

**Фазовая изменчивость у хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) и ее адаптивное значение**

**Е.С. Сугоняев**

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*

Приведены данные о наличии у хальцидоидных наездников *Blastothrix longipennis* Howard и *Encyrtus infidus* Rossi морфологических различий между особями перезимовавшей и летней генераций. Показано, что данный тип полиморфизма у изученных видов определяется не сезонными факторами, а физиологической спецификой организма хозяина, в котором развивалась личинка паразита. Описанные формы являются фенотическими. Обсуждается адаптивное значение фазовой изменчивости у хальцидоидных наездников.

Открытие Б. П. Уваровым (Uvarov, 1921, 1922) фазовой изменчивости у саранчовых позволило решить не только таксономические задачи, но и понять приспособительную природу одиночного и стадного состояния особи и популяции в целом у перелетной саранчи, *Locusta migratoria* L. Г.Я.Бей-Биенко (1971), отмечая известное сходство сезонного полиморфизма у тлей с фазовой изменчивостью у саранчовых, подчеркивает, что последняя является результатом группового эффекта, возникающего вследствие роста плотности популяции вида. Следовательно, в основе возникновения фаз у вида лежит биотический фактор - взаимоотношения особей в популяции. Одновременно Г. Я. Бей-Биенко отмечает, что хотя фазовая изменчивость обнаружена пока у немногих видов, она, «бесспорно, представляет собой богатое содержанием биологическое явление».

Р. Р. Аскью (Askew, 1970), анализируя природу фазовой изменчивости у насекомых, заключает, что поскольку фазы представляют собой фенотипический ответ на изменяющиеся условия существования вида, то подобная трактовка может распространяться и на другие аналогичные случаи. Так, в качестве фаз признаются морфологически различные типы самок у орехотворок (Hymenoptera, Cynipidae), закономерно появляющиеся у последних при чередовании поколений. У паразитических наездников, по его мнению, понятию фазовой изменчивости соответствуют различные морфологические типы самцов *Trichogramma semblidis* Aurv. при паразитировании вида в яйцах различных хозяев. Отсюда следует, что выше упомянутый биотический фактор, определяющий возникновение фаз у видов саранчовых, у паразитических перепончатокрылых и близких к ним таксонам включает также взаимоотношения между паразитом и хозяином (в широком смысле).

Однако в литературе природа данного феномена у наездников трактуется неоднозначно. Так, диморфизм взрослых наездников перезимовавшей и летней генераций у бициклических видов-паразитов кокцид и других насекомых рассматривается авторами как сезонный (Murakami, 1960, 1961; Сугоняев, 1965; Askew, 1965, 1971) и как следствие воздействия низких температур (Flanders, 1931).

Причины, лежащие в основе данного типа диморфизма у наездников, могут иметь либо биотический, либо абиотический характер, что указыва-

ет на известную неопределенность существующих воззрений, в том числе и самого Р. Р. Аскью. Очевидно, необходимо дальнейшее исследование феномена. Ниже рассматриваются материалы, проливающие, как мне кажется, дополнительный свет на поставленный вопрос.

**1. Морфологические и биологические особенности выявленных форм у наездников**

У бициклических видов рода *Blastothrix* (Encyrtidae) прослеживаются различия в ряде морфологических признаков у особей перезимовавшей и летней генераций, что показано для *B. longipennis* Howard (= *confusa* Erdoes) (Сугоняев, 1965), *B. hungarica* Erdoes (Саакян-Баранова, Перепелица, 1968) и *B. truncatipennis* Ferrière (Войнович, Сугоняев, 1999).

Диморфизм *B. longipennis* - паразита акациевой ложнощитовки (*Parthenolecanium corni* Bouché) характеризует следующий дифференциальный диагноз (с указанием заражаемой стадии хозяина):

**Самки**

Перезимовавшая генерация («весенняя форма»)	Летняя ген. рация («летняя форма»)
1. Личинка развивалась солитарно в нимфе 2-го возраста хозяина.	Личинка развивалась гregarно в самке хозяина.
2. Основной членик усика снизу угловатый, почти трапециевидный; 1-й членик жгутика усика по длине равен своей ширине.	Основной членик усика снизу плавно закругленный; 1-й членик жгутика длиннее своей ширины.
3. Лоб и темя по длине равны своей ширине.	Лоб и темя почти в 1,5 раза длиннее своей ширины.
4. Голова и тело черно-бронзовые, задние лапки целиком затемненные.	Голова и тело ярко сине-зеленые, задние лапки беловатые, затемненные на вершинах.
5. Длина тела 1-1,2 мм.	Длина тела 1,5-2,6 мм.

**Самцы**

1. Членики жгутика усика сверху более или менее закругленные; 1-й членик жгутика усика немного длиннее своей ширины.	Большинство члеников жгутика усика сверху угловатые; 1-й членик жгутика без малого в 2 раза длиннее своей ширины.
2. Тело черно-бронзовое.	Тело сине-зеленое.
3. Длина тела 0,8-1 мм.	Длина тела 1,3-1,8 мм.

Как отмечено выше, данный тип морфологической изменчивости вида был отнесен к сезонному диморфизму (Сугоняев, 1965; Саакян-Баранова, Сугоняев, Шельдшева, 1971). Однако последующие наблюдения и эксперименты показали, что природа феномена иная. Исследования проводились в средней и южной Молдавии, где хозяин - акациевая ложнощитовка представлена моно- и бициклическими популяциями на аборигенных и интродуцированных древесных породах, соответственно (Сугоняев, 1984). При паразитировании *B. longipennis* на моноциклической популяции ложнощитовки особи наездника «весенней формы» вылетали из перезимовавших нимф 2-го возраста хозяина единственный раз - в начале мая, тогда как в бициклической популяции они вылетали дважды - в мае и в июле-августе. Специально поставленный эксперимент показал, что появле-

ние в потомстве наездника особей той или иной формы зависит только от стадии (возраста) жизненного цикла хозяина, в особи которого развивались преимагинальные стадии наездника, но не зависит ни от температуры в период развития, ни от фотопериода (Волкова, 1972) (табл. 1). Следовательно, считать указанные формы наездника сезонными неправомерно.

Таблица 1. Условия развития личинок *B. longipennis*, определяющие появление различных форм взрослых наездников

t °C	Фото-период, час	Стадия (возраст) развития хозяина							
		нимфа 2-го возраста (L <sub>2</sub> )				самка (♀)			
		форма наездника	состояние яичников самки	n♀♀	n♂♂	форма наездника	состояние яичников самки	n♀♀	n♂♂
15	10			12	28			18	33
20	10	«Весенняя»	Развитые	16	18	«Летняя»	Неразвитые	22	67
20	20			21	34			18	45
25	10			11	21			43	127
25	20			7	19			13	16

Следующий вид, у которого исследовались аналогичные формы, — *Encyrtus infidus* Rossi (Encyrtidae), паразит ложнощитовок рода *Eulecanium* (Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979). Было замечено, что различия между обеими формами наездника выражаются как в окраске, так и морфологических структурах. Ниже они приводятся в виде дифференциального диагноза (с указанием стадии хозяина, в которых развивались преимагинальные стадии паразита):

#### Самки

Перезимовавшая генерация («весенняя форма»)	Летняя генерация («летняя форма»)
1. Личинка развивалась солитарно первоначально в нимфе 1-го возраста хозяина и завершила свое развитие в молодой самке последнего.	Личинка развивалась гregarно в зрелой самке хозяина.
2. Брюшко на большей части его протяженности с параллельными боками.	Брюшко постепенно сужается к вершине.
3. 7-й стернит брюшка поперечный, его верхинный край отстоит от вершины брюшка на расстояние, равное 262,5±12,2 мкм.	7-й стернит заметно развит в продольном направлении, его верхинный край отстоит от вершины брюшка на расстояние, равное 179±3,7 мкм.
4. Поперечная желтая полоска на щитике среднегруди узкая, занимает треть длины последнего.	Поперечная желтая полоска на щитике среднегруди широкая, составляет 2/3 длины последнего.
5. Длина тела 2,42 мм.	Длина тела 2,77 мм.

#### Самцы

1. Щитик среднегруди целиком черный.	Щитик среднегруди с очень узкой поперечной желтой полоской.
2. Длина тела 2,2 мм.	Длина тела 2,45 мм.

Выявленные различия с точки зрения формальной таксономии имеют «видовой вес», что и определило рассмотрение темной («весенней») формы в качестве самостоятельного вида *E. obscurus* Dalman, 1820 — названия,

признанного младшим синонимом *E. infidus* Rossi, 1790 (Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979).

Изучение морфологических признаков особей самок «весенней формы», искусственно полученной при воспитании на лабораторной культуре ложнощитовки *Eulecanium caraganae* при температуре 25°C и фотопериоде 18 часов, показало их идентичность с таковыми самок перезимовавшей в природных условиях генерации. Таким образом, вновь было подтверждено, что появление данной формы в потомстве наездника не зависит от воздействия низких температур, то есть климатического фактора, но определяется условиями развития преимагинальных стадий наездника.

Полученные результаты позволяют заключить, что данный тип полиморфизма у изученных видов *B. longipennis* и *E. infidus* определяется не сезонными факторами, а, по всей видимости, физиологической спецификой организма хозяина, в котором развивалась личинка паразита. Описанные выше формы появляются при чередовании генераций в годичном цикле развития вида наездника как следствие его реакции на изменяющиеся условия среды обитания 2-го порядка, то есть организма хозяина и, следовательно, являются фенотическими. Учитывая фазовую природу возникновения данных форм, я предлагаю называть их в соответствии со стадией хозяина, в особи которого целиком или преимущественно происходит развитие преимагинальных стадий паразита. Так, наездники летней генерации, паразитировавшие в самках ложнощитовки, относятся к адфеминальной фазе (ad - после; femina - самка); наездники перезимовавшей генерации, паразитировавшие в нимфах хозяина целиком или преимущественно в них, — к адларвальной фазе (ad - после; larva - личинка).

Описываемое явление представляет собой закономерно повторяющийся циклический процесс, или цикломорфоз, регулируемый условиями развития преимагинальных стадий паразита (рис. 1).

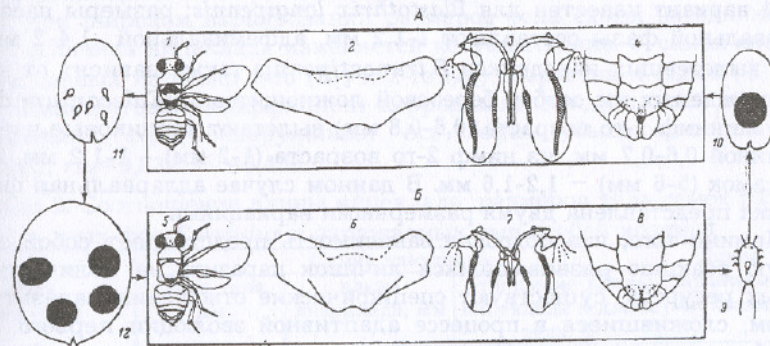


Рис. 1. Чередование адларвальной (А) и адфеминальной (Б) фаз наездника *Encyrtus infidus* в его годичном цикле (самки).

1, 5 — окраска щитика среднегруди и форма брюшка; 2, 6 — форма 7-го стернита; 3, 7 — величина яйцевого комплекса и яйцевого клада; 4, 8 — степень обнаженности вершины яйцевого клада паразита; 9 — нимфа 1-го возраста хозяина; 10 — молодая самка с летным отверстием; 11 — зрелая самка с отложенными в нее яйцами паразита; 12 — зрелая самка с летными отверстиями.

Будучи проявлением генетической программы вида, наблюдаемые изменения признаков и свойств фаз имеют строго определенное функциональное и приспособительное значение, что будет рассмотрено ниже. Одновременно необходимо отметить, что цикломорфоз свойственен бициклическим видам, имеющим летнюю и зимующую генерации, и отсутствуют у моно- или полициклических видов наездников. Вероятно, что в основе эволюции фазового цикломорфоза у наездников лежал сезонный фактор. Впоследствии, в результате формирования генетической программы чередования генераций - фаз с заданными свойствами, собственно климатические условия утратили свое значение.

## 2. Приспособительное значение фазовых черт взрослых наездников

При ближайшем рассмотрении выявляется, что фазовая изменчивость морфологических и биологических свойств имагинальных стадий у наездников имеет строго адресный характер и в конечном итоге направлена на эффективное паразитирование на хозяине в изменяющихся условиях.

### 2.1. Размеры тела и габитус

В течение своего годичного цикла самки наездников-паразитов ложнощитовок откладывают яйца в особей хозяина разных возрастных групп, то есть мелких - нимф (0,8-1,2 мм) и более крупных - самок (3-5 мм). Вылетевшие из них взрослые наездники устойчиво отличаются по размерам, что отмечено выше (см. раздел 1). В среднем, размеры взрослых наездников адларвальной фазы меньше таковых адфеминальной фазы. Так, размеры особей энциртида *Aphycoides clavellatus* Dalman, солитарно паразитировавших в нимфах 2-го возраста еловой ложнощитовки *Physokermes hemicriphus* Dalman, колеблются в пределах 0,9-1 мм, тогда как при гregarном паразитизме в самках хозяина - 1,2-1,8 мм. Сходный композиционный вариант известен для *Blastothrix longipennis*: размеры наездников адларвальной фазы составляют 1-1,2 мм, адфеминальной - 1,4-2 мм. Размеры вылетевших наездников *B.truncatipennis* также зависят от величины заражаемых им особей березовой ложнощитовки (*Eulecanium douglasi* Sulc): из нимф 1-го возраста (0,6-0,8 мм) вылетают карликовые наездники величиной 0,6-0,7 мм, из нимф 2-го возраста (1-2 мм) - 1-1,2 мм, из зрелых самок (5-6 мм) - 1,2-1,6 мм. В данном случае адларвальная фаза наездника представлена двумя размерными вариациями.

Помимо того, что подобная зависимость представляет собой элементарную реакцию развивающихся личинок паразита на количество доступных ресурсов, существуют специфические отношения паразита с хозяином, сложившиеся в процессе адаптивной эволюции первого. Можно было бы ожидать, что при откладке яиц крупными самками адфеминальной фазы *E.infidus* в нимф 1-го возраста (0,6-0,8 мм) карагановой ложнощитовки их потомство - наездники адларвальной фазы будут отличаться мелкими размерами. Однако в действительности этого не наблюдается, поскольку личинка паразита, не нарушая морфоза хозяина, переходит в нимфу 2-го возраста, завершая свое развитие в молодой самке (3,6 мм) ложнощитовки. Средние размеры вылетевших самок адларвальной фазы *E.infidus* составляют 2,42 мм (см. раздел 3).

Таким образом, размеры тела наездников в качестве фиксированных величин являются одной из характеристик их фаз.

Важным свойством крупных самок адфеминальной фазы наездников является их плотная кутикула и коренчатое телосложение - признаков макробионтов, то есть особей (видов) с продолжительным сроком имагинальной жизни (Сугоняев, 1962, 1984, 2001).

### 2.2. Изменчивость длины яйцеклада

Яйцекладный комплекс самок *E.infidus* адларвальной и адфеминальной фаз обнаруживает существенные различия в деталях строения, что в свою очередь связано с формой 7-го стернита и брюшка в целом (рис. 1).

Длина яйцеклада у менее крупных самок адларвальной фазы оказывается больше, чем у более крупных самок адфеминальной фазы (рис. 2).

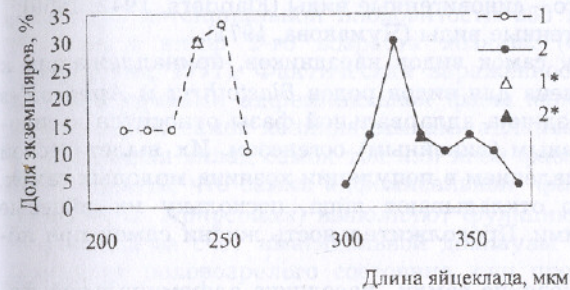


Рис. 2. Длина яйцеклада у самок адфеминальной (1) и адларвальной (2) фаз *Encyrtus infidus*. 1\*, 2\* - средние величины.

Такого рода «парадоксальное» различие становится понятным, если учесть его функциональное значение - первые заражают крупных самок хозяина, тогда как вторые - его мелких нимф (табл. 2).

У *Blastothrix truncatipennis* аналогичные цели достигаются на иной основе: при широком варьировании размеров тела самок наездника (0,6-1,6 мм) величина яйцеклада изменяется незначительно. У самок наездника, выведенных из нимф 1-го ( $L_1$ ) и 2-го ( $L_2$ ) возрастов и самок (♀) березовой ложнощитовки, коэффициент корреляции между длиной яйцеклада и размерами тела обнаруживает все более убывающие значения:  $r_{L_1}=0,862$ ;  $r_{L_2}=0,832$ ;  $r_{♀}=0,453$ .

Таблица 2. Соотношение длины яйцеклада, размеров тела самок различных фаз *E.infidus* и заражаемых ими особей хозяина

Фаза наездника	Самка наездника			Длина тела заражаемой особи хозяина, мм
	длина тела, мм	длина яйцеклада, мм	отношение длины яйцеклада к длине тела, %	
Адларвальная	2,42	0,33±0,03	13,75	4,50
Адфеминальная	2,77	0,24±0,02	8,65	0,66

Биологический смысл такого рода зависимости заключается в том, что в случае прямо пропорциональной связи между размерами тела и длиной яйцеклада наибольшая длина последнего была бы у самок адфеминальной фазы, заражающих очень мелких нимф 1-го возраста хозяина, что сделало бы его функционально мало пригодным. Наоборот, карлико-

вым наездникам адларвальной фазы предстоит в силу условий сезонного развития хозяина заражать более крупных нимф 2-го возраста и даже самок ложнощитовки, что они способны сделать, так как обладают относительно самым крупным яйцекладом. В данном случае яйцеклад, будучи почти постоянным по размерам несмотря на изменения размеров тела самки наездника, оказывается функционально универсальным и пригодным для откладки яиц в особой всех стадий (возрастов) жизненного цикла хозяина (Войнович, Сугоняев, 1999).

### 2.3. Оогенез

У самок наездников, паразитирующих на ложнощитовках, известны три типа оогенеза, или репродуктивные тактики:

- 1) на стадии куколки - проовигенные виды;
- 2) на стадии куколки и имаго - синовигенные виды (Flanders, 1942, 1950);
- 3) на стадии имаго - эпиовигенные виды (Чумакова, 1971).

Смена типов оогенеза у самок видов наездников, принадлежащих к различным фазам, установлена для видов родов *Blastothrix* и *Aphycoides* (Сугоняев, 1984). Самка наездника адларвальной фазы относится к синовигенному типу с непрерывным (линейным) оогенезом. Их вылет весной происходит синхронно с появлением в популяции хозяина молодых самок, в которых они немедленно откладывают яйца, поскольку их яйцевые трубки заполнены последними. Продолжительность жизни самок при яйцекладке - около недели.

Вылетевшие из самок хозяина самки наездника адфеминальной фазы характеризуются неразвитыми яичниками, так как находятся в состоянии имагинальной диапаузы (Сугоняев, 1963, 1984), - они обладают эпиовигенным типом оогенеза. Данная адаптация позволяет им пережить инконтактный период, достигающий 3-х месяцев, в течение которого в популяции хозяина отсутствует пригодная для заражения возрастная группа хозяина - нимфы 2-го возраста. В конце лета, в условиях короткого дня, диапауза самки наездника изживается как на основе фотопериодического фактора, так и за счет начала питания гемолимфой нимф 2-го возраста хозяина, появляющихся в это время в популяции последнего. С этой целью самка наездника прокалывает яйцекладом кутикулу нимфы и слизывает выступающую гемолимфу. Таким образом создаются условия к началу оогенеза.

Наездники обеих фаз *Encyrtus infidus* обладают оогенезом синоовигенного типа с тенденцией к линейному развитию, поскольку вылетевшие самки всегда имеют возможность откладывать яйца либо в нимф 1-го возраста, либо в самок хозяина - инконтактный период в их сезонном развитии отсутствует.

### 2.4. Плодовитость

Различие в плодовитости - характерная черта самок наездника, относящихся к различным фазам. У самок *E. infidus* адларвальной фазы потенциальная плодовитость составляет 188 яиц, адфеминальной фазы - 300. При сравнении фактической плодовитости самок каждой из фаз наибольшее количество отложенных яиц зарегистрировано у самок адфеминальной фазы - 193, тогда как у самок адларвальной фазы - 152. Однако

если учесть, что среднее количество яиц, отложенных самками наездника в одну нимфу хозяина, равно в среднем двум, то величина потомства адфеминальной самки в результате выживания только одной личинки сократится вдвое. Потомство адларвальных самок при условии гregarного паразитизма в самках хозяина примерно соответствует числу отложенных яиц, то есть окажется заметно больше. Фактическая зараженность хозяина самками адфеминальной фазы достигает 40%, самками адларвальной фазы - 75%.

Плодовитость самок *Blastothrix longipennis* адларвальной фазы является умеренной. Вылетевшие самки содержат в яйцевых трубках до 40 сформировавшихся яиц. В эксперименте одна самка наездника в течение жизни может отложить до 66 яиц, заразив около 40 самок хозяина. Самки наездника адфеминальной фазы отличаются более высокой плодовитостью: при потенциальной плодовитости 250 яиц они способны отложить 200 яиц в нимф 2-го возраста хозяина (Саакян-Баранова, Сугоняев, Шельдшева, 1971). Фактическая зараженность нимф акациевой ложнощитовки самками адфеминальной фазы колеблется в пределах 14-48%, зараженность самок хозяина самками адларвальной фазы - 50-98%.

Оценивая вклад самок той или иной фазы в размножение вида, важно учитывать, что самки адфеминальной фазы у ряда видов наездников (*Blastothrix*, *Aphycoides*) выполняют функцию переживания инконтактного периода за счет имагинальной диапаузы и длительного срока жизни. Достигнув половозрелого состояния, они продуцируют значительное количество яиц, откладывая их в нимф хозяина, смертность которых в среднем весьма велика - около 80%. Самки адларвальной фазы менее плодовиты и более эфемерны. Тем не менее, их вклад в размножение вида оказывается значительным, так как они заражают самок хозяина, естественная смертность которых минимальна.

### 3. Приспособительное значение фазовых черт личинок паразита

У видов рода *Blastothrix* личинки адларвальной и адфеминальной фаз являются прикрепленными («каудальными») и сходными как по морфологии, так и по образу жизни. Наиболее существенное различие между ними сводится к тому, что личинка первой фазы всегда развивается одиночно (солитарно), тогда как личинка второй развивается в группе (gregarно). Данное свойство сохраняется и у личинок соответствующих фаз *Encyrtus infidus*, однако их морфологические особенности и образ жизни оказываются существенно иными. Так, личинка 1-го возраста адларвальной фазы паразита, развиваясь в нимфе 1-го возраста хозяина, к осени теряет связь с аэроскопической полоской хориона своего яйца и трансформируется из прикрепленной метапнейстической личинки в неприкрепленную апнейстическую, обладающую кутикулярным дыханием (Бу Куанг Кон, 1974). Тем самым она приобретает способность, находясь в гемоцеле хозяина, переходить в последующий возраст, а затем и во взрослую самку последнего, не нарушая его морфоза и жизнедеятельности. Более того, паразит на данном этапе своего развития стимулирует рост и линьку хозяина, повышая его общую жизнеспособность и, тем самым, обеспечивая собственную выживаемость (Бу Куанг Кон, Сугоняев, 1975; Сугоня-

ев, Ву Куанг Кон, 1979; Sugonyaev, 2002). Указанный период развития личинки паразита получил название *транзитного паразитизма* в отличие от собственно, или *актуального паразитизма*, когда свойства личинки, оказавшейся в гемоцеле самки хозяина, резко меняются, и она приступает к уничтожению содержимого тела последней (Сугоняев, 1997; Sugonyaev, 2002). Личинки адфеминальной фазы паразита в течение всего своего развития остаются меташнестическими, прикрепленными к аэроскопической полоске хориона собственного яйца.

#### Заключение

Глубокие перестройки в морфологии, физиологии и поведении как взрослых наездников, так и их личинок указывают на исключительное биологическое значение комплексов адаптаций, связанных с фазовой изменчивостью. Рассматривая их общую направленность, я прихожу к заключению, что основная функция адфеминальной фазы наездников - переживание инконтактного периода на основе синхронизации сезонного развития и полового созревания самки паразита по отношению к годовому циклу хозяина. Достигается это путем реализации различных жизненных стратегий - в одном случае за счет увеличения имагинальной жизни (*Blastothrix*), в другом - ее сокращения за счет приобретения способности к немедленной яйцекладке и «передачи» функции выживания адларвальной фазе путем пролонгирования развития преимагинальных стадий и особой формы паразитизма (*Encyrtus*) (Сугоняев, 2001).

Функцией адларвальной фазы во всех случаях остается размножение и увеличение (пролиферация) общей численности популяции вида.

#### Список литературы

- Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М., 1971, 479 с.
- Войнович Н.Д., Сугоняев Е.С. Особенности паразитирования хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) на ложнощитовках (Homoptera, Coccidae). VII. *Blastothrix truncatipennis* Ferr. - паразит березовой ложнощитовки *Eulecanium donglasi* Sulc в высоких широтах. /Энтомолог. обозр., 1999, 78, 3, с. 545-554.
- Волкова Г.А. К вопросу о сезонных формах *Blastothrix confusa* Erd (Hymenoptera, Chalcidoidea). /Хозяино-паразитические отношения у насекомых. Л., 1972, с. 73-76.
- Ву Куанг Кон. Морфологические и биологические особенности преимагинальных фаз и стадий развития *Encyrtus infidus* Rossi (Hymenoptera, Chalcidoidea) - паразита карагановой ложнощитовки (*Eulecanium caraganae* Borchs.). /Энтомолог. обозр., 1974, 53, с. 732-751.
- Ву Куанг Кон, Сугоняев Е.С. Влияние приспособительных реакций паразита *Encyrtus infidus* (Hymenoptera, Chalcidoidea) на хозяина - карагановую ложнощитовку. /Зоол. журн., 1975, 54, 10, с. 1488-1494.
- Саакян-Баранова А.А., Перепелица Л.В. Стадии развития и взаимоотношения персиковой ложнощитовки (*Parthenolecanium persicae* F.) и ее основных паразитов (Hymenoptera, Encyrtidae). /Тр. ВЭО, 1968, 52, с. 154-187.
- Саакян-Баранова А.А., Сугоняев Е.С., Шельдшева Г.Г. Акациевая ложнощитовка и ее паразиты. Л., 1971, 164 с.
- Сугоняев Е.С. Морфо-биологические группы хальцид, паразитирующих на червцах и щитовках (Homoptera, Coccidae). /Изв. АН СССР, сер. биол. 1962, 5, с. 754-766.

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

Сугоняев Е.С. Палеарктические виды рода *Blastothrix* Мауг (Hymenoptera, Chalcidoidea), их биология и полезная роль. Часть II. /Энтомолог. обозр., 1965, 44, 2, с. 395-410.

Сугоняев Е.С. Хальциды - паразиты ложнощитовок фауны СССР. Комплексное исследование хозяино-паразитных систем у насекомых. Л., 1984, 233 с.

Сугоняев Е.С. Некоторые результаты изучения наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea), паразитирующих на сосущих насекомых-кокцидах (Homoptera, Coccinea) фауны Вьетнама. /Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Книга 1. Москва-Ханой, 1997, с. 208-217.

Сугоняев Е.С. Системы адаптаций наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) к паразитированию на сосущих насекомых-ложнощитовках (Homoptera, Coccidae) в основных природно-климатических поясах Северного полушария. /Энтомолог. обозр., 2001, 80, 1, с. 8-39.

Сугоняев Е.С., Ву Куанг Кон. Взаимоотношения хозяина и паразита у насекомых на примере карагановой ложнощитовки и ее паразита *Encyrtus infidus* Rossi. Л., 1979, 84 с.

Уваров Б.П. Об изучении саранчовых России. /Извест. отд. приклад. энтомологии, 1922, 2, с. 19-86.

Чумакова Б.М. Биология размножения паразитических перепончатокрылых-наездников (Hymenoptera, Parasitica). Автореф. докт. дисс., Л., 1971, 54 с.

Askew R.R. The biology of british species of the genus *Torymus* Dalman (Hymenoptera: Torymidae) associated with galls of Cynipidae (Hymenoptera) on oak, with special reference to alternation of forms. /Trans. Soc. Brit. Entomol., 1965, 16, p. 217-232.

Askew R.R. Intraspecific categories in insects / Biol. Journ. Linn. Soc., 1970, 2, 3, p. 225-231.

Askew R.R. Parasitic Insects. London. 1971, 316 p.

Flanders S. The temperature relationships of *Trichogramma minutum* as a basis for racial segregation. /Hilgardia, 1931, 5, p. 395-406.

Flanders S. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in parasitic Hymenoptera / Ann. Entomol. Soc. Amer., 1942, 35, p. 251-266.

Flanders S. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. /Canad. Entomol., 1950, 82, p. 134-140.

Murakami Y. Seasonal dimorphism in the Encyrtidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). /Acta Hymen., 1960, 1, 2, p. 199-204.

Murakami Y. Supplementary notes on the seasonal dimorphism in the Encyrtidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). /Mushi, 1961, 35, 9, p. 71-73.

Sugonyaev E.S. On the character of parasitism of the Apocrita (Hymenoptera). /Proc. Zool. Inst. RAS, 2002, 296, p. 151-156.

Uvarov B.P. A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migration of locust. /Bull. Entomol. Res., 1921, 12, p. 2.