

ЭНТОМОЛОГИЯ

**ЦИКЛ РАЗВИТИЯ АГАОНИДЫ *BLASTOPHAGA PSENES* (L.)
(HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA, AGAONIDAE) – ОПЫЛИТЕЛЯ
ИНЖИРА *FICUS CARICA* (L.) (MAGNOLIOPSIDA: MORACEAE)
НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА**

В.Н. ФУРСОВ, кандидат биологических наук
Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины, г.Киев

Введение

Бластофага (*Blastophaga psenes* (L.)) является облигатным опылителем и симбиотическим галлообразователем в соплодиях двух видов рода *Ficus* – инжира (*Ficus carica* (L.)) и смоковницы дланевидной (*F. palmata* Forssk.) [13, 14].

Бластофага (*B. psenes*) относится к семейству агаонид (Agaonidae) надсемейства хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea). Семейство агаонид представлено в мировой фауне 76 родами и 757 видами, которые обитают главным образом в тропиках и субтропиках [5, 13, 14]. Все агаониды имеют специфические симбиотические отношения с растениями семейства тутовых (Magnoliopsida: Moraceae), в соплодиях которых развиваются их личинки как галлообразователи или паразитоиды других видов агаонид.

Бластофага (*B. psenes*) – широко распространенный в Палеарктике вид (Алжир, Канарские о-ва, Испания, Франция, Италия, Израиль, Украина, Турция, Иран, Грузия, Армения, Азербайджан, Туркменистан, Узбекистан, Киргизия, Таджикистан, Афганистан), а также интродуцированный в Эфиопию, Южную Африку, США, Пакистан, Непал, Индию и Австралию [13, 14].

Необходимо отметить, что инжир (*F. carica*) является двудомным растением, имеющим женские и мужские формы. Развитие бластофаги происходит в соплодиях только одной группы сортов инжира (на каприфигах, или мужских формах), и бластофага опыляет только некоторые сорта инжира (женские формы). По классификации Кондит [6,7] выделяются 4 группы сортов инжира: 1) обычные фиги (партенокарпические); 2) смирнские сорта; 3) Сан-Педро; 4) каприфиги.

Смирнские сорта инжира, группа Сан-Педро и сорта с неустойчивой партенокарпией опыляются бластофагой, которая переносит пыльцу с созревших соплодий инжира группы каприфиг. Сорта 4 группы – каприфиги – дают 2–3 генерации соплодий в год, обычно малосъедобных (иногда съедобных – сорт Корделия), однако производящих пыльцу, и именно в соплодиях таких сортов развивается бластофага, необходимая для опыления инжира. В коллекции Никитского ботанического сада – Национального научного центра УААН (г.Ялта, Крым) это сорта: Желтый Капрификус, Капри–1, Каприфико Итальянский, Крымский Опылитель–12, Корделия, Станфорд и другие [1, 2].

Биология бластофаги описана рядом автором [1, 6–8, 10, 11], однако цикл развития бластофаги и особенности ее фенологии могут значительно варьировать в зависимости от климатических условий в различных географических местах произрастания и культивирования кормового растения – инжира, а также сортовых особенностей инжира. Последние описания биологии бластофаги в условиях Крыма были сделаны более 35 лет назад [1, 4], что потребовало уточнения наблюдений предыдущих авторов о развитии трех поколений бластофаги в Крыму [1, 4], а также получения новых, более точных данных о фенологии бластофаги, включая установление точных сроков появления и продолжительность развития трех поколений бластофаги, выяснение срока начала и продолжительность опыления инжира, а также определение срока начала и

продолжительность яйцекладки для каждого из трех поколений blastofagi.

Цели и задачи исследований

Целью данных исследований явилось изучение морфологии имаго, цикла развития и фенологии blastofagi (*B. psenes*), а также ее паразита *Ph. caricae* на Южном берегу Крыма. В задачи исследований входило сравнение полученных данных с результатами предыдущих авторов относительно количества поколений blastofagi в течение года, а также получение новых, точных данных о фенологии, продолжительности развития каждого поколения, продолжительности жизни имаго, особенностях поведения blastofagi при спаривании, выведении и заселении каприфиг инжира, при опылении соцветий женских форм инжира.

Объекты и методы исследования

Материал собирался в течение 2006–2008 гг. Место сбора – Никитский ботанический сад – Национальный научный центр УААН (НБС–ННЦ, г.Ялта, Крым) и окрестности пос. Никита (Крым). Материал сборов – 4100 самок и 417 самцов *B. psenes*, 27 самок и 10 самцов *Ph. caricae*, более 600 соплодий-каприфиг инжира. Материал насекомых (сухие насекомые и в 90 % -ном этаноле) хранится в коллекции Института зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины (Киев). Для выведения blastofagi и ее паразитов собирались каприфиги инжира, которые содержались в полиэтиленовых пакетах и в матерчатых мешках от 7 до 14 дней в лабораторных условиях, при комнатной температуре (+20⁰) и в холодильнике (при +5⁰). Вылет имаго blastofagi наблюдался в течение 5–10 дней после сбора соплодий мужских форм инжира. Кроме того, для наблюдений около 50 соплодий-каприфиг содержались 14–60 дней на срезанных ветвях инжира (длиной 15–20 см), поставленных в сосуды с водой. Соплодия-каприфиги и галлы внутри соплодий каприфиг вскрывались лезвием для наблюдений. Наблюдения за поведением агаонид (*B. psenes* и *Ph. caricae*) проводились в полевых условиях на деревьях инжира, а также записывались на фото и видео в лаборатории под микроскопом МБС–9. Оригинальные цифровые фото и видео получены при помощи фотокамеры Sony DSC–CyberShort–W30 и видеокамеры Sony DCR–HC–30E.

Результаты исследований

Морфология имаго blastofagi (*B. psenes*). Самки и самцы blastofagi имеют четкий половой диморфизм (рис. 1–2). Самки blastofagi длиной около 1,5–1,9 мм, тело черной окраски, блестящее. Самки крылатые, с длинными 11-члениковыми усиками, имеют выступающий яйцеклад, длина которого равна примерно трети длины брюшка и несколько длиннее задней голени. Голова самки уплощена, мандибулы с пиловидными придатками. Самцы blastofagi длиной около 1,5 мм, бескрылые, рыжевато-коричневой окраски. Голова маленькая, с редуцированными глазами, короткими 3-члениковыми усиками. Тело уплощенное, с сильно вытянутым, телескопической формы брюшком. Брюшко самца blastofagi после гибели сильно сжимается и изгибается внутрь, так что тело приобретает почти шарообразную форму.



Рис. 1, 2. Самка и самец *B. psenes* (ориг. фото).



Рис. 3, 4. Самец и самка *B. psenes* внутри галла в каприфиге (ориг. фото).

Цикл развития blastofagi

Процесс опыления инжира, развития его соцветий, формирования семян и соплодий тесно связано с развитием blastofаги. Самки и самцы blastofаги развиваются от яйца до имаго как галлообразователи внутри соцветий-сикониумов на мужских формах инжира (каприфигах). Личинки blastofаги зимуют в галлах внутри каприфиг и окукливаются во 2 или 3-й декаде апреля. Самки blastofаги (1-го поколения) в небольшом количестве выводились из перезимовавших и созревших соплодий инжира с конца апреля до конца мая (21.IV.–26.V.07 и 28.IV.–30.V.08) (Табл. 1). В этот период наблюдалось цветение женских цветов в молодых соцветиях каприфиг и заселение самками blastofаги молодых каприфиг 1-й генерации. Продолжительность развития 1-го (перезимовавшего) поколения blastofаги составляла 192–240 дней (Табл. 1).

В весенний период, (21.IV.–26.V.07 и 28.IV.–30.V.08) (Табл. 1), вылетевшие из созревших каприфиг самки 1-го поколения blastofаги заселяли молодые соцветия каприфиг 1-й генерации. Внутри молодых каприфиг самки blastofаги откладывали одно (редко два–три) яйца внутрь короткостолбчатых пестичных цветков. Откладка яйца предполагает наличие партеногенетического эндосперма, которым затем питается личинка blastofаги. Из завязей развивались округлые галлы диаметром 0,8–0,9 мм,

напоминающие семена. Галлы развивались и заполняли полость каприфиги. Отмечено, что развитие личинок 2-го поколения бластофаги длилось 31–67 дней (с 21.IV.–26.V.07 – до 10.VIII.07 и с 28.IV.–30.V.08 – до 14.VIII.08 (33–57 дн.) (Табл. 1). Соцветия каприфиг, в которых пестичные цветки не были заселены личинками бластофаги, имели внутреннюю полость и опадали, не созрев.

Таблица 1.

Сроки развития различных поколений бластофаги (*B. psenes*)

Развитие <i>B. psenes</i>	Сезон наблюдений	
	2006–2007 Дата	2007–2008 Дата
<i>1-е поколение:</i>		
Начало выведения и яйцекладки	21.IV.2007	28.IV.2008
Последний день выведения и яйцекладки	26.V.2007	30.V.2008
Продолжительность яйцекладки (дни)	35	32
Продолжительность развития 1-го поколения (дни)	192(28.IX.06–21.IV.07) 227 (12.X.06–26.V.07)	202(30.IX.07–28.IV.08) 236(10.X.07–30.V.08)
<i>2-е поколение:</i>		
Начало выведения и опыления	25.VI.2007	02.VII.2008
Последний день опыления	26.VII.2007	25.VII.2008
Продолжительность опыления (дни)	31	23
Начало яйцекладки	02.VIII.2007	30.VII.2008
Последний день выведения и яйцекладки	10.VIII.2007	14.VIII.2008
Продолжительность выведения (дни)	47 (25.VI.–10.VIII.07)	44 (2.VII.–14.VIII.08)
Продолжительность яйцекладки (дни)	9	16
Продолжительность развития 2-го поколения (дни)	31 (26.V–25.VI.07) 67 (21.IV.–26.VI.07)	33 (30.V.–2.VII.08) 57 (28.IV.–25.VII.08)
<i>3-е поколение:</i>		
Начало выведения и яйцекладки	30.IX.2007	3.X.2008
Последний день выведения и яйцекладки	10.X.2007	14.X.2008
Продолжительность яйцекладки (дни)	11	12
Продолжительность развития 3-го поколения (дни)	69 (2.VIII.–30.IX.07) 77 (10.VIII.–10.X.07)	65 (30.VII.–3.X.08) 76 (14.VIII.–14.X.08)

Самки бластофаги имеют яйцеклад небольшой длины (около трети длины брюшка), поэтому проколлот яйцекладом и откладка яиц возможны только в короткостолбчатые пестичные цветки каприфиг. Самка бластофаги прокалывает яйцекладом семязачаток и помещает яйцо между внутренними покровами и зародышевым мешком. Одна самка откладывает до 400 яиц [10–11]. Было отмечено, что на посадках инжира самки бластофаги обычно выводились и разлетались из созревших

каприфиг утром (около 9–10 ч. утра) и жили обычно не более 48 часов. Большая часть самок бластофаги погибала уже через несколько часов в день их выведения.

Выведение бластофаги 2-го поколения длилось 44–47 дней (Табл. 1). Его начало сопровождалось перелетом имаго с каприфиг на женские формы и опылением их в течение 23–31 дней (25.VI–26.VII.07 и 02.VII.–25.VII.08). Отмечено, что созревание каприфиг 2-й генерации, выведение из них самок и самцов совпадало по времени с цветением тычиночных цветков внутри каприфиг и с цветением пестичных цветков в молодых соцветиях 2 генерации женских форм инжира.

В утренние часы (9–10 ч) самки 2-го поколения, привлеченные ароматом цветущих соцветий женских форм инжира, активно перелетали на женские формы инжира для их опыления. При этом они переносили пыльцу на поверхности своего тела из созревших каприфиг внутрь молодых соцветий на женских формах инжира, где и происходило опыление длинностолбчатых пестиков женских цветков. В длинностолбчатые пестичные цветки самки не откладывают яиц из-за слишком короткого яйцеклада.

Отмечено, что конец цветения женских форм инжира (июль) совпадает с началом цветения молодых каприфиг (т.е. мужских форм). Заселение самками 2-го поколения бластофаги молодых каприфиг 2-й генерации происходило в течение 9–16 дней (в период 02.VIII.–10.VIII.07 и 3.VII.–14.VIII.08). При этом только небольшая часть оставшихся самок бластофаги 2-го поколения заселяла молодые соцветия каприфиг и продолжала свое развитие. Таким образом, в данный период в цветении каприфиг и фиг наблюдается четкая асинхронность, что обеспечивает опыление женских форм инжира (фиг) и заселение самками сикониумов каприфиг.

Нами был прослежен процесс активного выведения самок бластофаги из каприфиг. Самки бластофаги крылатые и вылетали из созревшего соплодия инжира через чешуйчатое отверстие-глазок ("стигму") на вершине сикониума. Самцы бластофаги бескрылые, оплодотворяют самок внутри сикониума, не покидая его. Сначала самцы прогрызают свой галл, затем оболочку соседних галлов и оплодотворяют самок перед их вылетом, еще внутри шарообразных галлов. Самцы выводятся раньше самок и прогрызают длинный ход в плотном сикониуме, а затем выходное отверстие в стигме для самок, благодаря чему происходит дружный массовый вылет самок через открытую стигму. Выведшиеся из сикониума самки медленно передвигались по поверхности с поднятыми вверх крыльями, чистились, а затем разлетались на соседние деревья инжира.

Было отмечено, что обычно до 4 самок бластофаги проникают внутрь молодых соцветий женских форм инжира в момент их опыления. При заселении молодых соцветий каприфиг 2–4 самки активно внедряются в сикониум через чешуйчатую стигму. Большинство самок бластофаги после опыления одного сикониума женской формы инжира погибали внутри соцветий.

Многие самки, проникающие внутрь сикониума через очень узкое отверстие – глазок, теряли свои крылья и даже усики, которые оставались приклеенными около глазка. Самки, отложившие яйца в сикониум каприфиги, обычно там же и погибали. По наблюдениям некоторых авторов, изредка самкам бластофаги удается покинуть сикониум каприфиги и проникнуть в другое соцветие каприфиги [12]. Нами отмечено, что при разломе соплодий каприфиг обычно всегда можно было обнаружить погибшую самку-основательницу около стигмы.

Установлено, что продолжительность вылета самок бластофаги 3-й генерации из каприфиг 3-го поколения и продолжительность яйцекладки составляла 11–12 дней (30.IX.–10.X.07 и 03.–14.X.08). В данный период наблюдалась яйцекладка самок бластофаги в осенние соцветия каприфиг. Длительность развития 3-го поколения составляла 65–77 дней (02–10.VIII.07 до 30.IX.–10.X.07) (69–77 дн.), и с 30.VII–

14.VIII.08 до 03.–14.X.08 (65–76 дн.). Осенние соцветия каприфиг начинали развиваться, росли и достигали диаметра 10–20 мм, а затем зимовали на ветвях инжира до весны следующего года, когда соплодия созревали и вылетало весеннее поколение blastофаги.



Рис. 5. Схема развития трех поколений *B. psenes* в течение года (ориг.).

Исследования показали, что сроки развития blastофаги четко коррелируют с продолжительностью развития соцветий мужских и женских форм инжира. Сюда входят зимовка blastофаги, период выведения 3-х поколений, продолжительность яйцекладки и период участия blastофаги в опылении инжира. Таким образом результаты наших наблюдений подтвердили наличие трех поколений blastофаги, указанных ранее для Крыма [1].

Сроки появления трех поколений blastофаги, продолжительность развития каждого поколения и детали цикла развития blastофаги (сроки начала и продолжительность яйцекладки, сроки начала и продолжительность опыления инжира) на исследуемых участках НБС–ННЦ в 2006–2008 гг. указаны в таблице 1.

Паразиты blastофаги

На обследованных насаждениях инжира НБС–ННЦ был выявлен 1 вид паразитической агаониды – филотрипезис carica (*Philotrypesis caricae* (L.)).

Паразитический вид *Ph. caricae* имеет широкое распространение: Франция, Италия, Израиль, Украина, Грузия, Армения, Азербайджан, Туркменистан, Узбекистан, Таджикистан, а также был интродуцирован в США. Данный вид был ранее указан для Украины (Крым), но без описания особенностей биологии [3–4]. Отмечено, что самки живут 15–25 дней [8].

Наблюдения 2007–2008гг. показали, что количество имаго *Ph. caricae* составляло 0,74–1,15 % от общего количества имаго blastофаги (*B. psenes*) (табл. 2).

**Соотношение количества выведшихся экземпляров
бластофаги (*B. psenes*) и ее паразита (*Ph. caricae*)**

Дата сбора	Кол-во каприфиг, экз	Кол-во <i>B. psenes</i> (экз.)	Кол-во <i>Ph. caricae</i> (экз.)	Соотношение (<i>B.psenes/Ph.caricae</i>) (в %)
15.VII.2007	18	534	4	0,74%
10.X.2007	45	1656	14	0,84%
10.VII.2008	20	767	11	1,43%
12.X.2008	65	1560	18	1,15%
Всего	128	4517	47	среднее 1,04%

Самки *Ph. caricae* оранжево-рыжей окраски, крылатые, имеют яйцеклад, длина которого превышает длину тела. Они не принимают участия в опылении инжира и даже не пытаются проникнуть внутрь сикониума. Самки прокалывают яйцекладом стенку соцветия инжира и откладывают яйца внутрь личинок бластофаги. Самцы имеют коричневую окраску, бескрылые и не покидают сикониум инжира. Будучи похожими на самцов бластофаги, они, однако, хорошо отличались от них размерами крупной головы, примерно равной длине груди имаго *Ph. caricae*.

На исследуемых участках НБС–ННЦ в сборах зрелых каприфиг инжира в октябре 2007 г. нами были впервые обнаружены 5 экз. мелкой нематоды (длиной около 0,1 мм) в мягких тканях соплодий, заселенных бластофагой. По данным литературы, с инжиром связаны растительноядные нематоды из рода *Schistonchus* (Aphelenchoididae, Aphelenchida, Nematoda), которые переносятся на растения самками бластофаги (*B. psenes*) и другими видами агаонид [9].

Выводы

Получены новые данные о цикле развития и фенологии трех поколений бластофаги в условиях НБС–ННЦ (АР Крым, Ялта).

Выявлены сроки начала яйцекладки бластофаги: 1-е поколение – 21–28.IV, 2-е поколение – 30.VII.–02.VIII, 3-е поколение – 30.IX.–03.X. Установлена продолжительность яйцекладки: 1-е поколение – 32–35 дней, 2-е поколение – 9–16 дней, 3-е поколение – 11–12 дней. Отмечены сроки начала опыления инжира – 25.VI.–02.VII. и продолжительность опыления инжира – 23–31 день.

Установлены сроки появления трех поколений бластофаги. Вылет бластофаги 1-го поколения наблюдался с конца апреля до конца мая (21.IV.–26.V.07 и 28.IV.–30.V.08); 2-го поколения – с конца июня по конец июля (25.VI.–26.VII.07 и 02.VII.–25.VII.08); 3-го поколения – с конца сентября до начала октября (30.IX.–10.X.07 и 03.X.–14.X.08).

Выяснена продолжительность развития трех поколений бластофаги (1-го – 192–236 дней, 2-го – 31–67 дней, 3-го – 65–77 дней соответственно). Подтверждена корреляция сроков развития 3-х поколений бластофаги со сроками развития 2-х генераций женских форм инжира (фиг) и 3-х генераций мужских форм (каприфиг).

На насаждениях инжира НБС–ННЦ был выявлен 1 вид паразита бластофаги – агаонида *Philotrypesis caricae*, а также 1 вид растительноядной нематоды из рода *Schistonchus* (сем. Aphelenchoididae), которая развивается в соплодиях инжира и переносится бластофагой.

Список литературы

1. Арендт Н.К. Сорты инжира // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1972. – Т. 66. – 235 с.
2. Казас А.Н. Каталог сортов инжира коллекции Государственного Никитского ботанического сада. – Ялта: Изд. Никит. ботан. сада ВАСХНИЛ. – 1981. – 68 с.
3. Никольская М.Н. Хальциды фауны СССР (Chalcidoidea) // Определительные таблицы фауны СССР, изд-е Зоол. институтом АН СССР. – М., Л.: Наука. – 1952. – Т. 44. – С. 574.
4. Никольская М.Н. Блостофага – опылитель инжира // Природа. – 1954. – № 5. – С. 107–108.
5. Bouček Z. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families with a reclassification of species. – CAB International, Wallingford, Oxon, Aberystwyth, Wales: Cambrian News Ltd., 1988. – 832 p.
6. Condit I. J. The Fig. – Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co., 1947. – 222 p.
7. Condit I.J. Fig Varieties: A Monograph // Hilgardia, Journal of Agric. Science Publ. by the California Agric. Experim. Station. – 1955. – Vol. 23. – № 11. – P.322–538.
8. Joseph K.J. Recherches sur les chalcidiens *Blastophaga psenes* (L.) du figuier *Ficus carica* (L.) // Annals Sci. Nat. Zool. – 1958. – Vol. 20. – P.197–260.
9. Evolution of parasitism in insect-transmitted plant nematodes / Giblin-Davis R.M., Davis K.A., Morris K., Thomas W.K. // Journal of Nematology. – 2003. – Vol. 35. – № 2. – P.133–141.
10. Grandi G. Studio morfologico e biologico della *Blastophaga psenes* (L.) // Portici R.Scuola Super. di Agr. Lab. Zool. Gen. e Agr. Bologna. – 1920. – Vol. 14. – P.63–204.
11. Grandi G. Studio morfologico e biologico della *Blastophaga psenes* (L.). 2a ediz. riveduta // Boll. Lab. ent. Bologna. – 1929. – Vol. 2. – 147 p.
12. Kjellberg F., Doumesche B., Bronstein J.L. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*) // Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. – 1988. – Vol. 91. – P.117–122.
13. Noyes J. S. Catalogue of the Chalcidoidea of the World. – Amsterdam: Expert Center for Taxonomic Information. – 1998. – CD-ROM.
14. Noyes J.S. Universal Chalcidoidea Database. – London: Natural History Museum. – 2008. – CD-ROM. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <<http://www.nhm.ac.uk/jdsml/research-curation/research/projects/chalcidoids/index.dsml>>

Рекомендовано к печати д.б.н., проф. Кузнецовым Н.Н.