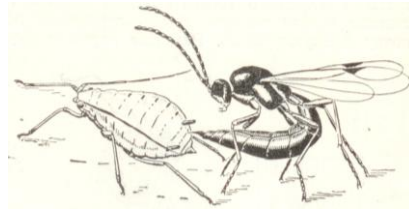


А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
паразитических перепончатокрылых
(Hymenoptera: Apocrita: Parasitica)



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ 2013

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
паразитических перепончатокрылых
(Hymenoptera: Apocrita: Parasitica)

Учебно-методическое пособие
к курсу «Сезонные циклы насекомых»
для студентов магистратуры на кафедре энтомологии

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2013

УДК 595.7
ББК 28.691.89
С22

Рецензент докт. биол. наук *О. Г. Овчинникова*
(Зоол. ин-т РАН)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
С.-Петербургского государственного университета*

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л.

С22 Биология и экология паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera: Apocrita: Parasitica): Учебно-метод. пособие к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов магистратуры на кафедре энтомологии. — СПб., 2013. — 94 с.

Обобщены сведения по биологии и экологии паразитических насекомых. На основе экспериментальных данных проанализированы механизмы синхронизации сезонного развития паразитоидов и их хозяев. На примере наиболее изученных видов показано, что сопряженность формирования диапаузы, от которой зависит сопряженность всех этапов сезонного развития, в большинстве случаев достигается на основе: 1) совершенно автономных, но сходных реакций паразита и хозяина на воздействие внешних факторов; 2) одновременной зависимостью сезонного развития паразита от внешних факторов и от физиологического состояния хозяина; 3) полной зависимостью фенологии паразита от фенологии хозяина. Имеющиеся литературные материалы свидетельствуют о доминировании самостоятельных реакций паразитоидов регуляции их сезонного развития.

Предназначено для студентов энтомологических специальностей университетов, биологических факультетов сельскохозяйственных и лесотехнических вузов.

ББК 28.691.89

Издание осуществлено при финансовой поддержке Благотворительного «Фонда Инессы».

© А.Х. Саулич,
Д.Л. Мусолин, 2013
© С.-Петербургский
государственный
университет, 2013

ВВЕДЕНИЕ

Насекомые-энтомофаги характеризуются тем, что хотя бы на одной из фаз своего развития они питаются живыми тканями или жидким содержимым тела (гемолимфой) другого насекомого. Распространенность их очень широка. Энтомофаги встречаются в 224 семействах из 14 отрядов, составляя в видовом отношении 60–70% от количества описанных видов насекомых (Тобиас, 2004).

Существуют две основные группы энтомофагов – хищники и паразиты. **Хищники** нападают на жертву путем прямой атаки и более или менее быстро её поедают. Обычно для питания хищника на протяжении его жизни требуется несколько особей жертвы. Хищник крупнее своей жертвы. **Паразиты** же в период личиночной стадии прикреплены к телу хозяина снаружи или развиваются внутри него и обычно достаточно длительное время питаются за счет живого, хотя иногда и парализованного, насекомого. Для развития паразита (паразитов) в течение всей его жизни, как правило, требуется одна особь хозяина, и, как следствие, паразит всегда мельче хозяина.

Деление энтомофагов на хищников и паразитов достаточно условно. Некоторые паразиты яиц или личинок, собранных в группу, закончив питание в одной особи хозяина, иногда переходят на другую и тем самым становятся хищниками. Многие перепончатокрылые энтомофага, чьи личинки развиваются как паразиты, во взрослой стадии питаются гемолимфой хозяев своих личинок, то есть ведут себя как хищники (Тобиас, 2004).

Особо следует сказать о жалящих осах, которых нередко относят к хищникам. Действительно, они нападают на свою жертву путем прямой атаки, однако не поедают ее, как это делают хищники, а выкармливают ею своих личинок, каждая из которых съедает лишь одно из добытых насекомых (виды рода *Ammophila*). В этом случае по приведенному выше определению личинка осы является паразитом. Значительно чаще личинка съедает несколько добытых самкой особей, и в этом случае она ведет себя как хищник. Называть такие виды хищниками было бы неправильно, поскольку сами взрослые осы добытыми насекомыми, как правило, не питаются. Более точное их название – **энтомофаги-охотники**.

Объект атаки хищника принято называть **жертвой**, паразита – **хозяином**, охотника – **добычей**. Таким образом, существуют системы **хищник–жертва**, **паразит–хозяин**, **охотник–добыча**.

Насекомые-хищники по общим биологическим характеристикам подобны хищникам из других групп животных. Они или быстро передвигаются, охотясь за жертвой (стрекозы, жужелицы), или подстерегают жертву, как богомолы, или ловят её с помощью особых приемов, как муравьиные львы. Иногда они используют приспособления для лова (тенета личинок некоторых ручейников) или обитают в скоплениях своих жертв и тогда не нуждаются в особых приемах и приспособлениях и могут быть медлительными (личинки и имаго кокцинеллид, личинки златоглазок и мух-сирфид в колониях тлей или щитовок).

Что касается паразитических насекомых-энтомофагов, то зачастую по образу жизни они существенно отличаются от паразитов в других группах животных следующими особенностями:

1. Их развитие за счет содержимого тела хозяина приводит к гибели хозяина, который, будучи зараженным, не способен (за редким исключением) размножаться. В других группах паразитических животных гибель хозяина обычно не происходит и хозяин не теряет способность размножаться. Если хозяин все же погибает, то это происходит случайно и, как правило, при неустановившихся хозяино-паразитных отношениях.

2. Паразитические насекомые-энтомофаги являются паразитами лишь на личиночной стадии, ведя во взрослом состоянии свободный образ жизни. Их имаго ни морфологически, ни по общим биологическим показателям не отличаются от других (непаразитических) насекомых.

3. Хозяева паразитических насекомых-энтомофагов относятся к тому же классу, то есть к насекомым (исключение – немногочисленные паразиты пауков и клещей).

4. Паразитические насекомые-энтомофаги достигают относительно крупных размеров – того же порядка, что и их хозяева; в других группах паразитов они обычно на несколько порядков мельче своих хозяев.

Паразитических насекомых-энтомофагов часто, особенно в зарубежной литературе, называют **паразитоидами**, подчеркивая, что эти насекомые паразитируют лишь на одной (личиночной) стадии, а на имагинальной стадии они не паразитируют. Три семейства перепончатокрылых насекомых – Ichneumonidae, Braconidae и Pteromalidae – представляют 90% всех паразитоидов (Тобиас, 2004).

По местоположению на хозяине различают наружных паразитов, или **эктопаразитов**, и внутренних паразитов, или **эндопаразитов**. Первые развиваются снаружи на теле хозяина, вторые – внутри него. Различия между экто- и эндопаразитами показаны в табл. 1.

Таблица 1. Различия между экто- и эндопаразитами (по: Тобиас, 2004)

Эктопаразиты	Эндопаразиты
Все развитие проходит снаружи тела хозяина	Большая часть развития проходит внутри хозяина
Заражают, как правило, скрытноживущих хозяев	Заражают как скрытно-, так и открытоживущих хозяев
Предпочитают личинок старшего возраста, реже куколок	Заражают личинок всех возрастов, куколок и имаго
Необратимо парализуют хозяев	Парализация лишь изредка и всегда временная
Слабо специализированы физиологически, широкий круг хозяев	Выражена приуроченность к определенным таксономическим группам хозяев
Обычно групповые паразиты	Чаще всего одиночные (кроме полиэмбрионических и на нарастающих хозяевах)
Яйца умеренно крупные, с большим запасом желтка и плотным хорионом	Яйца преимущественно мелкие, с тонким хорионом; развит трофамнион
Личинки морфологически однообразны (гипеноптеройдный тип), 5 возрастов	Личинки чрезвычайно разнообразны, обычен гиперметаморфоз, 3 возраста
Высокая скорость развития личинок, зависящая в основном от температуры	Скорость развития зависит от возраста и физиологического состояния хозяина
Зимовка на стадии зрелой личинки или имаго	Характерна зимовка личинки I возраста в теле хозяина или старшего возраста в коконе

В настоящее время для обозначения этих двух стратегий развития паразитических насекомых предложено использовать термины **идиобионтная** и **коинобионтная стратегии** (Askew, Shaw, 1986).

У наездников с идиобионтной стратегией онтогенеза преимагинальных стадий (идиобионтная личинка) самка откладывает яйцо обычно наружно, на поверхность тела хозяина, как правило, живущего скрытно – в листовой мине, галле, коконе, пупарии, яйце, мумии другого хозяина. В процессе яйцекладки самка вводит в организм хозяина секрет, который убивает его или необратимо парализует.

При коинобионтной стратегии (коинобионтная личинка) самка откладывает яйцо в гемоцель, в какую-нибудь ткань или орган открыто живущего хозяина. Секрет, вводимый самкой, не парализует хозяина, но подавляет его иммунную реакцию. Вышедшая из яйца личинка вступает в сложные отношения с активным хозяином на гормональном уровне, стимулируя или, наоборот, задерживая его развитие. Иными словами, берет на себя функцию регуляции процессами его развития.

Своеобразной чертой коинобионтной личинки является её способность, находясь в гемоцеле хозяина, переходить из одной стадии его жизненного цикла в другую (нередко без собственного развития и патологического влияния на хозяина). Это происходит до тех пор, пока хозяин не достигнет поздней стадии своего развития, существенно увеличившись в размерах. Только на этой стадии паразит активизируется и приступает к интенсивному питанию. Исходя из заражаемой стадии и стадии, в которой паразит завершает свое развитие, данный тип паразитизма называется «яйце-личиночным» или «личиночно-куколочным» (Сугоняев, Войнович, 2006).

По числу особей внутри одной особи хозяина или на нем различают **одиночных** (солитарных) и **групповых** (грегарные) паразитов. Паразитизм может быть групповым по разным причинам:

1) за счет откладки одной самкой одновременно нескольких яиц;

2) за счет деления одного яйца на несколько зародышей (полиэмбриония);

3) в результате повторной откладки яиц той же или другой самкой того же вида энтомофага.

В последнем случае принято говорить о **перезаражении**, или **суперпаразитизме**. Если яйца дополнительно откладывает та же самка, то это – **самопаразитизм**, если другая самка того же вида – **конспецифический паразитизм**. Если хозяина повторно заражает самка паразита другого вида, говорят о **множественном паразитизме**, или **мультипаразитизме**. Синонимами этого термина являются еще три равнозначных – **синпаразитизм**, **копаразитизм** и **сопаразитизм**.

У большинства паразитоидов выработались разнообразные способы предотвращения конкуренции среди своих потомков. Однако не все виды обладают такой способностью, и тогда происходит «**перенасыщенный паразитизм**». При этом на каждую особь вида-хозяина приходится большее число потомков паразитоида, чем может прокормить хозяин. В этом случае погибают в первую очередь личинки более мелкие и молодые, нередко принадлежащие к другому виду. Когда в хозяине развиваются личинки одного и того же вида паразитов возникает конкуренция, и существуют разные способы устранения «избыточных» паразитов.

Физическое устранение. Избыточные паразитоиды часто устраняются посредством преднамеренного физиче-

ского нападения. Вот как описывает свои наблюдения проф. Г. Солт (1964). В качестве объекта исследования был выбран специализированный паразит мельничной огневки *Ephestia kühniella* (Zell.) – *Nemeritis canescens* Grav. (сем. Ichneumonidae). Самки этого вида охотно откладывают более чем по одному яйцу на гусеницу мельничной огневки, хотя каждая гусеница может прокормить только одну особь наездника. Если оставить 3 самок наездника *N. canescens* и 15 гусениц *E. kühniella* вместе на 4 ч при температуре 25 °С, то самки отложат в подходящих хозяев от 3 до 6 яиц в каждого. При 25 °С из яиц паразитоида через 70 ± 2 ч вылупятся личинки. Вскрытие зараженных таким образом хозяев в течение последующих 4 ч обнаруживает пары только недавно вылупившихся личинок, сцепившихся в схватке. Если их поместить в физиологический раствор сразу после вскрытия хозяина, одна из личинок так сильно впивается челюстями в тело другой, что они не разъединяются, когда их передвигают в растворе или переносят на предметное стекло.

Такое преднамеренное нападение происходит непосредственно после вылупления личинок и заканчивается обычно по истечении примерно 12 ч. Имеется один победитель, еще не прошедший ни одной линьки, но кишечник которого уже наполнен пищей. На побежденных особях можно обнаружить следы повреждений. Таким образом, «избыточные личинки» наездника *N. canescens* в гусеницах мельничной огневки устраняются в результате преднамеренного физического нападения.

Следует отметить, что все личинки *N. canescens*, участвовавшие в такого рода схватках, были приблизительно одного возраста (самое начало первой личиночной стадии). Большинство наблюдений относилось к особям, чей возраст отличался не более, чем на 4 ч. Исследования по-

казали, что у многих паразитических перепончатокрылых челюсти личинок первого возраста приспособлены для схваток, тогда как у личинок более старших возрастов челюсти становятся гораздо менее пригодными для схваток. Часто они становятся такими нежными, что не могут ни протыкать кутикулу, ни откусывать ткани других личинок (рис. 1).

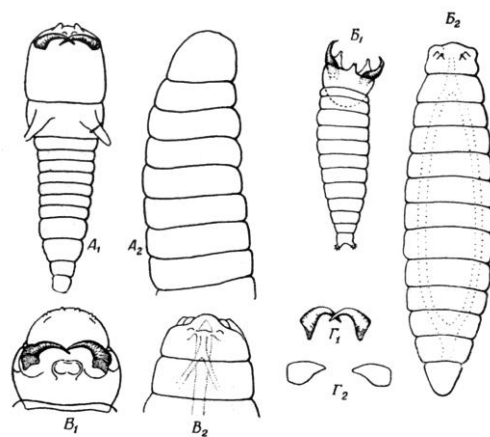


Рис. 1. Личинки паразитоидных перепончатокрылых, имеющих мандибулы, пригодные для схваток в первом личиночном возрасте (A_1 , B_1 , B_1 , Γ_1), но не пригодные во втором личиночном возрасте (A_2 , B_2 , B_2 , Γ_2) (по: Солт, 1964).

A_1 , A_2 – *Opius fletcheri* Silvestri; B_1 , B_2 – *Galesus silvestrii* Kieffer; B_1 , B_2 – *Diplazon fissorius* (Gravenhorst); Γ_1 , Γ_2 – мандибулы *Meteorus versicolor* (Wesmael).

Однако надо отметить, что такое физическое устранение возможно не только при специальном поиске жертвы, но и при механическом столкновении во время питания (Bartlett, Ball, 1964).

Физиологическое подавление. Когда яйца откладываются в одного хозяина с большим интервалом (более 40 ч), так что конкуренты заметно отличаются друг от друга по возрасту, в действие вступает другой механизм конкуренции – физиологическое подавление, когда старшие личинки пассивно подавляют развитие своих младших конкурентов. Механизм действия физиологического подавления пока изучен слабо. Еще в начале прошлого века было выдвинуто предположение (в дальнейшем неоднократно подтвердившееся многими наблюдениями), что старшие личинки паразитов способны выделять в гемолимфу хозяина цитолитический фермент, губительно действующий на развитие личинок более младшего возраста (Thompson, Parker, 1927).

Позже в серии остроумных опытов (Fisher, 1961) было показано, что такое пассивное подавление связано и с количеством кислорода, растворенного в гемолимфе хозяина, которое заметно снижается с момента перехода во II личиночную стадию. Если в том же хозяине присутствуют личинки более старшего возраста, создается дефицит кислорода, и молодые личинки гибнут от удушья.

Широко распространен среди паразитоидов **сверхпаразитизм**, т.е. паразитирование на паразитах. Подавляющее большинство насекомых-сверхпаразитов составляют ихневмониды и хальциды. Обычно наблюдается паразитизм второго порядка, реже – третьего и крайне редко – четвертого порядка. Сверхпаразитизм распространен настолько широко, что иногда сводит «на нет» все усилия, потраченные при интродукции паразитов в различных программах биологического контроля численности вредных видов насекомых. Первичного паразита, интродуцированного для истребления завезенного вредителя, сверх-

паразиты могут уничтожить раньше, чем он сумеет акклиматизироваться в том районе, где был выпущен. Однако надо иметь в виду, что невозможно безоговорочно отнести какую-либо группу насекомых к категории сверхпаразитов в отличие от первичных паразитов. Многие виды в одних случаях ведут себя как первичные паразиты, а в других условиях становятся сверхпаразитами.

Как происходит заражение при сверхпаразитизме? Простой пример дают виды сем. *Trigonalidae* (надсем. *Bethyloidea*). Самки откладывают множество микроскопических яиц на листья. Репродуктивный потенциал самок этого семейства очень высок: за несколько дней они могут отложить до 10 000 яиц. Зародыши внутри яиц сохраняют жизнеспособность в течение нескольких месяцев. Личинки выходят только после того, как яйца будут проглочены питающимися на листьях гусеницами. Но гусеницы для этих паразитических личинок не будут хозяевами, а станут только местом ожидания настоящего хозяина – паразитической личинки первого порядка – чаще всего наездника. Несколько часов отродившиеся личинки сем. *Trigonalidae* находятся в кишечнике гусеницы, затем через стенку кишечника эти личинки попадают в полость тела, где становятся паразитами первого порядка. Если гусеница окажется зараженной наездником, то личинка из сем. *Trigonalidae* найдет её и будет паразитировать на ней уже в качестве паразита второго порядка.

Некоторые паразиты нередко становятся сверхпаразитами своего собственного вида. Такое явление наблюдается, например у афеленид рода *Coccophagus*. Самки ихневмонида *Nemeritis canescens*, вылупившиеся первыми, немедленно заражают куколок своего вида, из которых еще не вывелись взрослые насекомые (Суитмен, 1964).

Паразиты-энтомофаги относятся к насекомым с полным превращением, для которых характерно резкое разделение функций между личиночной и имагинальной стадиями. Первая из них накапливает энергетические ресурсы, тогда как вторая осуществляет размножение и расселение. Однако взрослые особи многих видов паразитических перепончатокрылых нуждаются в дополнительном питании.

Значение имагинального питания неодинаково у разных видов, что связано с состоянием половых органов у самок в момент вылета. Фландерс (Flanders, 1950) предложил разделить перепончатокрылых паразитоидов на **проовигенных** и **синовигенных**. Первая группа, объединяющая *проовигенные* виды, характеризуется тем, что оогенез в основном (если не полностью) заканчивается у самок до начала яйцекладки. Самки представителей этой группы отличаются небольшой продолжительностью жизни и не способны к длительному сохранению яиц. В этом случае созревание половых продуктов происходит исключительно за счет ресурсов, накопленных на стадии личинки, а дополнительное питание только увеличивает продолжительность жизни самок и не влияет на плодовитость. У относящихся ко второй группе *синовигенных* видов оогенез происходит более или менее непрерывно в течение жизни взрослых особей, которые живут длительное время.

Однако позднее обнаружили виды, у которых самки вылетают с некоторым количеством зрелых яиц, после чего оогенез продолжается. В связи с этим было предложено создать третью «промежуточную» категорию овигенности. Именно к этой категории «проовигенных с дополнительным созреванием» можно отнести самок всех исследованных видов рода *Trichogramma*, которые вылетают со

значительным количеством зрелых, готовых к откладке яиц и с созревающими ооцитами в овариолах (Donaldson, Walter, 1988). Строго говоря, все они являются синовигенными видами, согласно первоначальной трактовке этого понятия (Flanders, 1950), однако при отсутствии углеводной подкормки самки откладывают яйца на протяжении лишь немногих дней, после чего яйцекладка может прекратиться.

Наиболее известными источниками дополнительного имагинального питания для паразитоидов служат сладкие выделения растений и насекомых (медвяная роса). Широко распространено и питание гемолимфой хозяев, которая вытекает из ран, нанесенных яйцекладом. В простейшей форме питание за счет хозяина сводится к простому слизыванию капли гемолимфы, выступающей в месте укола яйцекладом тела хозяина, который одновременно пригоден и для заражения. Такое поведение отмечено для многих паразитических перепончатокрылых.

Дальнейшее усиление роли белкового питания сопровождается тем, что, наряду с использованием гемолимфы, выступающей из раны в теле хозяев при их заражении, самки паразитов начинают использовать отдельных хозяев исключительно для собственного питания. Последующая специализация в этом направлении приводит к тому, что заражение хозяина и питание его соками становятся совершенно независимыми процессами, для которых используются разные особи хозяина.

В некоторых случаях набор насекомых, используемых для питания самками паразита, выходит за пределы круга хозяев. Так, *Microterys nietneri* Motsch. (= *M. flavus* Howard; Encyrtidae), паразитирующий на мягкой ложнощитовке *Coccus hesperidum*, питается не только особями этого вида,

но и маслинными щитовками *Saisettia oleae* Olivier, которых он не заражает (Викторов, 1976).

Смертность хозяев, вызванная дополнительным питанием самок, может иногда превышать гибель, вызванную заражением. Поразительный пример дает ихневмонид *Itopectis conquisitor* Say, который паразитирует на куколках непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.). Оказалось, что число уколотых им куколок хозяина более, чем в 200 раз превышает число паразитированных (Campbell, 1963).

Большой интерес представляют вопросы, связанные с пищевой специализацией паразитических перепончатокрылых к хозяевам. Чем же лимитируется круг их хозяев? Поиск подходящих условий обычно осуществляется самками и сводится к выбору места для откладки яиц, лишь в некоторых случаях пищевая специализация личинок оказывается значительно более широкой, чем избирательность самок, и тогда именно последняя определяет пищевую специализацию вида в целом (Messina, 1998).

Литература по обсуждаемому вопросу обширна. Существуют разные мнения в отношении значения различных факторов в определении пищевого предпочтения. В оригинальной классификации, предложенной М.А. Козловым (1972), выделены три основных типа специализации наездников к хозяевам.

1. **Морфо-типическая специализация**, при которой выбор хозяев зависит от габитуального сходства хозяев или от внешнего сходства образований, в которых обитают хозяева. Такое сходство могут приобретать:

а) Определенные фазы развития насекомых из далеких систематических групп. Например, в состав хозяев *Trichogramma minutum* Riley входят 127 видов из 34 се-

мейств и 6 отрядов (Реск, 1963). Хозяев этого вида объединяет внешнее сходство их яиц. *Gelis tenellus* Say (сем. Ichneumonidae) насчитывает в числе хозяев представителей сетчатокрылых (3 вида), чешуекрылых (11 видов) и перепончатокрылых (2 вида пилильщиков и 14 видов ихневмонидных наездников) (Townes, Townes, 1951). Хозяева эти сходны тем, что окукливаются во внешне похожих коконах, внутри которых и паразитирует *G. tenellus*.

б) Разные фазы развития далеких систематических групп членистоногих так или иначе сходные внешне. Например, энциртид *Homalotylus quaylei* Timb. известен как паразит личинок божьих коровок трибы Scimnini и червеца *Pseudococcus comstocki* Kuw. (Никольская, 1952). Личинки божьих коровок трибы Scimnini покрыты воском и напоминают мучнистых червецов.

в) Систематически далекие хозяева, обитающие во внешне сходных образованиях. Например, хальциды рода *Torymus* Dalm. (сем. Torymidae) паразитируют на личинках насекомых из семейств Cecidomyiidae, Cynipidae, Trypetidae, Eurytomidae, Tentredinidae, Psylloidea, обитающих во внешне похожих галлах. Другие хозяева *Torymus* паразитируют в яйцах богомоллов, заключенных в оотеку, также напоминающую галлы.

2. Филогенетическая специализация – приспособление паразитов к паразитированию в какой-либо одной родственной группе хозяев. При такой специализации паразиты в своей эволюции тесно связаны с эволюцией их хозяев. Иными словами эволюция паразитов протекает сопряженно с эволюцией хозяев во времени и в пространстве, т.е. дивергенция паразитов следует за дивергенцией хозяев. Хороший пример такой специализации к своим хозяевам – кокцидам дают наездники энциртиды (подробнее см. раздел 3).

3. Топологическая специализация – это выработавшееся в процессе эволюции приспособление наездников к паразитированию на неродственных группах хозяев, представляющих отдельные звенья одной пищевой цепи. В этом случае состав хозяев наездников определяется, прежде всего, таким фактором, как совместное обитание основных хозяев наездников и консументов этих хозяев. Например, основная масса энциртид (около 70%) паразитирует на равнокрылых хоботных (отр. Homoptera). Из них около 7% видов перешло к паразитированию на консументах своих хозяев, являясь паразитами хищных мух, хищных жуков и сетчатокрылых, которые в свою очередь занимают сходную экологическую нишу, будучи хищниками кокцид.

В зависимости от видовой принадлежности зимовка у паразитических перепончатокрылых происходит либо на стадии имаго вне тела хозяина, либо в разных личиночных возрастах в теле хозяина. При этом в одном хозяине могут зимовать разные виды паразитов. Например, в зимующей личинке II стадии акациевой ложнощитовки *Parthenolecanium corni* Vouché диапаузируют личинка I стадии энциртида *Blastothrix longipennis* How (= *confusa* Erdos), личинка III стадии *Metaphycus insidiosus* Mercet и личинка II стадии *Coccophagus lycimnia* Walk. (Саакян-Баранова и др., 1971).

Интересно отметить, что паразиты имеют сходную со своими хозяевами стратегию переживания экстремально низких температур, проявляя при этом и одинаковую, а в некоторых случаях и большую, степень устойчивости к действию отрицательных температур (Humble, 2006; Hansen, 2010).

1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

В данном разделе мы кратко рассмотрим основные черты, свойственные отдельным семействам паразитических перепончатокрылых. Наиболее используемые в биологическом контроле виды относятся к трем (Ichneumonoidea, Chalcidoidea, Proctotrupoidea) из 10 известных надсемейств Parasitica (**Hymenoptera, Apocrita**) (Суитмен, 1964). Ниже приведены семейства двух надсемейств, на примере которых изложен дальнейший материал.

Подотр. Apocrita – стебельчатобрюхие

Надсем. Ichneumonoidea – наездники

Сем. Ichneumonidae

Сем. Braconidae

Сем. Aphidiidae

Надсем. Chalcidoidea – хальциды

Сем. Mymaridae

Сем. Trichogrammatidae

Сем. Eulophidae

Сем. Encyrtidae

Сем. Pteromalidae

Сем. Chalcididae

Сем. Aphelinidae

1.1. Надсем. Ichneumonoidea – наездники

Это самое большое надсемейство перепончатокрылых, насчитывающее, по некоторым оценкам, до 100 тыс. видов

(Wahl, Sharkey, 1993), включает три основных семейства – Ichneumonidae, Braconidae и Aphidiidae.

1.1.1. Сем. Ichneumonidae – настоящие наездники

Очень богатое видами семейство (более 23 тыс. видов; Huber, 2009) включает самых крупных паразитических перепончатокрылых. Хозяевами ихневмонид являются представители всех основных отрядов насекомых с полным превращением. Большинство ихневмонид – первичные (иногда вторичные) паразиты бабочек и перепончатокрылых (особенно пилильщиков и рогахвостов), усачей и других насекомых, живущих в древесине, а также пауков и ложноскорпионов. Среди них встречаются как внутренние, так и наружные паразиты.

подавляющее большинство ихневмонид – внутренние паразиты. Они откладывают яйцо в любую часть полости тела хозяина, и яйцо свободно плавает в его гемолимфе. Чаще всего заражают зрелых личинок. Ихневмониды, заражающие живущих в древесине личинок, обладают длинным яйцекладом, способным глубоко проникать в древесину. Личинок, строящих свои галереи в толще древесины, самки ихневмонид находят, вероятно, по запаху (в т.ч. буровой муки и симбиотических грибов).

На ранних стадиях развития личинка эндопаразита питается только гемолимфой хозяина и лишь в последнем возрасте поедает его внутренние органы. Часто хозяин погибает только через несколько часов после выхода паразита. Зимует обычно зрелая личинка в теле хозяина.

Взрослым наездникам ежедневно нужна питьевая вода, поэтому ихневмониды наиболее распространены во влажных биотопах. Ночной образ жизни и склеротизация

покровов связаны именно с необходимостью сохранения влаги.

Наиболее известные роды: *Cryptus*, *Diplazon*, *Ephialtes*, *Hyposoter*, *Netelia* и *Pimpla*.

1.1.2. Сем. Braconidae

Бракониды – преимущественно мелкие насекомые, паразитирующие в основном на чешуекрылых и жесткокрылых. Известно более 18 тыс. описанных видов (Yu et al., 2006). Среди них есть как наружные, так и внутренние паразиты.

Наружный паразитизм характерен для видов, заражающих насекомых, которые ведут скрытный образ жизни (личинки жуков, гусеницы бабочек в ходах, свернутых листьях и т.п.). Перед откладкой яиц эктопаразитические бракониды обычно парализуют хозяина. Личинки развиваются очень быстро: у некоторых видов жизненный цикл длится менее 10 дней.

подавляющее большинство браконид – внутренние паразиты. Они могут паразитировать не только в личинках, но и во взрослых насекомых, но никогда не заражают куколок. Эндopазиты, как правило, выходят из хозяина не ранее достижения хозяином определенной стадии развития, но чаще из зрелой личинки, поэтому скорость их развития зависит от скорости развития хозяина. Зимует обычно зрелая личинка в коконе, реже личинки первого возраста в теле хозяина. Более подробно см. раздел 2.1.

Бракониды заражают многих хозяйственно важных вредителей. В их числе непарный шелкопряд, златогузка, ивовая волнянка, яблонная плодожорка, разные виды совок, сибирский и сосновый шелкопряды, американская белая бабочка и др. насекомые.

Наиболее известные роды: *Ephedrus*, *Perilitus*, *Cotesia* (= *Apanteles*), *Microgaster*, *Alysia*, *Bracon*, *Dacnusa* и *Opius*.

1.1.3. Сем. Aphidiidae

Aphidiidae – всемирно распространенное семейство, представленное исключительно одиночными эндопаразитами тлей. В мировой фауне известно около 600 видов из 51 рода (Давидьян, 2009). Иногда рассматривается как подсемейство сем. Braconidae.

Большинство афидиид предпочитают откладывать яйца в личинок тлей II и III, реже IV возраста. Однако часть яиц они могут откладывать и в личинок I возраста и даже во взрослых тлей. Если паразит откладывает яйца в личинок I возраста, все зараженные особи погибают. Если паразит откладывает яйца в личинок II возраста, то, хотя большинство тлей погибает на личиночной стадии, ничтожная их часть достигает имагинальной стадии и откладывает небольшое количество яиц. Если заражаются личинки III возраста, то все тли оказываются способными достичь имагинальной стадии и отложить яйца. Афидииды откладывают яйца и в нимф тлей; в результате мумии образуются на стадии крылатой самки, после перелета на новое место. Это способствует большему распространению тлей.

Развитие личинки наездника I–III возраста проходит в гемолимфе хозяина. В IV возрасте она поедает все ткани хозяина, оставляя нетронутыми только её мумифицированные покровы. Личинка старшего возраста плетет кокон и окукливается, как правило, внутри мумии тли.

При высокой плотности паразитов часто происходит перезаражение тлей. Из таких тлей вылетает одна особь паразита; остальные в процессе развития погибают.

Зимуют афидииды на стадии предкуколки или личинки последнего (IV) возраста в мумии тли.

Наиболее известные роды: *Aphidius*, *Lysiphlebus* и *Praon*.

1.2. Надсем. Chalcidoidea – хальциды

Одно из самых больших надсемейств перепончатокрылых, содержащее около 22000 описанных видов (Gibson et al., 1997).

Большинство хальцид очень мелкие насекомые, длина некоторых видов не превышает 0,25 мм. Обычно личинки хальцид паразитируют внутри своих хозяев, некоторые из них – наружные паразиты. Заражают яйца, личинок, куколок и даже взрослых насекомых. Хозяевами могут быть насекомые из разных отрядов, но больше всего среди хальцид паразитов чешуекрылых. Повсюду от хальцид сильно страдают червецы и щитовки. Некоторые кокциды бывают заражены ими настолько, что в отдельные годы трудно найти здоровую особь.

Представители многих семейств хальцид ведут сверхпаразитический образ жизни. При окукливании хальциды обычно не плетут кокон, а окукливаются внутри остатков тела хозяина. В умеренной зоне обычно развивается от одного до трех поколений.

1.2.1. Сем. Aphelinidae

Семейство содержит более 1100 видов (Viggiani, 1984) высокоспециализированных паразитов, заражающих тлей, щитовок, белокрылок. Некоторые виды паразитируют в яйцах прямокрылых и чешуекрылых. Кормовые связи хо-

рошо выражены в отдельных родах. Например, виды рода *Aphelinus* – внутренние паразиты тлей, *Aphytis* – наружные паразиты щитовок, *Prospaltella* – внутренние паразиты щитовок, *Encarsia* – внутренние паразиты белокрылок, *Coccophagus* – наружные и внутренние паразиты ложнощитовок и мучнистых червецов.

Среди афелинов много монофагов и олигофагов. Например, *Aphelinus mali* (Haldeman) предпочитает кровяную тлю и близкие ей виды. Попытки разводить этого афелинуса в лаборатории на капустной тле не увенчались успехом. Заражая определенных хозяев, самки монофагов нередко отдают предпочтение определённым стадиям развития хозяина.

Самкам многих видов необходимо дополнительное питание гемолимфой хозяина; оно способствует оогенезу, увеличению яйцепродукции и продолжительности жизни. Часто взрослые особи паразитов питаются сладкими выделениями тлей или нектаром растений.

Число поколений в году у афелинид, как и у других хальцид, различно у разных видов и изменяется в пределах вида в зависимости, главным образом, от климатических условий. *Aphelinus mali* (Hald.) в природе даёт от 6 до 12 поколений в год. Наибольшее число поколений отмечено в Италии – 12. *Encarsia formosa* (Gah.) в лаборатории может развиваться круглый год и давать до 12 поколений. Виды рода *Coccophagus* успевают дать на одном поколении хозяина несколько своих поколений. Например, в Италии у *Coccophagus bivittatus* Compere на мягкой ложнощитовке было отмечено 6 полных и 1 частичное поколение.

Длительность развития одного поколения очень разная и определяется многими факторами: она зависит от пола (самцы развиваются быстрее самок), от того, на какой ста-

дии произошло заражение (чем более старшие личинки заражаются, тем быстрее идет развитие паразита), от видовой принадлежности хозяина (есть более предпочитаемые виды хозяина, есть менее), от сезона года (в лаборатории летом быстрее, чем весной или осенью).

Наиболее известные роды: *Aphelinus*, *Aphytis*, *Coccophagus*, *Encarsia* и *Prospaltella*.

1.2.2. Сем. Trichogrammatidae

Семейство содержит около 1 000 видов (Gibson et al., 1997), паразитирующих исключительно в яйцах различных насекомых. Зараженные яйца через несколько дней чернеют, что является хорошим признаком для определения зараженных яиц хозяина. Обычные хозяева трихограмматид – чешуекрылые и равнокрылые хоботные. Заражают и водных насекомых, в частности яйца жуков плавунцов, в которых проходят все стадии развития кроме имагинальной, например у трихограмматиды *Prestwichia aquatica* Lubbock.

Паразитизм трихограммы вызывает немедленное прекращение нормального развития зародыша хозяина. Число личинок паразита пропорционально объему яйца. Например, в яйце моли р. *Sitotroga* (Gelechiidae) развивается, как правило, только одно яйцо трихограммы, в яйце бражника (Sphingidae) – до 50 и более. Взрослый паразит в конце своего развития выходит наружу через отверстие, прогрызаемое в оболочке яйца хозяина.

Длительность развития паразитов определяется в большой степени температурой и влажностью. При оптимальных условиях может развиваться до 50 поколений в год. Зимуют зрелые личинки в яйцах хозяина.

При наличии подходящих хозяев для заражения в природе в разных регионах за сезон развивается до 10 поколений. Есть примеры, когда заражаются виды, имеющие многолетний сезонный цикл. В этом случае паразиты также развиваются в одном поколении и зимуют в диапаузирующих яйцах хозяина (Sekita, Yamada, 1990).

Самым исследованным родом этого семейства является р. *Trichogramma*, активно используемый в биометодике при защите сельскохозяйственных растений.

1.2.3. Сем. Encyrtidae

Энциртиды – одно из крупных семейств паразитических перепончатокрылых. В мировой фауне известно более 3 000 видов энциртид, в Палеарктике – около 1 300 (Тряпицин, 1989). Это – чрезвычайно важное с экономической точки зрения семейство. Достаточно указать, что энциртиды являются паразитами таких серьезных вредителей сельскохозяйственных культур, как калифорнийская щитовка, акациевая и сливовая ложнощитовки, виноградный и цитрусовый мучнистые червецы, червец Комстока, яблоневоплодная, плодовая и мальвовая моли, хлопковая и озимая совки, кольчатый, непарный и сибирский шелкопряды и т.д. По данным Де Баха (De Bach, 1968), около 18% успешных случаев биологической борьбы с вредителями во всем мире приходится на долю энциртид. Среди них есть высокоспециализированные виды, заражающие определенные виды хозяев. Взрослые паразиты питаются сладкими выделениями растений и насекомых (медвяной росой). Многие пьют гемолимфу хозяев, которая вытекает из ран, нанесенных яйцекладом.

Наиболее известные роды: *Ooencyrtus*, *Metaphycus*, *Aphycus*, *Blastothrix*, *Leptomastix* и *Discodes*.

1.2.4. Сем. Pteromalidae

Одно из самых крупных семейство хальцид, насчитывающее более, чем 3 500 видов (Huber, 2009). Как и энциртиды, птеромалиды являются первичными или вторичными паразитами насекомых, принадлежащих почти ко всем отрядам. Большинство видов птеромалид – наружные групповые паразиты гусениц и куколок чешуекрылых, личинок и куколок жесткокрылых. Обычен также внутренний паразитизм. Есть также вторичные паразиты кокцид и хищники, уничтожающие яйца кокцид. Взрослые паразиты питаются сладкими выделениями насекомых, соком растений и гемолимфой хозяина. Перед яйцекладкой паразит обычно убивает или парализует хозяина. Некоторые виды ограничиваются тем, что парализуют хозяина лишь временно или совсем не делают этого.

Молодые личинки эктопаразитических птеромалид активны. Они ползают по телу хозяина и во многих случаях уничтожают конкурентов, принадлежащих к тому же виду или к другим видам. Эндopазитические личинки чаще всего не уничтожают соперников и при достатке пищи развиваются в больших количествах. Питание личинок паразита заканчивается в IV возрасте; V возраст очень непродолжителен. Окукливаются паразиты в коконах, паутинках, паутинах или других укрытиях хозяина. Часто из одной гусеницы хозяина выходит до 200 птеромалид. Зимует обычно зрелая личинка, но у ряда видов куколки или взрослые насекомые.

Наиболее известные роды: *Pteromalus*, *Scutellista* и *Psychophagus*.

1.2.5. Chalcididae

Распространенное по всему свету семейство, к которому относятся некоторые самые крупные хальцидиды. Всего семейство насчитывает около 1 500 видов (Gibson et al., 1997). Представители этого семейства легко узнаются по сильно вздутым бедрам задних ног. Заражают насекомых из разных отрядов – чаще чешуекрылых, жесткокрылых, прямокрылых. Среди них много вторичных паразитов, развивающихся в мухах тахинах и наездниках.

В основном одиночные эндопаразиты. Множественный паразитизм обычен, но лишние личинки, как правило, уничтожаются. Паразиты бабочек откладывают яйца в молодых куколок; паразиты мух заражают зрелых личинок иногда еще внутри тела мертвого хозяина или в пупариях.

Хальцид *Brahymeria fonscolombi* (Duf.) – широко распространенный в Европе, Азии и Северной Америке многоядный паразит мух из сем. Calliphoridae, Sarcophagidae и Muscidae. *B. intermedia* (Nees) успешно интродуцирован в Северную Америку против непарного шелкопряда.

Зимуют, как правило, зрелые личинки, иногда взрослые самки. Число поколений зависит от хозяина.

К числу наиболее изученных родов относятся *Chalcis*, *Haltichella*, *Spilochalcis* и *Brachymeria*.

2. РЕГУЛЯЦИЯ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НАСЕКОМЫХ

Паразитизм – односторонне выгодное использование одной особью другой живой особи в качестве источника пищи и среды обитания на протяжении большей или меньшей части своего жизненного цикла. Для паразитических насекомых (по сравнению со свободно живущими) адаптации к сезонным изменениям климата осложняются необходимостью синхронизировать свое сезонное развитие с циклом развития хозяина. Согласованность сезонных циклов партнеров оказывается непременным условием существования паразитических видов, даже если они не монофаги.

Сопряженность развития паразита и хозяина в природе выражается в том, что заражающие стадии паразита появляются только тогда, когда имеются пригодные для заражения стадии хозяина и количество поколений паразита обычно соответствует таковому хозяина. Одним из наиболее ярких фактов синхронизации развития двух видов является согласованность возникновения диапаузирующих фаз. Несогласованность этого важного в жизненном цикле состояния часто возникает при интродукции паразитов в новые регионы с целью биологического подавления насекомых, повреждающих сельскохозяйственные растения. Если в развитии интродуцированного паразита есть диапауза, несинхронизированная с диапаузой хозяина, его, как правило, натурализовать не удастся.

Диапауза паразита может быть приурочена как к эндопаразитическому периоду его жизни, так и к свободноживущей фазе развития. В первом случае она чаще формируется у личинок I возраста. Во втором случае могут диапаузировать любые уже непитающиеся стадия развития – за-

кончившие питание личинки последнего возраста, предкуколки, куколки и имаго. Для каждого вида диапауза строго фиксирована на определенном этапе онтогенеза.

Представление об обусловленности наступления диапаузы у паразитов расширилось по мере накопления знаний по этому вопросу. Если в первых работах высказывалось мнение о полной зависимости диапаузы паразита от таковой хозяина (Salt, 1941), то в последующих экспериментах было установлено, что существуют разные способы синхронизации фенологии паразита и хозяина.

Рассмотрим некоторые наиболее изученные примеры, показывающие, как происходит сопряженность сезонного цикла паразитических перепончатокрылых с циклом развития хозяина. Естественно ожидать, что существующие в природе взаимоотношения между паразитами и их хозяевами более разнообразны и могут представлять совершенно иные типы их взаимодействия, чем это известно в настоящее время.

Большой вклад в изучение сложных механизмов, определяющих синхронность развития в системе паразит–хозяин, внесли отечественные ученые – сотрудники лаборатории энтомологии бывшего Биологического института СПбГУ и сотрудники лаборатории экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода Зоологического института РАН.

2.1. Сем. *Braconidae*

Aphaereta minuta (Nees) – широко распространенный эндопаразит синантропных двукрылых. Она успешно развивается более, чем на 13 видах преимущественно мясных мух из родов *Parasarcophaga*, *Calliphora*, *Ravinia* и др. (Thompson, 1943).

Aphaereta minuta относится к числу множественных паразитов: в одной личинке мухи может развиваться от 1 до 70 особей. Самка предпочитает откладывать яйца в личинок младших возрастов, хотя экспериментально показана возможность заражения личинок и III возраста. Как правило, при нападении паразит парализует жертву на короткое время.

При 20 °С эмбриональное развитие продолжается обычно 6–10 дней. Рост эмбриона происходит за счёт питательных веществ, поступающих в яйцо осмотическим путем из гемолимфы хозяина. За это время объем яйца увеличивается почти в 3 000 раз (Evans, 1933). Вскоре после выхода личинок из яиц, хозяин окукливается, и дальнейшее развитие паразитов происходит уже в пупарии мухи. Через 28–30 дней от хозяина остается только оболочка, в которой имаго прогрызают отверстие и вылетают. Спаривание и откладка яиц наблюдается сразу со дня вылета. Воспитание личинок при 20 или 25 °С приводит к дружному вылету всех паразитов в течение 4–6 дней. При понижении температуры до 18 или 15 °С вылет имаго растягивается до 2–3 недель, а в пупариях с лётными отверстиями можно обнаружить только отставших в развитии личинок. В природе такие личинки вероятнее всего гибнут, так как подвержены грибковым и бактериальным заболеваниям и нападению хищников (Зиновьева, Виноградова, 1972).

Диапаузирует закончившая питание личинка III возраста в пупарии хозяина. О физиологическом состоянии *A. minuta* можно судить по динамике вылета имаго паразитов или по динамике появления пупариев с лётными отверстиями. Обычно используют второй метод, поскольку реакция паразитов из одного пупария на факторы внешней среды обычно бывает однотипной: если личинки диапаузируют, то они диапаузируют все, если их развитие происхо-

дит без диапаузы, то обычно из пупария вылетает большая часть особей, и только немногие остаются на личиночной фазе.

Зависимость формирования личиночной диапаузы *A. minuta* от фототермических условий при развитии на мухе *Bellieria melanura* показана на рис. 2.

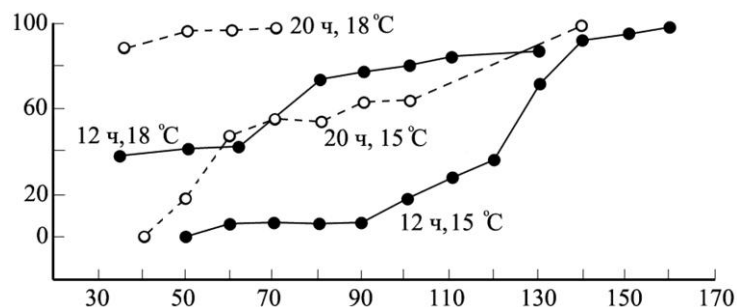


Рис. 2. Влияние фотопериодических условий на наступление диапаузы у *Aphaereta minuta* при развитии на *Bellieria melanura* (по: Зиновьева, Виноградова, 1972).

По оси ординат – процент пупариев с летными отверстиями; по оси абсцисс – дни развития паразитов.

При 18 °C и длинном дневном освещении паразиты почти из всех пупариев вылетают в сжатые сроки с 30-го по 50-й день. При короткодневном освещении из почти половины пупариев паразиты вылетают в те же сроки, а вылет из остальных растягивается вплоть до 130-го дня. Такая задержка развития *A. minuta* по сравнению с длинном дневным вариантом свидетельствует о формировании у них личиночной диапаузы. Реактивация диапаузирующих личинок в этих условиях осуществляется постепенно, обу-

славливая дальнейший плавный вылет паразитов, проявляющийся в нарастании количества пупариев с отверстиям. С понижением температуры до 15 °С количество пупариев с диапаузирующими личинками паразита значительно увеличивается, при этом сохраняется различие между длинным и коротким днём. Динамика вылета *A. minuta* при длиннодневном освещении и 15 °С очень близка к таковой при короткодневном освещении и 18 °С. Наиболее благоприятными для формирования личиночной диапаузы паразита оказываются условия короткого дня и пониженной температуры 15 °С. В течение 3 месяцев паразиты вылетают не более чем из 10% пупариев. Во всех остальных пупариях личинки диапаузируют. Постепенная реактивация начинается только спустя 3–4 месяца. Для более дружной реактивации необходимо 3–4-месячное воздействие пониженной температуры (6–8 °С): вылет паразитов после такого охлаждения происходит в сжатые сроки.

Таким образом, наступление личиночной диапаузы у *A. minuta* регулируется фотопериодическими условиями.

Общий характер реакции *A. minuta* на продолжительность освещения и температуру при развитии на разных хозяевах сохраняется, но видовая принадлежность хозяина все же оказывает модифицирующее влияние на её параметры: меняются сроки и динамика лета паразита. Фотопериодический эффект в одних случаях (при развитии в *Bellieria melanura* (Meigen), *Sarcophaga argyrostoma* (Robineau-Desvoidy)) хорошо выражен, в других – значительно ослабевает (*Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy) или исчезает совсем (*Sarcophaga similis* Meade).

Наиболее четко влияние видовой специфики хозяина на фотопериодическую реакцию (ФПР) паразита проявляется при коротком дне и 18 °С (рис. 3). Из пупариев

S. similis почти все *A. minuta* вылетают в течение 20 дней (с 30-го по 50-й день), т.е. ведут себя как при длиннопневном освещении. Напротив, примерно половина пупариев *Bellieria melanura* к этому времени содержит диапаузирующих личинок паразита, и их реактивация завершается только после 4–5 месяцев. При развитии паразита в двух других видах мух – *C. vicina* и *S. argyrostoma* – наблюдается промежуточная картина.

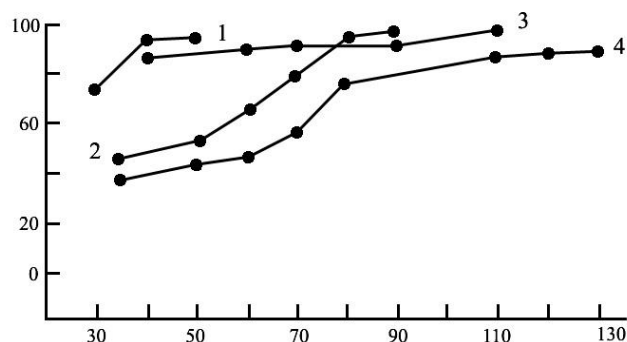


Рис. 3. Динамика вылета *Aphaereta minuta* при развитии на разных хозяевах в условиях 12-часового освещения при 18 °С (по: Зиновьева, Виноградова, 1972).

1 – *Sarcophaga similis*; 2 – *Sarcophaga argyrostoma*; 3 – *Calliphora vicina*; 4 – *Bellieria melanura*. По оси ординат – процент пупариев с лётными отверстиями; по оси абсцисс – дни развития паразитов.

Вопрос о возможном влиянии физиологического состояния хозяина на наступление диапаузы паразита – один из принципиальных в проблеме регуляции сезонного развития паразитических насекомых. В экспериментальных условиях показаны четкие различия в реакции *A. minuta* и её хозяев на одни и те же условия среды. Так, короткодневные *S. similis* диапаузируют при всех исследованных

температурах (20, 18 и 15 °С), тогда как у паразита диапауза формируется только при 15 °С (рис. 4).

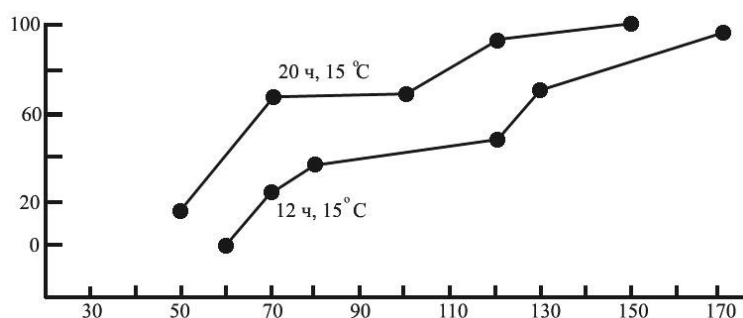


Рис. 4. Влияние фотопериодических условий на наступление диапаузы у *Aphaereta minuta* при развитии на *Sarcophaga similis* (по: Зиновьева, Виноградова, 1972).

По оси ординат – процент пупариев с лётными отверстиями; по оси абсцисс – дни развития паразитов.

Еще большие расхождения в физиологическом состоянии партнеров были отмечены при развитии *A. minuta* в *S. vicina* (рис. 5). Хозяин при всех исследованных сочетаниях длины дня и температуры развивается без диапаузы. Так, при 15 °С диапаузируют лишь 3,5–4,8% личинок мух, а у паразита – большинство особей (80–95% пупариев содержат диапаузирующих личинок *A. minuta*).

Эти данные дают полное основание говорить о самостоятельной регуляции сезонного развития *A. minuta* и об отсутствии какого-либо принципиального влияния на формирование личиночной диапаузы паразита со стороны физиологического состояния хозяина (диапаузное или бездиапаузное развитие). В то же время характер фотопериодической реакции *A. minuta* меняется в зависимости от

каких-то видовых физиологических особенностей личинок мух.

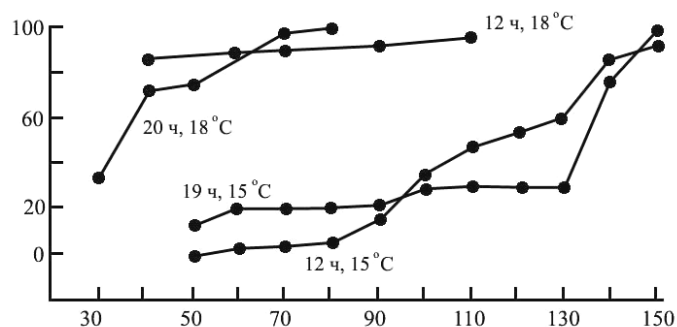


Рис. 5. Влияние фотопериодических условий на наступление диапаузы у *Aphaereta minuta* при развитии на *Calliphora vicina* (по: Зиновьева, Виноградова, 1972).

По оси ординат – процент пупариев с лётными отверстиями; по оси абсцисс – дни развития паразитов.

В свою очередь *A. minuta* оказывает определённое влияние на развитие хозяина. У *B. melanura* и *S. similis*, зимующих в пупариях, это проявляется в виде ускорения окукливания заражённых особей по сравнению с незаражёнными. У *Lucilia illustris* (Meigen) заражение паразитами вызывает преждевременное окукливание диапаузирующих личинок.

Таким образом, экспериментально показано, что сезонное развитие *A. minuta* регулируется фотопериодической реакцией длиннодневного типа. Паразиты, находящиеся в одном пупарии обычно реагируют на факторы внешней среды сходным образом. В случае бездиапаузного развития из пупария вылетает подавляющее большинство особей, и только единичные остаются в личиночной фазе. Наиболее благоприятны для формирования диапаузы

пониженные температуры. Для реактивации диапаузирующих личинок паразита необходимо воздействие пониженной температуры (6–8 °С), тогда окукливание личинок происходит дружнее и в сжатые сроки. Без холодового воздействия спонтанная реактивация занимает 3–4 месяца. Влияние физиологического состояния хозяина на индукцию диапаузы паразита проявляется слабо. Но, несмотря на это, характер фотопериодической реакции паразита несколько модифицируется в связи с какими-то видовыми физиологическими особенностями личинок мух. Влияние паразита на хозяина выражается в ускоренном или преждевременном окукливании личинок мух.

Alysia manducator **Panz.** – ещё один достаточно подробно исследованный браконид. Ализия заражает многочисленных представителей отряда двукрылых (Diptera, подотр. Cyclorhapha, секция Calyptrata) из разных родов (*Lucilia*, *Calliphora*, *Phormia*, *Parasarcophaga*, *Bellieria*, *Hylemyia* и др.). Самка паразита откладывает яйца в личинок хозяина разных возрастов, но наиболее успешно паразит завершает развитие при заражении личинок мух младших возрастов (Виноградова, Зиновьева, 1972).

Ализия – одиночный паразит; чрезвычайно редко в одном пупарии могут развиваться две особи. Личинка в своем развитии проходит три стадии. Окукливание происходит внутри пупария хозяина, к стенкам которого плотно прилегает собственный кокон паразита. Самки отрождаются из куколок половозрелыми и на второй день они уже способны откладывать яйца. Средняя плодовитость самок составляет около 400 яиц. Зимует паразит в состоянии диапаузы, формирующейся у закончившей питание личинки III возраста.

Диапауза наступает под влиянием фотопериодического режима в период преимагинального развития. Хотя ФПР относится к длиннодневному типу, в разных температурах она проявляется по-разному (рис. 6).

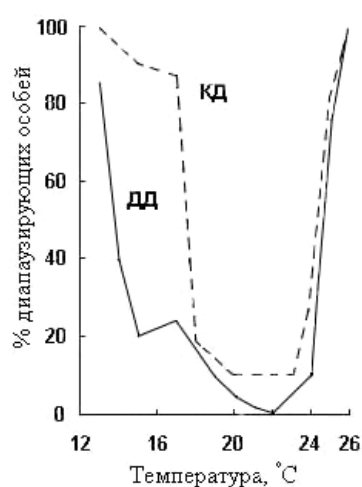


Рис. 6. Реакции *Alysia manducator* на температуру в коротком (12 ч) и длинном (20 ч) дне (по: Зиновьева, 1976).

Адекватный ответ на длину дня наблюдается только в интервале температур от 15 до 18 °C: в коротком дне наступает диапауза, в длинном дне вылетает 80–90% паразитов. При понижении температуры, как и при её повышении, диапауза наступает независимо от длины дня – и в коротком, и в длинном дне. Таким образом, экспериментально доказано существование у паразита самостоятельной (т.е. независимой от хозяина) реакции на факторы внешней среды.

Однако, для природных популяций *A. manducator* характерен полиморфизм по тенденции к диапаузе. Основ-

ная масса самок производит потомство с небольшим числом обязательно диапаузирующих личинок (1–11%), и только в потомстве отдельных самок (около 15%) их количество может достигать 44% (Виноградова, Зиновьева, 1972).

Как и в случае заражения мух браконидом *Aphaereta minuta*, у паразитированных ализиями личинок мух наблюдается преждевременное окукливание хозяина.

***Cotesia glomerata* (L.)** (= *Apanteles glomeratus* (L.)) также относится к сем. Braconidae и известен как эндопаразит гусениц семейства белянок (Pieridae, Lepidoptera).

Взрослые паразиты, выйдя из тела хозяина, остаются в течение некоторого времени на кучке коконов. Спаривание происходит вскоре после отрождения; затем самки отправляются на поиски хозяев. Самок паразита сильно привлекают крестоцветные, на которых обычно развиваются и хозяева паразитов. Они предпочитают заражать молодых (2–3-дневных) гусениц, но могут заражать гусениц и более старших возрастов, вплоть до пятого.

В один приём самка паразита откладывает до 35 яиц, а на протяжении всей жизни одна самка *C. glomerata* может отложить до 2 000 яиц. Яйца помещаются прямо под эпидермис гусениц. При линьке гусеницы яйца остаются в её теле и свободно плавают в гемолимфе. Один и тот же хозяин может заразиться несколько раз.

Через 3–4 дня из яиц отрождаются личинки паразита. Они питаются гемолимфой и жировой тканью хозяина, не затрагивая жизненно важных органов. Через 8–12 дней личинки паразита достигают зрелости и выходят наружу, прогрызая кутикулу хозяина. Обычно этот момент совпадает с периодом перед окукливанием гусеницы. Из одной гусеницы может выйти до 150 личинок паразита.

Развитие куколки паразита длится 5–10 дней в зависимости от погодных условий. Взрослые паразиты живут около месяца, питаясь нектаром цветов или выделениями сосущих насекомых.

Круг хозяев вида ограничен главным образом семейством белянок, что связано, по-видимому, со слабым иммунитетом у видов этой группы против *C. glomerata*. Чаще всего заражаются капустная (*Pieris brassicae*) и репная белянки (*Pieris rapae*), но котезия паразитирует и на боярышнице (*Aporia crataegi*), которая в отличие от белянок характеризуется строгим моновольтинизмом. В случае территориально близкого совмещения огородов и садов возможны миграции паразита между ними – с боярышницы на капустницу и наоборот. При паразитировании на капустной белянке паразит зимует в собственных коконах на стадии зрелой личинки, а при паразитировании на боярышнице зимует личинка в зимующей гусенице хозяина.

Гусеницы капустной белянки являются наиболее постоянными хозяевами котезии; нередко заражённость их популяции достигает 90% и более.

Капустница в условиях Ленинградской обл. обычно даёт два поколения. Окукливание первого поколения происходит в июле, окукливание второго поколения начинается в августе и продолжается до наступления холодов. Куколки первого поколения развиваются без диапаузы, куколки второго уходят на зимовку в состоянии диапаузы. Однако при тёплом лете и ранних сроках окукливания гусениц второго поколения часть из них может быть активной, тогда из них вылетают бабочки неполного третьего поколения.

Котезия, развиваясь на капустнице, тоже даёт два поколения, первое из которых развивается без диапаузы. Ли-

чинки второго поколения уходят на зимовку в состоянии диапаузы в собственных коконах, вне тела хозяина.

Сезонные циклы котезии и капустницы чётко согласованы. Сроки развития паразита таковы, что имаго вылетают в период, когда в природе имеется обилие пригодных для заражения гусениц хозяина (рис. 7). Здесь жёстко проявляется действие отбора. Все паразитоиды, вылетающие не синхронно с появлением подходящей для заражения стадией, теряют возможность участвовать в размножении.

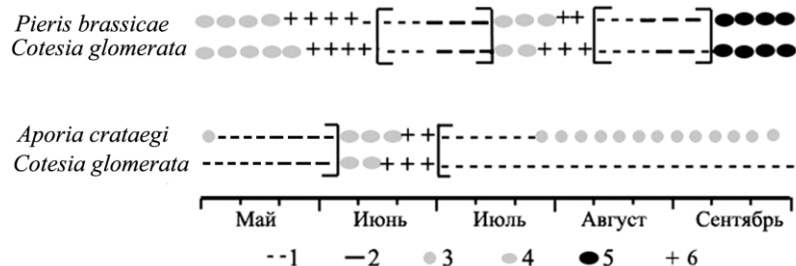


Рис. 7. Схема фенологии *Cotesia glomerata* в Ленинградской области при развитии в разных хозяевах (по: Данилевский, 1961).

1 – личинки первых стадий; 2 – личинки старших стадий; 3 – диапаузирующие гусеницы в зимнем коконе; 4 – активные прониимфы и куколки; 5 – диапаузирующие прониимфы и куколки; 6 – имаго. В квадратных скобках – период нахождения паразита в теле хозяина.

Для выявления условий формирования диапаузы у партнёров были проведены опыты, в которых гусеницы капустницы I возраста, зараженные котезией, развивались в различных температурных и фотопериодических условиях. После того, как паразит покидал хозяина и коконирировался, коконы его содержали в пробирках до вылета имаго. Через 3–7 дней после вылета последней котезии,

коконы вскрывали и подсчитывали количество диапаузирующих особей.

Северный экотип капустной белянки имеет термостабильную ФПР, поэтому на рис. 8 кривые, полученные в разных температурах (15, 20 и 25 °С), представлены одной обобщенной кривой (сплошная линия). Реакция котезии на изменение длины дня при развитии в 20 °С очень близка к реакции хозяина. В температурах 15 и 25 °С ФПР котезии резко отличается от таковых хозяина. При 15 °С значительная часть (до 60%) особей паразита диапаузирует, а при 25 °С в любых фотопериодических условиях диапауза у него отсутствует.

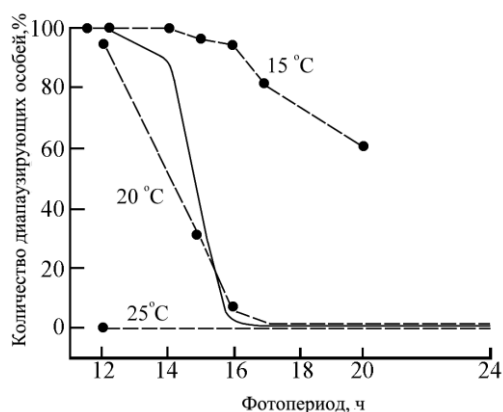


Рис. 8. Соотношение фотопериодических реакций бракониды *Cotesia glomerata* и капустной белянки *Pieris brassicae* при разных температурах (по: Масленникова, 1958).

Сплошная линия — кривая, характеризующая термостабильную ФПР *Pieris brassicae* при температурах 15, 20 и 25 °С; пунктирные линии — фотопериодическая реакция паразита при разных температурах.

Эти данные свидетельствуют о значительной самостоятельности реакции паразита на изменение длины дня.

Еще одним аргументом в пользу самостоятельности реакций котезии на температуру и фотопериод являются экспериментальные данные, полученные при воспитании различных географических популяций *C. glomerata* в гусеницах *P. brassicae* также разного географического происхождения (рис. 9).

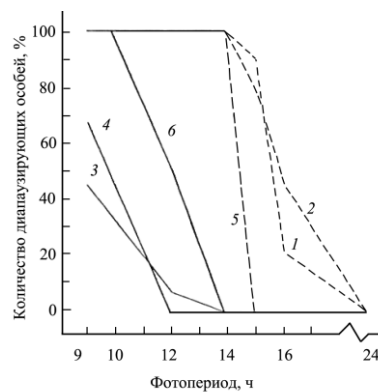


Рис. 9. Фотопериодические реакции сухумской и ленинградской популяций бракониды *Cotesia glomerata* и его хозяина капустной белянки *Pieris brassicae* (по: Масленникова, 1968).

1 – ФПР ленинградской котезии при развитии на ленинградской капустнице; 2 – ленинградской котезии на сухумской капустнице; 3 – сухумской котезии на сухумской капустнице; 4 – сухумской котезии на ленинградской капустнице; 5 – незараженной ленинградской капустницы; 6 – незараженной сухумской капустницы. Температура 20 °С.

Критическая длина дня для сухумской котезии равна приблизительно 9 ч независимо от того, в особях какой географической расы хозяина развивался паразит (кривые 3 и 4). Критическая длина дня для ленинградской котезии

равна 16 ч, также независимо от расы хозяина (кривые 1 и 2).

Если бы реакция паразита была отражением реакции хозяина, то при развитии ленинградской котезии на сухумской капустнице кривая 2 должна была располагаться вблизи кривой 6 (реакция хозяина), а кривая 4 переместиться к кривой 5. В действительности кривые ФПР, характеризующие реакцию сухумской котезии, расположились левее на фотопериодической шкале, чем кривые ФПР ленинградской популяции. Различия фотопериодических порогов между расами паразита оказываются даже большими, чем между ленинградской и сухумской расами белянки, для которых критическая длина дня при данной температуре составляет, соответственно, 15 и 12 ч (кривые 5 и 6).

Но наряду с самостоятельной регуляцией сезонного развития у *C. glomerata* обнаружен и зависимый от физиологического состояния хозяина контроль развития. Оказалось, что в моновольтинном хозяине (*Aporia crataegi*), сезонный цикл паразита складывается совсем иначе. Боярышница на протяжении всего ареала имеет строго моновольтинный сезонный цикл. Зимуют гусеницы II–III возраста в состоянии диапаузы, которая наступает облигатно в середине лета (в июле). Котезия, развиваясь в гусеницах боярышницы, тоже даёт только одно поколение в год и зимует на стадии молодой личинки в теле хозяина. Длительная задержка развития (до следующего года), видимо, полностью определяется физиологическим состоянием хозяина. Специальные опыты показали, что высокая температура и длинный день не способны стимулировать развитие молодой личинки паразита осенью, и она активизируется лишь весной после прекращения диапаузы у гусениц боярышницы.

Вылет паразитов, зимовавших в боярышнице, происходит в конце июня, когда уже появляются молодые гусеницы боярышницы (см. рис. 7). Если котезия вновь заражает гусениц боярышницы, то её развитие заканчивается только после зимовки, т.е. в следующем году. Таким образом, паразит даёт только одно поколение в год.

Однако в природе котезия может легко переходить с боярышницы на капустницу и наоборот, так как никакой предпочтительности и приуроченности к своему бывшему хозяину, паразит не проявляет. По мнению некоторых исследователей, такой переход даже обязателен, поскольку повышает жизнеспособность паразита (Масленникова, 1958).

Наблюдения показали, что в период вылета паразитов из гусениц боярышницы, в природе бывает обилие молодых гусениц капустницы, которых паразит также охотно заражает. В этом случае котезия, развившись на боярышнице, может дать ещё одно или два поколения в текущем году на капустнице. Последнее из них пойдёт на зимовку в стадии диапаузирующей предкуколки. При наличии подходящих и доступных стадий хозяина *C. glomerata* успешно развивается за счёт и гусениц капустницы, и гусениц боярышницы и легко переходит с одного вида хозяина на другой. Таким образом, именно соотношение циклов развития хозяев (капустницы и боярышницы) определило выбор и возможность существования *C. glomerata* на этих двух видах белянок.

Итак, при развитии котезии на боярышнице, вылет паразита синхронизирован с моментом появления гусениц I возраста хозяина. Но, если паразит развивался на капустнице и зимовал закончившей питание личинкой в коконе, то после зимовки он появляется в мае. В это время перезимовавшие гусеницы боярышницы будут в III возрасте.

Что же произойдет, если будут заражаться эти гусеницы? Оказалось, что так же, как в случае заражения капустницы, задержки развития паразита в I возрасте не происходит, а характер развития определяется собственной реакцией котезии: в длинном дне появляются активные особи, в коротком – диапаузирующие, хотя перезимовавшие гусеницы боярышницы в этих условиях развиваются без диапаузы.

Значит, если паразит заражает молодых гусениц *A. crataegi*, то характер развития паразита полностью определяется состоянием хозяина. Развитие его приостанавливается в I возрасте, что определяет возможность развития только одного поколения в году. В случае заражения гусениц *A. crataegi* в III возрасте, а также гусениц капустницы, характер развития паразита определяется его собственными реакциями.

Но какой бы самостоятельной ни была регуляция сезонного цикла у паразитов, влияние хозяина обнаруживается иногда в неожиданных проявлениях. Так, оказалось, что скорость развития паразита определяется не только окружающей температурой, как это свойственно большинству пойкилотермных организмов, но зависит и от того, какая стадия хозяина заражена. Обычно котезия заражает гусениц I-II возрастов хозяина и заканчивает развитие перед их окукливанием. Но в искусственных условиях он может заразить гусениц последнего возраста, и тогда срок его развития должен сократиться. Действительно, по данным Иоганссона (Johansson, 1951), продолжительность развития котезии при 22 °C изменяется от 18–20 дней в случае заражения гусениц I возраста до 11 – при заражении гусениц V возраста.

Итак, сезонный цикл *A. glomeratus* зависит прежде всего от того, на каком хозяине идёт развитие. На боя-

рышнице котезия будет иметь всегда одногодичную генерацию, а на капустнице – такое количество генераций, какое свойственно капустнице в данной географической точке. Зимовка котезии может происходить либо на стадии личинки I возраста в диапаузирующей гусенице боярышницы, либо в стадии диапаузирующей предкуколки в собственном коконе, когда развитие осеннего поколения протекает на капустнице.

Синхронность сезонного развития котезии с боярышницей определяется полной зависимостью развития личинки паразита I возраста от физиологии хозяина. Сопряженность развития котезии с капустницей достигается сходными, но совершенно самостоятельными реакциями партнеров на воздействие климатических факторов.

Сроки развития паразита могут сильно варьировать в зависимости от того, в каком хозяине протекает развитие, и какая стадия хозяина была заражена.

Географическое распространение котезии, по-видимому, совпадает с ареалами хозяев.

Таким образом, сезонный цикл *C. glomerata* точно совпадает с сезонным развитием хозяев, но на разных хозяевах это достигается разными путями. При развитии паразита на капустной белянке он (как и хозяин) имеет два поколения в году и зимует в состоянии диапаузирующей предкуколки. Синхронность ритма обеспечивается при этом сходными, но самостоятельными реакциями партнеров на фотопериодические и температурные условия. При развитии на строго моновольтинной боярышнице паразит также становится моновольтинным и зимует на стадии личинки I возраста в диапаузирующих гусеницах хозяина. В этом случае цикл развития паразита обусловлен не внешними факторами, а гуморальным воздействием со стороны хозяина.

2.2. Сем. Pteromalidae

Регуляция сезонного развития хальцид подробно изучена на примере *Pteromalus puparum* (L.). Этот паразитоид заражает активных и диапаузирующих куколок белянок и других дневных бабочек. Все развитие от яйца до имаго проходит в куколке хозяина.

В работе В.А. Масленниковой (1968) показано, что сезонное развитие *P. puparum* определяется влиянием, по крайней мере, трёх факторов – температуры, фотопериода и физиологического состояния хозяина.

При развитии в диапаузирующих куколках капустной белянки при 18 °С птеромал проявляет четкую ФПР, аналогично котезии и многим другим непаразитическим видам (рис. 10).

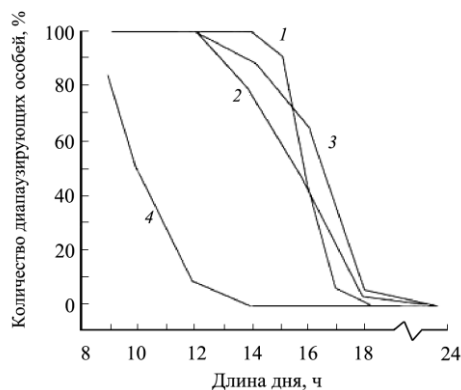


Рис. 10. Фотопериодические реакции *Pteromalus puparum* при воспитании в диапаузирующих куколках капустной белянки *Pieris brassicae* при температуре 18 °С (по: Масленникова, 1968).

Популяции паразита: 1 – ленинградская; 2 – белгородская; 3 – хибинская; 4 – адлерская.

Северные популяции паразита (белгородская, ленинградская и хибинская) имеют однотипную реакцию с порогом 16 ч света в сутки. Южная (адлерская) популяция отличается от северных: пороговая длина дня у нее – 10 ч света в сутки.

Самостоятельность реакций на внешние факторы у птеромала проявились и в ответах на изменение температуры. При воспитании паразита в диапаузирующих куколках капустницы повышение температуры от 18 до 25 °С значительно изменяет количество диапаузирующих пронимф в коротком дне. При 25 °С фотопериодический эффект исчезает полностью (рис. 11).

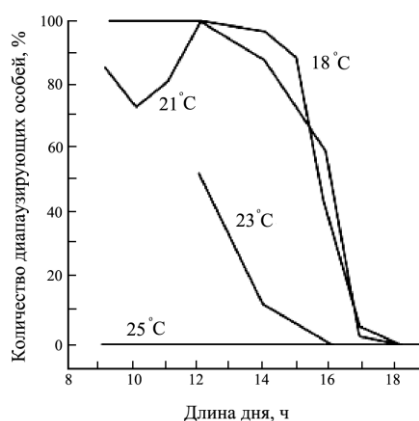


Рис. 11. Зависимость фотопериодической реакции ленинградского *Pteromalus puparum* от температуры при воспитании в диапаузирующих куколках капустной белянки *Pieris brassicae* (по: Масленникова, 1968).

Влияние физиологического состояния хозяина отчетливо проявилось в опытах, где птеромал развивался в активных и диапаузирующих куколках капустницы (рис. 12).

В активно развивающихся куколках белянки даже в коротком дне диапаузирует не более 20% особей паразитоида.

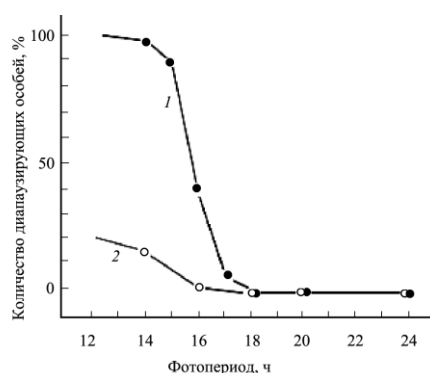


Рис. 12. Влияние физиологического состояния хозяина на фотопериодическую реакцию *Pteromalus puparum* при 18 °C (по: Масленникова, 1968).

Развитие паразита в диапаузирующих (1) и активных (2) куколках капустницы.

Совершенно ясно, что подобный анализ с вычлениением влияния отдельных факторов возможен только в эксперименте. В природе все три исследованных фактора действуют однонаправленно, дополняя друг друга и обеспечивая, таким образом, синхронность сезонного развития паразита с климатом своего региона и с фенологией хозяина. Осенью при сокращении светового дня, снижении уровня среднесуточных температур и при наличии диапаузирующих особей хозяина у паразита формируется диапауза. Летом в активных куколках хозяина при длинном дне и сравнительно высоком уровне температуры этот паразит развивается без диапаузы в течение ряда поколений.

Своеобразные механизмы регуляции сезонного развития наблюдаются у некоторых наездников, потомство которых развивается в темноте в защищенном от света плотном коконе (пупарии) хозяина или в субстрате, в котором находился последний. Очень подробно они исследованы на примере *Nasonia* (= *Mormoniella*) *vitripennis* (Wlk.), также относящейся к сем. Pteromalidae.

N. vitripennis – групповой паразит высших мух. Диапаузирует личинка IV возраста перед окукливанием. Интересно, что интродуцированный в Новую Зеландию *N. vitripennis* стал сверхпаразитом бракониды *Alysia manducator*, который был завезен для борьбы с паразитом овец – мухой *Lucilia sericata* (Суитмен, 1964).

Исследование биологии и экологии назонии в нашей стране связано с пионерскими работами сотрудников МГУ под руководством проф. Е.С. Смирнова. Именно в экспериментах с *N. vitripennis* впервые было установлено, что естественные враги могут двояким образом реагировать на изменение плотности популяции своих жертв. С одной стороны, имеет место количественная реакция, которая выражается в увеличении численности естественных врагов вслед за увеличением численности хозяев или жертв в результате усиления их размножения, роста выживаемости или иммиграции. С другой стороны, наблюдается функциональная реакция, заключающаяся в увеличении числа атакованных жертв с ростом плотности популяции.

В этих опытах изолированным парам паразита для заражения предлагали разное количество пупариев нескольких видов мух. Сначала наблюдался быстрый рост числа их потомства. Достигнув максимума, эти величины не изменялись при дальнейшем росте численности хозяев. Эта максимальная величина была неодинаковой для разных видов хозяев. Самые высокие значения плотности парази-

та были получены на самом благоприятном хозяине – на пупариях синей мясной мухи *Calliphora vicina* (= *erythrocephala*) (рис. 13).

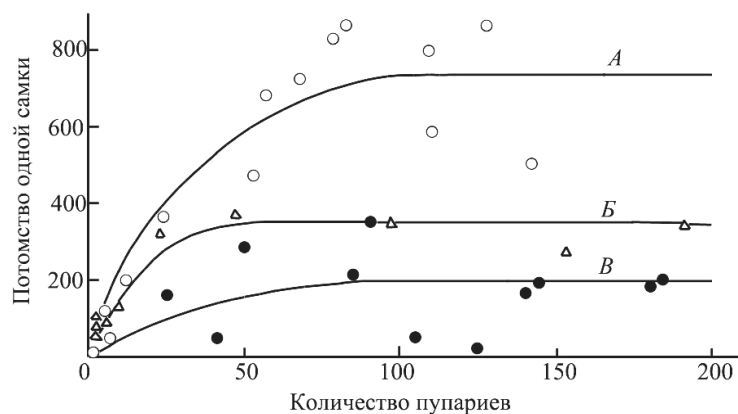


Рис. 13. Зависимость количества потомков одной самки *Nasonia vitripennis* от общего числа предложенных ей пупариев мух (по: Викторов, 1967).

A – *Calliphora vicina*; B – *Phormia groenlandica*; B – *Musca domestica*.

Одновременно происходило уменьшение количества паразитов, развивающихся в каждом заражённом пупарии (рис. 14). Рост реальной плодовитости и более экономное распределение яиц по хозяевам обеспечивали практически полную заражённость пупариев наиболее предпочитаемых хозяев при увеличении их количества даже до 75–100 на одну самку паразита. Сходные результаты были получены в экспериментальных работах многих авторов с различными видами насекомых. В случае паразитических перепончатокрылых происходил рост общего количества яиц,

откладываемых одной самкой, и уменьшение их количества, приходящегося на одну особь хозяина.

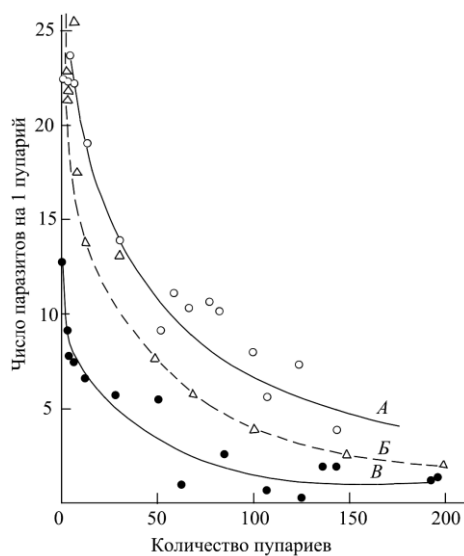


Рис. 14. Зависимость количества паразитов в одной пупарии хозяина от общего количества пупариев, предложенных одной самке *Nasonia vitripennis* (по: Виктор, 1967).

A — *Calliphora vicina*; B — *Phormia groenlandica*; B — *Musca domestica*.

Регуляция сезонного развития *N. vitripennis* исследована в блестящих работах Д.С. Саундерса (Saunders, 1965, 1966 и др.). В опытах паразитов разводили на куколках мухи *Sarcophaga barbata*. Любопытно, но как отмечает сам автор, при питании назонии гемолимфой куколок этого хозяина самки паразита имели не только меньшую плодовитость, но и раньше «переключались» на продуциро-

вание диапаузирующего потомства по сравнению с особями, питавшимися на пупариях *Calliphora* и *Phormia*.

По данным Д.С. Саундерса (Saunders, 1965, 1966) чувствительность к длине дня проявляют взрослые самки. Небольшая фоточувствительность свойственна и куколкам, но это обстоятельство не имеет большого значения, так как куколки находятся под защитой почти непрозрачных стенок пупария хозяина.

При содержании назоии при 25 °С в темноте (рис. 15) в начале жизни самки производят преимущественно развивающееся (т.е. недиапаузирующее) потомство, а затем – потомство, формирующее диапаузу на стадии закончившейся питание личинки.

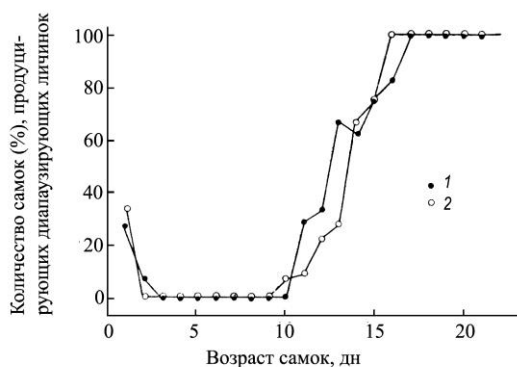


Рис. 15. Зависимость наступления диапаузы у личинок *Nasonia vitripennis* от возраста продуцирующих самок (по: Saunders, 1965).

1 – неоплодотворенные самки; 2 – оплодотворенные самки.

Самка переключается на продуцирование потомства с противоположным типом развития примерно на 10-й день развития имагинальной жизни. Это происходит очень резко, и чис-

ло смешанных кладок обычно невелико. В данном случае резко выделяется значение влияния возраста самок на диапаузу потомства. Однако и условия, в которых находится самка, также влияют на долю диапаузирующих личинок.

«Переключение» на продуцирование потомства с противоположным типом развития происходит значительно раньше при содержании самок в коротком дне (рис. 16), в результате чего значительная часть потомства оказывается диапаузирующей.

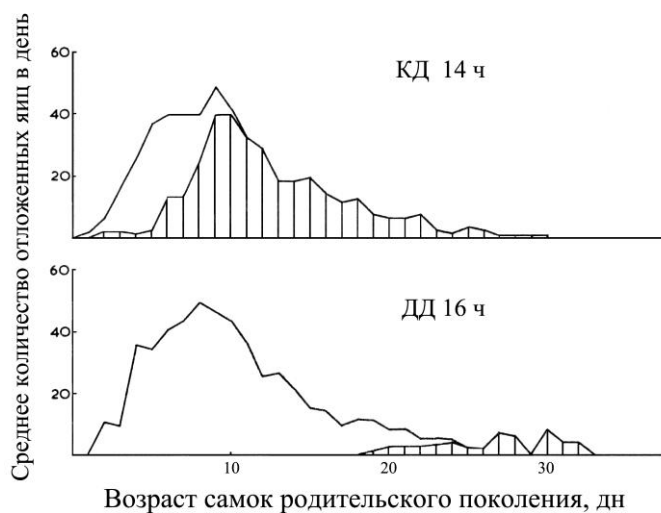


Рис. 16. Влияние фотопериодических условий содержания самок родительского поколения на диапаузу личинок *Nasonia vitripennis*. Температура 25 °С (по: Saunders, 1966).

Заштрихованное поле – количество диапаузирующих личинок в потомстве; белое поле – недиапаузирующих.

Скорость «переключения», т.е. средний возраст самок, в котором они переходят к продуцированию потомства с противоположным типом развития, определяется длиной дня, действующей на самок (рис. 17).

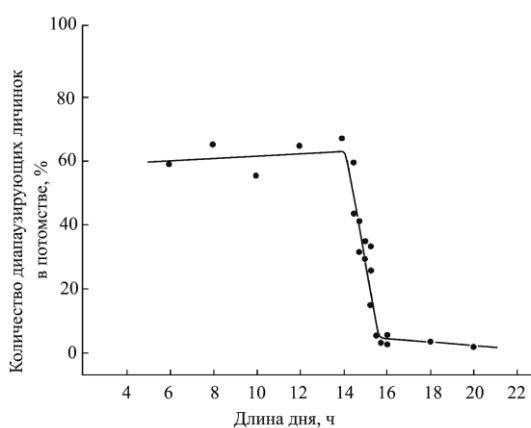


Рис. 17. Влияние фотопериодических условий содержания самок на диапаузу потомства у *Nasonia vitripennis*. Температура 18 °С (по: Saunders, 1966).

В коротком дне (6–14 ч света в сутки) это переключение происходит быстро, в среднем на 9-й день, и обуславливает высокий процент диапаузирующих личинок. В длинном дне (16–20 ч) оно сдвинуто на самый конец жизни самок, в среднем на 22-й день, поэтому доля диапаузирующих личинок очень мала. Критическая длина дня, при которой происходит «переключение», равняется 15–15,5 ч для линии, полученной из Кембриджа (Англия).

Температурные условия содержания самок также влияют на диапаузу потомства, но не таким образом, как фотопериод (рис. 18).

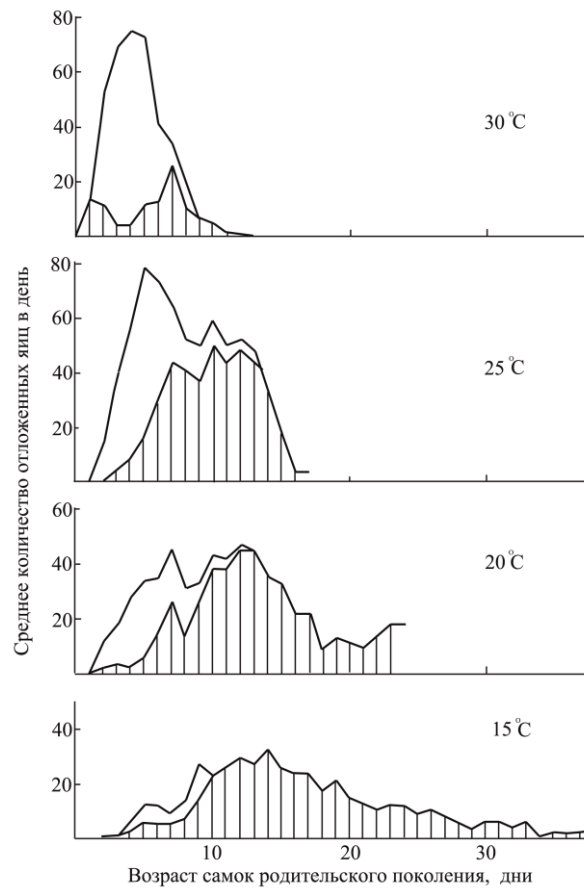


Рис. 18. Влияние температуры в период развития самок родительского поколения *Nasonia vitripennis* на количество диапаузирующих личинок в их потомстве (по: Saunders, 1966).

Сплошная линия – количество отложенных яиц; заштрихованное поле – количество диапаузирующих личинок.

Термический режим влияет на возникновение диапаузы, изменяя темпы яйцекладки. При высокой температуре максимум яиц самки откладывают в первые дни имагинальной жизни, до «переключения», в результате чего в основном получается недиапазирующее потомство. С понижением температуры максимум яйцекладки наступает позднее, после «переключения», поэтому процент диапаузы в потомстве резко увеличивается. В то же время возраст самок, в котором происходит «переключение», практически не меняется в зависимости от температуры.

Так, по данным Д.С. Саундерса (Saunders, 1966), при низкой температуре (15 °С) самки живут в среднем 32 дня, и подавляющая часть их потомства диапаузирует; при высокой температуре (30 °С) жизнь самок сокращается до 11 дней, в течение которых она производит преимущественно развивающееся потомство.

Таким образом, температура модифицирует эффект фотопериода, изменяя скорость яйцекладки, тогда как число короткодневных сигналов, необходимых для завершения «переключения» не зависит от температуры. Д.С. Саундерс показал также, что условия, действующие непосредственно на самих личинок, уже не могут изменить тип их развития, детерминированный материнским организмом. Следовательно, у *N. vitripennis* физиологическое состояние потомства полностью контролируется материнским организмом. Передача химического агента (хранителя фотопериодической информации) через яйцо потомству – это так называемое цитоплазматическое наследование, которое не сопровождается генетическим расщеплением и обеспечивает передачу признаков исключительно по материнской линии.

2.3. Сем. Trichogrammatidae

Виды рода *Trichogramma* широко используются как агенты биологической борьбы с различными вредителями сельского и лесного хозяйства (Wajnberg, Hassan, 1994; Greenberg et al., 1996; Smith, 1996).

Уже первые работы, посвященные сезонному развитию трихограмм выявили диапаузу на стадии предкуколки (Мейер, 1941; Теленга, Щепетильникова, 1949; Масленникова, 1959). Необходимым условием индукции диапаузы является низкая температура, при которой происходит развитие личинок диапаузирующего поколения, в то время как фотопериодические условия оказывают относительно слабое модифицирующее влияние на эту температурную реакцию.

Так, например, у одного из наиболее распространенных и хорошо исследованных видов, *T. evanescens* Westw. при температуре 10 °С (независимо от фотопериода) диапаузируют практически все предкуколки, в то время как при температуре 15 °С значительный процент диапаузы наблюдается только при коротком световом дне (Масленникова, 1959). Аналогичные реакции были выявлены и у других видов трихограммы (Сорокина, Масленникова, 1987; Laing, Corrigan, 1995). Оптимальной для индукции диапаузы температурой является её диапазон 10–12 °С. Более высокие температуры обычно стимулируют активное развитие, а более низкие вызывают не диапаузу, а холодовое оцепенение (рис. 19).

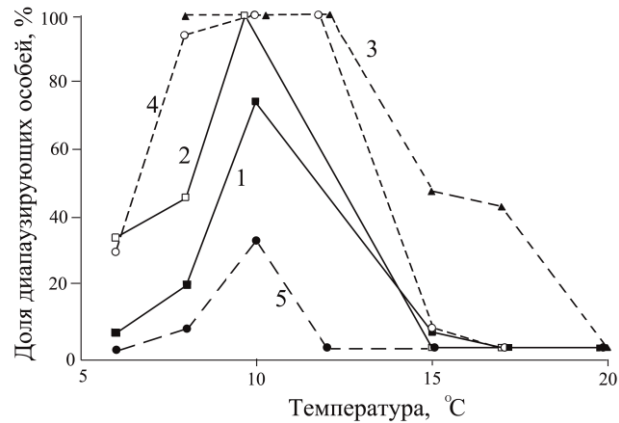


Рис. 19. Влияние температуры в период развития эмбрионов и личинок на количество диапаузирующих предкуколок разных видов трихограмм (по: Сорокинна, Масленникова, 1987).

1 – *Trichogramma cacoeciae* March. 2 – *T. aurosum* Sug. et Sor.; 3 – *T. pintoi* Voegele; 4 – *T. evanescens* Westw., популяция из Воронежа; 5 – *T. evanescens* Westw., популяция из Зугдиди (Грузия).

Однако, как показали дальнейшие исследования, существенная особенность регуляции диапаузы у трихограмм заключается в том, что доля диапаузирующих особей зависит не только от условий их развития, но и от факторов, влияющих на самок одного или нескольких предшествующих поколений. Это так называемое «материнское влияние» (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Заславский, 1984; Войнович и др., 2002; Mousseau, Dingle, 1991; Reznik et al., 2002, 2011, 2012).

Для того, чтобы узнать, чем определяется развитие отдельного поколения изучаемого объекта – теми условиями, которые действуют на него самого, условиями, кото-

рые действовали на предшествующее поколение, или их взаимодействием, – можно, например, поставить опыт по следующей схеме (рис. 20). Одну и ту же партию родительского материала делят на две части и помещают в два разных фотопериодических режима при одинаковой температуре. Полученное в каждом из этих режимов дочернее поколение (яйца) тоже делят на две части, каждую из которых опять помещают в два разных фотопериодических режима при одной и той же определенной температуре. Таким образом, в дочернем поколении получают четыре параллельных партии, в каждой из которых учитывают количество диапаузирующих особей.

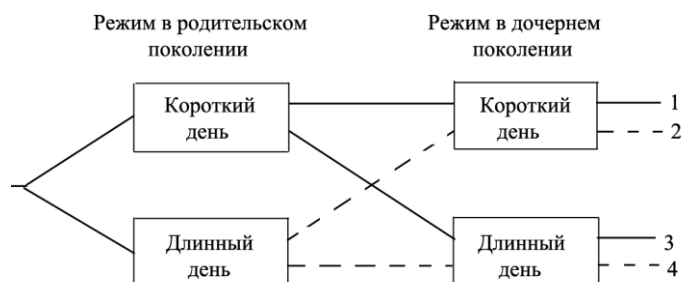


Рис. 20. Схема опыта для выявления фотопериодической реакции родительского поколения, действующей на дочернее поколение, и её отграничения от собственной реакции дочернего поколения (по: Заславский, 1984).

В случае, если в партиях дочернего поколения, развивавшихся при одних и тех же фотопериодических и температурных условиях, обнаружится существенная разница, то причиной её может быть только разное влияние, оказанное родителями, которые развивались при разных условиях. Если же разное количество диапаузирующих особей обнаружится в тех партиях дочернего поколения,

которые происходят от одних и тех же родителей, но сами развивались при разной длине дня, то эта разница является следствием собственной фотопериодической реакцией дочернего поколения. Таким образом, для того, чтобы оценить характер материнского влияния, нужно получить следующее поколение и пронаблюдать его реакцию на определенные стандартные условия. По такой схеме может быть сопоставлено действие не только двух фотопериодов, но и нескольких, равно как и температур.

Результаты опытов, проведенные по такой и еще более усложненным схемам, показали, что прямая реакция эмбрионов и личинок на температуру имеет определяющее значение в индукции диапаузы, тогда как участие фотопериода в этом процессе не существенно. Однако в том случае, если дочерние особи развиваются при околопороговой температуре, роль длины дня в регуляции диапаузы у потомства проявляется достаточно отчетливо (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983). Дальнейшие исследования разных авторов (Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Laing, Corrigan, 1995 и др.) подтвердили этот вывод. Максимальная доля диапаузирующего потомства индуцируется коротким (10–12 ч) световым днем, а при длинном (18 ч и более) дне доля диапаузирующих потомков относительно невелика. Пороговые значения длины дня у разных видов трихограмм составляют от 13–14 до 16–17 ч, увеличиваясь с ростом географической широты местообитания.

В случае прямой реакции трихограмм на температуру период термочувствительности длится от начала развития эмбриона до стадии предкуколки, на которой и происходит диапауза (Reznik et al., 2008). Однако наиболее высокая термочувствительность свойственна эмбрионам и молодым личинкам: в это время даже единичные 24-часовые

периоды снижения температуры до 10–12 °С достоверно увеличивают долю диапаузирующих предкуловок. Таким образом, в естественных условиях трихограммы способны проявлять тенденцию к диапаузе даже в ответ на относительно кратковременные снижения температуры, свидетельствующие о приближении зимы. По мере роста общей продолжительности похолоданий пропорционально увеличивается и доля диапаузирующих особей (Резник, 2011).

В отличие от температурной реакции, фотопериодическая реакция детерминируется не «усредненными» условиями преимагинального развития, а длиной (т.е. фотопериодическим «качеством») 2–3 дней, непосредственно предшествующих вылету имаго. Экологически эти различия вполне объяснимы: если 1–2 холодных ночи не обязательно свидетельствуют о приближении поздней осени и зимы, то для определения астрономического времени года летом и осенью вполне достаточно измерения продолжительности всего одного светового дня. Специальные опыты показали, что всего один короткий световой день, предшествующий вылету самки, стимулирует рост доли диапаузирующего потомства так же сильно, как непрерывное развитие в условиях короткого дня (Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2011).

На основе обобщения и глубокого анализа собственных экспериментальных и литературных данных по регуляции диапаузы у трихограмм С.Я. Резник (2011, 2012) пришёл к заключению, что все реакции, регулирующие у трихограмм выбор между диапаузой и активным развитием, могут быть разделены не только по действующим факторам, но и по принципу действия: прямое влияние (собственные реакции эмбрионов и личинок) и материнское влияние (эффекты, опосредованные материнским и предшествующими поколениями). При этом оказалось

возможным выстроить стройную иерархию их взаимоотношений, выделяя основную реакцию в индукции диапаузы предкуловок, второстепенные и третьестепенные. Основная – это реакция на температуру, при которой идет развитие эмбрионов и личинок, второстепенные – это фотопериодические реакции, обуславливающие материнское влияние, но проявляющиеся только при околопороговых температурах, наконец, третьестепенные – нестабильные, нередко дезадаптивные, не играющие существенной роли и, видимо, являющиеся рудиментарными, полученными от предковых форм, но существующие. В результате подобных построений С.Я. Резник (2011) приходит к обоснованному выводу, что фототермическая регуляция диапаузы у трихограмм представляет собой совокупность многих взаимодействующих реакций и является результатом компромисса между сиюминутными требованиями среды и исторической ограниченностью спектра возможных адаптаций.

2.4. Сем. Encyrtidae

Энциртиды, как и трихограммы, представляют большой интерес с точки зрения использования в практике биометода. Поэтому большинство исследований энциртид, впрочем как и других энтомофагов, направлено на разработку регламентов их лабораторного культивирования и массового разведения на биофабриках.

Работ, посвященных развитию паразитоидов в природных условиях и вопросам синхронизации их сезонного цикла с циклом развития хозяина, очень мало. В этом отношении несомненный интерес представляют результаты исследования сезонного развития *Blastothrix longipennis* Howard (= *confusa* Howard) (см. раздел 3) и *Ooencyrtus*

nezara Ishii – яйцевого паразита полужесткокрылых-фитофагов, питающихся бобовыми в Японии (Teraoka, Numata, 1995, 1997, 2000, 2004).

У разных видов рода *Ooencyrtus* приуроченность зимней диапаузы, видимо, различается. Так, у *O. kuvanae* (Howard) зимуют оплодотворенные самки (Brown, 1984), а у *O. clisiocampae* (Ashmead) и *O. ennomophagus* Yoshimoto – диапаузирующие личинки в зимующих яйцах хозяина (Anderson, Kaya, 1974). У *O. nezara* зимуют оплодотворенные самки (Numata, 1993), способные сформировать диапаузу.

В лабораторных экспериментах проанализирована реакция самок *O. nezara* на разные сочетания температуры и длины дня (Numata, 1993; рис. 21). Только в двух вариантах – при высокой температуре 30 °С и длинном дне и при низкой температуре 15 °С и коротком дне самки проявляют однозначную реакцию на условия среды. В первом случае – высокая репродуктивная активность, во втором – диапауза у всех самок. При повышенной температуре 25 °С и коротком дне диапауза не формируется, но резко снижается количество откладываемых яиц. При умеренной температуре 20 °С и коротком дне часть самок репродуктивно активны, а другая часть формирует диапаузу. Такая пластичная реакция на внешние условия, как оказалось, позволяет успешно синхронизировать сезонный цикл паразита с таковым его хозяина.

По наблюдениям в природе, *O. nezara* встречается на полях с июня по октябрь. Одним из основных хозяев этого паразитоида является клоп *Riptortus pedestris* (= *clavatus*) (Heteroptera, Alydidae). Самки паразита, отрождающиеся с начала сентября до начала октября, репродуктивно активны и откладывают яйца (Teraoka, Numata, 1995). Самки,

отрождающиеся позже (после начала октября), формируют диапаузу, которая продолжается до середины января.

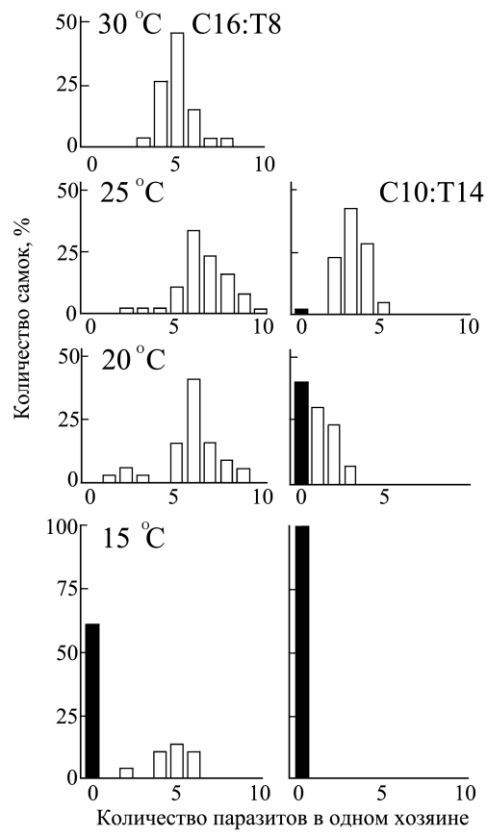


Рис. 21. Влияние фотопериода и температуры на индукцию имагинальной диапаузы и яйцекладку у энциртида *Ooencyrtus nezara* (по: Numata, 1993).

Гистограммы показывают долю самок, откладывающих то или иное количество яиц в одно яйцо хозяина. Темные столбцы – количество диапаузирующих имаго, %.

Однако, вскрытие самок показало, что они даже в начале ноября содержат зрелые яйца. Следовательно, при наличии подходящих яиц хозяина такие самки способны были бы откладывать яйца и в ноябре. Но основным хозяином – клоп *R. pedestris* в это время уже уходит в диапаузу, и в природе отсутствует подходящий для заражения субстрат – яйца клопа. Поэтому зрелые яйца у самок паразитоида резорбируются, как это часто бывает у паразитических перепончатокрылых, и самки формируют диапаузу.

Тем не менее, как выяснилось, в случае теплой осени часть самок паразита откладывает яйца и в ноябре на фоне заведомо короткого дня. Подходящим субстратом для этого оказались яйца клопа щитника *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae), появившегося в центральной Японии в последние 40 лет и формирующего диапаузу значительно позже, чем основным хозяином энциртида щитник *R. pedestris* (Musolin, Numata, 2003a, b). Таким образом, самки паразитоида, используя лабильную систему переключения репродуктивной активности на формирование диапаузы, способны при наличии подходящего для заражения субстрата откладывать яйца при умеренной температуре даже в коротком дне, что позволяет *O. nezara* образовывать поздней осенью еще одно, дополнительное поколение (Teraoka, Numata, 2004).

3. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ ПАРАЗИТОИДОВ (на примере хальцидоидных наездников)

Большой интерес представляют вопросы, связанные с приспособительными возможностями паразитических насекомых в географическом аспекте. При изменении климатических условий с широтой местности изменяются сезонные схемы большинства насекомых и в том числе видов, являющихся хозяевами энтомофагов. В таком случае паразиты должны приспосабливаться не только к изменению внешних климатических условий, но и к изменению сезонного цикла своих хозяев, за счет которых они развиваются, заражая обычно определенную стадию. В природе такая синхронность наблюдается повсеместно даже при сильных смещениях фенологических дат развития хозяина, возникающих под влиянием погодных условий.

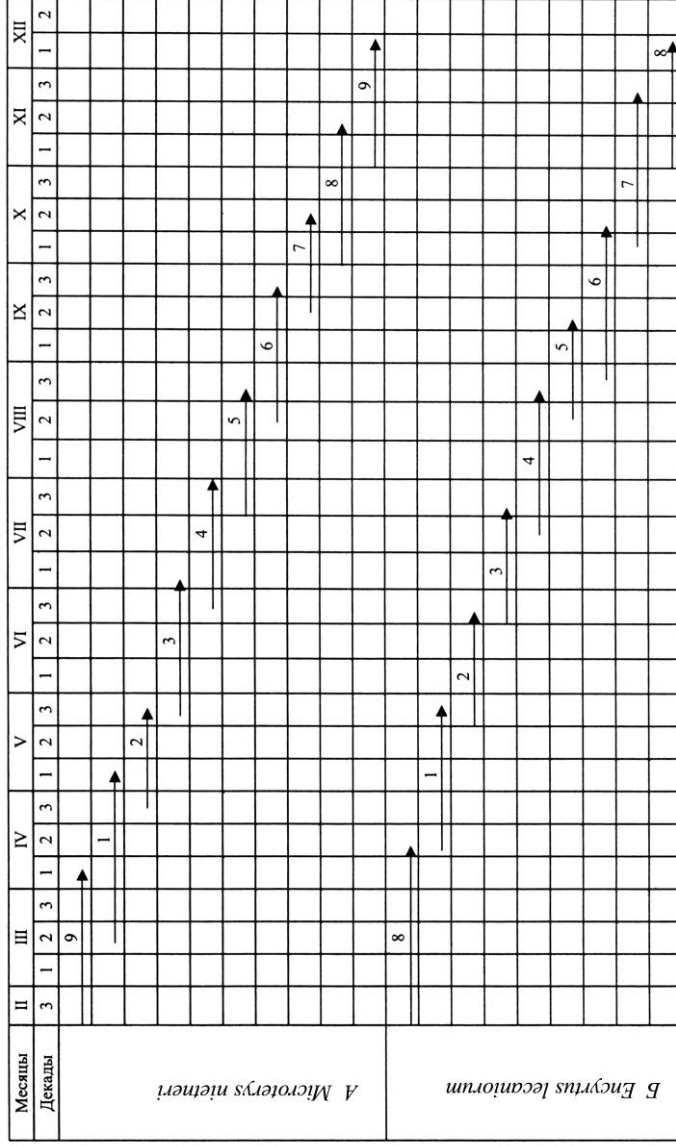
Широкомасштабных исследований, касающихся географической изменчивости сезонного развития энтомофагов немного. В этой связи, несомненно, интересны материалы, по адаптациям хальцидоидных наездников к паразитированию на ложнощитовках (Homoptera, Coccidae) в условиях различных широт (Саакян-Баранова и др., 1971; Сугоняев, Войнович, 2006).

3.1. Гомодинамное развитие

Основным типом сезонного развития насекомых субтропического и тропического климатов, независимо от видовой принадлежности и способа существования, является гомодинамность. Они непрерывно развиваются в течение большей части года, давая одно поколение за другим, которые большей частью перекрываются. Вследствие этого

возрастная структура таких популяций становится гетерогенной, т.е. сформированной особями различных возрастных групп, относящихся, по крайней мере, к двум смежным поколениям. Именно постоянное присутствие подходящего для заражения субстрата служит предпосылкой для перехода паразитических насекомых, обитающих в тропическом и субтропическом климате, к гомодинамному сезонному развитию. Наиболее сложные комплексы адаптаций, обеспечивающие синхронность созревания самок паразита с появлением в природе заражаемой стадии, вырабатываются в случае моно- и олигофагии паразитоидов. У большинства же многоядных видов, такая строгая синхронизация менее выражена или практически отсутствует, поскольку в случае исчезновения в природе пригодных для заражения стадий одного хозяина, паразит может переходить к заражению тех же стадий других видов.

Количество генераций паразитоида определяется климатическими условиями и скоростью развития преимагинальных стадий, и в большинстве случаев у разных видов за год успевают развиваться в среднем 10–12 поколений. Паразитические насекомые, как правило, развиваются быстрее своих хозяев, поэтому при переходе партнеров к гомодинамному развитию на одну генерацию хозяина может приходиться несколько генераций паразита. Так, в условиях оранжереи, имитирующей тропические условия, мягкая ложнощитовка *Coccus hesperidum* L. имеет 4–5 поколений (Саакян-Баранова, 1965), а паразитирующие на ней наездник *Microterys nietneri* Motsch. и энциртид *Encyrtus lecaniorum* Maug (рис. 22), завершают 8 и 9 поколений, соответственно. Таким образом, за период развития одного поколения хозяина (мягкой ложнощитовки) развивается в среднем два поколения паразитоидов.



Примечание. Цифры 1, 2, ...9 - номера генераций мягкой ложнощитовки в тропических условиях

Рис. 22. Сезонное развитие наездников-энциртид *Microterys nietheri* (А) и *Euscytus lesaniorum* (Б), паразитирующих на мягкой ложнощитовке (*Coccis hesperidum*) в условиях тропической оранжереи (по: Саакян-Барановой, 1965).

3.2. Гетеродинамное развитие

В умеренном поясе известны следующие типы сезонного развития наездников: (1) моновольтинизм, (2) бивольтинизм и (3) поливольтинизм (Сугоняев, Войнович, 2006).

3.2.1. Моновольтинизм

Моновольтинизм паразитоидов достигается двумя путями: (а) существованием свободно живущего имаго в состоянии имагинальной диапаузы вне хозяина в течение длительного времени с кратким периодом паразитизма преимагинальных стадий в самках хозяина; (б) крайне ограниченным сроком жизни свободноживущего имаго, но длительным периодом паразитизма преимагинальных стадий на хозяине (Сугоняев, Войнович, 2006).

Первый путь характерен для энциртида *Microterys hortulanus* Erdoes. В Молдавии (рис. 23) в середине июня взрослые наездники вылетают из самок сливовой ложнощитовки в состоянии имагинальной диапаузы с недоразвитыми яичниками, но обильным жировым телом. В июле оплодотворенные самки наездника перелетают на древесные породы, заселенные тлями, и питаются выделяемой ими медвяной росой. Осенью самки уходят на зимовку. В конце апреля следующего года после дополнительного питания они появляются в колонии хозяина, и после питания его гемолимфой становятся половозрелыми. В это время в колониях ложнощитовки появляются молодые самки, которых самки наездника и заражают. Собственно паразитизм преимагинальных стадий занимает период не более месяца. После вылета взрослых наездников цикл

повторяется (Гоанца, 1966). Подобный годичный цикл свойствен многим видам рода *Microterys*.

Месяцы	IV			V			VI			VII			VIII			IX		
Декады	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Хозяин — <i>S. prunastri</i>	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂														
				♀	♀	♀												
					▲		♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀			
							•	•	•	•	•	•	•	•	•			
								<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁
																<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂
Паразит — <i>M. hortulanus</i>	♀	♀	♀	♀														
				♀	♀	♀												
					•	•												
					<i>L</i>	<i>L</i>												
							<i>P</i>	<i>P</i>										
								♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀

Рис. 23. Сопряженное сезонное развитие сливовой ложнощитовки (*Sphaerolecanium prunastri*) и её паразита *Microterys hortulanus* в Молдавии (по: Сугоняев, Войнович, 2006).

*L*₁, *L*₂ – личинки I и II возрастов; *P* – куколки; • – яйца; ♀ – диапаузирующие самки и половозрелые самцы; ♀ – диапаузирующие самки; ♀ – половозрелые самки; вертикальная стрелка – оптимальный момент встречи половозрелой самки наездника с пригодной для заражения особью хозяина; горизонтальная линия – инконтактный период, в который не происходит заражение.

Моновольтинизм, достигаемый вторым путём, т.е. на основе увеличения продолжительности развития преимагинальных стадий демонстрирует энциртид *Pseudorhopus testaceus* Ratzeburg, сезонное развитие которого отличается высокой степенью сопряженностью с таковым хозяина – малой еловой ложнощитовки *Physokermes hemicryphus* Dalman (Войнович, Сугоняев, 1993).

Вылет взрослых паразитов приурочен к появлению в природе заражаемой стадии хозяина и происходит в начале августа. При откладке паразитом в одну личинку одного яйца, вылетающие взрослые особи всегда однополы, что естественно при полиэмбрионии. При откладке двух и более яиц из одной самки могут вылетать самки и самцы одновременно. Вылетающие из самок малой еловой ложнощитовки половозрелые самки наездника немедленно приступают к откладке яиц в личинок I возраста хозяина (рис. 24).

Месяцы	V			VI			VII			VIII			IX		
Декады	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Хозяин – <i>Physokermes hemicyphus</i>	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂												
			♀	♀	♀										
				♀	♀	♀									
						•	•	•							
									<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁		
										↑			<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂
Паразит – <i>Pseudorhopus testaceus</i>	<i>MR</i>	<i>MR</i>	<i>MR</i>	<i>MR</i>											
					<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₃	<i>P</i>	♀					
										•					
											<i>PG</i>	<i>PG</i>	<i>PG</i>	<i>PG</i>	
														<i>MR</i>	

Рис. 24. Сопряженное развитие малой еловой ложнощитовки *Physokermes hemicyphus* и её паразита *Pseudorhopus testaceus* в окрестностях Санкт-Петербурга (по: Сугоняев, Войнович, 2006).

• – яйца; *MR* – морула (эмбрион на ранней стадии развития); *PG* – полигерм (развивающееся яйцо); *L*₁, *L*₂, *L*₃ – личинки I, II и III возрастов; *P* – куколки; ♀ – диапаузирующие самки и половозрелые самцы; ♀ – диапаузирующие самки; ♀ – половозрелые самки; вертикальная стрелка – оптимальный момент встречи самки наездника с пригодной для заражения особью хозяина.

Развитие яйца до стадии морулы происходит в течение августа-сентября. На стадии морулы паразит зимует. Паразит имеет III личиночного возраста. Сформировавшаяся личинка первоначально находится в оболочке морулы и питается за счет ее содержимого. В конце мая происходит линька на II возраст, которая сопровождается выходом личинки из оболочки морулы. С этого момента личинка приступает к питанию непосредственно тканями хозяина. Линька на III возраст в середине июля. В этом возрасте она не питается и остается в теле мумифицированного хозяина около 20 дней, т.е. до начала яйцекладки самки хозяина. Предполагается, что у личинки формируется непродолжительная диапауза. Механизм ее индукции и терминции пока не ясен, хотя биологический смысл этого явления очевиден. Он заключается в синхронизации вылета взрослых паразитов с отрождением личинок хозяина. Диапауза личинки III возраста носит облигатный характер. После прекращения диапаузы личинка окукливается. Развитие куколок продолжается 10 дней.

Свое развитие личинка начинает в личинке хозяина, а заканчивает в самках. В одной самке могут развиваться 40–50 личинок паразита.

3.2.2. Бивольтинизм

Бивольтинизм достигается разными путями. Экспериментально исследован бивольтинный сезонный цикл на основе имагинальной диапаузы у наездника-энциртида *Blastothrix longipennis* Howard (=confusa), паразитирующего на акациевой ложнощитовке *Partheno-lecanium corni* (Саакян-Баранова и др., 1971). Этот специализированный паразит заражает самок и личинок II возраста, иногда заражаются и личинки I возраста в предличиночный период.

При развитии хозяина паразита – акациевой ложнощитовки по моновольтинному типу паразит имеет два поколения (рис. 25).

Месяцы	IV			V			VI			VII			VIII			IX			X
Декады	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1
Хозяин — <i>P. corni</i>	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂															
				♀	♀	♀													
				↑	♀	♀	♀												
							•	•	•										
										<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	
																<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂	<i>L</i> ₂
Паразит — <i>B. longipennis</i>	<i>L</i> ₂	<i>L</i> _{3,4}	<i>L</i> ₅																
				<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>													
				♂	♀	♀													
				•	•	•													
							<i>L</i> _{1,2}	<i>L</i> _{3,4}	<i>L</i> ₅										
										<i>P</i>	<i>P</i>								
										♂	♂	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	
																♀	♀	♀	
																•	•	•	
															<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	<i>L</i> ₁	

Рис. 25. Сопряженное сезонное развитие акациевой ложнощитовки *Parthenolecanium corni* и её паразита *Blastothrix longipennis* на сливе, Молдавия (по: Сугоняев, Войнович, 2006).

• – яйца; *L*₁–*L*₅ – личинки I–V возрастов; *P* – куколки; ♂ – диапаузирующие самки и половозрелые самцы; ♀ – диапаузирующие самки; ♀ – половозрелые самки; вертикальная стрелка – оптимальная встреча половозрелой самки наездника с пригодной для заражения особью хозяина; горизонтальная линия – инконтактный период, в который не происходит заражение.

Так происходит, например, в Ленинградской обл. и на севере Молдавии, где акациевая ложнощитовка дает также одно поколение. У *B. longipennis* зимуют личинки I возраста (всего у личинок паразита 5 возрастов) в диапаузирующих личинках II возраста ложнощитовки. Самки перезимовавшего поколения вылетают половозрелыми и сразу заражают молодых и яйцекладущих самок акациевой ложнощитовки, в которых происходит развитие его первого летнего поколения. Примерно через месяц появляются самки этого поколения. В это время в природе имеются лишь личинки I возраста хозяина *P. corni*.

Летние самки паразита вылетают всегда незрелыми и остаются в состоянии имагинальной диапаузы до появления в природе личинок II возраста хозяина, что происходит в конце августа или в начале сентября. Лишь с этого времени наблюдается быстрое массовое созревание самок паразита и происходит заражение личинок ложнощитовки. К концу сентября большинство самок паразита отмирает, а развитие личинок не продвигается дальше I возраста.

Следует отметить, что самцы *B. longipennis* летнего поколения в отличие от самок не имеют летней имагинальной диапаузы. Они вылетают всегда половозрелыми и погибают вскоре после спаривания.

Наступление летней диапаузы самок паразита обусловлено короткодневной ФПР (Сугоняев, 1963; Данилевский, Шельдешова, 1968). При развитии личинок и куколок в условиях короткого дня (12 ч) самки вылетают половозрелыми, а при длинном дне (более 14 ч) – с неразвитыми гонадами. Возникшая имагинальная диапауза легко снимается под влиянием короткого дня (Сугоняев, 1963), при этом параметры ФПР, индуцирующей и терминирующей диапаузы оказались очень близкими (рис. 26).

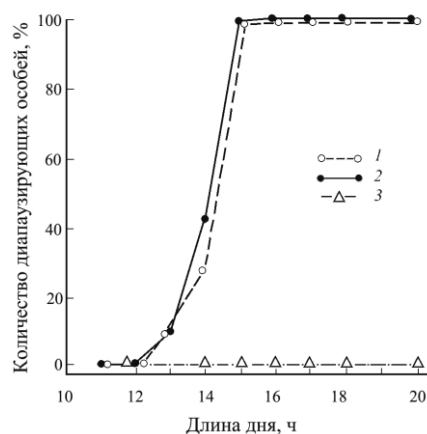


Рис. 26. Фотопериодическая реакция *Blastotrix longipennis* (Данилевский, Шельдешова, 1968).

1 — индукция диапаузы при влиянии длины дня на преимагинальные стадии; 2 — реактивация при действии длины дня на диапаузирующих самок в отсутствие хозяина; 3 — реактивация при питании гемолимфой заражаемых стадий хозяина.

На продолжительность диапаузы и физиологическое состояние самок влияют также температурные условия. Повышение температуры (до 25 или 30 °С) действуют в том же направлении, что и длинный день, вызывая торможение развития гонад. Наоборот, пониженные температуры (15 и 17 °С) стимулируют развитие ооцитов. Следует обратить внимание на одну очень важную особенность паразита. Тормозящее влияние длины дня и температуры проявлялось так отчетливо лишь при отсутствии заражаемой стадии хозяина и при питании самок раствором глюкозы или меда. Если диапаузирующих самок *B. confusa* содержать с личинками 2-го возраста или молодыми самками щитовки, гемолимфой которых они питаются, то со-

зревание наступает даже при длинном дне, т.е. действие фотопериода снимается. Из этих данных очевидно, что летняя диапауза паразита возникла как адаптация к периоду отсутствия в природе заражаемой стадии хозяина, а не как приспособление к переживанию неблагоприятных летних (Данилевский, Шельдешова, 1968).

В противоположность этому зимняя диапауза *B. longipennis* регулируется иначе. Паразит зимует личинкой I возраста в диапаузирующих личинках акациевой ложнощитовки. Зимний покой паразита обусловлен, видимо, гормональным воздействием со стороны хозяина. Диапауза партнеров прекращается весной одновременно в результате холодовой реактивации. Особенно интересно, что перезимовавшие личинки *B. longipennis* в отличие от летних, совершенно лишены ФПР, и самки этого поколения выходят половозрелыми при любых световых и температурных условиях (Данилевский, Шельдешова, 1968).

Так регулируется сезонный цикл *B. longipennis* в регионах, где его хозяин *P. corni* развивается по моновольтинному типу (исследованы популяции из Ленинградской обл. и севера Молдавии). Моновольтинный сезонный цикл *P. corni* определяется наличием летней диапаузы личинок I возраста, которая также вызывается длинным днём, причем пороги реакций хозяина и паразита почти совпадают.

Иначе складывается сезонный цикл *B. longipennis* в местах, где хозяин *P. corni* имеет два поколения (например, на юге Молдавии, в Кагуле). В этом случае молодые самки и личинки II возраста ложнощитовки, пригодные для заражения, имеются в природе почти всё лето, поэтому паразит развивается не в двух, а в нескольких поколениях. Летняя диапауза у них в таких условиях короткая или отсутствует вовсе. Эти данные также подтверждают, что летняя диапауза паразита возникла как адаптация к периоду

отсутствия в природе заражаемой стадии хозяина, а не как приспособление к переживанию неблагоприятных климатических условий. И хотя по реакции на фотопериод и температуру кагульский *B. longipennis* не отличается от более северных, здесь он переходит к поливольтинному циклу, успевая завершить 3–4 поколения за сезон (Саакян-Баранова и др., 1971).

Таким образом, согласование фенологии паразита и хозяина в течение лета обеспечивается комплексом параллельно действующих факторов: фотопериодом, температурой и пищевыми условиями. На севере ведущее значение приобретает фотопериод, на юге – условия питания.

3.2.3. Поливольтинизм

Поливольтинный сезонный цикл обнаружен также у энциртида *Discodes coccophagus* (Ratz.) – паразита сливовой ложнощитовки *Sphaero-lecanium prunastri*.

Комплекс паразитов, связанных со сливовой ложнощитовкой, включает более 10 видов, среди которых есть паразиты первого–третьего порядков. Основное место среди них занимает специализированный эндопаразит самок ложнощитовки *D. coccophagus*. В Палеарктике этот вид распространен по всему ареалу *S. prunastri*, и процент заражения им вредителя очень высок. Это отмечается как для России, так и для других стран – Югославии, Болгарии и др. В Израиле, где сливовая ложнощитовка зарегистрирована впервые лишь в 1968 г., одновременно была отмечена и эффективность *D. coccophagus* (Шельдешова, 1978).

Обычно развитие паразитов моновольтинных ложнощитовок определяется периодом, когда в природе присут-

ствуют стадии хозяина, пригодные для заражения, что требует строгой сопряженности сезонных циклов. Сезонный цикл *S. prunastri* резко отличается от такового других моновольтинных ложнощитовок очень длительным (2–3 месяца) периодом имагинальной стадии и яйцеживорождением. *Discodes coccophagus* заражает как молодых, так и яйцекладущих самок, поэтому отсутствие стадий хозяина, пригодных для заражения, не может ограничивать его развитие в сезоне.

D. coccophagus повсеместно развивается по поливольтинному типу. Зимуют личинки V возраста в пустых погибших самках *S. prunastri*. Окукливание и вылет перезимовавшего поколения происходят в апреле–мае одновременно с появлением молодых самок *S. prunastri*, которых паразит и заражает. Самки дискодеса вылетают всегда половозрелыми. Развитие летних поколений паразита проходит быстро, так как в это время всегда есть доступные для заражения самки хозяина. В результате общая численность паразитов обычно резко возрастает к середине лета.

Сведения о количестве ежегодных поколений энциртида в разных регионах немногочисленны. Для Молдавии и Черноморского побережья Кавказа указано три поколения. Для восточной части Грузии и юга Италии – два. По фенологическим сведениям разных авторов, создается впечатление малой синхронности сезонных циклов в этой системе паразит-хозяин, но тогда можно было бы ожидать наличие какого-то механизма, позволяющего паразиту автономно регулировать свой сезонный цикл.

В экспериментах было обнаружено, что наступление диапаузы у *D. coccophagus* определяется длиной дня. Критический фотопериод, при котором диапаузируют 50% особей белгородской популяции, равен 15 ч 40 мин (рис. 27). Особенностью реакции этого паразита является

то, что при короткодневных фотопериодах небольшое число особей развивается активно, а при длиннодневных, наоборот, 3–5% диапаузирует.

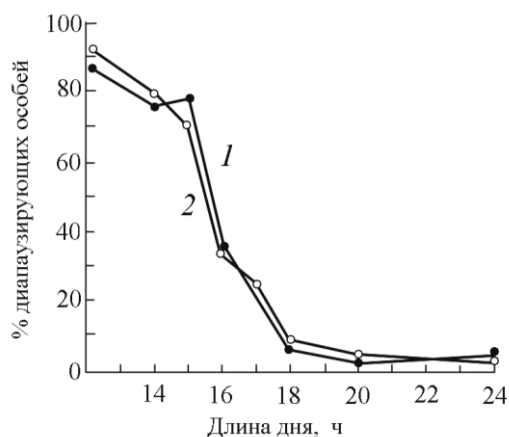


Рис. 27. Фотопериодическая индукция диапаузы (1) и реактивации (2) у личинок белгородской популяции *Discodes coccophagus* при 25 °C (по: Шельдешова, 1978).

Фотопериодическая реакция *D. coccophagus* характеризуется слабой географической изменчивостью. При 25 °C величина порога одинакова у белгородской и тбилисской популяций, хотя между ними расстояние, характеризующее 10° географической широты, и на 1,5 ч выше у минской популяции, обитающей всего на 3° севернее, чем белгородская. Но при 20 °C реакция оказалась абсолютно идентичной. По характеру географической изменчивости дискодес напоминает кукурузного мотылька, у которого стабильность критического фотопериода, характерная для южных популяций, также нарушается лишь у северной границы ареала.

Таким образом, у *D. coccophagus* обнаружена хорошо выраженная фотопериодическая реакция длиннодневного типа. Она, несомненно, должна играть ведущую роль в регуляции сезонного развития вида. Фотопериодическая реакция этого паразита не только независима от реакции хозяина, но и резко отличается от реакции *S. prunastri*, поскольку различны типы их сезонного развития. Моноциклизм сливовой ложнощитовки поддерживается летней диапаузой, контролируемой короткодневной фотопериодической реакцией личинок I возраста. Под влиянием длинного летнего дня возникает сильное замедление развития личинок, и этот летний покой прекращается лишь поздней осенью под влиянием короткого осеннего дня, который стимулирует линьку на II возраст. В тот же период *D. coccophagus* может давать 2–3 поколения. Личиночная диапауза этого вида факультативна и регулируется длиннодневной реакцией в результате прямого действия фотопериода на личинок паразита во время развития их в самках ложнощитовки (Шельдешова, 1978).

В целом рассматриваемая хозяино-паразитная система даёт пример независимого фотопериодического контроля сезонного развития партнеров.

3. Многолетние циклы развития

Пролонгированные сезонные циклы складываются в высоких широтах, где наездники имеют двухлетний цикл. Однако в большинстве исследованных случаев развитие наездников осуществляется все же по моновольтинному типу, несмотря на двухлетний цикл хозяина. Двухлетнее развитие обнаружено у наездника-афелинида *Coccophagus aterrimus* Vikberg (Сем. Aphelinidae), паразитирующего на березовой ложнощитовке *Eulecanium douglasi* (Sulc). Бере-

зоявая ложнощитовка развивается в Гипоарктике в течение двух лет. Год с преобладанием в популяциях самок назван «имагинальным»; соответственно год, когда популяция представлена личинками, – «ларвальным». В имагинальный год в июне взрослые наездники, перезимовавшие в личинках II возраста хозяина, вылетают из мумий уже половозрелыми. Оплодотворенные самки немедленно приступают к откладке яиц в молодых самок березовой ложнощитовки. Развитие летней генерации заканчивается вылетом половозрелых наездников. После копуляции самки заражают личинок I возраста хозяина. Далее отродившиеся паразитические личинки I возраста зимуют дважды. Через 22 месяца, попав в имагинальный год и перейдя в личинок II возраста хозяина, они завершают развитие по истечении двух лет. Таким образом, мы имеем пример длительного транзитного паразитизма (Сугоняев, Войнович, 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В объёме отдельного учебно-методического пособия невозможно отразить все особенности биологии, экологии и механизмов синхронизации сезонного развития партнёров в сложнейших и разнообразнейших системах паразит-хозяин. Эти вопросы рассмотрены на отдельных примерах, но в действительности описанные модели справедливы в отношении и многих других известных случаев и могут характеризовать большие группы видов паразитических насекомых.

Оценивая в целом удельное значение разных факторов в регуляции сезонного развития паразитических насекомых можно убедиться, что широко распространившиеся из классической паразитологии беспозвоночных представления о полной зависимости сезонного развития паразитических насекомых от своих хозяев далеко не всегда справедливы для насекомых. В литературе все чаще появляются факты, свидетельствующие о наличии у насекомых сложной регуляции системы паразит-хозяин на основе взаимодействия комплекса внешних (длины дня, фотопериода, пищевых условий) и внутренних (физиологическое состояние хозяина) факторов. При этом удельное значение каждого из них значительно различается у разных видов паразитических перепончатокрылых. У одних видов доминирующую роль в синхронизации сезонного развития партнёров играют климатические факторы; у других – важнейшее значение приобретают пищевые условия; у третьих – существует и некоторая зависимость развития паразита от физиологического состояния хозяина.

Множественная регуляция сроков развития и диапаузы у паразитических насекомых увеличивает их экологическую пластичность, создавая предпосылки для освоения более широкого круга хозяев. Самостоятельные реакции на внешние условия неизбежно вызывают внутривидовую географическую дифференциацию паразитов и позволяют расширить собственный ареал, а зависимость развития от хозяина обеспечивает синхронность развития партнеров в любых климатических условиях (Данилевский, 1961).

Цитированная литература

Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука. 1976. 152 с.

Виноградова Е.Б., Зиновьева К.Б. Регуляция сезонного развития паразитов мясных мух. IV. Особенности фотопериодической реакции *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae). Хозяино-паразитные отношения у насекомых. Л.: Наука. 1972. С. 112–117.

Войнович Н.Д., Сугоняев Е.С. Особенности паразитирования хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) на ложнощитовках (Homoptera, Coccoidea). V. Биология и преимагинальные стадии *Pseudorhopus testaceus* Ratzeburg – паразита малой еловой ложнощитовки (*Physokermes hemicryphus* Dalm.) // Энтومол. обозр. 1993. Т. 72, вып. 3. С. 549–557.

Войнович Н.Д., Умарова Т.Я., Кац Т.С., Резник С.Я. Роль эндогенных факторов в индукции диапаузы у *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 5. С. 584–588.

Гоанца И.К. О паразитах сливовой ложнощитовки (*Sphaerolecanium prunastri* Fonsc.) в Молдавии // Тр. Молд. НИИ садовод., виноградар. и винодел. 1966. Т. 13. С. 71–78.

Давидьян Е.М. Афиидиды (Hymenoptera, Aphidiidae) России и сопредельных территорий // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 19 с.

Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 1961. 243 с.

Данилевский А.С., Шельдешова Г.Г. Приспособительное значение фотопериодической и холодной реактивации // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Изд-во Ленинградского универ-та. 1968. С. 80–99.

Заславский В.А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 120. Л.: Наука. 1984. 180 с.

Заславский В.А., Умарова Т.Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтотомол. обзор. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721–731.

Зиновьева К.Б. Роль фото- и терморитмов в индукции диапаузы у наездников *Alysia manducator* Panz (Hymenoptera, Braconidae) // Энтотомол. обзор. 1976. Т. 60, вып. 3. С. 517–524.

Зиновьева К.Б., Виноградова Е.Б. Регуляция сезонного развития паразитов мясных мух. III. Особенности фотопериодической реакции *Aphaereta minuta* // Хозяино-паразитные отношения у насекомых. Л.: Наука. 1972. С. 100–110.

Иванов М.Ф., Резник С.Я. Фотопериодическая регуляция диапаузы потомства у *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): динамика чувствительности к фотопериоду в ходе преимагинального развития материнских особей // Энтотомол. обзор. 2008. Т. 87. С. 255–264.

Козлов М.А. Основные типы специализации наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам // Хозяино-паразитные отношения у насекомых. Л.: Наука. 1972. С. 5–17.

Май Фу Кви, Заславский В.А. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1676–1680.

Масленникова В.А. Об условиях, определяющих диапаузу паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* (Hym. Braconidae) и *Pteromalus puparum* (Hym. Halcidoidea) // Энтотомол. обзор. 1958. Т. 37, вып. 3. С. 538–545.

Масленникова В.А. К вопросу о зимовке и диапаузе трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) // Вестник Ленингр. гос. ун-та. 1959. № 3. С. 91–96.

Масленникова В.А. Регуляция сезонного развития паразитических насекомых // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 1968. С. 129–152.

Мейер Н.Ф. Трихограмма. М.-Л.: Сельхозгиз. 1941. 174 с.

Никольская М.Н. Хальциды фауны СССР. Определители по фауне СССР, издав. ЗИН АН СССР. 1952. Т. 44. С. 3–574.

Резник С.Я. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм // Ж. эвол. биохимии и физиол. 2011. Т. 47, вып. 6. С. 434–443.

Резник С.Я. Механизмы фототермической регуляции диапаузы у паразитоидов (Hymenoptera): точные или избыточные? // XIV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. 2012. С. 372.

Саакян-Баранова А.А. О хозяино-паразитных взаимоотношениях у мягкой ложнощитовки (*Coccus hesperidum* L.) и некоторых энциртид (Hymenoptera, Encyrtidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1965. Т. 36. С. 112–173.

Саакян-Баранова А.А., Сугоняев Е.С., Шельдешова Г.Г. Акациевая ложнощитовка и её паразиты. Опыт комплексного исследования хозяино-паразитных отношений. Л.: Наука. 1971. 165 с.

Солт Г. Конкуренция между паразитоидными насекомыми // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир. 1964. С. 124–154.

Сорокина А.П., Масленникова В.А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестник Ленинград. гос. ун-та. 1986. Сер. 3. № 1. С. 9–14.

Сорокина А.П., Масленникова В.А. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 689–699.

Сугоняев Е.С. О сезонно-циклических адаптациях паразита *Blastothrix confusa* Erd. (Hymenoptera, Chalcidoidea) к своему хозяину – акациевой ложнощитовке (*Parthenolecanium corni* Bouche) // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 11. С. 1732–1735.

Сугоняев Е.С. Хальциды – паразиты ложнощитовок фауны СССР. Комплексное исследование хозяино-паразитных систем у насекомых. Л.: Наука. 1984. 232 с.

Сугоняев Е.С., Войнович Н.Д. Адаптации хальцидоидных наездников к паразитированию на ложнощитовках в условиях различных широт. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 263 с.

Суитмен Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорняками. М.: Колос. 1964. 575 с.

Теленга Н.А., Щепетильникова В.А. Руководство по размножению и применению трихограммы для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Киев: Изд-во АН УССР. 1949. 99 с.

Тобиас В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды Русского энтомологического общества 2004. Т. 75, вып. 2. 148 с.

Тряпицын В.А. Наездники-энциртиды (Hymenoptera, Encyrtidae) Палеарктики (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР. Вып. 158). Л.: Наука. 1989. 488 с.

Шельдешова Г.Г. Фотопериодические реакции *Discodes coccophagus* (Ratz.) (Hymenoptera, Encyrtidae) – паразита сливовой ложнощитовки *Sphaerolecanium prunastri* Fonsc. (Homoptera, Coccoidea) // Фотопериодические реакции насекомых (Труды Зоол. Ин-та АН СССР). Л. 1978. Т. 36. С. 26–30.

Anderson J.F., Kaya H.K. Diapause induction by photoperiod and temperature in the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. // Ann. Entomol. Soc. Am. 1974. Vol. 67. P. 845–849.

Askew R.R., Shaw M.R. Parasitoid community: their size, structure and development // Waage J., Greathead D. (eds). Insect parasitoids. London, 1986. P. 225–264.

Bartlett B.R., Ball V.C. The developmental biology of two encyrtid parasites of *Coccus hesperidum* and their intrinsic competition // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1964. Vol. 57, N 4. P. 496–503.

Brown M.W. Literature review of *Ooencyrtus kuvanae* (Hym.: Encyrtidae), an egg parasite of *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) // Entomophaga. 1984. Vol. 29. P. 249–265.

Campbell R.W. Some ichneumonid-sarcophagid interactions in the gypsy moth *Porthetria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) // Canad. Entomol., 1963. Vol. 95. P. 337–395.

Donaldson J.S., Walter G.H. Effects of egg availability and egg maturity on the ovipositional activity of the parasitic wasp, *Coccophagus atratus* // Physiol. Entomol. 1988. Vol. 13, N 4. P. 407–417.

Evans A.C. Comparative observations on the morphology and biology of some hymenopterous parasites of carrion-infesting *Diptera* // Bull. Entomol. Res. 1933. Vol. 24. P. 385–404.

Fisher R.C. A study in insect multiparasitism. II. The mechanism and control of competition for possession of the host // *J. Exptl. Biol.* 1961. Vol. 38. P. 605–628.

Flanders S.E. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera // *Canad. Entomol.* 1950. Vol. 82, N 6. P. 134–140.

Gibson G.A.P., J.T. Huber, J.B. Woolley (eds). Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). 1997. National Research Council of Canada Research Press, Ottawa, Canada. 794 pp.

Greenberg S.M., Nordlund D.A., King E.G. Mass production of *Trichogramma* spp.: experiences in the former Soviet Union, China, the United States and western Europe // *Biocontrol News Inform.* 1996. Vol. 17, N 3. P. 51–60.

Huber J.T. Biodiversity of Hymenoptera // Footitt R.G., Adler P.H. (eds). *Insect Biodiversity: Science and Society*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2009. P. 303–324.

Johannson A.S. 1951. Studies on the relation between *Apanteles glomeratus* L. (Hym., Braconidae) and *Pieris brassicae* L. (Lepid., Pieridae). *Norsk Entomol. Tids. Bind.* 8. H. 145–186.

Laing J.E., Corrigan J.E. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod // *Canad. Entomol.* 1995. V. 127. P. 103–110.

Messina F.J. Maternal influence on larval competition in insects // *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press, NV. 1998. P. 227–243.

Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // *Ann. Rev. Entomol.* 1991. Vol. 36. P. 511–534.

Musolin D.L., Numata H. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the south-

ern green stink bug *Nezara viridula* // *Physiol. Entomol.* 2003a. Vol. 28. N 2. P. 65–74.

Musolin D.L., Numata H. Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: Is it costly to expand the distribution range? // *Ecol. Entomol.* 2003b. Vol. 28, N 6. P. 694–703.

Numata H. Induction of adult diapause and of low and high reproductive states in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae*, by photoperiod and temperature // *Entomol Exp. Appl.* 1993. Vol. 66. P. 127–134.

Peck O. A catalogue of the nearctic Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera) // *Cnad. Entomol., suppl.* 1963. Vol. 30. P. 3–1093.

Reznik S.Ya, Kats T.S., Umarova T.Ya., Voinovich N.D. Maternal age and endogenous variation in maternal influence on photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Europ. J. Entomol.* 2002. Vol. 99, N 2. P. 175–181.

Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D. Diapause induction in *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of thermosensitivity // *J. Appl. Entomol.* 2008. V. 132. P. 502–509.

Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D. Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity // *J. Appl. Entomol.* 2011. V. 135, N 6. P. 438–445.

Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D. Multigenerational maternal effect on diapause induction in *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biocontrol Sci. and Technol.* 2012. V. 22, N. 4. P. 429–445.

Salt G. The effect of host upon their insect parasites // *Biol. Rev. Cambridge Physiol. Soc.* 1941. Vol. 16. P. 239–264.

Saunders D.S. Larval diapause induced by a maternally-operating photoperiod // *Nature*. 1965. Vol. 206. P. 739–740.

Saunders D.S. Larval diapause of maternal origin. II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis* // *J. Insect Physiol.* 1966. Vol. 22. P. 569–581.

Schubert H. von et al. Bearbeiteter Ausschnitt Hautflügler. *Naturgeschichte des Tierreichs*. 1886 (заимствовано из: http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hymenoptera_Vielfalt.jpg?uselang=ru)

Smith S.M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Ann. Rev. Entomol.* 1996. Vol. 41. P. 375–406.

Teraoka T., Numata H. Induction of adult diapause and overwintering under natural conditions on a parasitoid wasp *Ooencyrtus nezara* // *Entomol. Exp. Appl.* 1995. Vol. 76. P. 329–332.

Teraoka T., Numata H. Occurrence of egg parasitoids of the bean bug, *Riptortus clavatus* in legume fields // *Proc. Kansai Plant Protection Soc.* 1997. Vol. 39. P. 21–22

Teraoka T., Numata H. Seasonal changes in the intensity of adult diapause in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezara* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae) // *Appl. Entomol. Zool.* 2000. Vol. 35. P. 353–356.

Teraoka T., Numata H. Winter survival and oviposition before and after overwintering of a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezara* Ishii (Hymenoptera: Encyrtidae) // *Entomol. Sci.* 2004. Vol. 7. P. 105–111.

Thompson W.R. A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Diptera. Belville. Ontario, Canada. The Imperial Parasitic Service. 1943. P. 1–99.

Thompson W.R., Parker H.L. The problem of host relations with special reference to entomophagous parasites // *Parasitology*. 1927. Vol. 19. P. 1–34.

Townes H., Townes M. Family Ichneumonidae // Hymenoptera of America North of Mexico, Synoptic Catalog. U.S. Dep. Agr., Agric. Monogr. 1951. Vol. 2. P. 184–410.

Viggiani G. Bionomics of the Aphelinidae // Ann. Rev. Entomol. 1984. Vol. 29. P. 257–276.

Wahl D.B., Sharkey M.J. 1993. Superfamily Ichneumonoidea // Goulet H. and J.T. Huber (eds.). Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families, Agriculture Canada, Ottawa. P. 358–509

Wajnberg E., Hassan S.A. Biological control with egg parasitoids. CAB International, Wallingford, UK. 1994. 286 p.

Yamada M., Sekita N. Life cycle relations of *Trichogramma* sp. to its host *Archips fuscocupreanus* // Bull. Aomori Apple Exp. Station. 1990. N 26. P. 1–13.

Yu D.S., Achterberg C. van, Horstmann K. World Ichneumonoidea 2005. Taxonomy, biology, morphology and distribution [Braconidae]. Taxapad 2006 (Scientific names for information management) Interactive Electronical Catalogue on DVD/CD-ROM. Vancouver.

Zaslavski V.A., Umarova T.Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga. 1990. V. 35. P. 23–29.

Содержание

Введение	3
1. Краткая характеристика семейств паразитических перепончатокрылых	18
1.1 Надсемейство Ichneumonoidea	18
1.1.1. Семейство Ichneumonidae	19
1.1.2. Семейство Braconidae	20
1.1.3. Семейство Aphidiidae	21
1.2. Надсемейство Chalcidoidea	22
1.2.1. Семейство Aphelinidae	22
1.2.2. Семейство Trichogrammatidae	24
1.2.3. Семейство Encyrtidae	25
1.2.4. Семейство Pteromalidae	26
1.2.5. Семейство Chalcididae	27
2. Регуляция сезонного развития паразитических перепончатокрылых	28
2.1. Семейство Braconidae	29
2.2. Семейство Pteromalidae	47
2.3. Семейство Trichogrammatidae	58
2.4. Семейство Encyrtidae	63
3. Географическая изменчивость сезонных циклов паразитоидов (на примере хальцидоидных наездников)	67
3.1. Гомодинамное развитие	67
3.2. Гетеродинамное развитие	70
3.2.1. Моновольтинизм	70
3.2.2. Бивольтинизм	73
3.2.3. Поливольтинизм	78
4. Многолетние циклы развития	81
Заключение	83
Цитированная литература	85
Содержание	94

Учебное издание

*Аида Хаматовна Саулич
Дмитрий Леонидович Мусолин*

**Биология и экология паразитических перепончатокрылых
(Hymenoptera: Apocrita: Parasitica)**

*Учебно-методическое пособие
к курсу «Сезонные циклы насекомых»
для студентов магистратуры на кафедре энтомологии*

Обложка *А.В. Калининой*
Компьютерная верстка *А. Х. Саулич*

Подписано в печать с оригинал-макета авторов 20.02.2013
Ф-т 60x84/16. Печать офсетная. Усл. печ. л. 5,6.
Тираж 60 экз. Заказ № 19.

Типография Издательства СПбГУ
199061. С.-Петербург, Средний пр., 41