

Н.А. Ленгесова
г. Ульяновск, Ульяновский государственный педагогический университет
(кафедра зоологии)

Особенности морфологии и образа жизни пилильщиков-минеров (Hymenoptera: Tenthredinidae) Среднего Поволжья

N.A. Lengesova. **On morphology and life history of miner sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae) of Middle Volga Region.**

SUMMARY. A preliminary list of miner sawflies of the Middle Volga Region containing 11 species is given. For 4 pest species (*Fenusa pusilla* (Lepeletier, 1823), *F. ulmi* (Sandevall, 1844), *Parna tenella* (Klug, 1816) and *Messa glaucopis* (Konow, 1907) on *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh., *Ulmus pumila* L., *Tilia cordata* Mill. and *Populus balsamifera* L.), an overview of morphology and biology is presented.

Минирующий образ жизни — широко распространенное среди насекомых явление, характеризующееся высокой степенью специализации организма. Чаще всего минерами называют только личинок, живущих внутри листовой пластинки. Миниrowание широко представлено у чешуекрылых и двукрылых, но отмечено также среди перепончатокрылых и жесткокрылых насекомых. Если по минерам первых двух отрядов имеются специальные сводки и обобщающие работы [Герасимов, 1932; Щеголев, 1947], то для последних двух групп даются в основном лишь фактические указания. Переход к минирующему образу жизни у перепончатокрылых насекомых интересен не только в практическом аспекте, но и в эволюционном плане.

В данной статье рассмотрены особенности морфологии и биологии минирующих форм сидячебрюхих перепончатокрылых на примере трибы Fenusini семейства Tenthredinidae (настоящих пилильщиков). На территории России к этой трибе относятся 7 родов с 22 видами, из которых 17 видов из 6 родов встречаются в европейской части России. [Желоховцев, Зиновьев, 1996]. До наших исследований для Среднего Поволжья приводилось 6 видов только с территории Жигулевского государственного заповедника им. И.И. Спрыгина [Краснобаев и др., 1995]. В настоящее время список минирующих пилильщиков этого региона насчитывает 11 видов [Ленгесова, 2003, 2004].

Сведения по морфологии пилильщиков-минеров фрагментарны. Так, по данным А.Н. Желоховцева [1988], личинки минирующих форм отличаются от свободноживущих наличием прогнатной головы с направленными вперед ротовыми органами и сильно редуцированными грудными ногами. В.М. Ермоленко [1972] приводит ряд особенностей строения минирующих личинок пилильщиков. К ним относятся: сдавленная дорсо-вентрально голова и тело, присутствие одной пары щетинок на наличнике, более широкая по сравнению с головой переднегрудь, наличие на переднеспинке хитинизированной поперечной пластинки. Им же отмечается, что у минеров каждый сегмент брюшка имеет как правило две поперечные складки (за и под дыхальцами), а также часто отсутствует анальная пара брюшных ног. Более подробно морфология минирующих видов изучена в работе немецких авторов Х. Лоренца и М. Крауса [Lorenz, Kraus, 1957]. Сведений же по экологии и биологии минирующих видов обнаружить не удалось.

Материал и методы

Автором было собрано более 300 личинок и личиночных шкурок пилильщиков минеров из Ульяновской и Самарской областей. Личинки разных возрастов были частично зафиксированы после ошпаривания кипятком в 70% этиловом спирте, частично доведены в развитии до имаго для подтверждения их видовой принадлежности. Зафиксированные формы в дальнейшем были

подвергнуты обработке (вывариванию в щелочи и препаровке) для изготовления тотальных препаратов с целью изучения хетотаксии. Листья с минами гербаризировались и хранились в коллекции кафедры зоологии Ульяновского государственного педагогического университета (УлГПУ) и автора статьи.

В ходе работы были изучены следующие виды: *Fenusa pusilla* (Lepeletier, 1823) на березах повислой (*Betula pendula* Roth.) и пушистой (*B. pubescens* Ehrh.) в крупных пузырчатых минах; *Fenusa ulmi* (Sanevall, 1844) на вязе приземистом (*Ulmus pumila* L.) в крупных пузырчатых минах; *Hinatara recta* (Thomson, 1871), личинки которого группами минируют листья клёна платановидного (*Acer platanoides* L.); *Parna tenella* (Klug, 1816) в крупных минах на липе сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.); *Messa glaucopis* (Konow, 1907), личинки которого одиночно минируют листья тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.); *Messa hortulana* (Klug, 1818), образующего мины на тополе чёрном (*Populus nigra* L.); *Profenusa thomsoni* (Konow, 1886), личинки которого развиваются в минах на *Betula pendula* Roth и были собраны в различных точках Ульяновской области, но в основном в парках областного центра; *Profenusa pygmaea* (Klug, 1818) с личинками на дубе черешчатом (*Quercus robur* L.); *Fenella nigrita* (Westwood, 1840) с лапчатки серебристой (*Potentilla argentea* L.), собранного на территории Жигулевского заповедника (Большая Бахилова поляна). Два вида (*Fenusa dohrnii* (Tischbein, 1846) и *Messa betuleti* (Klug, 1816)), которые ранее указывались для территории Среднего Поволжья [Краснобаев и др., 1995], нам обнаружить не удалось.

Из выше перечисленных видов наибольший вред растениям причиняют березовый (*Fenusa pusilla*), вязовый (*F. ulmi*), липовый (*Parna tenella*) и тополевый (*Messa glaucopis*) минирующие пилильщики. Все эти виды в условиях Среднего Поволжья имеют одну генерацию в год. Имаго всех видов-минеров небольших размеров (до 5 мм) и живут непродолжительное время (не более 2 недель). После спаривания самки откладывают яйца под эпидермис листа. Личинки пилильщиков развиваются внутри листовой пластинки, где имеют 4-5 линек. Взрослые личинки разрывают эпидермис листа, падают на землю и, окружая себя коконом, уходят на зимовку в почву. Взрослое насекомое выходит в мае — июне.

Обзор видов

***Fenusa pusilla* (Lepeletier, 1823) — березовый минирующий пилильщик** (рис. 1; 3-я стр. обложки: 10, 11)

Материал: более 30 личинок разных возрастов и 40 личиночных шкурок из мин на березе повислой, собранных в парках г. Ульяновск.

Морфология личинки. Длина взрослых личинок 7-9 мм. Голова слабо прогнатная, светло-желтая, явственно сплюснута в дорсо-вентральном направлении, сильно склеротизована. Лобные швы и прилегающие к ним области не склеротизованы. Антенны уплощенные, трехчлениковые. Переднегрудной щиток желтоватый, мощный, сильно склеротизованный, гранулированный, в передней части с продольным мембранозным швом. Передне-, средне- и заднегрудь без пятен снизу. Боковые стороны второго и третьего сегментов с зонами гранулированной склеротизации. Склеротизированные бляшки присутствуют также на краниальном крае второго тергита. Все стерниты груди с развитыми зонами склеротизации, особенно четкой на первом сегменте. Ноги мощные, четырехчлениковые, сильно склеротизованные. Брюшные ножки на 2-8 сегменте с четко развитой коксальной склеротизацией. Отдельные бляшки присутствуют на всех боковых сторонах сегментов и, возможно, снабжены щетинками. Анальные ножки срастаются в сильно склеротизированный в основании трубчатый вырост. Все тергиты брюшка (включая анальный щиток) с зонами шиповидной и гранулированной склеротизации.

Строение мины. Мина на листе обычно одиночная, занимает до половины его площади, неправильной формы, но большей частью овальная.

Экология. Большинство пораженных личинкой пилильщика листьев располагаются на высоте 2 метров от земли. Минируемые листья желтеют и в июне — июле засыхают. Обычно этот вид встречается локально, предпочитает хорошо освещенные и одиноко стоящие деревья.

***Fenusa ulmi* (Sandevall, 1844) — вязовый минирующий пилильщик** (рис. 2; 3-я стр. обложки: 1-5)

Материал: 120 личинок, собранных из мин на вязе приземистом (*Ulmus pumila* L.) в парках г. Ульяновск.

Морфология личинки. Длина взрослых личинок 6-8 мм. Голова круглая, слабо сдавленная дорсо-вентрально, светло-желтая, слабо склеротизованная. Щиток беловато-зеленый; средне- и заднегрудь сверху без пятен. Переднегрудь снизу с черным продольным пятном, средне- и заднегрудь — с округлыми срединными пятнами. Все грудные стерниты с темным срединным пятном. Грудные ножки четырехчлениковые, черно-коричневые, со слабым дистальным члеником. Брюшные сегменты в основном с 2 поперечными складками. Пигментация брюшных тергитов состоит из 2 пар пятен; стигмы обозначены в виде коричневатых штрихов. Слабо склеротизованные брюшные ножки развиты на 2-8-м сегментах. Кутикула шагреневанная, что особенно заметно перед брюшными ножками и на месте отсутствующих ножек 9 сегмента. Анальные ножки редуцированы. Анальная лопасть со слабой поперечной склеротизацией.

Строение мины. Особенностью строения мины *F. ulmi* является тот факт, что она всегда начинается у основания главной жилки. Мины темно-коричневые, широкие, неправильной формы, с разбросанными крупинками экскрементов. Часто на листе 2-3 мины, иногда до 8. Мелкие листья полностью заняты миной.

Экология и биология. Яйцо прозрачное, погружено под эпидермис нижней стороны листа, развивается (по нашим данным) 14-17 дней. Лет имаго происходит в конце апреля — начале мая. Мины на листьях вяза становятся заметны в конце мая — начале июня. Численность вида зависит от погодных условий, и поздние заморозки весной 2003, 2005 и 2007 гг. привели к тому, что пораженных листьев было значительно меньше, чем в 2002 и 2004 гг.

***Messa glaucopis* (Konow, 1907) — тополевый минирующий пилильщик** (рис. 3; 3-я стр. обложки: 7-9)

Материал: 70 личинок, собранных из мин на тополе бальзамическом (*Populus balsamifera* L.) в г. Ульяновск.

Морфология личинки. Длина взрослых личинок 9-11 мм. Голова мелкая, шаровидная, гипогнатная, слабо пигментирована, ее ротовые органы направлены немного вперед. Грудные ножки 4-члениковые. Переднегрудной щиток слабо склеротизованный. На тергитах брюшка развита Т-образная склеротизация, состоящая из отдельных шипиков. Анальная площадка без склеротизации. Брюшные ножки в виде бугорков, анальные ножки полностью отсутствуют. Боковые стороны брюшка со склеротизованным основанием.

Строение мины. Мины пилильщика всегда начинаются у вершины листа, обычно очень крупные, двусторонние, хорошо видимые издали, внутри с очень активными и чаще всего одиночными личинками. В том случае, если яйца отложены рядом друг от друга, развивающиеся из них личинки образуют совместную мину. На листьях среднего размера мины часто достигают срединной жилки, мелкие листья иногда полностью заняты миной.

Экология. Личинки этого пилильщика обнаружены на тополе бальзамическом, широко используемом в озеленении всей территории г. Ульяновска. С 2002 по 2007 гг. тополевый минирующий пилильщик всегда давал локальные вспышки и встречался на территории Ульяновска везде, где произрастал тополь бальзамический.

***Parna tenella* (Klug, 1816) — липовый минирующий пилильщик** (рис. 4; 3-я стр. обложки: 12).

Материал: 80 личинок, собранных из мин на липе сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в парках г. Ульяновск.

Морфология личинки. Длина взрослых личинок 9-11 мм. Голова мелкая, шаровидная гипогнатная, слабо пигментированная, ее ротовые органы направлены немного вперед. Грудные ножки 4-члениковые. Кожа светлая, слабо шагреневанная, сверху с 2 поперечными складками. Простернит с коричневым удлиненным пятном. Стерниты средне- и заднегруды с округлыми срединными пятнами. Грудные ножки с 3-4 бородавками на внутренней стороне. Девятый стернит на месте отсутствующих ног с плоской выпуклостью.

Строение мины. Мина начинается всегда от края листа, продолжается в небольшой канал и затем расширяется в широкое пятно. Они могут располагаться в любой части листа, но чаще по бокам.

Экология и биология. В мине обычно одна личинка, живущая брюшной стороной вверх. Очень распространенный, но локальный вид, развивающийся на липе и дающий вспышки численности в парках и зеленых зонах г. Ульяновска.

Другие виды пилильщиков-минеров известны нам только по личиночным шкуркам и характерным минам на кормовых растениях (3-я стр. обложки: 6).

Влияние минирующего образа жизни на строение и развитие личинок

Столь специализированный образ жизни, как минирующий, должен был бы существенно отражаться на строении тела. Действительно, в сильно выраженных случаях приспособления к минированию многие органы минеров подверглись существенным модификациям по сравнению с таковыми личинок, ведущих свободный образ жизни. В первую очередь сильно изменяется форма тела: вместо более или менее цилиндрического тела дорзо-вентрально уплощается. Для минеров характерен прогнатный тип головы. Пища минеров находится перед или по сторонам от головы, в связи с чем ротовые органы направлены более или менее вперед. Последнее достигается сильным развитием переднегрудных мышц, что приводит к разрастанию переднегрудного щитка. Прогнатизм головы вызвал и сильное смещение кзади вершины темени, а также преобразование эпикраниального шва. На тергитах груди и нередко брюшка имеются участки с рельефной структурой, что, вероятно, позволяет личинке двигаться и удерживаться в тканях листа. Как следствие скрытого образа жизни сильно редуцируется и иногда даже полностью утрачивается пигментация, а у видов *Fenusa pusilla*, *F. ulmi*, *Parna tenella* и *Messa glaucopis* даже отсутствуют щетинки на сегментах тела. По сравнению со свободноживущими формами продолжительность развития минеров идет быстрее (что может быть объяснено их питанием мягкими тканями листа) с меньшим количеством линек. Все пилильщики минеры преобладающе монофаги.

Особенности мины пилильщиков-минеров

У всех изученных форм мина примитивного типа: неправильно пузыревидная, вздутая, двусторонняя, хорошо заметная и не маскируемая никакими специальными скручиваниями и складками листа. Специализация личинок пилильщиков отсутствует и в способах выгрызания мезофилла: они питаются неупорядоченно, в результате чего мины одного и того же вида сильно отличаются по форме, размерам и расположению на листе. Подобно минам двукрылых, на просвет в мине пилильщика видны точечные участки недоеденного мезофилла. Экскременты этих минеров располагаются свободно в нижней части мины, сбиваясь туда как под действием силы тяжести, так и под воздействием ветра, в отличие от чешуекрылых, у которых экскременты располагаются в виде шнуровидных или шаровидных полос.

Заключение

Минирующий образ жизни — это своеобразное приспособление организма. В пользу его прогрессивности свидетельствуют морфологические особенности минеров, выраженные в значительных преобразованиях ряда структур. Вероятно, личинки пилильщиков исходно только факультативно занимались минированием, однако (в отличие от чешуекрылых) примеры переходного образа жизни у пилильщиков не обнаружены. Кроме того, по данным Л. Зорагена [Sorhagen, 1866 — цит. по: Ермоленко, 1972], пятновидная мина, характерная для всех пилильщиков-минеров, является исходной и неспециализированной. Специфика морфологических преобразований также свидетельствуют о том, что изменения, произошедшие у пилильщиков-минеров, не столь специфичны.

Исходя из полученных результатов, можно предположить, что пилильщики перешли к минированию значительно позже других групп. В пользу этого говорит тот факт, что у их личинок слабо выражен прогнатизм головы, незначительно редуцированы грудные ноги (часто сохраняющие то же число члеников, что и свободноживущие формы), слабо редуцированы антенны. Отсутствие выраженной хетотаксии у минеров не является возражением данному утверждению, так как щетинистый покров сильно ослаблен и у свободноживущих личинок пилильщиков.

Поскольку в периоды высокой численности все пилильщики-минеры в значительной степени повреждают ассимиляционный аппарат и снижают декоративность и устойчивость деревьев, необходимо дальнейшее изучение их биологии и экологии. Особой важны исследования, связанные с выявлением паразитов пилильщиков-минеров, которых можно использовать в качестве агентов биологической защиты растений.

Благодарности. Выражаю свою искреннюю признательность Э.Й. ван Ньюкеркену (Dr. E.J. van Nieukerken, Leiden, The Netherlands) за помощь в определении отдельных мин, С.А. Белокобыльскому (Санкт-Петербург) за ряд замечаний, А.В. Мищенко (Ульяновск) за предоставление фотографии мин дубового минирующего пилильщика. Данная работа выполнена в рамках исследований кафедры зоологии УлГПУ по изучению биоразнообразия насекомых Среднего Поволжья.

Литература

- Герасимов А.М. 1952. Гусеницы / Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 1, вып. 2. Ч. 1. М.—Л. 339 с.
- Ермоленко В.М. 1972. Рогохвосты та пилильщики. Тентредоподібні пилильщики. Сімбіциди. Бластикотоміди / Фауна України. Т.10, вип. 2. Київ: Наукова думка. 204 с.
- Желоховцев А.Н. 1988. Отряд Hymenoptera — перепончатокрылые. Подотряд Symphyta — сидячебрюхие / Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3, Ч.6. Л.: Наука. 268 с.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. 1996. Список пилильщиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. 2 // Энтомолог. обозр. Т.75, вып. 2. С. 357 - 379.
- Краснобаев Ю.П., Антропов Л.В., Любвина Т.В., Забелин С.И. 1995. Фауна беспозвоночных Жигулей. V. Отряд Hymenoptera // Самарская Лука. Бюл. №6. Самара. С.123-144.
- Ленгесова Н.А. 2003. Материалы к фауне пилильщиков семейства Tenthredinidae (Hymenoptera, Symphyta) Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Вып. 4. Ульяновск. С. 92-95.
- Ленгесова Н.А. 2004. Дополнение к фауне пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Ульяновской области // Там же. Вып. 5. С. 80-83.
- Щеголев В.Н. 1947. Определитель насекомых по повреждениям культурных растений. М.—Л.: Изд-во колх. и сов. литературы. 525 с.
- Lorenz H., Kraus M. 1957. Die Larvalsystematik der Blattwespen (Tenthredinoidea und Megalodontidea) / Abh. Larvalsyst. Insekten. 1. Berlin. 389 S.

Поступила в редакцию 5.12.2006

РЕЗЮМЕ. Установлен предварительный список видов пилильщиков-минеров территории Среднего Поволжья, включающий 11 видов. Для 4 видов, *Fenusa pusilla* (Lepeletier, 1823), *F. ulmi* (Sandevall, 1844), *Parna tenella* (Klug, 1816) и *Messa glaucopis* (Konow, 1907), вызывающих локальные вспышки численности и повреждающие *Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh., *Ulmus pumila* L., *Tilia cordata* Mill. и *Populus balsamifera* L., рассмотрены морфология и биология. Библ. 9.

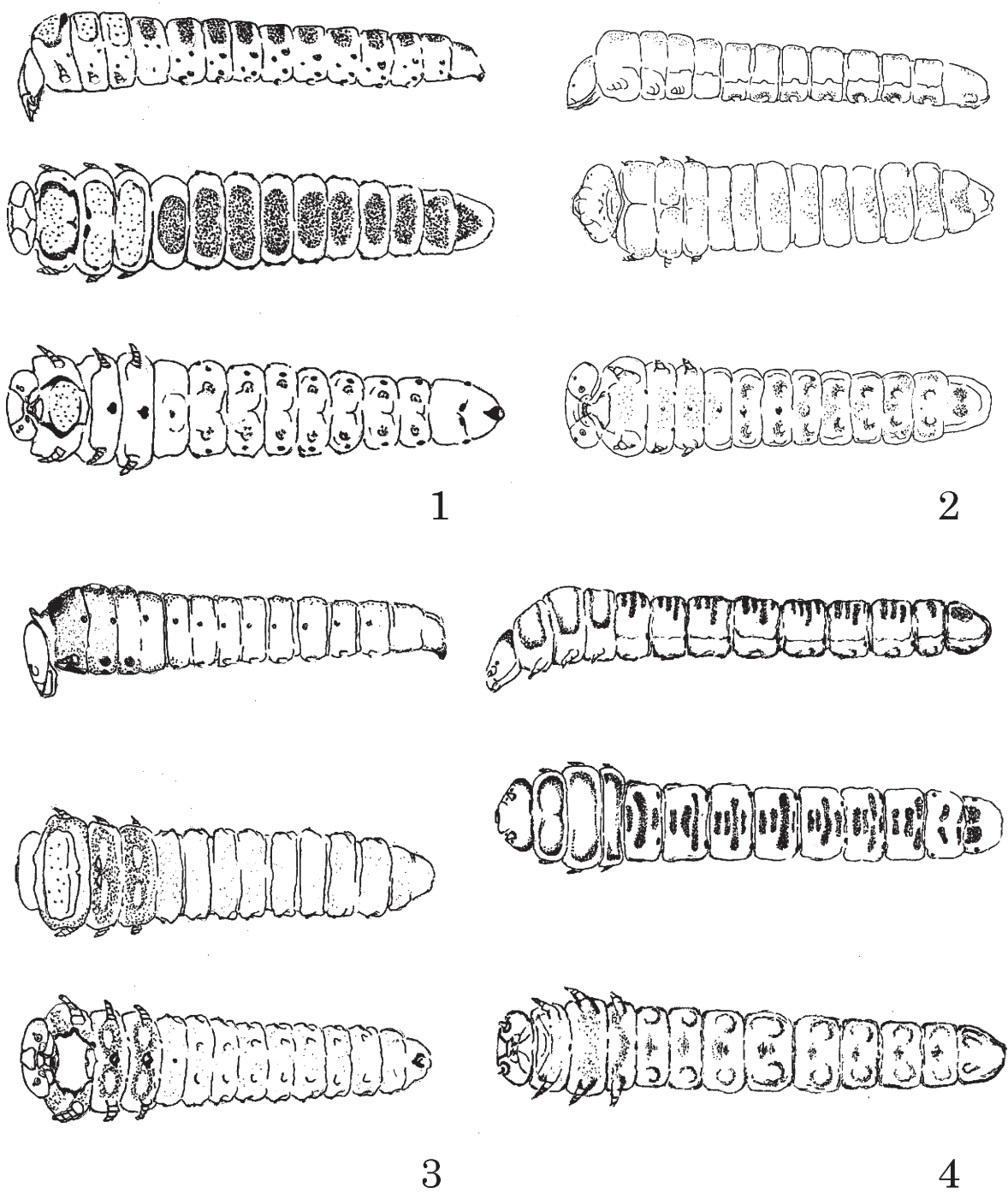


Рис. 1-4. Взрослые личинки минующих видов пилильщиков (Tenthredinidae: Fenusini):
латеральная, дорсальная и вентральная проекции соответственно.

1. *Fenusa pusilla* (Lepeletier, 1823); 2. *Fenusa ulmi* (Sandevall, 1844); 3. *Messa glaucopsis* (Konow, 1907);
4. *Parna tenella* (Klug, 1816).

