

Б. М. Чумакова и З. С. Горюнова

РАЗВИТИЕ САМЦОВ *PROSPALTELLA PERNICIOSI* TOW.
(HYMENOPTERA, APHELINIDAE) — ПАРАЗИТА
КАЛИФОРНИЙСКОЙ ЩИТОВКИ (HOMOPTERA, COCCOIDEA)

[B. M. TSHUMAKOVA AND Z. S. GORJUNOVA. DEVELOPMENT OF MALES
OF *PROSPALTELLA PERNICIOSI* TOW. (HYMENOPTERA, APHELINIDAE), PARASITE
OF SAN JOSE SCALE (HOMOPTERA, COCCOIDEA)]

Для некоторых афелинид — первичных паразитов кокцид — известно, что их самцы развиваются как вторичные паразиты в самках своего же вида. Это характерно для видов родов *Physcus*, *Coccophagus*, *Casca* и некоторых других.

Ряд видов этих родов имеют хозяйственное значение в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур, поэтому знание биологии самцов в целом ряде случаев важно для успешного их разведения и акклиматизации. Однако оригинальных данных по этому вопросу в нашей отечественной литературе очень мало; совсем не изучена биология развития самцов и анатомия личинок самок паразитов, в которых развиваются личинки самцов. Ниже приведены данные по развитию самца *Prospaltella perniciosi* Tow. — специализированного паразита калифорнийской щитовки (*Diaspidiotus perniciosus* Comst.), важнейшего вредителя плодовых деревьев.

Из зарубежной литературы по затронутому вопросу необходимо указать на последние обобщающие работы Фландерса (Flanders, 1959, 1962) по изменению хозяино-паразитных отношений в зависимости от пола у перепончатокрылых. В этих работах автор помещает *Prospaltella perniciosi* в группу паразитических афелинид, оплодотворенные и неоплодотворенные самки которых откладывают яйца как первичные паразиты в полость тела хозяина. При этом приводится наблюдение Тауэра (Tower), сделанное около 40 лет тому назад (в 1914 г.): если в одной особи калифорнийской щитовки имеется несколько яиц *P. perniciosi*, то только что отродившаяся личинка проникает в тело более старшей и питается соками ее тела. О развитии самцов таким путем, замечает Фландерс, стало известно лишь после исследований Райса (Rice), сделанным в 1937 г. Фландерс также сообщает, что он находил личинок самцов проспальтелли в яйцах бабочек плодожорки и в личинках червецов. Из приведенных ниже данных можно будет убедиться, что эти сведения не совсем точны.

В европейской части СССР, где очаги калифорнийской щитовки вторичного происхождения, популяции *P. perniciosi* состоят из одних самок, на Дальнем Востоке — родине вредителя — из самцов и самок. Половое размножение паразита отмечено как на юге Приморского края, так и в Хабаровском крае, Еврейской автономной области и Амурской области. Поэтому именно на Дальнем Востоке представилась возможность изучить половое размножение этого вида. Исследование проведено на базе Дальневосточной станции Всесоюзного института защиты растений в течение 1961 и 1962 гг. в г. Уссурийске.

Морфологическое описание самца *P. perniciosi* дано ранее (Чумакова, 1953).

Внутренние половые органы самки дальневосточной проспальтелли состоят из парных яичников, обычно по 6 (иногда 5—7) яйцевых трубок в каждом, из парных расширенных (для хранения зрелых яиц) яйцеводов

и влагалища. Придатками влагалища служат 2 овальные железы и впадающий непосредственно под одной из них семеприемник (рис. 1). Такой же вид имеет гонада развивающихся партеногенетически самок европейских форм проспальтелли. Гонада самцов (рис. 2) включает парные, сильно расширенные и загнутые на вершине семенники, парные короткие семяпроводы и семенные пузырьки, 2 мешковидные придаточные железы и семеизвергальный канал.

Ранее было выяснено, что в Приморском крае калифорнийская щитовка за вегетационный период успевает дать только одно поколение. Самки зимующего поколения достигают половой зрелости и приступают к отрождению бродяжек во 2-й декаде июля. Личинки I возраста этого поколения впадают в диапаузу до весны следующего года (Чумакова, 1953). Однако на юге Приморского края небольшая часть личинок I возраста щитовки продолжает развиваться и дает начало 2-му поколению. Численность личинок 2-го поколения по отношению к диапаузирующим составляла в 1961 г. примерно 1%. Очевидно, это количество может изменяться по годам в зависимости от погодных условий лета и осени. По наблюдениям 1950 г., количество особей 2-го поколения калифорнийской щитовки было значительно большим. Известно, что сроки развития проспальтелли короче, чем у щитовки, и за период 1 поколения хозяина она способна дать 2 поколения. В Приморском крае (в Уссурийске) проспальтелли развивается в двух полных и третьем факультативном поколениях, 3-е поколение по численности очень скудное, оно проходит на ограниченных в количестве особях 2-го поколения щитовки. Наблюдения А. В. Матвейчук (Чумакова, 1957) о наличии в Уссурийске 4-го поколения проспальтелли по анализам 1961—1962 гг. не подтвердились. В 1961 г. в Приморском крае вылет 1-го поколения проспальтелли начался 9 июня, 2-го 28—29 июля, а 3-го во второй декаде октября. В 1951 г. соответственно 13 июня, 22 июля и 7 октября. Первыми, на 1—2 дня раньше самок, летят самцы. Яйца, отложенные самками паразита 2-го и 3-го поколений в тело зимующих личинок вредителя, остаются зимовать; на будущий год из них разовьются самки 1-го поколения проспальтелли. Самцы проспальтелли, так же, как и самки, зимуют в фазе яйца, но первые в полости тела хозяина, а вторые — в теле личинки 1-го возраста самки своего же вида. В 1-м поколении самцов вылетает значительно меньше, чем самок. По проведенным учетам в наших опытах за первые 3 дня лета отродилось 380 самок и 230 самцов, или 38% последних. Во 2-м поколении количество самцов значительно возрастает и превосходит численность самок. По учетам в конце июля самцы составляли 63% от общего количества отродившихся особей паразита.

Спаривание проспальтелли начинается вскоре после отрождения. Самцы очень активны — за один час самец способен оплодотворить до 15 самок. Как известно, у паразитических перепончатокрылых оплодотворенные самки могут регулировать пол своего потомства, откладывая оплодотворенные или неоплодотворенные яйца; из первых развиваются самки, а из вторых самцы. Оплодотворенная самка дальневосточной формы проспальтелли откладывает оплодотворенное яйцо так же, как и партеногенетические самки европейских форм паразита, в полость тела щитовки; такое яйцо свободно плавает в гемолимфе хозяина. Личинка самки проспальтелли также находится свободно в полости тела щитовки. Неоплодотворенные яйца оплодотворенная самка проспальтелли откладывает в личинку I возраста будущей самки своего же вида (рис. 3). Яйцо прикрепляется к средней кишке и отделить его при препаровке довольно трудно. Таким образом, по отношению к хозяину самец является вторичным паразитом. В дальнейшем вокруг неоплодотворенного яйца образуется капсула, внутри которой происходит все развитие личинки самца (рис. 4). Ротовые части личинки самца проспальтелли не имеют непосредственного контакта с тканями или жидкостями тела хозяина; питательные вещества

поступают сначала в капсулу, а затем усваиваются личинкой самца. На рис. 5 изображена часть кишечника личинки самки проспальтелли с яйцом вторичного паразита на ней. Прикрепляется оно примерно по середине средней кишки. На этом месте образуется характерная выемка или вдавленность, которую можно наблюдать и у живой личинки через ее прозрачные покровы. Расположение яйца постоянно, и лишь в одном или двух случаях было обнаружено яйцо, сдвинутое к заднему концу тела личинки хозяина (рис. 6). Яйцо, из которого разовьется в дальнейшем самец, в теле личинки хозяина овальное, отпрепарированное, оно быстро принимает округлую форму; в среднюю кишку жертвы яйцо погружено коротким стебельком (рис. 7). У более старших личинок самцов связь со средней кишкой самки утрачивается, и капсула лежит свободно в полости тела хозяина. Молодые личинки будущих самки и самца проспальтелли заметно отличаются по форме; их можно было бы принять за личинок разных видов. Личинка самки по сравнению с личинкой самца значительно более вытянута в длину, с более длинным хвостом, отношение длины тела вместе с хвостом к ширине равно 1 : 5, у самца 1 : 4; в капсуле личинка самца лежит сжавшись и по форме еще более отличается от личинки самки (рис. 4, 8). Сходство наблюдается в том, что как та, так и другая личинки имеют 13 сегментов. Мандибулы личинки самца по форме сходны с мандибулами личинки самки, но у последней они более мощные, с более широкими основаниями и вершинами (рис. 9). Как правило, личинка самца лежит головой к заднему концу тела хозяина, но иногда она располагается симметрично хозяину. Личинка самки проспальтелли с вторичным паразитом внутри продолжает расти и развиваться вплоть до образования предкуколки и только на этой фазе целиком поедается личинкой самца. Капсула постепенно, по мере роста личинки, растягивается, увеличивается в размере и под конец занимает более $\frac{3}{4}$ объема взрослой личинки самки. В этом положении хозяин еще остается живым и способен двигать концом тела. На рисунке 10 изображена предкуколка личинки самки проспальтелли, большая часть тела которой занята капсулой с личинкой самца. Рядом, на рисунке 11, показана личинка самца старшего возраста, извлеченная вместе с капсулой. Как видно, такая личинка теряет хвост и становится более похожей на личинку самки. Чем старше личинка самца проспальтелли, тем больше сходства у нее с личинкой такого же возраста самки. Известно, что калифорнийская щитовка очень быстро отзывается на присутствие в ней личинки паразита. Даже очень молодые личинки проспальтелли вызывают уплотнение и потемнение покровов хозяина. Личинки самки паразита с личинкой самца внутри до конца развития не теряют эластичности и не изменяют окраски тела. У зараженной личинки будущей самки проспальтелли капсула с яйцом или личинкой паразита просвечивает через покровы лишь у молодых особей, в дальнейшем ее присутствие лишь угадывается по вздутой форме тела хозяина; ее маскирует жировое тело хозяина. Таким образом, в процессе питания личинки самца поглощение жировых резервов первичного паразита осуществляется в последнюю очередь; этим отличается также биология его развития от развития самок своего вида, для которых выяснено, что в первую очередь поглощается жировое тело (Попова, 1961). Окукливается самец проспальтелли в той же капсуле, в которой находилась личинка; она еще больше растягивается и выстилает всю внутреннюю поверхность щитовки. Вероятно, вторичным паразитом могут заражаться не только личинки I возраста проспальтелли, но и личинки более старших возрастов, так как при вскрытии взрослых личинок паразита мы часто находили в них еще молодых личинок самцов (рис. 12).

Куколка самца (рис. 13) проспальтелли отличается от куколки самки формой усиков: у куколки самца, как и у взрослой особи, 1-й членик жгутика значительно шире последующих и с большим количеством (до 10—12, а иногда и 14) сенсилл на нем; у самки 1-й членик меньше, чем все

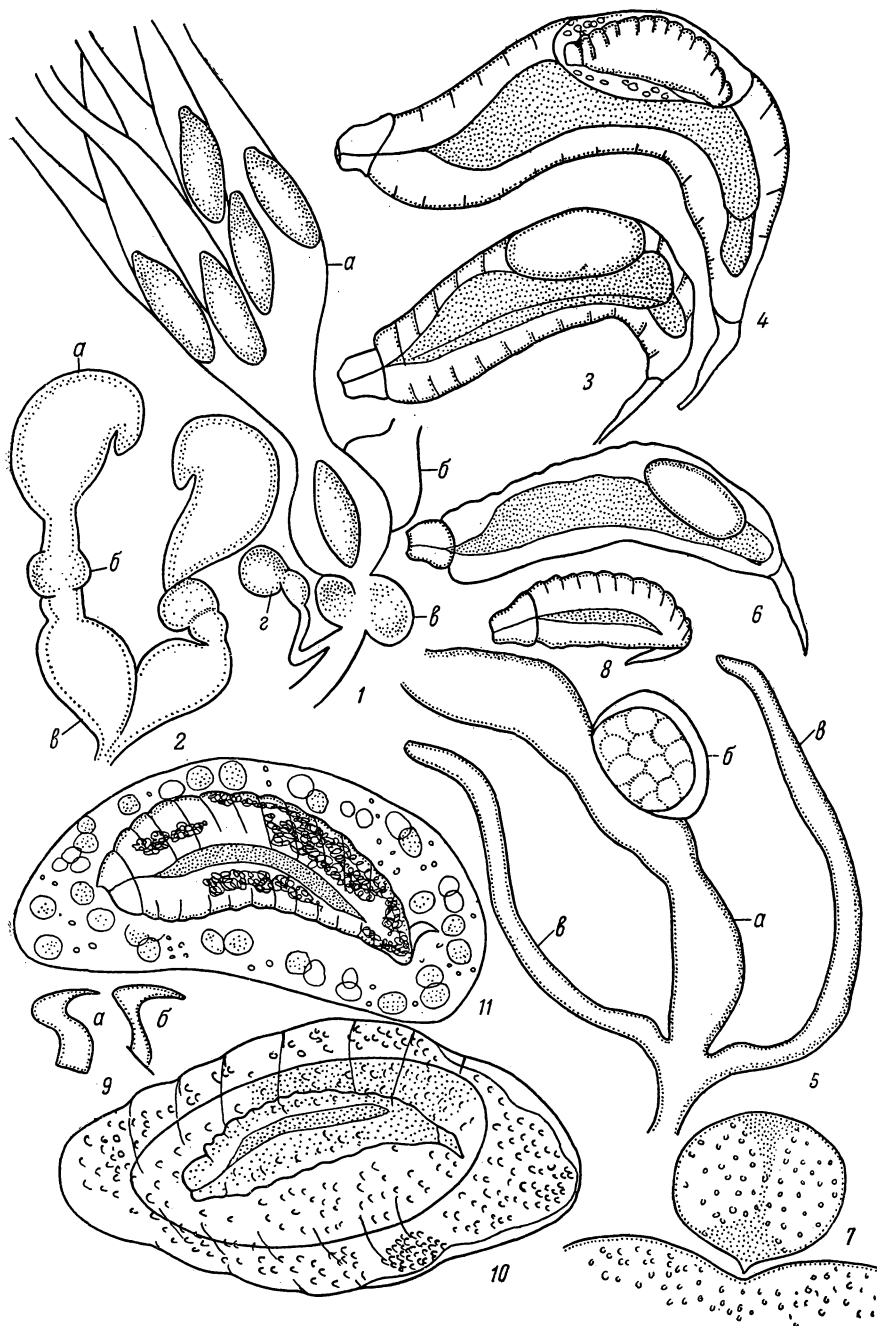


Рис. 1—11. *Prospaltella perniciosi* Tow.

1 — внутренние половые органы самки: а — яйцевые трубки, б — яйцевод, в — придаточная железа, г — семяприемник; 2 — внутренние половые органы самца: а — семенник, б — семяпроводы, в — придаточная железа; 3 — личинка I возраста самки с яйцом вторичного паразита внутри; 4 — личинка II возраста самки с личинкой вторичного паразита внутри; 5 — часть кишечника личинки I возраста самки с яйцом вторичного паразита: а — средняя кишка, б — яйцо вторичного паразита, в — мальпигиевы сосуды; 6 — положение яйца вторичного паразита в личинке I возраста самки, сдвинутого к заднему концу тела хозяина; 7 — отделенное от средней кишки неоплодотворенное яйцо, виден стебелек яйца и характерная вдавленность на средней кишке хозяина; 8 — личинка самца; 9 — мандибулы личинок I возраста: а — самки, б — самца; 10 — предкуполка самки с капсулой личинки самца внутри; 11 — капсула с личинкой последнего возраста самца.

остальные членики жгутика, и сенсиллы на нем нет. Потемнение сенсилл происходит значительно раньше, чем других частей тела куколки, и по этому признаку самку или самца паразита можно распознать на очень ранних этапах метаморфоза куколки. Таким образом, доказано, что самцы проспальтелли все этапы развития проходят как вторичные паразиты своих самок. По нашим наблюдениям, самки проспальтелли как европейского, так и дальневосточного происхождения иногда откладывают по несколько яиц в полость одной особи щитовки. Из них отрождаются жизнеспособные личинки паразита (рис. 14), но обычно завершает развитие только 1 личинка (рис. 15), из которой образуется самка проспальтелли. Другая личинка постепенно сморщивается, не растет и погибает (рис. 16); иногда погибают обе личинки. Никогда такие личинки не дают самцов. Ни разу не удалось, несмотря на неоднократные попытки, вывести самцов проспальтелли из яиц плодоядок, червецов и других насекомых. Приведенные факты показывают также, что *P. perniciosi* на одном и том же виде хозяина, но в различных географических областях развивается по-разному. В одних условиях из неоплодотворенных яиц развиваются самки, в других — самцы. В Европе у проспальтелли из поколения в поколение девственные самки производят самок. На Дальнем Востоке оплодотворенные самки паразита, откладывая оплодотворенные яйца в полость тела самки щитовки, дают начало своим самкам, а откладывая неоплодотворенные яйца в личинок своего вида, дают начало будущим самцам. Можно было бы предположить, что самцы этого паразита встречаются только на родине вредителя и отсутствуют во всех вновь образованных очагах. Однако это не так: в США, куда проспальтелли также завезена, она развивается как двуполой вид в штатах, расположенных в северной части Атлантического побережья, и как однополой вид в Калифорнии, на Тихоокеанском побережье (Flanders, 1944, 1959). Аналогичное явление различного типа размножения у одного и того же вида паразита в разных географических точках отмечено у другого вида паразита калифорнийской щитовки, обитающего в Советском Союзе, афитиса короткобахромчатого *Aphytis proclia* Wlk. Он размножается как двуполой вид в северных предгорьях Кавказа, в Кабардино-Балкарии и как однополой — на побережье Черного моря. Следовательно, в более континентальных и относительно более суровых условиях климата афитис короткобахромчатый размножается половым путем, а в более мягких, субтропических районах — как однополой вид. В самом общем виде это объяснение может быть предложено и для проспальтелли. В более неблагоприятных условиях климата Дальнего Востока она размножается половым путем, в более мягких условиях юга Европы — партеногенетически. Это предположение подкрепляется тем фактом, что при разведении дальневосточной популяции проспальтелли в лабораторных условиях на тыквах при оптимальных условиях температуры и влажности самцы исчезают уже в первом поколении. О влиянии неблагоприятных условий на появление самцов свидетельствует также факт, наблюдавшийся однажды при работе с лабораторной (девственной) популяцией дальневосточной формы проспальтелли. Анализ живого материала, хранившегося около 20 дней при пониженной температуре 3—5°, показал, что на 63 личинки проспальтелли, 2 были с личинками самца внутри.

Из литературы известно (Flanders, 1962, 1959), что откладка оплодотворенной самкой неоплодотворенных яиц может зависеть или от истощения запаса спермы после большого количества отложенных одновременно яиц, или от большой скорости откладки, когда яйцо просто не успевает оплодотвориться, либо от действия нервного импульса, регулирующего активацию и выход спермы из семеприемника при прохождении яйца мимо него. В первых двух случаях в развитии самцов имеется какой-то элемент случайности, и в поведении самки, откладывающей девственное яйцо по сравнению с откладкой оплодотворенного яйца, разницы

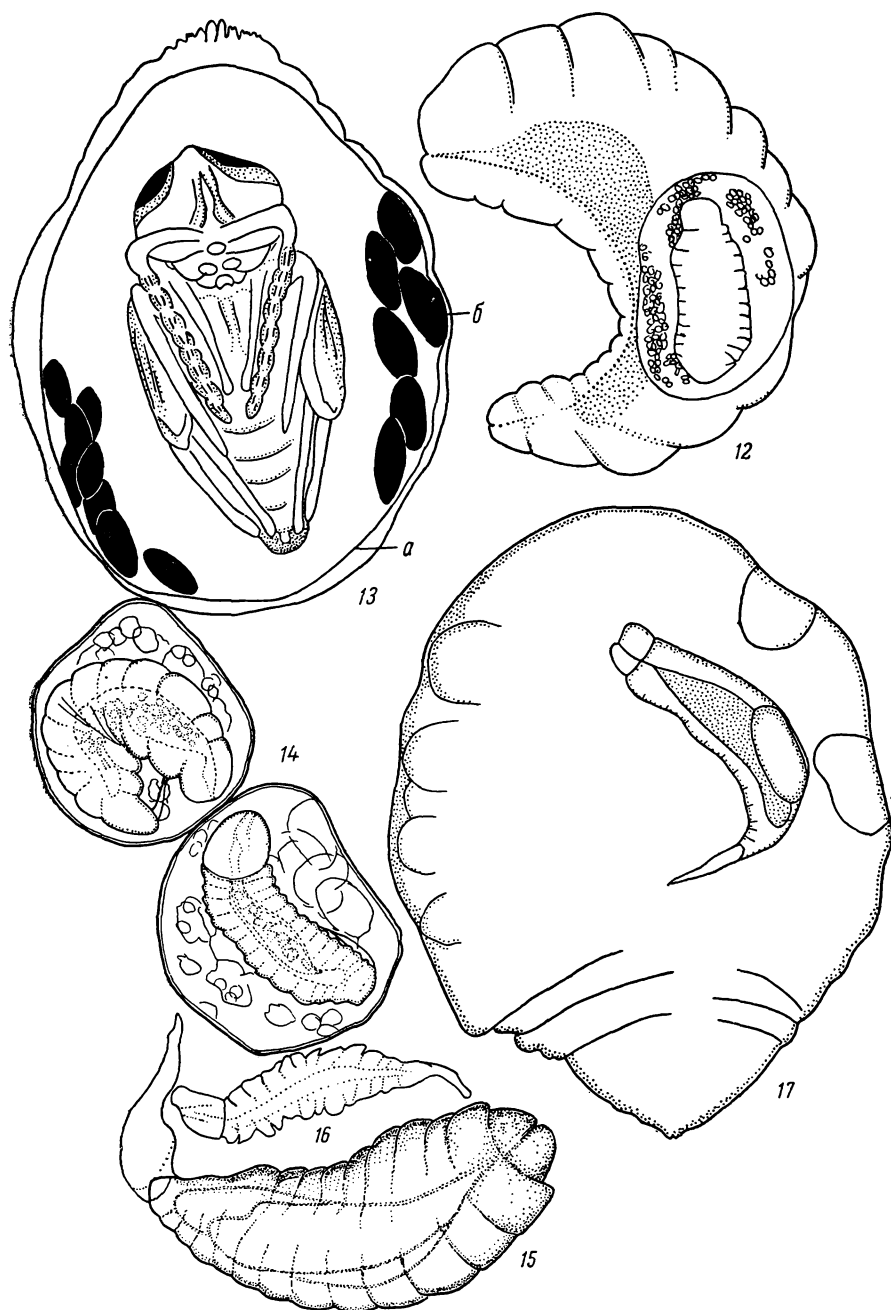


Рис. 12—17 *Prospaltella perniciosi* Tow.

12—личинка самки последнего возраста с молодой личинкой вторичного паразита внутри; 13 — куколка самца: а — капсула, б — меконий; 14 — одновременно развивающиеся 2 яйца самок в теле одной особи щитовки; 15 — одна из двух личинок, завершившая развитие; 16 — погибшая личинка; 17 — самка калифорнийской щитовки, зараженная первичным паразитом, в свою очередь зараженным яйцом вторичного паразита.

не наблюдается. В последнем случае требуется наличие высокоразвитого инстинкта, и поведение самки, откладывающей неоплодотворенное яйцо, существенно меняется. Примером одинакового поведения самки паразита при откладке двух сортов яиц может служить афелинид *Physcus* sp. По данным Фишера (Fisher, 1961), внутренний паразит красной калифорнийской щитовки *Aonidiella aurantii* Mask. на цитрусах *Physcus* sp., завезенный в Калифорнию из Бирмы, откладывает неоплодотворенные яйца по нескольку штук одновременно в одну мумию щитовки; располагаются они беспорядочно внутри пустой шкурки хозяина; отродившиеся затем личинки питаются самкой своего вида. Самка *Physcus* sp., откладывающая неоплодотворенные яйца, действует так же, как и при откладке оплодотворенного яйца. Она одинаково прокалывает кутикулу хозяина в любом месте, так же помещает яйцо свободно в теле щитовки. Совершенно по-иному происходит откладка неоплодотворенных яиц у проспальтелли. На рис. 17 изображены при одном и том же увеличении (т. е. в соизмеримых величинах) тело самки калифорнийской щитовки и находящаяся в нем личинка I возраста самки проспальтелли с яйцом вторичного паразита — будущим самцом. Можно видеть, что объем тела щитовки почти в 10 раз больше личинки самки паразита. Следовательно, для разыскания последней яйцекладом в теле щитовки и откладки яйца в строго определенное место требуется развитие сложного инстинкта и давно выработанного рефлекса, значительно отличающегося от такового при откладке оплодотворенного яйца.

В таблице сведены более полно основные отличия в поведении оплодотворенной самки *P. perniciosi* при откладке двух сортов яиц и характер

Различия в поведении оплодотворенной самки *Prospaltella perniciosi* Tow. при откладке оплодотворенных и неоплодотворенных яиц и характер развития потомства

Поведение проспальтелли при откладке оплодотворенного яйца и характер эмбрионального развития будущей самки	Поведение проспальтелли при откладке неоплодотворенного яйца и характер эмбрионального развития будущего самца
Покровы хозяина прокалываются яйцекладом в любом месте. Прокалывается одна поверхность. Яйцо откладывается свободно в полость тела хозяина. Яйцо без стебелька. Положение личинки паразита в теле хозяина не постоянно. Личинка развивается свободно. Куколка свободная. Покровы хозяина с ранних этапов развития паразита уплотняются и краснеют. Личинка паразита в первую очередь питается жировым телом хозяина. Личинка питается непосредственно содержимым тела хозяина.	Покровы хозяина прокалываются в определенном месте, над личинкой первичного паразита. Прокалываются 2 поверхности — покровы хозяина и покровы первичного паразита. В теле хозяина отыскивается личинка будущей самки своего вида и яйцо прикрепляется на середине ее средней кишки. Яйцо с коротким стебельком. Положение личинки паразита постоянное: на вентральной стороне тела хозяина над средней кишкой. Личинка развивается в капсуле. Куколка образуется в капсуле. Покровы хозяина до конца развития паразита не уплотняются и не меняют окраски. Жировые резервы хозяина поглощаются в конце развития паразита. Питательные вещества поступают сначала в капсулу, а затем усваиваются личинкой паразита.

их последующего развития. Как мог выработаться такой с первого взгляда парадоксальный инстинкт, как паразитизм самцов на особях своего же вида? Можно предположить, что происхождение этого инстинкта связано с колебаниями численности хозяина.

Наблюдения в природе за другим паразитом калифорнийской щитовки, *Aphytis proclia*, показали, что в периоды, когда в природе происходит вылет взрослых паразитов, но отсутствуют необходимые для заражения фазы хозяина, самки вынуждены откладывать яйца на неподходящих по возрасту хозяев, перезаражать их, а иногда откладывать яйца на взрослых личинок своего же вида. Следовательно, вторичный паразитизм самцов афелинид на самках своего же вида можно рассматривать как одно из приспособлений к низкой численности хозяина с одновременным сохранением высокой жизнеспособности вида, обусловленной наличием самцов. О большой жизнеспособности половой популяции *P. perniciosi* по сравнению с однополкой говорит тот факт, что первая имеет более высокую плодовитость, до 90 яиц на одну самку, в то время как плодовитость европейских форм 50—70 яиц. Дальневосточная форма проспальтелли также более активна в заражении хозяина: за 1 час она откладывает до 15 яиц, а европейские 3—7 яиц. Следует указать, что самки наших европейских форм проспальтелли спариваются с дальневосточными самцами этого вида и дают потомство, однако они в значительной степени уже утратили половой инстинкт.

ВЫВОДЫ

Самцы паразита калифорнийской щитовки *Prospaltella perniciosi* Tow. развиваются как внутренние паразиты личинок самок своего вида. Оплодотворенная самка проспальтелли откладывает неоплодотворенное яйцо в личинку I возраста будущей женской особи. Яйцо прикрепляется коротким стебельком к строго определенному месту с вентральной поверхности тела, к середине средней кишки хозяина. Вокруг яйца образуется капсула. Все дальнейшее развитие личинки и окукливание самца происходит в этой капсуле, личинка самца не имеет непосредственного контакта с тканями тела или гемолимфой хозяина. Паразитизм самцов специализированных видов афелинид на особях своего вида, вероятно, имеет значение как одно из приспособлений к колебаниям численности хозяина, к периодам его низкой численности.

ЛИТЕРАТУРА

- Попова А. И. 1962. Биология *Prospaltella perniciosi* Tow.—паразита калифорнийской щитовки и использование его на Черноморском побережье Краснодарского края. Сб.: Биол. метод. борьбы с вредит. и болезн. с.-х. культур, 1: 147—176.
- Попова А. И. 1961. Калифорнийская щитовка. Сельхозиздат, М.—Л.: 1—76.
- Чумакова Б. М. 1953. К биологии устрицевидных щитовок в Приморском крае. Энт. обзр., XXXIII: 84—89.
- Чумакова Б. М. 1957. Паразиты устрицевидных щитовок в Приморском крае. Зоол. журн., 36, 4: 533—546.
- Fisher T. W. 1961. Biology of *Physcus* sp. (Eulophidae, Aphelinidae) from Burma. Journ. Econ. Ent., 54, 3: 444—446.
- Flanders S. E. 1944. Observation on *Prospaltella perniciosi* Tow. and its mass production. Journ. Econ. Ent., 37, 1: 105.
- Flanders S. E. 1959. Differential host relations of the sexes in parasitic Hymenoptera. *Entomologia experimentalis et applicata*, 19, 2, 2: 125—143.
- Flanders S. E. 1962. The parasitic Hymenoptera: specialists in population regulation. *Canad. Entom.*, 94, 11: 1133—1147.

SUMMARY

Males of *Prospaltella perniciosi* Tow., parasite of San Jose scale develop as internal parasites of females' larvae of their own species. Fertilized female of *Prospaltella* lays an unfertilized egg in the larva of the first instar of a future female. The egg is attached to the strictly definite place from the ventral surface of the body to the middle of the middle gut of a host. The egg is envelopped with a capsule. The further development of a larva and male's pupation carry out in this capsule, male's larva has no direct contact with tissues of the body or host's haemolymph. Parasitism of males of specialized species of aphelinids on individuals of their species is regarded as one of adaptations to the fluctuations in the number of hosts to the periods of its low number.
