

Биологические науки

УДК 595

ББК 28.6

Преимагинальное развитие наездников-эвлофид (Hymenoptera: Eulophidae)

Мифтякова Эльмира Фиргатовна,

специалист по учебно-методической работе Отдела подготовки научно-педагогических кадров ФГБОУ ВО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова»

Мищенко Андрей Владимирович,

кандидат биологических наук, доцент кафедры географии и экологии ФГБОУ ВО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова»

Солтис Виталий Владимирович,

Начальник отдела организации НИР и патентно-лицензионного обеспечения ФГБОУ ВО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова»,

г. Ульяновск, Россия

Аннотация. Наездники-эвлофиды (Hymenoptera: Eulophidae) - семейство относительно мелких (не более 5 мм, обычно 1.5-2 мм) паразитических перепончатокрылых, личинки которых развиваются на фитофагах различных групп (прежде всего чешуекрылых, двукрылых, жесткокрылых) (Noyes, 2012). Многие виды растительноядных насекомых, подвергающихся заражению эвлофидами, являются вредителями лесного и сельского хозяйства, поскольку используют в качестве кормовых растения различных хозяйственно значимых семейств. Особую группу фитофагов составляют минёры, личинки которых развиваются скрыто в растительных тканях (например, мезофилле листа), образуя, часто видоспецифичные, повреждения - мины. Эвлофиды способны заражать минёров, находящихся внутри минирующих повреждений и не доступных другим видам

энтомофагов, тем самым обеспечивая биологическую защиту культурным и дикорастущим растениям. Поскольку паразитическими являются именно личинки наездников, изучение деталей их морфологии и развития на хозяине-минёре позволит определить, какие биологические особенности позволяют им эффективно сдерживать численность вредоносных фитофагов.

Минирующий образ жизни способствовал уменьшению размеров насекомых, поскольку личинки развиваются чаще всего в мезофилле листа между верхней и нижней эпидермой в относительно малом объёме; соответственно и сами паразитические наездники, заражающие минёров, имеют малые размеры. Скрытый образ жизни наездников (их личинки развиваются внутри мин хозяев), малые размеры (и, соответственно, трудность нахождения в природе) объясняют слабую изученность преимагинального развития этой важной группы перепончатокрылых насекомых. Кроме того, исследование морфологии преимагинальных стадий требует не только хорошего знания фауны вредителей и их кормовых растений (наездники паразитируют внутри листовых мин на личинках и куколках минёров), но и применения методов лабораторного выведения эвлофид, а также микроскопической техники для фиксации последовательного развития наездников от яйца до куколки.

Материалы и методы. Материалом к написанию статьи послужили сборы листовых мин с развивающимися на хозяине наездниками, проведённые в Ульяновской области в 2017-18 г.г. В лабораторных условиях создавались условия для выживания и развития эвлофид путём сохранения минированных листьев при постоянной температуре в термостате и увлажнении во избежание увядания. Мины вскрывались, и, с равной периодичностью (через каждые 12-24 часа), проводилась фиксация преимагинальных стадий развития наездников посредством стереоскопического микроскопа MC-2 ZOOM с комплектом визуализации на базе фотокамеры Canon 650D. Для прямой

микроскопии и изучения деталей строения наездников применялся световой микроскоп «Микромед-3».

Были изучены преимагинальные стадии некоторых видов наездников-эвлофид, паразитирующих в Среднем Поволжье на молях-пестрянках рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae). Листовые мины, образуемые гусеницами этой группы чешуекрылых, брались для изучения стадий эвлофид из-за удобства лабораторного содержания и изучения (пятновидные минирующие повреждения *Phyllonorycter* хорошо заметны на кормовом растении, гусеницы образуют относительно объёмную камеру мины, все преимагинальные стадии хозяин проходит внутри листа и не покидает его). При вскрытии мин на заражённом хозяине обнаруживались развивающиеся паразиты на разных стадиях (яйцо, личинка, либо куколка). Для исследований отбирались повреждения, содержащие гусениц молей с отложенным наездником яйцом (или несколькими), что позволяло достоверно проследить этапы развития каждого конкретного вида эвлофид и избежать ошибок при дальнейшей идентификации выводимых имаго. Определение наездников проводилось на основе работ М. Грехема (Graham, 1959) и Тряпицына В.А. (1978).

Результаты. В результате исследований на достаточном фактическом материале были обобщены данные по особенностям морфологии и развития преимагинальных стадий некоторых видов паразитических наездников. Самки эвлофид, готовые к яйцекладке, осуществляют активный поиск хозяина (гусеницы и куколки молей), находящегося под эпидермисом листа непосредственно в мине, безошибочно определяют его положение при помощи антенн и производят прокол яйцекладом в место локализации. Представители подсемейства *Entedoninae* обычно производят кладку под покровы хозяина и выходящая личинка развивается как эндопаразит. Эвлофиды из групп *Eulophinae* и *Tetrastichinae* чаще всего характеризуются

эктопаразитическим развитием и откладывают яйцо на покровы хозяина (после предварительной его парализации), либо вблизи него.

Яйцо овальное, не более 0.3-0.4 мм в длину, гладкое, без каких либо прикрепительных структур. Ширина яйца как правило разнится между противоположными полюсами: один более широкий, около 0.05-0.06 мм, другой относительно узкий, более заострённый, около 0.04 мм. Наружный слой яйца образован хорионом, отделённым от зародыша эмбриональной кутикулой. В зависимости от вида эвлофид, самки могут производить заражение хозяина только одним яйцом (солитарный паразитизм), либо откладывают несколько (грегарный паразитизм). В проведённых нами исследованиях множественным развитием на хозяине отличался только один вид из подсемейства Tetrastichinae - *Minotetrastichus frontalis* (Nees 1834). Самки указанного вида могут откладывать от 1 до 7 яиц на одного хозяина, оценивая его пищевой ресурс (чем больше величина гусеницы, либо куколки моли, тем большее количество яиц откладывается в мину) (Мищенко, 2012 а). Эмбриональное развитие длится не более 3-х дней, после чего личинка выходит из яйца и начинает питание на хозяине путём поглощения его гемолимфы.

Личинки эвлофид проходят в своём развитии 3-4 возраста, разделённых линьками. Количество личиночных возрастов сокращается у видов с эндопаразитическим развитием и максимально у эктопаразитов. Тело личинки состоит из 13 относительно одинаковых сегментов и головного отдела. Голова как правило хорошо обособлена от тела, более менее конусовидная, головная капсула слабо хитинизированна. Поскольку личинки слепы, большое значение в ориентации внутри мины и на теле хозяина имеют чувствительные структуры, которые располагаются попарно, окружая ротовое отверстие. Число и форма сенсорных придатков может варьировать у разных видов эвлофид, но во всех изученных случаях личинки имели парные выдающиеся вперёд антенны и три пары более мелких чувствительных сенсилл на вентральной поверхности головы. Ротовые органы, мандибулы, сильно

хитинизированны; состоят из широкого основания, фиксирующего челюсти к головной капсуле, и узкой саблевидной, слегка изогнутой колющей части. Личинки питаются гемолимфой хозяина путём активного всасывания через повреждения кутикулы, наносимых посредством мандибул.

По мере питания и роста длина личинки увеличивается более чем в 5 раз. Сроки развития личинок меняются для разных видов эвлофид, обычно не более 5-7 дней. Сегменты тела одинаковы, ширина их различается слабо от головного к анальному концу. Для большинства изученных видов не характерно наличие на сегментах каких-либо придатков, прикрепительных структур, за исключением наездника *M. frontalis*, личинки которого имеют на сегментах двигательные волоски. Расположение их упорядоченное: попарно с правой и левой латеральных сторон на каждом грудном сегменте (I-III сегменты тела), далее с IV по XIII брюшных придатки располагаются только на нечётных сегментах. Подобные двигательные структуры позволяют личинкам наездника эффективно перемещаться по телу хозяина, меняя участки для питания, а также быстро возвращаться в случае сбрасывания или стряхивания с тела гусеницы или куколки вследствие колебаний листа, содержащего мину с развивающимся наездником (Мищенко, 2011 б; Мищенко, 2012 а). Личинки всех изученных эвлофид на дорсальных и вентральных участках сегментов имеют относительно небольшие выросты, через которые под покровами проходит спиральный сократимый филамент. Подобные структуры обеспечивают дополнительную опору личинкам, не имеющих двигательных придатков, при перемещении внутри мины, в теле хозяина и на его покровах.

У всех личинок изученных видов эвлофид, особенно на поздних стадиях развития, хорошо выражена трахейная система в виде мельчайших трубочек, заметная через прозрачную кутикулу. Наиболее крупными являются два латеральных ствола, идущие справа и слева по боковым сторонам тела через все сегменты под покровами личинки. От них отходят более мелкие боковые трубочки, открывающиеся на поверхности дыхательными отверстиями -

стигмами. Как правило, число их не превышает 10 (в большинстве случаев их 8), располагаются попарно на латеральных поверхностях II-XI сегментов. Стигмы являются открытыми, могут присутствовать подряд на каждом сегменте, либо может быть чередование в их расположении в зависимости от вида.

При стереомикроскопии под прозрачной кутикулой личинки хорошо заметны жировые тела, располагающиеся косыми полосками, направленными к продольной оси тела под углом около 45 град. Полоски жировых тел сгруппированы в продольные ряды по 8-10 в одном и залегают в миксоцеле между покровами и стенкой кишки. Всего таких рядов обнаруживается не более 4-х: два латеральных, дорсальный и вентральный. Жировые тела, расположенные в непосредственной близости и окружающие кишечник, аккумулируют поглощаемые личинкой питательные вещества, которые затем используются при формировании имаго в процессе развития куколки.

Большую часть объёма тела личинки (до 70%) занимает кишечник, локализация которого хорошо определяется под покровами благодаря тёмному содержимому, наполняющему его. Для личинок эвлофид характерен постепенный рост и увеличение объёма кишки вместе с телом, причём не усвоенные пищевые остатки (меконий) выделяются только на последней стадии развития перед окукливанием и одновременно. Стенки кишечника совершают постоянные сокращения, способствующие перемешиванию содержимого, причём перистальтические волны следуют как от головного конца к анальному, так и обратно. Эпителий кишечника образован относительно крупными округлыми клетками, находящимися в процессе митотического деления, что обеспечивает быстрый рост и увеличение вместимости кишки в процессе питания личинки на хозяине.

Личинки большинства изученных видов эвлофид развиваются на хозяине одиночно, гregarное развитие хорошо изучено на примере наездника *M. frontalis*, самки которого заражают гусениц и куколок молей, откладывая по несколько яиц одновременно (Мищенко, 2012 а). Выходящие личинки

развиваются совместно на одном хозяине и не конкурируют между собой за пищевой ресурс, симбиотического поведения в ходе исследований мин с развивающимися наездниками данного вида выявлено не было. Кроме множественного развития личинок, для *M. frontalis* характерен также гиперпаразитизм на других видах эвлофид в случаях, если имеет место нехватка гусениц молей для заражения, и в мине уже развивается другой вид наездника. В такой ситуации самки *M. frontalis* способны заражать как личинок, так и куколок иных видов наездников, что говорит о высокой степени приспособленности этого вида к паразитизму на широком спектре хозяев.

После периода питания личинка теряет подвижность, выделяет меконий и приступает к окукливанию непосредственно в мине хозяина. Форма мекония постоянна у наездников одного и того же вида и может служить дополнительным признаком при идентификации по особенностям преимагинальных стадий эвлофид. После опорожнения кишечника у формирующейся предкуколки начинаются интенсивные процессы гистолиза и морфологических перестроек сегментов, хорошо заметные через прозрачную кутикулу: сегментация становится более гетерономной, чётко выделяется головной конец, расширяются и увеличиваются в размерах грудные сегменты; брюшные же, напротив, становятся более узкими, граница между ними постепенно сглаживается, начинается фрагментация жировых тел и мобилизация накопленных в них питательных веществ.

Куколка формируется менее чем за 24 часа после прекращения личинкой питания и потери подвижности. Для большинства видов характерно выделение на анальном конце прикрепительного филамента, обеспечивающего фиксацию куколки внутри мины и формирующегося вскоре после выделения мекония. Развитие имаго под покровами значительно разнится в зависимости от вида и генерации паразитов. На начальных этапах формирования куколка обычно имеет светло-коричневые полупрозрачные покровы, позволяющие наблюдать за развитием имаго: в течение первых 48 часов формируется голова с хорошо выраженными глазами и антеннами, затем

становится заметна грудь и брюшко. На поздних стадиях покровы как правило темнеют, становятся коричневыми, либо чёрными, сильно хитинизируются. После выхода из куколки, имаго в течении нескольких минут остаётся в мине, совершая очистку антенн и крыльев при помощи передних и задних ног (так называемый «груминг»), затем прогрызает в эпидермисе листа лётное отверстие и освобождается.

Наездники группы Eulophidae являются широкими полифагами, заражающими важнейшие в хозяйственном отношении виды минёров-вредителей, не доступных другим энтомофагам, и обеспечивающие биологическую защиту растениям. Личинки эвлофид способны паразитировать на любой преимагинальной стадии минёра, а также переходить к гиперпаразитизму при отсутствии личинок и куколок фитофагов. В ходе предыдущих исследований в Среднем Поволжье выявлено, что паразитофауна минёров данного региона более чем на 90% состоит из наездников-эвлофид, группы, вероятнее всего, наиболее приспособленной к минирующему образу жизни своих хозяев (Ефремова, Мищенко, 2008; Ефремова и др., 2009; Ефремова, Мищенко, 2009). Факт сдерживающего эффекта со стороны энтомофагов данного семейства подтверждается отсутствием ранней дефолиации кормовых растений при высокой степени инвазии отдельных видов минирующих насекомых в Среднем Поволжье (например, липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii* (Kumata 1963), великолепной моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer 1855) на осине и др.) (Ефремова, Мищенко, 2008; Ефремова и др., 2011).

Список использованных источников

1. Ефремова З.А., Мищенко А.В., 2008. Комплекс наездников-паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) липовой моли-пестрянки *Phyllonorycter issikii*, (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 189–196.

2. Ефремова З.А., Мищенко А.В., 2009. Новые данные о трофических наездников Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) с чешуекрылыми (Lepidoptera) в Среднем Поволжье // Энтомологическое обозрение. Т. 88. № 1. С. 29–37.
3. Ефремова З.А., Мищенко А.В., Краюшкина А.В., 2009. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 88. № 10. С. 1213–1221.
4. Ефремова З.А., Мищенко А.В., Егоренкова Е.Н., Страхова И.С., Ленгесова Н.А., 2011. Комплексы наездников семейства Eulophidae (Hymenoptera), паразитирующих на *Phyllonorycter apparella* и *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) – вредителей осины и тополя в Ульяновской области // Зоологический журнал. Т. 90. №. 4. С. 438-444.
5. Мищенко А.В., 2011. Энтомофауна листовых мин // Вестник Томского государственного педагогического университета. Вып. 5 (107). С. 101–106.
6. Мищенко А.В., 2011. Морфологические особенности личинок паразитического наездника *Minotetrastichus frontalis* (Nees) (Hymenoptera: Eulophidae) // Прикладная энтомология. Вып. 4 (6). С. 32–35.
7. Мищенко А.В., 2012. Особенности преимагинального развития наездника *Minotetrastichus frontalis* (Nees) (Hymenoptera, Eulophidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 91. № 1. С. 58–62.
8. Мищенко А.В., 2012. Хальцидоидные наездники (Hymenoptera: Chalcidoidea) с разными типами паразитизма, заражающие гусениц и куколок дубовой моли-пестрянки *Phyllonorycter roboris* (Zeller, 1839) (Lepidoptera: Gracillariidae) на юго-западе Краснодарского края // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 8. Вып. 1. С. 155–158.
9. Тряпицын В.А., 1978. Надсемейство Chalcidoidea // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука. Т.3. Ч. 2. С. 28–538.
10. Noyes J.S., 2012. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>. Version as of June 2012.

11. Yefremova Z.A., Mishchenko A.V., 2012. The preimaginal stages of *Minotetrastichus frontalis* (Nees) and *Chrysocharis laomedon* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids associated with *Phyllonorycter issikii* (Kumata) (Lepidoptera, Gracillariidae) // Journal of Natural History. Vol. 46. Issue 21-22. P. 1283-1305.