

УДК 595.792.16

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ АФИДИИД (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE), ИХ ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Е.М. Давидьян

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Наездники-афидииды (сем. Aphidiidae) представлены исключительно одиночными специализированными паразитоидами тлей. Они развиваются только на тлях надсемейства Aphidoidea и отсутствуют на Phylloxeroidea, главное отличие между которыми заключается в том, что для первого из них, наряду с яйцекладущими поколениями, характерно так же девственное живорождение. Более высокая интенсивность метаболизма в теле тли при живорождении, связанная с питанием многочисленных эмбрионов, обеспечивает при условии койнобионтного паразитизма запас питательных веществ необходимый для развития единственной личинки афидииды. Обсуждается предположение о возможной роли феномена живорождения у тлей надсемейства Aphidoidea, как важного фактора эволюционного становления наездников сем. Aphidiidae. Описываются случаи наружного окукливания у афидиид, большинство из которых плетет кокон внутри мумии тли-хозяина. Эти примеры сближают наездников-афидиид с их браконоидными предками, характеризующимися преимущественно наружным типом окукливания. У *Praon volucre* (Haliday), найденном на недотроге, кипрее и сныти, выявлена внутривидовая изменчивость локализации кокона наездника относительно мумии тли-хозяина. Показано, что некоторые особенности окукливания афидиид, а также группоспецифический характер цвета мумии, представляют интерес для определения таксономической принадлежности наездников в преимагинальный период развития.

**Ключевые слова:** Aphidiidae, койнобионт, эндопаразит, живородящие тли, мумия, кокон.

Афидииды (Hymenoptera, Aphidiidae) – всецветно распространенное семейство перепончатокрылых насекомых, представленное специализированными одиночными койнобионтными эндопаразитами тлей [Черногуз, 1993; Каспарян, 1996]. Характерной особенностью этих наездников на последних стадиях преимагинального развития является формирование так называемой «мумии» – раздутого тела тли-хозяина.

### Живорождение у тлей как важный фактор становления наездников-афидиид

Афидииды характеризуются проовигенным типом половой системы, когда созревание половых продуктов частично или даже полностью протекает на стадии куколки, и имаго откладывают яйца без дополнительного питания. Обычно отложенное яйцо оказывается неглубоко под гиподермой тли, располагаясь в жировом теле или между внутренними органами хозяина. Впитывая жидкость из гемолимфы тли, яйцо паразитоида к концу эмбрионального развития увеличивается в объеме более чем в 300 раз [Иванова-Казас, 1956]. По-видимому, на ранних стадиях развития хорион яйца пропускает только воду и газы, и увеличение объема яйца в это время объясняется, главным образом, набуханием. Возможно, набухание приводит к сильному растяжению хориона, увеличивая его проницаемость, и зародыш начинает получать питательные вещества из гемолимфы хозяина. На 4-е сутки развития зародыш распрямляется, разрывает эмбриональную оболочку и выходит в полость тела хозяина. Личинка 2-го и 3-го возраста, свободно лежит в полости тела тли и питается осмотически. Клетки эмбриональной оболочки по наблюдениям Спенсера [Spencer, 1926] не погибают, а трансформируются в трофосерозу (гигантские клетки тератоциты). Оказавшись в полости тела тли, они увеличиваются в размерах в 10–20 раз, перестают делиться и сильно вакуолизируются, а ядра их превращаются в неправильную массу хроматина. В последнем 4-м возрасте личинка афидииды сначала поедает трофосерозные клетки, содержащие питательные вещества, и лишь затем – жизненно важные органы хозяина.

Наездники-афидииды хорошо зарекомендовали себя в биологической защите сельскохозяйственных растений от тлей-вредителей в открытом и особенно закрытом грунте. С расширением географии возделывания сельскохозяйственных культур, отмечается увеличение ареалов ряда широко распространенных видов афидиид, связанных с тлями-вредителями на этих растениях.

Запаса питательных веществ в теле тли достаточно для развития только одной личинки. Вместе с тем, вследствие перезаражения тлей, в них при вскрытии иногда обнаруживается по несколько личинок афидиид младшего возраста, из которых, как правило, заканчивает развитие только одна, скорее всего, поедающая своих конкурентов. Нам только один раз пришлось наблюдать двух живых и вполне сформировавшихся личинок последнего возраста *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) в одной мумии тли *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus), проследить дальнейшую судьбу которых не удалось.

Известно, что афидииды развиваются только на тлях надсемейства Aphidoidea и совершенно отсутствуют на Phylloxeroidea (сем. Adelgidae, Phylloxeridae) [Starý, 1963; Mackauer, 1968; Vökl et al., 2007]. С нашей точки зрения, относительно мелкие размеры тела представителей Phylloxeroidea, их преимущественное развитие на хвойных растениях, а также формирование самками-основательницами галлов закрытого типа не объясняют указанный феномен. При том, что представители Aphidoidea, как правило, крупнее, чем Phylloxeroidea (0.5–7.5 мм против 0.5–3 мм), среди них также довольно обычны мелкие виды (например, очень маленькие тли сем. Thelaxidae на желудях дубов, длиной до 1 мм). Как и многие Phylloxeroidea, некоторые Aphidoidea (такие как Mindaridae и многие Lachnidae), развиваются на хвойных растениях, при этом ляхниды интенсивно заражаются афидидами рода *Pauesia* Quilis. Наконец, среди Aphidoidea известно до-

вольно много галлообразователей, на которых паразитируют афидииды.

В объяснении исключительной приуроченности афидиид к тлям Aphidoidea мы исходим из предположения, что основным лимитирующим фактором, определяющим возможность развития афидиид на тлях, является количество и качество запаса питательных веществ в теле хозяина. На это, в частности, указывает одиночная природа паразитизма у афидиид и вытекающая из нее невозможность совместного развития 2-х и более экземпляров наездников в теле одной тли.

Наличие яйцекладущих поколений одинаково характерно для надсемейств Aphidoidea и Phylloxeroidea, но живорождение свойственно только для первого из них. В связи с указанной проблемой особый интерес представляют следующие литературные данные о биологических особенностях некоторых Phylloxeroidea. По Н.А. Холодковскому [Холодковский, 1906], у *Adelges viridis* (Ratzeburg) размер партеногенетической самки в чередующихся поколениях колеблется в пределах 1.0–2.5 мм, а особи полового поколения еще меньше (самец – 0.5 мм, самка – 0.65 мм). Самка полового поколения откладывает всего 1 яйцо, после чего умирает. У *A. lapponicus* [Cholodkovsky, 1889] самка-основательница немного крупнее – до 3 мм. По наблюдениям Н.В. Габрид [Габрид, 1981] крылатая девственная самка этого вида живет до 20 дней и откладывает за это время до 11–24 яиц. С каждым отложенным яйцом происходит уменьшение размеров брюшка самки и заканчивается это ее гибелью.

У обоих надсемейств прослеживается очевидное сходство в биологии полового поколения. Наряду с мелкими размерами тела и иногда встречающейся редукцией ротового аппарата, тли полового поколения являются исключительно яйцекладущими. Иногда возможность заражения наездниками тлей полового поколения некоторых Aphidoidea исключается априори, как, например, в случае с тлями из семейств Pemphigidae и Anoecidae, часть которых отличаются редуцированным ротовым аппаратом и откладывает яйца только за счет имеющегося в организме запаса питательных веществ [Мамонтова, 2006]. Таким образом, особи полового поколения, по-видимому, потенциально не способны обеспечить полноценное преимагинальное развитие афидиид.

На основании имеющихся собственных и литературных данных можно констатировать, что афидииды разви-

ваются только на девственных живородящих поколениях тлей, а случаи их паразитирования на тлях полового поколения не известны. Весьма распространено развитие афидиид на неполноцикловых тлях, не имеющих полового поколения, что также косвенно подтверждает отсутствие связи афидиид с половым поколением тлей.

Таким образом, появление живорождения у Aphidoidea представляется мне важнейшим фактором, обусловившим становление наездников афидиид с койнобионтной стратегией паразитизма. В свою очередь, возникновение живорождения стало возможным благодаря значительным изменениям в физиологии девственных поколений тлей, связанным с необходимостью питания многочисленных эмбрионов в теле тли-матери. У живородящих тлей имеет место неотения, когда эмбриональное развитие зародышей начинается в тлях еще на личиночной стадии их развития. Необходимость обеспечения эмбрионального развития многочисленных зародышей питательными веществами определяет довольно высокую интенсивность метаболизма в теле самки. В связи с этим, при обсуждении минимально необходимой для развития афидиид биомассе тела тли-хозяина, было бы точнее говорить о динамическом весе тела хозяина, включающем так же питательные вещества, продуцируемые зараженной тлей в процессе развития паразитоида. Даже будучи зараженной, тля продолжает питаться, растет и линяет вплоть до последних дней преимагинального развития наездника, причем полная резорбция ее эмбрионов происходит только за 3–4 дня до мумификации. Указанная особенность хозяино-паразитных отношений между тлями и афидидами обусловлена тем, что личинки наездника трех первых возрастов, как уже отмечалось, питаются исключительно гемолимфой хозяина, не затрагивая его жизненно важных органов, и только в 4-м возрасте они поедают сначала трофосерозные клетки, а затем и ткани тли, начиная с жирового тела.

Возможно, возникновение койнобионтного эндопаразитизма на тлях определило развитие у афидиид проовигенной половой системы, когда созревание половых продуктов частично или даже полностью протекает уже на стадии куколки, и имаго откладывает яйца без дополнительного питания. Указанный тип созревания половых продуктов у специализированного паразитоида биологически вполне оправдан, в связи с быстрыми темпами развития тлей-хозяев и их миграциями.

### Окукливание афидиид и феномен их окукливания вне тела хозяина

Перед гибелью тли ее эпикутикула заметно утолщается в результате интенсивной деятельности эпидермальных клеток. Джонсоном [Jonson, 1965 по: Черногуз, 1993] сделан вывод, что этот процесс стимулируется секрецией паразитоида, так как активизация эпидермальных клеток тли происходит уже после исчезновения ее собственных проторакальных желез.

До высыхания покровов хозяина личинка паразитоида прогрызает щель на нижней стороне тела тли и начинает плести многослойный кокон, плотно прилегающий изнутри к оболочке мумии. Постоянно двигаясь внутри мумии, личинка придает ей шаровидную форму, а также немного раздвигает края узкой щели, через которую клейкими шелковыми нитями прикрепляет мумию к поверхности суб-

страта. Верхняя и боковые стороны кокона плотные и непрозрачные, тогда как его нижняя сторона, обращенная к субстрату, значительно тоньше и полупрозрачная. Не прикреплены к субстрату только мумии тлей, находящиеся в галлах или в скрученных листьях, зараженные *Ephedrus persicae* Froggatt и *Monoctonia pistaciaecola* Starý [Starý, 1970]. Личинка видов рода *Protaphidius* Ashmead, паразитирующих на тлях рода *Stomaphis* Walker, плетет кокон внутри мумии, однако затем муравьи рода *Lasius* Fabricius, живущие в симбиозе с тлями *Stomaphis*, обычно обгрызают шкурку тли и оголяют кокон [Takada, 1983].

Большинство афидиид окукливаются внутри мумифицированной тли. Исключение составляют главным образом Prainaе, у которых личинка плетет кокон так же

снаружи, под мумией тли. По данным литературы [Starý, 1970, 1974, 1976] большинство видов *Areopraon* (кроме *A. silvestre* Starý) и *Pseudopraon* Starý могут окукливаться как внутри мумии, так и вне ее, а все *Praon* Haliday и *Dyscritulus* Hincks характеризуются только наружным окукливанием. Установлено также, что диапаузирующее поколение *Pseudopraon mindariphagum* Starý отличается наружным окукливанием, тогда как недиапаузирующее – внутренним [Starý 1975]. В лабораторных опытах по разведению этого наездника на *Mindarus abietinus* Koch отмечены случаи, когда личинка афидиды покидает мумию тли и окукливается в стороне от нее. С этим наблюдением интересно перекликается артефакт, имевший место в на-

шей работе с *Diaeretiella rapae*. В чашках Петри, в условиях повышенной влажности, был отмечен массовый выход личинок последнего возраста наездника из мумий, тогда как в норме для этого вида характерно облигатное окукливание внутри мумии тли. Затем личинки афидид пытались плести кокон прямо на стенках чашек Петри и в ряде случаев он был почти готов, однако личинка погибала еще до окукливания. Я допускаю, что перечисленные здесь примеры наружного окукливания можно рассматривать как случаи атавистического поведения личинок афидид, браконоидные предки которых по мнению некоторых авторов [Тобиас, Кирияк, 1971] характеризуются наружным типом окукливания.

### Группоспецифические признаки строения мумии тлей и изменчивость локализации кокона у некоторых *Praonae*

Некоторые морфологические особенности строения кокона афидид и мумии зараженной тли имеют таксономическое значение. Установлено, что цвет мумии тлей является довольно стабильным группоспецифическим признаком. По нашим наблюдениям и по литературным данным мумии всех видов *Ephedrus* Haliday черного цвета, а мумии *Praon* молочного или бежевого цвета: у *P. flavinode* (Haliday) мумия тли и кокон всегда молочного цвета; мумия *P. necans* Maskauer – бежевая, но кокон заметно светлее. Мумии *Pauesia* Quilis всегда темно-коричневые или черные, а у *Diaeretus leucopterus* (Haliday) – бежевые. У *Harkeria angustivalva* (Starý) и видов *Monoctonus* Haliday мумии всегда светло- или темно-коричневые с золотистым оттенком, а у видов *Trioxyus* Haliday – от светлых и почти белых у *T. pallidus* (Haliday) – до темно-коричневых у *T. falcatus* Maskauer.

У *P. volucre* (Haliday), найденном мной на недотроге, кипрее и сныти, а также у *P. necans* на частухе, отмечается внутриволюционная изменчивость локализации кокона относительно мумии. Наряду с коконами, расположенными целиком вне мумии или внутри нее, имеют место также переходные варианты (рис. 1, 2, 3). В последнем случае часть кокона наездника находится в мумии тли, тогда как остальная его часть выступает из нее наружу, при этом незанятая коконом часть мумии более или менее прозрачная. В случаях, когда кокон паразитоида едва выступает из-под шкурки тли, его принадлежность к *Praon* кажется неоче-

видной, и может быть достоверно определена только по характерному молочному цвету мумии.

Некоторые особенности окукливания *Praon* являются видоспецифическими (рис. 2, 1–4). Так, личинки *P. flavinode* для окукливания полностью выходят из шкурки тли и плетут кокон под мумией, ориентируя его вдоль продольной оси тела тли. Сверху кокона плетется дополнительная паутиная вуаль в виде юбочки, по-видимому, усиливающая фиксацию кокона (рис. 2, 4). Без мумии такой кокон имеет форму усеченного конуса. Кокон *P. necans* также находится под мумией тли, но отличается тем, что края разреза на вентральной стороне мумии лопастевидно рассечены и как бы обхватывают кокон сверху и немного с боков. Снизу по бокам кокон часто дополнительно прикреплен к субстрату узкой вуалью из шелковой нити (рис. 2, 1, 2). *Praon* sp. aff. *orpheusi* Kavallieratos, Athanassiou et Tomjanovic, собранный с вяза, плетет валикообразный кокон под задней половиной мумии тли так, что при виде сверху кокон заметно выступает по бокам мумии (рис. 2, 3).

Описанные здесь особенности окукливания наездников-афидид имеют важное практическое значение, так как они являются дополнительными диагностическими признаками, позволяющими определять таксономическую принадлежность наездников в преимагинальный период развития.

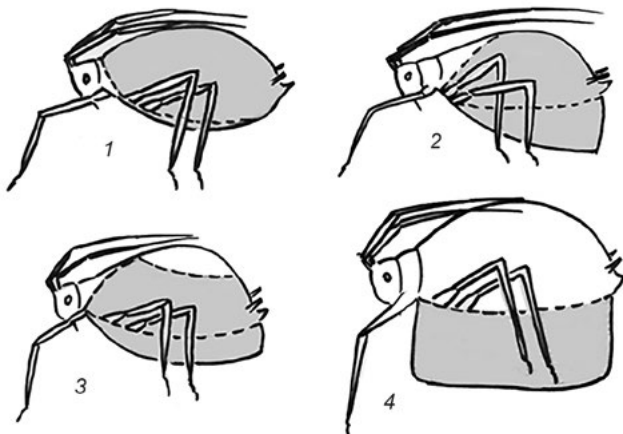


Рис. 1. Переходный ряд форм окукливания у *Praon volucre* (затемненная часть указывает место расположения кокона). 1 – кокон целиком внутри мумии тли; 2, 3 – кокон частью внутри и снаружи мумии; 4 – кокон целиком снаружи мумии

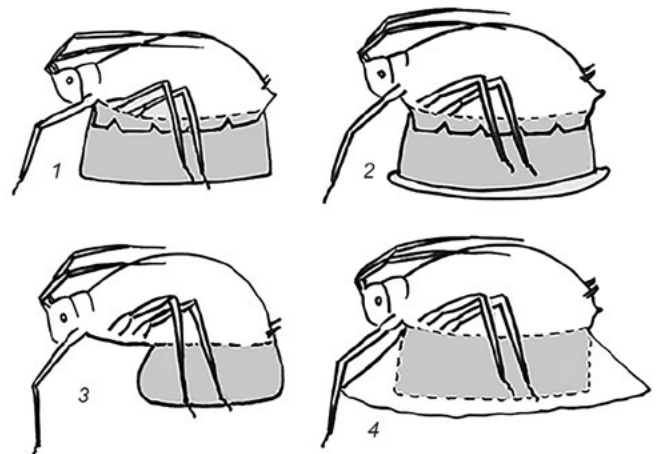


Рис. 2. Видоспецифичные формы окукливания у наездников рода *Praon*. 1, 2 – *P. necans*; 3 – *P. sp. aff. orpheusi*; 4 – *P. flavinode*

## Библиографический список (References)

- Габрид Н.В. К биологии *Adelges lapponicus* Chol. – раннего елового хермеса / Н.В. Габрид // Энтомологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1981. Вып. 4. С. 116–122.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительное изучение эмбрионального развития афидиид (*Aphidius* и *Ephedrus*) / О.М. Иванова-Казас // Энтомол. обзор. 1956. Т. 35, вып. 2. С. 245–261.
- Каспарян Д.Р. Основные направления в эволюции паразитизма перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) / Д.Р. Каспарян // Энтомол. обзор. 1996. Т. 75, вып. 4. С. 756–789.
- Мамонтова В.А. Филогенез тлей рода *Schizolachnus* и подсемейства Eulachninae сем. Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea) / В.А. Мамонтова // Вестн. Зоол. 2006. Т. 40, вып. 5. С. 387–396.
- Черногуз Д.Г. Стратегия и тактика паразитирования у перепончатокрылых / Пищевая специализация насекомых (экологические, физиологические и эволюционные аспекты) / Д.Г. Черногуз // Тр. ЗИН. СПб. 1993. Т. 193. С. 140–244.
- Тобиас В.И. Наездник *Areopraon pilosum* Mackauer, 1959, и вопросы филогении и эволюции сем. Aphidiidae (Hymenoptera) / В.И. Тобиас, И.Г. Кирьяк // Энтомол. обзор. 1971. Т. 50, вып. 1. С. 612–633.
- Холодковский Н.А. Хермесы, вредящие хвойным деревьям / Н.А. Холодковский. 2-е изд. Петроград: ГУЗЗ департамента земледелия. 1915. 86 с.
- Mackauer M. Aphidiidae. Pars 3. Hymenopterorum Catalogus / M. Mackauer. The Hague: Dr. W. Junk B. V. 1968. 103 p.
- Spencer H. Biology of the parasites and hyperparasites of aphids / H. Spencer // Ann. Ent. Soc. Amer. 1926. Vol. 19, N 2. P. 119–157.
- Starý P. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control / P. Starý. Serie entomol. 6. The Hague: Dr. W. Junk B. V. 1970. 643 p.
- Starý P. The emergence hole of aphid parasites (Hymenoptera, Aphidiidae): its significance in a natural system / P. Starý // Acta ent. bohemoslov. 1974. Vol. 71. P. 209–216.
- Starý P. *Pseudopraon mindariphagum* gen. n., sp. n. (Hymenoptera, Aphidiidae) – Description and life history of a parasite of *Mindarus abietinus* (Homoptera, Mindaridae) in Central Europe / P. Starý // Acta ent. Bohemoslov. 1975. Vol. 72. P. 249–258.
- Starý P. Biology of *Areopraon lepellei* (Wat.), a parasite of some Eriosomatid aphids (Hymenoptera, Aphidiidae) / P. Starý // Acta ent. bohemoslov. 1976. Vol. 73. P. 312–317.
- Takada H. Redescription and biological notes on *Protaphidius nawaii* (Ashm.) (Hymenoptera, Aphidiidae) / H. Takada // Kontyû. 1983. Vol. 51, N 1. P. 112–121.
- Vökl W. Predators, parasitoids and pathogens / W. Vökl, M. Mackauer, J.K. Pell et J. Brodeur. In: Aphids as crop pests. Eds. H. van Emden & R. Harrington: CAB International. 2007. P. 187–233.

## Translation of Russian References

- Chernoguz D.G. Strategy and tactics of parasitism in Hymenoptera. In: Food specialization of insects (ecological, physiological and evolutionary aspects). Trudy ZIN. St. Petersburg. 1993. V. 193. P. 140–244. (In Russian).
- Gabrid N.V. To Biology of *Adelges lapponicus* Chol - Early Spruce Hermes. In: Entomologicheskie issledovaniya v Kirgizii. Frunze: Ilim, 1981. Vyp. 4. P. 116–122. (In Russian).
- Ivanova-Kazas O.M. A comparative study of embryonic development of aphidiines (*Aphidius* и *Ephedrus*). Entomol. Obozr. 1956. V. 35, N 2. P. 245–261. (In Russian).
- Kasparyan D.R. The main directions in the evolution of parasitism of Hymenoptera insects. Entomol. Obozr. 1996. V. 75, N 4. P. 756–789. (In Russian).
- Kholodkovskiy N.A. Hermes injuring coniferous trees. 2-й ув. Petrograd: GUZZ departamenta zemledeliya. 1915. 86 p. (In Russian).
- Mamontova V.A. Phylogeny of aphid genus *Schizolachnus* and subfamily Eulachninae of family Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea). Vestn. Zool. 2006. V. 40, N 5. P. 387–396. (In Russian).
- Tobias V.I., Kiriyak I.G. *Areopraon pilosum* Mackauer, 1959, and questions of phylogeny and evolution of the family Aphidiidae (Hymenoptera). Entomol. Obozr. 1971. V. 50, N 1. P. 612–633. (In Russian).

Plant Protection News, 2018, 1(95), p. 41–44

## SOME FEATURES OF PREIMAGINAL DEVELOPMENT OF APHIDIINES (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE), THEIR THEORETICAL AND APPLIED SIGNIFICANCE

E.M. Davidian

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

Aphidiine wasps (Aphidiidae) are known exclusively by a solitary endoparasitoid of aphids. They develop only on Aphidoidea representatives and are absent on Phylloxeroidea. The main difference between the Aphidoidea and Phylloxeroidea is that the first is characterized by both the oviparous and viviparous generations. High level of metabolism in the body of viviparous aphid provides the development of single aphidiine larva. An assumption is that the appearance of viviparous aphids in the superfamily Aphidoidea is the most important evolutionary factor determining the development of the family Aphidiidae (Hymenoptera). The aphidiine larva generally pupates and spins a cocoon inside the mummy (indurated skin of the dead parasitized aphid-host). The cases of external pupation of aphidiine wasps are described. These examples characterize the close relationship of the Aphidiidae with their ancestors from the Braconidae. The intrapopulation variability of localization of the cocoon relative to the mummies for *Praon volucre* (Haliday) are described. It is shown that some of features of the cocoon of aphidiine wasps and mummies of aphid-host are important for the taxonomic identification of the species.

**Keywords:** Aphidiidae, koinobiont, endoparasite, viviparous aphid, mummy, cocoon.

## Сведения об авторе

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация  
Давидьян Елена Михайловна. Старший научный сотрудник, кандидат биологических наук, e-mail: gdavidian@yandex.ru

## Information about the author

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608, St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation  
Davidian Elena Mikhailovna. Senior Researcher, PhD in Biology, e-mail: gdavidian@yandex.ru