюнные железы личинок галлиц содержат ростовые вещества (ауксины), способные вызывать образование галлов и терат на растениях. Особый характер эндостаций, в которых происходит питание личинок галлиц, потребовал от них и специальных адаптаций, выразившихся в упрощении плана строения пищеварительного тракта, происшедшем с олигомеризацией мальпигиевых сосудов, в своеобразных деталях трахейной системы и в особой дифференциации слюнных желез (Слепян, 1960, 1961). У личинок кострового комарика также наблюдается упрощение плана строения пищеварительного тракта. В нем, в частности, преобладающие размеры имеют средняя кишка (желудок) и слюнные железы, относящиеся по классификации Уайта (White, 1948) ко второму типу.

Учитывая характер повреждения формирующейся завязи костра и особенности строения пищеварительного тракта, мы предполагаем у личинок кострового комарика существование экстраинтестинального пищеварения.

Внекишечное пищеварение у личинок галлиц-фитофагов склонны признавать ряд исследователей (Tomaszewski, 1931; Ossiannilsson, 1937; Barendrecht, 1941; Ext 1949; Fröhlich, 1959, 1960) на основе характера повреждений цветков злаковых и бобовых растений и слабого развития ротовых органов. Однако экспериментально оно доказано пока лишь у личинок *Contarinia* sp. (Wehrmeister, 1925).

Характер пищи оказывает влияние на цикл развития кострового комарика. При питании неоплодотворенной завязью вскоре происходит вылет нового поколения и никогда не наблюдалось диапаузы личинок. Окукливание происходит в месте питания. Все придатки тела куколки по-

¹ В статье автора «Новый вредитель завязей костра безостого (Hymenoptera, Chalcidoidae)» (1959 г. Энт. обозр., 38, 2 : 348—354) этот кокон ошибочно отнесен к *Amblymerus graminum* Hårdh.

крыты склеротизованной оболочкой, цвет которой вначале желтый, затем темнеет до темно-коричневого и черного. Брюшко заключено в прозрачный белого цвета ложнококон — сохранившуюся личиночную шкурку (рис. 14). Подвижность брюшка куколки, по-видимому, является приспособительным признаком, ибо куколка перед вылетом имаго передвигается по внутренней поверхности цветочных чешуй к вершине цветка (двигается куколка головным концом вверх). Здесь она вы-

сывается из цветка, прикрепляясь к наружной цветочной чешуйке окончанием брюшка. После вылета имаго кокончик может еще несколько дней (2—3) сохраняться на чешуйке, особенно в безветренную погоду.

Вылет комарика происходит вскоре же после выдвижения куколки наружу. Выход имаго

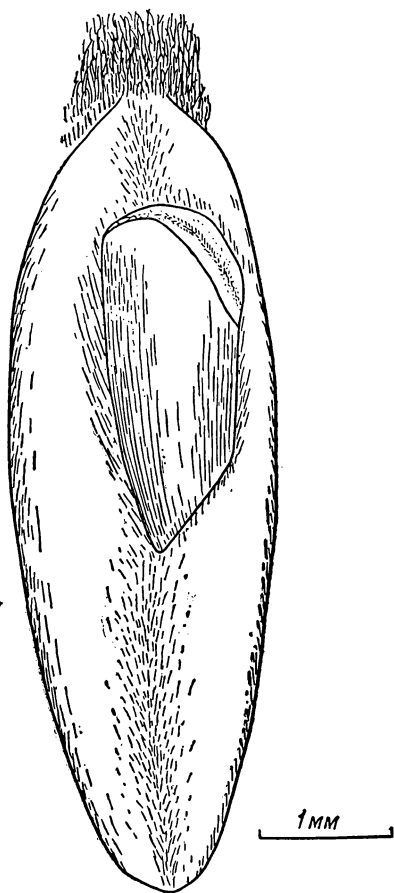


Рис. 13. Кокон на сформированной зерновке.

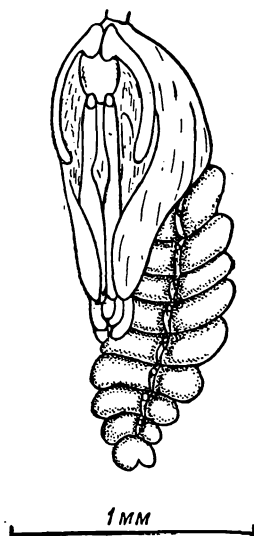


Рис. 14. Куколка комарика.

из кокона проходит быстро, в течение 2—3 минут (при температуре 21—22° и относительной влажности 80—88%). Сначала по затылочному шву лопается оболочка куколки, затем комарик освобождает усики, после — поочередно и попарно ноги, а затем, опираясь на них, освобождает крылья и в последнюю очередь — брюшко. Вылет комариков происходит в дневное и в вечернее время.

При питании личинки оплодотворенной разрастающейся завязью или созревающей зерновкой личинка сплетает кокон в месте питания (рис. 15); впадает в диапаузу и так зимует в опавших семенах в поле и на складе. Диапауза личинки кострового комарика может продолжаться в течение нескольких месяцев и до двух лет.

Явление диапаузы личинок очень сильно распространено среди галлиц-фитофагов (Barnes, 1935, 1943, 1952; Leefmans, 1938; Coutin, 1959). Однако большинство исследователей, в том числе и отечественных, расходятся в оценке роли экологических факторов, обуславливающих появление диапаузы у личинок этой группы насекомых.

Так, например, диапауза личинок летних поколений гессенской мухи вызывается, по мнению Пospelова (1907, 1908) и Жуковского (1950), действием высоких температур и засухи (однако Пospelов наблюдал появление диапаузирующих личинок и в условиях дождливого 1906 г.), а по мнению Знаменского (1924) диапауза вызывается изменением характера пищевого фактора. По утверждению Селивановой (1948), диапауза личинок летних поколений просяного комарика (*Stenodiplosis panici* Rohd). обусловлена действием высоких температур и активностью специ-

фических паразитов комарика. Появление зимующих диапаузирующих личинок в коконах этот автор связывает с наступлением низких температур в конце вегетационного периода культуры проса (т. е. для Воронежской области в сентябре).

Моисеев (1949, 1950, 1960) в качестве главного фактора, обуславливающего появление диапаузирующих личинок житнякового комарика, признает пищевой фактор, так как личинки этого вида, отродившиеся из яиц одной самки, развивались с диапаузой или без нее в зависимости от того, питались они в цветках или содержимым наливающихся семян.

Появление диапаузирующих личинок кострового комарика строго приурочено к периоду формирования и созревания зерновок. Такого рода личинки появляются сначала на раннем виде костра — костре прямом и обнаруживаются в нижних и средних наиболее развитых цветках колосков. В обычные по климатическим условиям годы диапаузирующие личинки на костре безостом встречаются в конце первой декады июля,

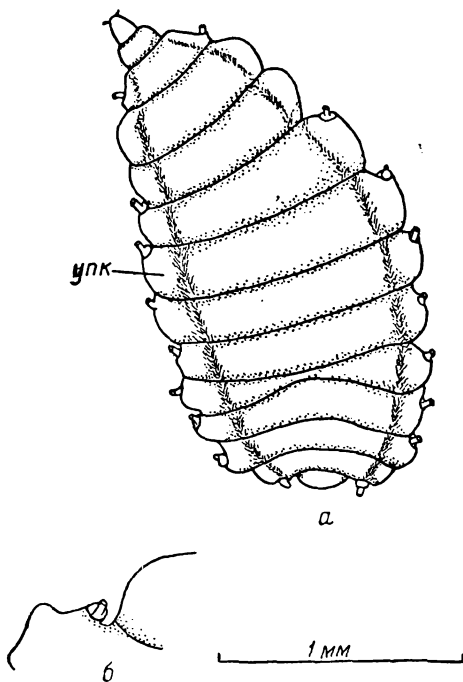


Рис. 15. Личинка комарика, вынутая из кокона.

а — общий вид; б — дыхальце личинки.

когда наступает период формирования и созревания зерновок. В засушливый 1960 г. созревание костра безостого наблюдалось уже в третьей декаде июня, и в этот период начали появляться в массе диапаузирующие личинки. Это были личинки третьего летнего поколения галлицы.

Очевидно, характер пищи является главным фактором, вызывающим диапаузу личинки кострового комарика. Влияние на развитие комарика остальных факторов среды, как-то температуры, качества света и количества осадков, несомненно, но оно опосредовано через растение. По-видимому, число поколений комарика обуславливается наличием кормового растения в определенной степени зрелости, а точнее продолжительностью пребывания в природе растений костра в фазе до наступления цветения (при учете средней продолжительности развития одного летнего поколения при оптимальной температуре, необходимой для развития поколения насекомого). Регуляции диапаузы насекомых в природе, по Данилевскому (1961), может осуществляться лишь факторами сигнального порядка, имеющими достаточно правильный сезонный ход, в том числе и состоянием кормовых растений. Возможно, процесс созревания костра является для комарика самым устойчивым и надежным сигналом, задолго (за 2.5—3 месяца) предвещающим наступление зимы.

Присущая растениям костра чрезвычайная разнокачественность цветков и зерновок в течение всего периода формирования и созревания органов размножения и тесная сопряженность развития насекомого с биологией кормового растения обуславливают различный характер развития комарика в цветках одной метелки и даже в цветках одного колоска.

Когда, например, в верхних (еще неоплодотворенных) цветках колоска развитие насекомого проходило непрерывно — без диапаузы, — в то же время в нижних, оплодотворенных, цветках личинка развивалась обязательно с диапаузой.

Т а б л и ц а 3

Приуроченность кострового комарика к повреждению цветков костра в определенных ярусах метелок
(Анализ 10 июля 1959 г.)

Вид костра, год посева	Фаза развития растения	Проана- лизиро- вано семян	Повре- ждено семян (в %)	Повреждено в (%) по ярусам метелки		
				нижний	средний	верхний
Костер прямой (посев 1957 г.)	Полная спелость	124	20.6	12.9	6.1	1.6
Костер безостый (посев 1957 г.)	Восковая спе- лость	110	26.4	1.9	6.3	18.2

П р и м е ч а н и е. Участки посева костра по 0.1 га располагались рядом, на одном поле.

Различные темпы развития плодоносящих побегов одного вида костра или у такого рода побегов скороспелого (прямого костра) и позднеспелого (безостый костер) видов костра обуславливают определенную закономерность и в расположении поврежденных цветков различно развитых побегов. В тех случаях, когда у скороспелого вида поврежденными были цветки в средней части метелки, то у безостого — в верхней части метелки и т. д.; в пределах колоска, если у второго вида костра поврежденные цветки были нижними цветками колосков, то у другого вида поврежденными были средние и верхние цветки (табл. 3).

Т а б л и ц а 4

Влияние возраста посевов костра на повреждаемость генеративных органов комариком (питомник заповедника, 1959 г., полная спелость)

Год посева костра безостого	Проана- лизиро- вано семян	Повреждено семян	
		число	%
1954	157	133	84.7
1956	161	118	70.3
1957	155	77	49.7

Обычные наблюдения за фенофазами костра не объясняли явления, описанные выше. Использование приемов морфофизиологического анализа этапов органогенеза и микроспорогенеза (Куперман, 1951, 1953) органов плодоношения костра при одновременном наблюдении за биологией комарика позволило понять несколько глубже существующие специфические связи насекомого с кормовым растением.

Развитие комарика так тесно сопряжено с развитием кормовых растений, что все условия произрастания (рельеф и микрорельеф поля, способы хозяйственного использования посева в предшествующие годы, возраст травостоя и т. д.), способные оказывать влияние на длительность вегетационного периода костра, существенно влияют и на размеры повреждений растений комариком (табл. 4).

Как видно из табл. 4, с увеличением возраста посева увеличивается поврежденность цветков костра: на участке посева 1954 г. повреждено цветков в два раза больше, чем на посеве 1957 г., хотя размеры участков

костра не превышали 0.01 га и они располагались рядом. Причина различной повреждаемости растений разновозрастных посевов заключена в различии темпов развития и продолжительности вегетационных периодов, что обусловлено разницей в возрастах растений.

На материале, представленном к табл. 5, можно видеть, какое влияние оказывает микрорельеф поля на фенологию костра безостого и на его повреждаемость костровым комариком.

У растений костра прямого, по каким-либо причинам отставшим в развитии (например, растения были повалены дождем и т. д.), также значительно возрастает поврежденность плодоземелентов комариком.

Таблица 5

Влияние микрорельефа участка поля на повреждаемость костра безостого комариком (Курская с.-х. опытная станция)

Микро- рельеф	Фаза разви- тия на 16 июля 1958 г.	Проана- лизиро- вано семян	Повре- ждено семян (в %)
Возвы- шенный	Полная восковая спелость	200	27.0
Низмен- ный	Начало восковой спелости	200	39.5

Таблица 6

Поврежденность костровым комариком растений костра безостого в зависимости от их хозяйственного использования в предшествующие годы (Курская с.-х. опытная станция, 1960 г., возраст посева четыре года, полная спелость)

Способ хозяй- ственного использования в предше- ствующие годы	Проана- лизиро- вано семян	Повре- ждено семян (в %)
На семена . .	200	43.5
На сено . . .	200	35.5

Более высокая повреждаемость растений на участках, которые в предшествующие годы выращивались на семена, объясняется, во-первых, большим зимующим запасом комарика на посеве, чем при уборке на сено, а, во-вторых, самое главное, использование посева на семена несколько лет подряд ослабляет растения и вызывает их более медленное развитие, что способствует более продолжительному пребыванию растений в фазе, уязвимой для комарика.

Особенностью развития кострового комарика является его строгая приуроченность только к двум из 12 этапов органогенеза костра: к шестому этапу, во время которого происходят процессы формирования и созревания семян и пыльники в цветке, и к десятому этапу — когда идет формирование зерновки. Благодаря разнокачественности отдельных плодоземелентов в колоске и в метелке и растянутости их развития, а также и разнокачественности плодonoсящих побегов в посеве, комарик имеет возможность в году развиваться в нескольких поколениях.

Меньшая повреждаемость комариком костра прямого объясняется более коротким периодом его вегетации, чем у костра безостого. При ускоренном развитии костра прямого сокращается время пребывания растений в критические для повреждений фазы и этапы развития. Выметывание метелки основной массой побегов костра прямого совпадает с окончанием лета первого, зимовавшего, и обычно немногочисленного поколения комарика.

У основной массы побегов костра безостого критический для повреждения период совпадает по времени с вылетом второго поколения комарика. По количеству вылетевших комариков второе поколение во много раз многочисленнее первого. Особенно сильно повреждаются соцветия запоздавших в развитии побегов. Поэтому в снижении потерь семян важна выравненность побегов в посеве, что наблюдается у маловозрастных посевов и значительно меньше на 4—5-летних посевах.

На рис. 16 показано, как происходило развитие костра безостого и прямого и кострового комарика в 1961 г. на территории Курской сельскохозяйственной опытной станции. В этом году лёт первого поколения комарика происходил с 25 мая по 4 июня. В этот же период у костра прямого наблюдалась фаза выметывание метелки, а у костра безостого верхушки метелок начали показываться лишь с 1 июня. Массовый вылет второго поколения комарика происходил с 15 по 20 июня и менее интенсивно — до 27 июня. В это время у костра прямого происходил налив зерна, а у костра безостого первые метелки начали зацветать лишь 16—17 июня,

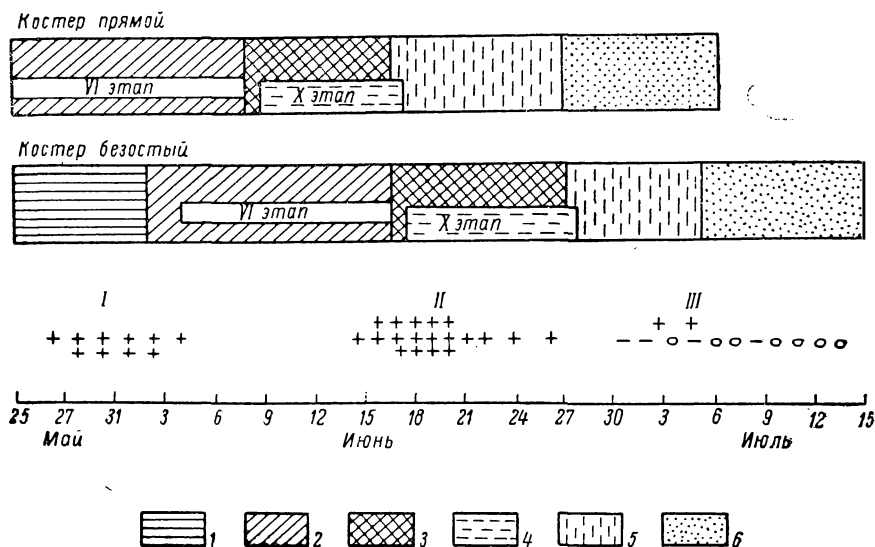


Рис. 16. Развитие костра безостого, костра прямого и кострового комарика в 1961 г. 1 — трубкование; 2 — выметывание метелок; 3 — цветение; 4 — формирование зерновок; 5 — налив зерна; 6 — созревание имаго комарика — личинка; ○ — диапаузирующие личинки в коконе. I — лёт первого поколения; II — лёт второго поколения; III — развитие и лёт третьего поколения; VI и X — этапы органогенеза — критические для повреждения комарином периоды развития костра.

а метелки стеблей нижних ярусов травостоя начали цвести только после 25 июня. Комарином при кладке яиц в первую очередь предпочитались менее развитые соцветия костра безостого, вследствие чего поврежденность этого вида костра превышала поврежденность прямого костра почти в 10 раз (табл. 7).

Т а б л и ц а 7

Поврежденность костровым комарином генеративных органов костра безостого и прямого в 1961 г. (Курская с.-х. опытная станция, анализ 3 июля)

Вид костра	Фаза развития	Проанализировано цветков	Повреждено цветков			
			число	%	в том числе (в %)	
					до цветения	после цветения
Костер безостый	Налив зерна	284	216	79.5	1.6	77.9
Костер прямой	Молочная спелость	307	26	8.4	8.4	0.0

П р и м е ч а н и е. Посевы костра располагались рядом, площадь участков по 0.1 га.

Из данных, представленных в табл. 7, видно, что у костра безостого преобладали повреждения после оплодотворения завязи, причем, как в прежние годы, личинки комарика, питающиеся в оплодотворенных цветках, впадали в диапаузу. Допитавшись, они сплетали кокон и диапаузировали до следующего года. Диапаузирующие личинки в первую очередь появляются в наиболее зрелых цветках верхнего и среднего ярусов метелок (табл. 8).

Таблица 8
Численность диапаузирующих личинок кострового комарика по ярусам метелки костра безостого (Курская с.-х. опытная станция, июль 1961 г., анализ в фазу налива зерна)

Про- ана- лизи- ро- ван- о цвет- ков	Обнаружено диапаузи- рующих личинок в коконе			
	всего	в том числе по ярусам в % от общего числа личинок		
		ниж- ний	сред- ний	верх- ний
284	68	7.4	38.2	54.4

Из данных табл. 8 видно, что в нижнем ярусе метелки диапаузирующих личинок было обнаружено лишь 7.4% от числа всех найденных в коконах личинок, тогда как на среднем ярусе их было уже 38.2%, а на верхнем — 54.4%.

Такая закономерность в увеличении числа диапаузирующих личинок в зависимости от положения яруса на метелке обусловлена степенью зрелости зерновок, которыми питались личинки. Фаза развития соцветия костра определяется по состоянию развития цветков в верхнем колоске метелки, а, как известно, в метелке наиболее развиты цветки верхнего яруса. В нашем примере в верхнем ярусе метелки наступала уже фаза налива зерна, а в нижнем еще продолжался процесс разрастания оплодотворенной завязи.

Третье поколение комарика повреждает формирующиеся зерновки растений тех же посевов, где личинки, закончив питание, впадают в диапаузу, или молодые цветки отавы, и тогда происходит вылет нового поколения насекомого. Близкое размещение посевов костра (особенно на одном и том же поле), используемых на семена с первого и второго укусов, способствует увеличению числа поколений комарика в году.

ПАЗАРИТЫ КОСТРОВОГО КОМАРИКА

Большую роль в снижении летних поколений комарика играют паразит куколки *Tetrastichus* sp. и паразит диапаузирующих личинок — хальцид из сем. *Pteromalidae*.

В природе вылет паразита куколок кострового комарика происходит на 5—10 дней позднее вылета насекомого-хозяина, иначе говоря, появление каждого нового поколения паразита приурочено к моменту превращения личинки комарика в куколку. Численность паразита с каждым новым поколением многократно возрастает. Если при учетах численности лёта первого поколения (конец мая) на 100 взмахов сачка обнаруживается до 30 экземпляров, то во втором поколении (конец июня) — до 200 экземпляров. Особенно велика роль этого вида паразита в уничтожении куколок третьего поколения кострового комарика, что приводит в отдельные годы почти к полному уничтожению этого поколения комарика.

Питание личинки хальцида куколкой галлицы происходит со спинной стороны брюшка. В этот период у куколки уже сформирована голова и придатки тела (ноги, усики и т. д.), однако гистогенез брюшка не успевает завершиться и личинка питается содержимым брюшка, густо заполненного жировым телом желтого цвета. У поврежденной куколки сохраняются лишь наружные покровы.

После допитывания развитие личинки идет по типу, характерному для этого семейства хальцид (Никольская, 1952). Окукливание происходит в месте питания.

Диапаузирующие личинки зимующего поколения комарика уничтожаются хальцидом из сем. *Pteromalidae*. В результате заражения паразитами численность жизнеспособных зимующих личинок резко снижается. Однако следует учитывать, что запас жизнеспособных диапаузирующих личинок комарика резко возрастает в годы с засушливым летом. В такие годы при ускоренном созревании зерновок костра значительно раньше начинают появляться диапаузирующие личинки комарика и несколько быстрее проходит их развитие. В результате, наблюдается разрыв в развитии личинок комарика этого поколения и их паразита и тем самым увеличивается численность жизнеспособных зимующих личинок комарика и увеличивается угроза заражения посевов комариком в следующем году.

Так, в сухое лето 1960 г. в условиях Курской области диапаузирующие личинки комарика начали появляться в массе в третьей декаде июня, вместо обычного срока — конец первой декады или вторая декада июля и, таким образом, образовался разрыв в обычной сопряженности развития хозяина и паразита. Численность жизнеспособных личинок комарика на 1 кв. м костра безостого в июле 1960 г. доходила до 1500, тогда как в обычные годы, например, в 1959 г., таких личинок бывало не больше 100—250 на 1 кв. м. Теплая зима 1960—1961 гг. благоприятствовала перезимовке диапаузирующих личинок комарика. Несмотря на продолжительное похолодание и дожди, затянувшиеся до конца мая, лёт первого поколения комарика в 1961 г. был значительным: им было повреждено около 10% цветков костра прямого и первые, рано появившиеся метелки костра безостого. Второе поколение комарика в 1961 г. было необычайно многочисленным: на 25 взмахов сачка в середине июня ловилось до 50 комариков, тогда как в 1959—1960 гг. — лишь 5—10 экземпляров. Высокая численность второго поколения объясняется, во-первых, большим зимующим запасом и большим количеством комариков, вылетевших в первом поколении, а, во-вторых, слабой поврежденностью куколок этого поколения паразитом *Tetrastichus* sp. Лёт этого вида, как и других видов паразитических хальцид на костре, был единичным вплоть до двадцатых чисел июня. Последнее объясняется незначительным зимующим запасом хальцид из-за того, что летом предшествующего года у них выпало целое поколение: у кострового комарика почти все личинки третьего поколения в двадцатых числах июня оказались диапаузирующими в коконе и вылет нового поколения был очень слабым; таким образом, куколок летних поколений, которыми питаются личинки хальцида, во второй половине июня и в начале июля 1960 г. почти не было. Так, второе поколение паразита оказалось без привычного хозяина.

То же самое произошло и с паразитом диапаузирующих личинок комарика — хальцидом из сем. *Pteromalidae*. Поколение паразита в конце июня 1960 г. отстало в развитии от своего хозяина из-за ускоренного развития личинок зимующего поколения комарика, вызванного ускоренным созреванием растений под влиянием сухости почвы и воздуха.

Все эти причины способствовали накоплению огромного запаса зимующих диапаузирующих личинок костровой галлицы и в 1961 г.: в начале июля на 1 кв. м четырехлетнего посева костра безостого их насчитывалось до 5000 экземпляров, а зараженность паразитическими хальцидами таких личинок не превышала 10%. Таким образом, весной 1962 г. имеется опасность массового вылета зимующего поколения комарика и больших размеров повреждений цветков костра прямого первым поколением и костра безостого последующими поколениями комарика.

ВЫВОДЫ

Особенностью развития комарика является его тесная связь с биологией костра. Эта связь выражена в приуроченности развития насекомого только к двум из двенадцати этапов развития органов размножения расте-

ний: к шестому этапу, во время которого происходят процессы формирования и созревания семязачатка и пыльцы в цветке, и к десятому этапу — периоду формирования зерновки.

Питание растением в определенный период его развития оказывает совершенно определенное влияние на цикл развития насекомого. Питание неоплодотворенной завязью обуславливает поливольтинный тип развития комарика, при питании же оплодотворенной завязью обязательно возникает личиночная диапауза, способная продолжаться несколько месяцев и до двух лет.

Благодаря разнокачественности цветков в колоске и в метелке, разнокачественности плодоносящих побегов в травостое и значительной растянутости их развития комарик имеет возможность в году развиваться в нескольких поколениях.

В заключение приношу глубокую благодарность доценту Московского государственного университета Е. И. Ржановой за любезно предоставленную возможность воспользоваться консультациями по методике ботанических исследований костра и научному сотруднику Ботанического института АН СССР Э. И. Слепяну за ознакомление с методикой анатомических исследований личинок галлиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова В. П. 1958. Новые вредители полевых злаковых трав в лиманах Заволжья. Тр. Молдавской СТАЗР : 217—223.
- Антонова В. П. 1960. Закономерности формирования вредной фауны в лиманах Заволжья при освоении их под с.-х. культуры. Автореф. диссерт., Кишинев.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд. Лен. гос. ун-в.: 1—243.
- Домбровская Е. В. 1934. Инструкция по сбору и исследованию галлиц (Cecidomyiidae) и вызываемых ими повреждений. Ленинград, АН СССР.
- Знаменский А. В. 1924. Значение хозяйственных и климатических условий для массового размножения гессенской и шведской мух в 1923 г. и перспективы на 1924 г. Всеукраинск. агроном. общ., Харьков.
- Жуковский А. В. 1950. О диапаузе личинок гессенской мухи. Докл. ВАСХНИЛ, 6 : 26—29.
- Карпова А. И. 1930. Материалы к изучению колосковых мух. Изв. по прикладной энт., 4, 2 : 217—223.
- Куперман Ф. М. 1951. Морфофизиологический метод исследования на службу селекции растений. Журн. «Селекция и семеноводство», 9 : 3—14.
- Куперман Ф. М. 1953. Биологические основы культуры пшеницы. Изд. МГУ.
- Машек А. А. 1955. Вредители кормовых злаковых трав в условиях Ленинградской области. Автореф. диссерт., Ленинград.
- Машек А. А. 1957. Обзор вредителей кормовых и злаковых трав в Ленинградской обл. Энт. обзор., 36, 3 : 625—631.
- Моисеев А. Е. 1949. Житняковый комарик. Журн. «Селекция и семеноводство», 5 : 69—73.
- Моисеев А. Е. 1950. Житняковый комарик. Сб. труд. Краснокутской гос. селекц. станц. за 1944—1948 гг. : 281—299.
- Моисеев А. Е. 1960. Фауна вредителей житняка в степном и полупустынном Поволжье, их биология и особенности приемов борьбы с ними. Автореф. дисс., Харьков.
- Никольская М. Н. 1952. Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea). Определители по фауне СССР, изд. Зоолог. инст. АН СССР.
- Олшанский М. А. 1960. Пути решения кормовой проблемы и задачи сельскохозяйственных научных учреждений. Жур. «Вестник с.-х. науки», 6 : 38—45.
- Поспелов В. П. 1907. Гессенская муха, ее естественный вред и меры борьбы с ней. Журн. «Хозяйство», Киев : 1—15.
- Поспелов В. П. 1908. Диапаузы и их значение в жизни насекомых. Журн. «Любитель природы», СПб.
- Ржанова Е. И. 1954. Формирование органов плодоношения у многолетних кормовых злаков. Автореф. диссерт., МГУ.
- Ржанова Е. И. 1957. Биологические основы культуры многолетних злаков. Изд. МГУ : 150.
- Селиванова С. Н. 1948. Особенности развития просяного комарика. Итоги работ Воронежск. СТЗР за 1947 г., 14.

- С л е п я н Э. И. 1960. О различиях в строении пищеварительного тракта у личинок галлиц (Itonididae, Diptera) в связи с образом их жизни. Зоолог. журн., 39, 9 : 1362—1370.
- С л е п я н Э. И. 1961. Приобретение способности вызывать образование галлов и терат как этап эволюции пищевой специализации на примере галлиц Itonididae s. l. (Diptera, Nematocera). Зоолог. журн., XL, 10 : 1495—1509.
- B a r e n d r e c h t G. 1941. The Alimentary Canal of *Contarinia torquens* with special Reference to the Hind Gut. Arch. Neerl. Physiol., 5.
- B a r n e s H. F. 1935. Studies of fluctuations in insect populations. IV. The Arabis midge *Dasyneura arabis* (Cecidomyiidae). Journ. Anim. Ecol., 4 : 119—126.
- B a r n e s H. F. 1943. Prolonged larvae life and delayed subsequent emergence of the adult gall midge. Journ. Anim. Ecol., 12 : 137—138.
- B a r n e s H. F. 1952. Further evidence of prolonged larvae life in the wheat brossom midge. Ann. Appl. Biol., 39 : 370—373.
- C o u t i n R. 1959. Quelques particularités du cycle évolutif des Cecidomyies. La diapause prolongée des larves et l'apparition différée des imagos. Ann. Epiphyt., 10, 4 : 491—500.
- E x t W. 1949. Zwei gefährliche Schädlinge des Kohls. Gesunde Pflanzen, 1 : 92—93.
- F r ö h l i c h G. 1959. Beitrag zur Morphologie der Luzerneblüten-Gallmücke (*Contarinia medicaginis* Kieff.) und der durch sie bewirkten Blütengalle. Zeitschrift der Karl Marx Universität, 8. Jahrgang 1958/59, Heft 2 : 471—477. Leipzig.
- F r ö h l i c h G. 1960. Gallmücken. Verlag Wittenberg. Lutherstadt.
- K i e f f e r J. J. 1900. Monographie des Cecidomyides d'Europe et d'Algerie. Ann. Soc. Entom. France, LXIX : 181—472.
- L e e f m a n s S. 1938. De draaihartigheid bij Kool. II Meded. Tuinb. Voorlichtingsdienst : 5—42, La Haye (R. A. E., 26 : 466).
- O s s i a n n i l s s o n F. 1937. Lucerngallmygga (*Contarinia medicaginis* Kieff.). Medd. St. Växtskyddanst., Stockholm, 20 : 1—43.
- T o m a s z e w s k i W. 1931. Cecidomyiden (Gallmücken) als Grasschädlinge. Arb. biol. Reichsanst., 19 : 1—15.
- W e h r m e i s t e r H. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Cecidomyidenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Darmes. Zool. Jahrb., Syst., 49, 3, 299.
- W h i t e M. J. D. 1948. The Cytology of the Cecidomyiidae (Diptera). IV. The Salivary-Gland Chromosomes of Several Species, Journ. Morphol., 82. 1.

Всесоюзный институт
защиты растений МСХ СССР,
Ленинград.

SUMMARY

One of the peculiarities of the development in the midge *Stenodiplosis bromicola* Mar. et Ag. is its close relation with the biology of a brome. This relation is revealed in the connection of the insect development with the only two from twelve stages of development of reproduction organs of plants: with the 6th stage during which the processes of formation and maturing of ovule and pollen in a flower take place; and with the 10th stage, the period of caryopsis formation.

Feeding on a plant in a certain period of its development effects in a quite definite way upon the cycle of development of an insect. Feeding on an unfertilized ovary causes a polyvoltine type of development; when feeding on an inseminated ovary a larval diapause appears capable to last from some months to two years.

Due to different quality of flowers in a spikelet and panicle, due to different quality of fruiting sprouts in crops and to a considerable prolixity of their development the midge has a possibility to develop in some generations a year.