

УДК 595.79

СТРАТЕГИИ ПАРАЗИТИРОВАНИЯ НАЕЗДНИКОВ (HYMENOPTERA, AROCRITA)

© 2006 г. Е. С. Сугоняев

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

e-mail: coccids@zin.ru

Поступила в редакцию 23.12.2004 г.

В основе формирования трех типов стратегий паразитирования у наездников – макробионтной, эфемеробионтной и медибионтной – лежат специализированные морфологические и биологические адаптации ювенильных и взрослой стадий вида, обеспечивающие его конечный репродуктивный успех. Макробионтная стратегия паразитирования, присущая специфичным видам, решает задачу сопряженного развития паразита и хозяина путем максимального продления имагинальной жизни самки наездника, эфемеробионтная – благодаря сокращению последней и максимальному увеличению жизни преимагинальных стадий. Медибионтная стратегия присуща асинхронным видам наездников, заражающих широкий круг хозяев из различных таксонов, но ассоциированных с определенным местообитанием (биотопом). Смешанные черты, обнаруживаемые видами, указывают на промежуточный характер их адаптаций.

Результаты исследований морфологических и биологических особенностей наездников в связи с их паразитированием на членистоногих (Arthropoda) к концу XX столетия достигли уровня, при котором отчетливо стали проступать контуры новой парадигмы, объясняющей свойства паразитических перепончатокрылых как следствие их адаптивной эволюции. Значительный прогресс достигнут в изучении собственно паразитизма преимагинальных стадий. Его основные черты, обозначенные Тобиасом (1978), получили дальнейшее освещение в работах Гесельбарта (Haeselbarth, 1979) и Аскью и Шоу (Askew, Shaw, 1986). Последние предложили концепцию идиобионтной и коинобионтной стратегий онтогенетического развития паразитических преимагинальных стадий (преимущественно личинок) наездников, ориентированных либо на подавление жизнедеятельности организма хозяина, либо, наоборот, на взаимодействие с ним. В общих чертах и для определенных таксонов установленные закономерности рассмотрены в ряде обзоров (The Hymenoptera, 1988; Черногуз, 1993; Каспарян, 1996; Dzhanokmen, 2002; Sugonyaev, 2002; Ижевский, 2003; Сугоняев, 2004), к которым отсылаю заинтересованного читателя.

Однако данная концепция лишь частично распространяется на свободноживущих взрослых наездников, объясняя их черты, связанные преимущественно с процессом заражения хозяина. Вне ее поля зрения остаются такие фундаментальные свойства наездников, как сезонно-циклические адаптации, механизмы синхронизации сезонного развития паразита с таковым хозяина, миграционное поведение, продолжительность имагиналь-

ной жизни и связанные с нею морфологические и физиологические типы, оогенез, r и K репродуктивные стратегии.

По-видимому, мы получим адекватное представление о роли приспособлений как преимагинальных стадий, так и взрослых наездников к паразитированию, если рассмотрим их как части единой системы адаптаций вида, выраженной через его специфические модусы выживания, развития и размножения. С этой целью автор продолжил анализ приспособительных особенностей хальцидоидных наездников (Chalcidoidea), паразитирующих на равнокрылых хоботных – ложнощитовках (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccidae) в различных широтах земного шара, представляющих собой удобные модельные объекты для освещения некоторых общих закономерностей адаптивной эволюции наездников. Основные результаты наших исследований применительно к данной теме изложены в предшествующих работах (Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979; Сугоняев, 1984, 1997, 2001, 2004, 2004а; Сугоняев, Войнович, 1988, 2001; Sugonyaev, 1990, 2002). Одновременно рассмотрены морфологические и биологические особенности видов наездников из других таксонов. При этом важным источником информации остаются великолепная сводка Клозена (Clausen, 1940), не потерявшая своего значения до настоящего времени, и работы Аскью (Askew, 1970, 1971). В результате удалось уточнить ряд положений, терминологию, и сформулировать концепцию стратегий паразитирования наездников, предлагаемую в настоящей статье.

Все известные морфологические и биологические свойства видов наездников¹, имеющих адаптивное значение, сводятся к трем типам стратегий паразитирования: *макробионтной*, *эфемеробионтной* и *медибонтной*.

В пределах каждой стратегии возможно существование различных тактических вариантов, указывающих на диапазон морфологических и биологических преобразований в рамках данного эволюционного направления, а также на континуальность биологических явлений. Эффективность стратегии определяется степенью максимизации разности между очевидными преимуществами (выгодами) и затратами, т.е. риском, связанным, в конечном итоге, с поиском пригодной для заражения особи хозяина и откладкой в нее яйца. Конкретно эта эффективность выражается в относительном количестве зараженных особей хозяина, или проценте паразитирования.

Макробионтная стратегия паразитирования

Этот тип стратегии решает задачу синхронизации годичного цикла развития паразитического вида с таковым преимущественно моноциклического хозяина путем *продления срока имагинальной жизни* самки наездника (греч. *macro* – долгий, *biontos* – живущий).

В средних широтах известны два ее тактических варианта.

1. Один из них состоит в максимальном увеличении жизни взрослой самки наездника, составляющей большую часть годичного цикла вида. Такая стратегия реализована у моноциклических наездников – энциртид (*Encyrtidae*) рода *Microterys* – паразитов моноциклических видов ложнощитовок в средних широтах. Так, основная характеристика популяции *M. hortulanus* Erdoes – паразита сливовой ложнощитовки (*Sphaerolecanium prunastri* Fonsc.) заключается в том, что она в течение 11 месяцев в году представлена оплодотворенными диапаузирующими, а затем созревающими самками. Собственно паразитизм преимагинальных стадий осуществляется в течение одного месяца (рис. 1А).

Отличительными чертами самки наездника являются относительно крупные размеры (2.0–2.7 мм), коренастый габитус, высокая степень склеротизации (плотность) наружных покровов, длинные передние крылья, умеренно удлинённый яйцеклад (рис. 2А). Из биологических приспособлений наиболее велика роль облигатной имагинальной диапаузы самки. Все эти признаки формируют *макробионтный тип* вида.

¹ Общее количество известных видов паразитических перепончатокрылых составляет 60000 (Grissell, 1993).

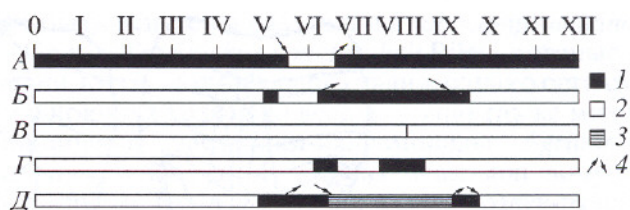


Рис. 1. Годичные циклы видов наездников с различными типами стратегий паразитирования: А – макробионт моноциклик *Microterys hortulanus*, Б – макробионт бициклик *Blastothrix longipennis*, В – эфемеробионт моноциклик *Pseudorhopus testaceus*, Г – эфемеробионт бициклик *Encyrtus infidus*, Д – медибонт бициклик *Coccophagus lycimnia* (1 – имагинальная стадия, 2 – преимагинальные стадии, 3 – преимагинальные стадии в альтернативных видах хозяев, стрелки – миграции взрослых наездников (самок), I–XII – месяцы года.

Длительное пребывание самки наездника вне популяции хозяина, миграции с целью поиска источников углеводного питания, мест зимовки и, наконец, особей хозяина весной – в начале лета следующего года связаны со значительным риском. Тем не менее, адаптации самки позволяют ей пережить *инконтактный период*, в течение которого в популяции хозяина отсутствуют особи возрастной группы, пригодные для заражения.

Появление самки наездника в популяции хозяина совпадает с началом превращения перезимовавших нимф 2-го возраста последнего во взрослых самок, представляющих собой заражаемую стадию. Поскольку оогенез у самок наездника эпивигенного типа, т.е. происходит только на стадии имаго (Чумакова, 1971), то для его запуска немаловажное значение имеет дополнительное белковое питание. Для этой цели самка наездника прокалывает яйцекладом кутикулу хозяина и слизывает выступающую гемолимфу, т.е. хищничает. Относительно высокая потенциальная плодовитость самки – до 200 яиц, по-видимому, выполняет компенсационную функцию в связи со значительным риском и потерями популяции наездника при миграциях. Цена отложенных яиц в самок хозяина высока, так как смертность последних минимальна – не превышает 10%. В связи с этим повышается вероятность выживания каждого отдельного потомка, что характерно для видов К-отбора.

Личинки – гregarные коинобионтные паразиты, метапнейстические, т.е. прикрепленные каудальными дыхальцами к аэроскопической полоске хориона яйца, с помощью которой они дышат атмосферным кислородом. Групповой способ развития личинок паразита – адаптация, подавляющая иммунную реакцию хозяина или снижающая ее эффективность (Викторов, 1976).

Количество зараженных паразитом самок хозяина варьирует в пределах 20–80%.

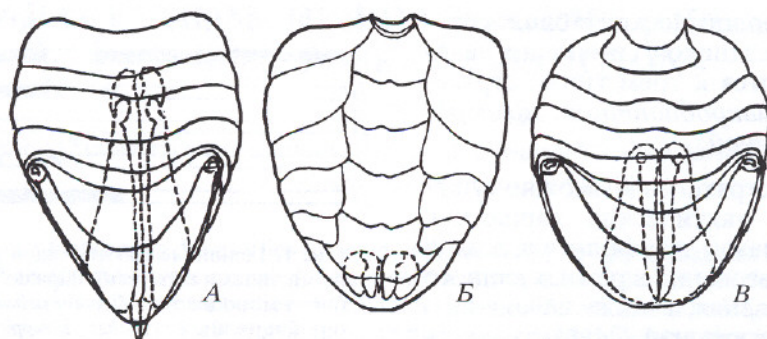


Рис. 2. Форма и величина яйцекладного комплекса наездников: А – макробионта *Microterys* sp. (дорсальная сторона), Б – эфемеробионта *Encyrtus infidus* (вентральная сторона), В – мезобионта *E. lecaniorum* (дорсальная сторона).

2. Иной, смешанный (переходящий) вариант макробионтной стратегии паразитирования известен для бициклических видов наездников-энциртид из родов *Blastothrix* и *Aphycoides*. Для них характерно правильное чередование летней и зимующей генераций в годичном цикле вида с, соответственно, продолжительной и короткой жизнью взрослых самок наездника. Особи первой из упомянутых генераций наездника *B. longipennis* Howard, паразитирующего на моноциклических ложнощитовках рода *Parthenolecanium*, развиваются во взрослых самках, второй – в нимфах 2-го возраста хозяина. Взрослые наездники обеих генераций представлены формами, существенно различающимися по морфологическим и биологическим свойствам, имеющим адаптивное значение. Предполагается, что они представляют вариант фенотипической изменчивости и могут рассматриваться как фазы вида (Askew, 1970, 1971; Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979; Сугоняев, 2005). Вместе с тем, необходимо отметить, что в нашем случае выявленные фазовые различия особей носят качественный, а не количественный характер, т.е. они не могут быть выражены относительными долями в данной конкретной популяции, но всегда абсолютны.

Самка наездника летней генерации, или адфеминальной фазы крупная (1.5–2.6 мм), с коренастым габитусом и плотными наружными покровами, с длинными, хорошо развитыми крыльями и умеренно развитым яйцекладом. Вылетает в состоянии имагинальной диапаузы. Адаптации, присутствующие макробионтному типу, позволяют ей успешно пережить инконтактный период, равный 2–3 мес. (рис. 1Б). Оогенез у этих самок эпивиогенного типа, запускаемый двумя факторами – коротким осенним днем (в результате фотопериодической реакции самки) и питанием гемолимфой хозяина. В последнем случае используются только нимфы 2-го возраста – возрастной группы, пригодной для заражения. Нормальное течение оогенеза далее протекает по линейному варианту – потенциально самка откладывает яйца непрерывно.

Самка наездника перезимовавшей генерации, или адларвальной фазы более мелкая (1.0–1.2 мм) и отличается коротким сроком жизни – около двух недель. Вылетает с развитыми яичниками, т.е. имеет синовигенный оогенез линейного типа, что позволяет ей вскоре после оплодотворения приступить к яйцекладке в самок хозяина (рис. 1Б). Комплекс адаптаций адларвальной самки, связанный с краткостью ее имагинальной жизни, несет в себе элементы эфемеробионтной стратегии паразитирования (см. ниже), что позволяет говорить о смешанном, или переходящем характере данного тактического варианта.

Существенна разница в плодовитости самок наездников обеих форм. Адфеминальные самки обладают высокой плодовитостью – до 200 яиц, которые они откладывают в нимф 2-го возраста ложнощитовки. Цена этих яиц относительно невелика, так как естественная смертность нимф составляет 80–90%. Напротив, плодовитость адларвальных самок низка – всего 80 яиц, однако откладываются они в самок ложнощитовки, смертность которых, как указывалось выше, минимальна. Последнее обстоятельство обуславливает высокую выживаемость потомства паразита. По нашим многолетним наблюдениям, доля зараженности нимф 2-го возраста акациевой ложнощитовки наездником *B. longipennis* колеблется в пределах 14–48%, тогда как самок – 50–90% (Сугоняев, 1984).

Таким образом, основная функция адфеминальной фазы вида – переживание инконтактного периода при относительно невысоком вкладе в размножение, адларвальной – наращивание численности популяции вида. Отсюда следует, что в соответствии с характером размножения специализация самки первой из упомянутых фаз проявляет черты *r*-отбора, второй – *K*-отбора.

В высоких широтах, где ложнощитовки развиваются по гемициклическому типу, т.е. в течение первого года проходят только половину своего жизненного цикла, а во втором – его завершают

(Sugonyaev, 1990), получили распространение оппортунистические варианты макробионтной стратегии. Так, *Microterys obventionis* Sugonyaev в Кольской тундре развивается как типичный моноциклический, переходя с одного вида хозяина – березовой ложнощитовки (*Eulecanium douglasi* Sulc) на другого – березовую подушечницу (*Pulvinaria betulae* L.), гетерохронных по сезонному развитию. Годичный цикл бициклического *Aphycoides speciosus* Hoffer также протекает по схеме, обычной для средних широт. Последнее обстоятельство достигается тем, что наездник использует для размножения “расслоение” популяции своего хозяина – березовой ложнощитовки на две фракции, гетерохронные по сезонному развитию: в одном случае самка наездника заражает особей хозяина основной фракции, в другом – альтернативной (Сугоняев, Войнович, 1988, 2001).

В относительно низких широтах макробионтная стратегия, по-видимому, свойственна наездникам, паразитирующим на моноциклических ложнощитовках из родов *Ceroplastes* и *Saissetia*. Наездник-энциртид *Microterys clauseni* Compere, интродуцированный нами из Японии (о. Кюсю) на Черноморское побережье Кавказа для биологического подавления японской восковой ложнощитовки (*Ceroplastes japonicus* Green) (Сугоняев, 2004), обладает чертами макробионта, что позволяет его диапаузирующей самке пережить инконтактный период в летние месяцы и заразить молодых самок хозяина осенью (Clausen, 1940; Кравченко, 1991; Сугоняев, неопубликованные данные).

Наибольшее распространение макробионтная стратегия у хальцидоидных наездников-паразитов ложнощитовок получила в средних и высоких широтах, где в таксономическом отношении ее функциональными носителями являются виды из родов *Microterys* в числе 37, *Blastothrix* – 14, *Aphycoides* – 3, *Sauleia* – 2. В низких широтах в качестве видов данной категории известен 1 вид из рода *Microterys*, 4 – из рода *Anicetus*.

Несмотря на неполноту литературных данных, макробионтная стратегия паразитирования в средних широтах предполагается у видов наездников из других таксономических групп. Из материалов, приведенных Клозеном (Clausen, 1940), известно, что виды наездников-ихневмонид из подсемейства *Ichneumoninae* (*Ichneumonidae*), специализированные к заражению гусениц и куколок чешуекрылых (*Lepidoptera*), зимуют в стадии оплодотворенных самок. Имагинальная жизнь моноциклического наездника *Phaeogenes nigridens* Wesm. продолжается 10 мес., включая зимовку. В мае половозрелые самки наездника заражают недавно перелинявших куколок стеблевого мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hbn.), которых они отыскивают в ходах в стеблях растений. В качестве пограничного случая к числу вероятных макробионтов мо-

гут быть отнесены наездники *Phobocampe uncinata* Grav. и *Tersilochus conotracheli* Riley, которые к осени достигают взрослой стадии, однако остаются в коконах хозяев до весны. Точно также моноциклические наездники-ихневмониды *Agriotipus armatus* Walker и *A. gracilis* Waterston зимуют взрослыми, но в укрытиях своих хозяев-ручейников (*Trichoptera*), находящихся под водой.

Характерная черта перечисленных видов ихневмонид – их относительно высокая степень специфичности на хозяевах. В связи с этим синхронизация сезонного развития паразита с таковым хозяина является обязательным условием его репродуктивного успеха.

Для наездников-браконид (*Braconidae*) указывается только один вид – *Cerdia paradoxa* Walker, зимующий оплодотворенной самкой. Наездник заражает гусениц огневка (*Pyralidae*) в относительно низких широтах – в Китае и Индии.

Для надсемейства *Chalcidoidea*, кроме описанных выше примеров, известны отрывочные данные о зимующих на стадии взрослого насекомого наездниках-птеромалидах – *Dibrachoides dynastes* Foerster и *Pseudocatolaccus asphondyliae* Masi (*Pteromalidae*). Полнее представлена информация о других наездниках из этого же семейства и из семейства *Torymidae*. Моноциклический наездник-птеромалид *Schizonotus sieboldi* Ratzeburg является наружным паразитом куколок листоедов (*Chrysomelidae*). Перезимовавшие взрослые наездники перед яйцекладкой питаются гемолимфой хозяина, прокалывая его покровы яйцекладом. Наездник-торимид *Monodontomerus aureus* Walker паразитирует преимущественно на куколках златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* Don.) и непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.), но может заражать других паразитических насекомых в плотной оболочке – куколок мух-тахин в пупариях (*Tachinidae*); куколок наездников-браконид в коконах. Вид моноциклический. Взрослые наездники имеют крупные размеры, плотные наружные покровы. Продолжительность имагинальной жизни – 11 месяцев, включая зимовку. В период яйцекладки питается гемолимфой хозяев.

Наездники из семейства *Chalcididae* отличаются крупными размерами и мощным телосложением, что находит свое отражение в продолжительной имагинальной жизни большинства видов. Однако зимовка взрослых наездников известна только для двух видов: *Brachymeria femorata* Panz. и *B. intermedia* Nees – эндопаразитов куколок чешуекрылых.

В надсемействе *Proctotrupoidea*, в семействах *Platygastridae* и *Scelionidae* имеются виды, взрослые особи которых, будучи мелкими по размерам, живут длительное время и являются зимующей стадией. Характерной чертой сезонного развития наездников-платигастрид *Platygaster zosinae*

Walker и *P. herrickii* Pack. – паразитов личинок галлиц (Cecidomyiidae) является моноциклizm. В силу этого обстоятельства, как отмечает Клозен (Clausen, 1940), оба вида наездников значительную часть своего годового цикла проводят в недействительном состоянии. Так, взрослые наездники *P. herrickii*, вылетающие рано весной, откладывают яйца в личинок младшего возраста гессенской мухи (*Mayetiola destructor* Say). Развитие личинок паразита протекает по схеме транзитного паразитизма (см. ниже) и завершается в зрелой личинке хозяина поздней осенью при образовании ею пупария. Вышедшие из куколок взрослые наездники не покидают пупария и остаются в нем зимовать. Таким образом, в течение годового цикла вида одна стратегия паразитирования сменяется другой – эфемеробионтная (см. ниже) в течение летних месяцев замещается макробионтной в течение осенне-зимне-весенних месяцев, т.е. в данном случае реализуется переходящий вариант.

У наездников-сцелионид из родов *Microphanurus* и *Telenomus*, паразитирующих на яйцах клопов (Heteroptera) и чешуекрылых, зимуют активные взрослые самки, совершающие миграции в поисках мест зимовки. Данных об их диапаузе нет.

Перечисленные примеры предполагают вероятную широкую реализацию макробионтной стратегии паразитирования в различных группах наездников. Одновременно они подчеркивают неоднородность существующих тактических решений у различных видов и необходимость дальнейших исследований в указанном направлении.

Эфемеробионтная стратегия паразитирования

Эта стратегия (греч. *ephemerous* – недолговечный) решает задачу синхронизации годового цикла паразита с таковым хозяина путем максимального сокращения имагинальной жизни (самки) и связанного с ней риска и значительного продления жизни преимагинальных стадий вида.

Морфологический облик эфемеробионта изменчив – от мелких полупрозрачных существ до крупных наездников с плотными наружными покровами. Однако яйцекладный комплекс у тех и других нередко сильно укорочен и смещен на вершину брюшка (рис. 2Б). Оогенез про- или синовигенный линейного типа. Плодовитость значительная, иногда огромная. Питание имаго может отсутствовать. Личинка развивается как коинобионтный паразит, обычно по усложненной схеме (полиэмбриония, транзитный паразитизм).

1. В средних широтах типичным представителем эфемеробионтов является моноциклический наездник-энциртид *Pseudorhopus testaceus* Ratzeburg – паразит моноциклической ложнощитовки *Physokermes hemicryphus* Dalm. Половозрелые проовигенные (созревающие на стадии куколки)

самки наездника вылетают из самок хозяина в июле одновременно с началом отрождения нимф 1-го возраста хозяина, в которых они сразу же начинают откладывать яйца. Миниатюрные самки (0.8 мм) наездника имеют эфемерный облик, с тонкими полупрозрачными наружными покровами. Яйцекладный комплекс укороченный и смещенный на вершину брюшка, что является адаптацией для заражения мелких (0.3 мм) нимф хозяина. Самки не питаются, но их средняя кишка заполнена пищевой массой. Продолжительность жизни и яйцекладки самок – около 4-х дней. В противоположность ей, жизнь и развитие преимагинальных стадий продолжается без малого год (рис. 1В). Плодовитость самок наездника умеренная – около 70 яиц, однако основу его репродуктивного потенциала составляет полиэмбрионический способ размножения (Сугоняев, 1962; Войнович, Сугоняев, 1993). Определяющей биологической чертой вида является *транзитный паразитизм* преимагинальных стадий, обеспечивающий их прохождение через ряд стадий (возрастов) жизненного цикла хозяина без нарушения его роста и морфоза. Только по достижении хозяином последней стадии своего развития (взрослой самки) транзитный паразитизм сменяется *актуальным*, в течение которого личинка паразита быстро уничтожает ткани и органы хозяина, приводя его к гибели.

Наездник *P. testaceus* – представитель категории видов *r*-отбора: несмотря на его высокую потенциальную плодовитость (более 70 потомков из одного отложенного яйца) зараженность самок хозяина варьирует от долей процента до 70%, в зависимости от погодных условий.

Предполагается, что паразитирование вида *Oriencyrtus beybienkoi* Sugonyaev et Trjapitzin осуществляется по аналогичной схеме (Сугоняев, Тряпицын, 1974).

2. Смешанный вариант эфемеробионтной стратегии известен для бициклического наездника-энциртида *Encyrtus infidus* Rossi. Его взрослой самке присущи крупные размеры, плотные наружные покровы и синовигенный оогенез, сближающие ее с медибионтом (см. ниже). Тем не менее, система адаптаций вида естественно вписывается в рамки эфемеробионтной стратегии. Самка летней генерации наездника вылетает из самки моноциклической ложнощитовки рода *Eulecanium* половозрелой, на неделю опережая отрождение нимф 1-го возраста – заражаемой возрастной группы хозяина. Способность откладывать яйца в мелких нимф (0.3–0.6 мм) ложнощитовки крупная самка (около 3 мм) наездника приобрела благодаря миниатюризации ее яйцекладного комплекса и смещения его на вершину брюшка (см. рис. 2Б). Продолжительность жизни самки – около месяца, однако при яйцекладке она сокращает

ся до 10 дней (Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979). Таким образом, отмеченные выше приспособления, с одной стороны, увеличивают поисковые возможности самки наездника, а с другой, — обеспечивают максимально короткий период откладки яиц.

Вышедшая из яйца личинка паразита зимующей генерации на первых порах является прикрепленной (“кауальной”), однако в дальнейшем она претерпевает трансформацию, имеющую поистине драматический характер: личинка теряет каудальные дыхальца и связь с аэроскопической полоской яйца и из метапнейстической превращается в апнейстическую, обладающую кутикулярным дыханием. В результате она приобретает способность к транзитному паразитизму, находясь в гемоцеле хозяина, претерпевающего линьки и морфоз, до тех пор, пока последний не превращается во взрослую самку. Только в ней транзитный паразитизм сменяется актуальным. Вылетевшие самки наездника перезимовавшей генерации заражают зрелых самок ложнощитовки, в которых, будучи прикрепленными и метапнейстическими, развиваются гregarно, и цикл повторяется (Сугоняев, Ву Куанг Кон, 1979; Сугоняев, 2001, 2004) (рис. 1Г).

Будучи бицикличным, *E. infidus* обладает ярко выраженной фазовой изменчивостью (Сугоняев, 2005). Основная функция адфеминальной фазы — синхронизация сезонного развития и полового созревания самки наездника по отношению к годовому циклу хозяина — сохраняется и в данном случае, но не за счет продления имагинальной жизни (как у *B. longipennis*), а, наоборот, ее сокращения как следствия заражения нимф 1-го возраста хозяина. Продолжительность же жизни преимагинальных стадий (личинки) адларвальной фазы увеличивается за счет транзитного паразитизма до 10 мес., включая перезимовку. Функция наращивания численности популяции вида за адларвальной фазой наездника также сохраняется — ее самки, уступая по максимальной плодовитости самкам адфеминальной фазы более чем в 1,5 раза, заражают самок хозяина до 80%, тогда как зараженность нимф хозяина самками последней не превышает 40%. Соответственно, специализация самки первой фазы обладает чертами *K*-отбора, второй — *r*-отбора.

В высоких широтах замечательный тактический вариант эфемеробионтной стратегии выявлен для наездника-афелинида *Coccophagus aterrimus* Vikberg (Aphelinidae) (Войнович, Сугоняев, 1987). Половозрелая самка наездника летней генерации, вылетевшая из самки березовой ложнощитовки в конце июля в “имагинальный год” (Сугоняев, Войнович, 1988), немедленно заражает ее отродившихся нимф 1-го возраста. Характерные черты самки наездника — укороченный яйцекладный комплекс, смещенный на вершину брюшка,

проовигенный оогенез линейного типа, высокая плодовитость (до 240 яиц) и короткий срок жизни — не более 10 дней. Солитарная личинка паразита приобретает особую “покоющуюся форму”, после чего дважды зимует — первый раз в нимфе 1-го возраста, второй — в нимфе 2-го возраста. В последнюю личинка наездника переходит в качестве транзитного паразита. В конечном итоге, вновь вылетевшая в имагинальный год половозрелая самка откладывает серию яиц в самку хозяина, в которой может заканчиваться развитие до 35 особей паразита. Хотя плодовитость самок несколько понижена (до 168 яиц), однако, заражая хозяина на 30–50%, они обеспечивают заметный рост численности популяции вида.

Адаптивные особенности преимагинальных стадий наездника дважды зимующей и летней генераций обнаруживают типичную для фаз адресную направленность, обуславливающую их существование и развитие в совершенно различных типах среды обитания 2-го порядка. При невыявленности четких морфологических различий у взрослых наездников обеих генераций различия в их плодовитости, репродуктивном поведении и приспособительных особенностях преимагинальных стадий (личинки) тем не менее указывают, что мы имеем дело со своеобразным проявлением фазовой изменчивости у видов из семейства Aphelinidae, в котором бициклизм известен только у немногих представителей подрода *Polycocphagus* (Сугоняев, 1976).

В низких широтах эфемеробионтная стратегия паразитирования наездников основана на двух модусах — проовигенном типе оогенеза и способности заражать особей всех стадий (возрастов) жизненного цикла хозяина. Так, самка наездника-афелинида *Lounsburyia trifasciata* Compere, паразитирующего на моноциклической ложнощитовке *Saissetia oleae* Bern. в Южной Африке, в течение короткого срока своей жизни откладывает яйца в любых встреченных ею особей хозяина, достигая высокого уровня зараженности популяции хозяина (Compere, 1940). Укороченный яйцекладный комплекс, смещенный на вершину брюшка, и, предположительно, проовигенный оогенез линейного типа остаются основными чертами вида.

Эфемеробионтная стратегия паразитирования, отличающаяся высокой степенью морфологической и биологической специализации, реализована сравнительно немногими видами паразитов ложнощитовок как из сем. Encyrtidae, так и Aphelinidae во всех широтах.

В других биологических и таксономических группах наездников эфемеробионтная стратегия представлена разнообразными вариантами. Среди наездников-энциртид чертами эфемеробионтов обладают виды с полиэмбрионическим способом размножения из родов *Agéniaspis*, *Paralitomastix*,

Copidosomopsis, *Halcothorax*, специализированные к паразитированию на гусеницах чешуекрылых. Откладывая яйцо в эмбрион (яйцо) хозяина, они завершают развитие в гусеницах старшего возраста или предкуколках, т.е. обладают транзитным паразитизмом. Продолжительность жизни взрослых наездников невелика, хотя имеются исключения – *Copidosoma gelechiae* Howard, зимующий взрослой самкой. Большинство видов перезимовывает либо на ранних стадиях дробления яйца, либо яйцом. Во всех случаях способы зимовки паразитов зависят от сезонного развития хозяина, так как годовые циклы партнеров всегда строго синхронизированы (Clausen, 1940).

Среди других хальцидоидных наездников обращают на себя внимание эвхаритиды (*Eucharitidae*). Несмотря на крупные размеры и хорошо развитые наружные покровы, нередко образующие причудливые скульптурные образования, многие виды являются эфемеробионтами. У большинства видов вылетевшие самки наездника не нуждаются в дополнительном питании, но сразу же после копуляции разлетаются в поисках определенных видов растений, в почки которых они откладывают массу яиц. По существу, процесс яйцекладки занимает десятки минут или несколько часов, реже – дней. За это время могут быть отложены многие тысячи яиц, как это характерно для видов *r*-отбора. В общей сложности самки *Schizaspidia tenuicornis* Ashmead способны отложить до 4-х миллионов очень мелких яиц на одно растение (Clausen, 1923). С конца сентября яйца зимуют в покоящихся почках. Активные личинки 1-го возраста – планидии отрождаются только в июле следующего года. Прикрепляясь к рабочим муравьям, планидии попадают в гнездо потенциального хозяина. Здесь они ведут себя как наружные паразиты, прикрепляясь к личинкам хозяина. Однако актуальный паразитизм личинки наездника начинается только при достижении личинкой хозяина последнего возраста и превращения ее в куколку, т.е. личинка вредителя развивается по схеме наружного транзитного паразитизма. Поскольку в средних широтах для эвхарид типичен моноциклизм, то в течение годового цикла развития их популяции только немногие часы или дни представлены взрослой стадией, тогда как в остальное время – преимагинальными стадиями.

Крупные размеры наездников и хорошо развитый летательный аппарат, (средняя грудь и передние крылья) – необходимые адаптации, связанные с полетом и целенаправленным поиском половозрелыми самками определенных видов растений, в почки, цветы или семена которых они откладывают яйца.

В тропиках, где потенциальные хозяева – муравьи размножаются непрерывно, эвхаритиды также имеют несколько генераций в году.

В семействе *Torymidae* типичный пример эфемеробионтной стратегии представляет годичный цикл наездника *Megastigmus breivalvus* Girault – паразита растительноядного наездника – эвритомиды *Eurytoma fellis* Girault, личинки которого обитают в галлах на цитрусовых в Австралии. Самка *E. breivalvus* откладывает яйцо в эмбрион (яйцо) хозяина. Далее личинка 1-го возраста паразита в течение восьми месяцев, включая перезимовку, находится внутри личинки хозяина, не обнаруживая признаков развития. Последнее начинается только в зрелой личинке эвритомы, в которой транзитный паразитизм сменяется актуальным, и паразит быстро растет, полностью утилизируя содержимое тела хозяина. Как отмечает Клозен (Clausen, 1940), благодаря своим адаптациям наездник *M. breivalvus* достигает высокой степени синхронизации своего сезонного развития с таковым моноциклического хозяина.

Своеобразный вариант транзитного паразитизма описан для наездника-эвритомиды *Eurytoma curta* Walker (*Eurytomidae*) – паразита галлообразующего моноциклического вида пестрокрылки *Euribia jaceana* Her. (*Trypidae*). Самка наездника откладывает яйцо в личинку 1-го возраста хозяина, однако личинка паразита достигает зрелого возраста только к осени, когда под ее воздействием начинается образование пупария взрослой паразитированной личинкой мухи. Характерно, что непаразитированные личинки пестрокрылки в это время пупария не образуют, уходя на зимовку личинкой старшего возраста. Личинка наездника после того, как она полностью утилизирует содержимое тела хозяина, может допитываться, поедая растительную ткань галла. Зимует в галле хозяина, в котором она остается до середины лета следующего года.

Среди наездников-ихневмонид (*Ichneumonidae*) элементы эфемеробионтной стратегии обнаруживают специализированные виды, развивающиеся по схеме транзитного паразитизма. *Oocenteter tomostethi* Cushman откладывает яйцо в яйцо пиллищика (*Tenthredoidea*), однако завершает развитие в зрелой личинке хозяина, изготовившей кокон. Зимует личинка старшего возраста паразита в коконе хозяина. *Diplazon laetatorius* F. замечателен тем, что самка наездника откладывает яйцо в яйцо мухи-сирфиды (*Syrphidae*), однако взрослые наездники вылетают только из пупария хозяина. Сходные приспособительные особенности демонстрируют наездники-бракониды (*Braconidae*) из родов *Chelonus*, *Ascogaster* и *Phanerotoma* (*Cheloninae*).

Существенные различия в размерах и морфологических особенностях взрослых наездников-эфемеробионтов указывают на универсальность эфемеробионтной стратегии, важнейшей чертой которой является максимально продолжительная жизнь преимагинальных стадий, представляющую собой основу годового цикла вида.

Медибионтная стратегия паразитирования

Стратегия такого типа (лат. *medius* – средний) выявлена у *асинхронных* видов, т.е. она не ориентирована на синхронизацию сезонного развития наездника с таковым конкретного вида хозяина, которого можно было бы считать моделью, и поэтому сопряжена со значительным риском. Нейтрализация или, по крайней мере, частичная компенсация отрицательного влияния фактора риска, очевидно, должна быть основным направлением эволюции и формирования системы адаптаций вида. В общих чертах это достигается благодаря *полифагии* и *топической* (“экологической”) *специализации*. Последняя проявляется в способности самки к поиску и заражению потенциальных хозяев определенной возрастной группы, относящихся к различным, нередко филогенетически далеким группам насекомых, но ассоциированных с определенным биотопом, включая микробиотоп (мину в листе, ход в стебле, галл и т.п.). Характерные черты наездника-медибионта – средние размеры тела (1–2 мм), умеренно развитые наружные покровы, длинные передние крылья и относительно длинный яйцеклад. Оогенез синовигенный циклического типа, предусматривающий резорбцию сформировавшихся яиц в случае отсутствия хозяина и возобновление оогенеза при встрече с ним. Срок имагинальной жизни пролонгированный – в среднем около месяца. Запуск оогенеза нередко осуществляется благодаря дополнительному белковому питанию посредством хищничества на хозяине. Личинки развиваются как коинобионтные или идиобионтные паразиты и паразитоиды, соответственно.

В средних широтах типичным медибионтом является наездник-афелинид *Coccophagus lycimnia* Walker – широкий олигофаг, заражающий нимф 2-го возраста ложнощитовок, относящихся к различным родам (подсемействам): *Eulecanium*, *Parthenolecanium*, *Palaeolecanium*, *Coccus*, *Chloropulvinara*, *Eriopeltis* и других. Его характерная черта – отсутствие синхронизации сезонного развития с таковым какого-либо аборигенного вида хозяина. Миграции с целью поиска популяций потенциальных хозяев, в которых присутствовали бы нимфы 2-го возраста, являются необходимым условием существования вида (рис. 1Д). Этому благоприятствуют хорошо развитые крылья при небольшой величине тела (1.0–1.2 мм), синовигенный оогенез циклического типа, способность самки питаться не только богатой углеводами пищей – медвяной росой, но и эксудатами растений, относительно высокая потенциальная плодовитость (до 90 яиц) и продолжительность жизни, составляющая в среднем 22.2 дня (Щепетильникова, Сугоняев, неопубликованные данные; Никольская, Яснош, 1966; Сугоняев, 1984, 2001). Успех поиска потенциального хозяина самкой наездника сопря-

жен с вероятностью ее встречи с видами ложнощитовок, сезонное развитие которых протекает гетерохронно, т.е. определяется биотой региона. На юге Европы к числу таких видов относятся боярышниковая ложнощитовка (*Palaeolecanium bituberculatum* Targ.), виды подушечниц из родов *Eriopeltis*, *Luzulaspis*, живущих на травах. Тем не менее, риск, связанный с поиском потенциальных хозяев преимущественно в лесных и лесостепных стациях, значителен, что выражается в относительно низкой средней численности вида при варьировании зараженности нимф хозяев от 1.6 до 62.8% (Сугоняев, 1965, 1984). Оптимальная ситуация для *C. lycimnia* складывается на Черноморском побережье Кавказа, где распространен полициклический вид субтропического происхождения *Coccus hesperidum* L. Вследствие перекрывания генераций в его популяциях наездник постоянно находит нимф 2-го возраста, что благоприятствует откладке яиц самками. Миграции в данном случае теряют свое значение. Специализация вида, касающаяся размножения, характеризуется чертами как *r*, так и *K*-отбора с преобладанием последних, связанных с целенаправленным поиском подходящих для заражения особей хозяев.

Из изложенного следует, что данная тактика ориентирована на относительно богатую биоту, оказываясь максимально эффективной при паразитировании на полициклическом хозяине, что указывает на ее тропическое происхождение.

К медибионтам относятся относительно многочисленные виды рода *Metaphycus* – *M. dispar* Mercet, *M. stagnarum* Hoffer. Специфичные бициклические виды рода – *M. melanostomatus* Timberlake, *M. silvestrii* Sugonyaev, *M. insidiatus* Mercet, *M. turanicus* Sugonyaev и другие, специализированные к паразитированию на определенных моноциклических видах ложнощитовок, к числу медибионтов отнесены быть не могут. Вместе с тем, им присущи черты, характерные для медибионтов: небольшие размеры, умеренное развитие наружных покровов, синовигенный оогенез циклического типа – адаптации, в ограниченной мере обеспечивающие им переживание длительного инконтактного периода. Виды данной биологической группы, заняв определенную экологическую нишу на ложнощитовках, стабилизировали тем самым свое присутствие в экосистемах средних широт. Одновременно, утратив основные качества медибионтов – топическую специализацию и полифагию, они оказались уязвимыми по отношению к фактору риска, что определило низкую среднюю численность их популяций (Сугоняев, 1984).

В средних широтах среди паразитов ложнощитовок семейств Aphelinidae и Encyrtidae количество видов – функциональных носителей медибионтной стратегии невелико: в роде *Coccophagus* – 10, *Metaphycus* – 3.

В высоких широтах медибионтная стратегия паразитирования у наездников-паразитов ложнощитовок не установлена. Вероятной причиной является бедность биоты – присутствие в экосистемах Гипоарктики одного вида подсемейства Eulecaniinae – березовой ложнощитовки (*Eulecanium douglasi*). Это создает основу для становления “локальной монофагии” (Sugonyaev, 1990) у наездников, предполагающую ту или иную степень синхронизации годовых циклов партнеров, в чем мы могли убедиться выше при рассмотрении паразитирования макро- и эфемеробионтов на ложнощитовках в высоких широтах.

Иная ситуация наблюдается в низких широтах. Здесь характерными чертами биоты являются максимальное видовое разнообразие и полициклизм ложнощитовок (Сугоняев, 2001). В результате, как обилие видов ложнощитовок, гетерохронных по сезонному развитию, относящихся к различным родам и подсемействам, так и полициклизм многих из них, создают сложный конгломерат всех возрастных групп видов, присутствующих в данном биотопе в момент времени. Тем самым создаются условия для развития топической специализации и широкой нормы трофических отношений у наездников-паразитов ложнощитовок, которые в данном случае получают преимущество. Заражение наездником особей определенной возрастной группы видов хозяев, принадлежащих к различным таксонам, – основное свойство медибионтов, превалирующее среди паразитов ложнощитовок в тропиках. Всего зарегистрировано три тактических варианта их медибионтной стратегии:

1) Самка наездника заражает особь хозяина единственной возрастной группы – стадии жизненного цикла хозяина. Наездник-афелинид *Coccophagus basalis* Compere, распространенный в Африке, заражает нимф 2-го возраста ложнощитовок из родов *Saissetia*, *Parasaissetia*, *Coccus*, *Pulvinaria*, *Gascardia*, относящихся к различным подсемействам и гетерохронных по сезонному развитию – моно- и полициклических (Annecke, Insley, 1974; Козаржевская, 1992). Некрупный (1.0–1.2 мм) полициклический вид. Оогенез синовигенный, циклического типа. Для стимуляции оогенеза самка питается гемолимфой хозяина, прокалывая его кутикулу яйцекладом (Flanders et al., 1961). Продолжительность жизни самки – около 1 мес. Эффективность наездника при заражении маслинной ложнощитовки (*Saissetia oleae*) оценивается как значительная.

Наездник-энциртид *Encyrtus lecaniorum* Maug – полициклический вид. Отличается сравнительно крупными размерами (1.5–2.5 мм), коренастым габитусом и умеренно удлинненным яйцекладом (рис. 2В). Заражает взрослых самок ложнощитовок из родов *Coccus*, *Saissetia*. Вылетевшие сино-

вигенные самки содержат в яйцниках сформировавшиеся яйца и вскоре после копуляции приступают к яйцекладке. Оогенез циклический. Потенциальная плодовитость – до 100 яиц. Питание гемолимфой не зарегистрировано. Продолжительность жизни самки около 1 мес. Значение паразита в снижении численности хозяев умеренное (Рубцов, 1954; Annecke, 1964).

2) Самка наездника заражает особей двух возрастных групп. Наездник-энциртид *Microterys nietneri* Motschulsky – широко распространенный в низких широтах полициклический вид. Паразитирует на нимфах 2-го возраста (солитарно) и самках (грегарно) хозяев, среди которых известны ложнощитовки из родов *Coccus*, *Saissetia*, *Pulvinaria*. Самки наездников средних размеров (1.1–1.5 мм), с относительно плотными наружными покровами, хорошо развитыми крыльями и яйцекладом. Синовигенная самка вылетает с запасом сформировавшихся яиц, готовых к яйцекладке. Оогенез циклический. Питается гемолимфой хозяина. Потенциальная плодовитость 230 яиц (Сааян-Баранова, 1968). В течение месяца самка наездника способна отложить до 212 яиц (Timberlake, 1913). Средняя продолжительность жизни самки – около 40 дней. Относится к категории обычных, но не массовых видов.

3) Самка наездника заражает особей всех возрастных групп хозяина, т.е. откладка яиц неизбирательна. Наездник-энциртид *Metaphycus stanleyi* Compere обычен в Африке, где является паразитом ложнощитовок из родов *Saissetia*, *Parasaissetia*, *Coccus*, *Eucalymnatus*, *Protopulvinaria*, *Gascardia*. Полициклический вид. Отличается мелкими размерами (не более 1 мм). У самки отсутствует целенаправленный выбор определенной возрастной группы, и она способна откладывать яйца в любую особь хозяина. Оогенез синовигенный, повидимому, циклического типа. Личинки паразита развиваются солитарно или грегарно в зависимости от размеров тела хозяина. Продолжительность жизни самки 15 дней. Элемент оппортунизма в репродуктивном поведении самки подчеркивает приспособительную направленность заражения как особей различных стадий и возрастов, так и многочисленных потенциальных хозяев в данном местообитании, т.е. вид обладает четко выраженной топической специализацией.

Деятельность наездника заметно снижает численность маслинной ложнощитовки на юге Африки (Annecke, 1964; Annecke, Insley, 1971).

В условиях низких широт в таксономическом отношении преобладающими функциональными носителями медибионтной стратегии являются виды афелинид из рода *Coccophagus* и энциртид из рода *Metaphycus*. В противоположность средним широтам, именно они достигают здесь максимального видового разнообразия. Так, в Афро-

тропике среди паразитов ложнощитовок количество видов рода *Coccophagus* характеризуется цифрой 56, *Metaphycus* – 27, *Microterys* – 11, *Encyrtus* – 7 (Annecke, Insley, 1971).

Анализ трофических отношений и особенностей паразитизма в ряде таксонов наездников в средних широтах, а именно в семействах *Ichneumonidae*, *Braconidae*, *Eulophidae*, *Pteromalidae* – паразитов личинок чешуекрылых, жуков, двукрылых, перепончатокрылых, показал, что в данных группах широкое распространение получила медибионтная стратегия паразитирования. Характерной чертой ряда видов из перечисленных групп является топическая специализация и, для идиобионтов, заражение преимущественно скрытно живущих потенциальных хозяев. Как показал Кашмен (Cushman, 1926), определяющую роль при этом играет тип микробиотопа, в котором находится личинка хозяина (мина в листе, ход в стебле, галл, свойство внешней оболочки и т.п.), а не ее таксономическая принадлежность. Последующие исследования подтвердили эту закономерность (Теленга, 1952; Тобиас, 1963; The Hymenoptera, 1988; Sugonyaev, 2002; Сугоняев, 2004). В результате, в качестве хозяев наездников оказываются виды, относящиеся к различным родам, семействам и даже отрядам.

Наездники-ихневмониды подсемейства *Cyrtinae* – наружные и внутренние паразиты с широкими пищевыми связями – заражают гусениц чешуекрылых, личинок жуков, пилильщиков (стеблевых). Характерная черта крупных таксонов ихневмонид, подчеркивает Клозен (Clausen, 1940), – варьирование их пищевых предпочтений, но обычно они заражают личинок насекомых, обитающих в ходах в древесине, в стеблях растений. При этом они либо необратимо парализуют личинку хозяина, либо убивают ее. Ихневмониды – преимущественно крупные наездники, с хорошо развитыми крыльями и функцией полета. Продолжительность жизни взрослых большинства видов – от 6 до 8 нед. Самки обладают синовигенным оогенезом циклического типа. Для стимуляции оогенеза и, по-видимому, продления срока жизни самки наездника питаются гемолимфой хозяев, нанося им раны не только яйцекладом, но и жвалами. Плодовитость у видов существенно варьирует, но в большинстве случаев составляет 200–400 яиц (Clausen, 1940).

Наездники-бракониды подсемейства *Vipioninae* неизбирательно заражают личинок насекомых, обитающих в тканях растений, а также в различных укрытиях. В семействе *Eulophidae* полифагия и топическая специализация видов является важнейшими адаптациями видов из родов *Eulophus*, *Sympiesis*. Именно вид последнего рода послужил Кашмену (Cushman, 1926) для открытия топической специализации у наездников. В се-

мействе *Pteromalidae* самки видов родов *Dibrachys*, *Pachyneuron* откладывают яйца на зрелых личинок потенциального хозяина, заключенных в плотную оболочку, необратимо парализуя их. При этом в качестве хозяев могут оказываться предкуколки наездников, мухи в пупариях, чешуекрылые в коконе, эмбрион в крупном яйце насекомого.

Значение полифагии и топической специализации у наездников в средних широтах стало понятным после изучения роли подобных адаптаций у наездников-паразитов ложнощитовок в тропиках (Сугоняев, 2001). Указанные адаптации, ориентированные на утилизацию ресурсов гетерогенного происхождения, отвечающие требованиям наездников, нейтрализуют отрицательное влияние моноциклизма и относительного обеднения биоты в средних широтах и максимально снижают риск, связанный с отсутствием синхронизации сезонного развития вида паразита с данным конкретным видом хозяина. В общих чертах, мозаика гетерохронных по сезонному развитию популяций потенциальных видов хозяев в естественных местообитаниях в средних широтах обнаруживает значительное сходство с таковой в местообитаниях низких широт.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог рассмотрению свойств видов наездников, можно сделать следующие основные выводы:

1. Интенсивность развития тех или иных типов стратегий паразитирования на хозяевах у наездников семейств *Encyrtidae* и *Aphelinidae* – паразитов ложнощитовок обнаруживает известную зависимость от особенностей биоты данного природно-климатического пояса и сезонного развития видов потенциальных хозяев, определяющего возрастную структуру их популяций. Так, у паразитов на моноциклических хозяевах в средних широтах и гемциклических – в высоких при общем прогрессивном сокращении видового разнообразия ложнощитовок значительное распространение получают макробионтная и эфемеробионтная стратегии. Последние оказываются наиболее универсальными в данных условиях, тогда как медибионтная стратегия реализуется в ограниченных масштабах. Наоборот, в низких широтах с их богатой биотой и полициклизмом сезонного развития очевидные преимущества получают виды наездников, реализующих медибионтную стратегию. Соответственно, в средних широтах максимального видового разнообразия достигают таксоны, включающие наибольшее количество функциональных носителей макробионтной стратегии – роды *Microterys* и *Blastothrix*, тогда как в низких широтах – медибионтной стратегии, характерной для видов родов *Coccophagus* и *Metaphycus*.

2. Специфичность видов паразитов на хозяевах тесно связана со становлением различных типов стратегий паразитирования. В целом, повышение уровня специфичности видов хальцидоидных наездников-паразитов ложнощитовок в направлении от низких широт к высоким коррелирует с увеличением распространенности макробионтной и эфемеробионтной стратегий и убыванием медиобионтной.

3. Данная зависимость не абсолютна и обнаруживает связь с таксономической принадлежностью видов наездников и зоной их паразитирования. Многие виды наездников-ихневмонид, браконид, злофид и птеромалид с идиобионтной личинкой, специализированные к заражению скрытно обитающих потенциальных хозяев из отрядов чешуекрылых, жуков, двукрылых и перепончатокрылых, преимущественно реализуют медиобионтную стратегию паразитирования, обеспечивающую процветание этих биологических групп видов в средних широтах.

4. Анализ известных данных с точки зрения реализации тех или иных типов стратегий паразитирования в различных таксономических группах наездников указывает на общий характер установленных тенденций в адаптивной эволюции видов.

5. Выявление основных типов стратегий паразитирования наездников приближает нас к пониманию биологической природы адаптаций паразитов к хозяевам, определяющих их значение и эффективность в качестве регуляторов численности последних.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою признательность В.А. Тряпицыну, А.П. Сорокиной, В.И. Тобиасу, Н.Д. Войнович и В.Л. Перелечаенко за ценные замечания и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Викторов Г.А., 1976. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука. 151 с.
- Войнович Н.Д., Сугоняев Е.С., 1987. Особенности паразитизма хальцид *Coccophagus aterrimus* и *C. piceae* на ложнощитовках (Homoptera, Coccidoidea) в Северной Карелии // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 5. С. 708–716. – 1993. Особенности паразитизма хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) на ложнощитовках (Homoptera, Coccoidea). V. Биология и преимагинальные стадии *Pseudorhopus testaceus* Ratzeburg – паразита малой еловой ложнощитовки (*Physokermes hemicryphus* Dalm.) // Энтومол. обозр. Т. 72. Вып. 3. С. 549–557.
- Ижевский С.С., 2003. Словарь-справочник по биологической защите растений от вредителей. М.: Академия. 206 с.
- Каспарян Д.Р., 1996. Основные направления в эволюции паразитизма перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) // Энтومол. обозр. Т. 75. Вып. 4. С. 756–813.
- Козаржевская Э.Ф., 1992. Вредители декоративных растений. Щитовки, ложнощитовки, червецы. М.: Наука. 358 с.
- Кравченко М.А., 1991. Акклиматизация энциртида *Microterys clauseni* Compere (Hymenoptera, Chalcidoidea) – нового паразита японской восковой ложнощитовки *Ceroplastes japonicus* Green в СССР // Энтومол. обозр. Т. 70. Вып. 2. С. 355–366.
- Никольская М.Н., Яснош В.А., 1996. Афелиниды европейской части СССР и Кавказа. М.–Л.: Наука. 294 с.
- Рубцов И.А., 1954. Вредители цитрусовых и их естественные враги. М.–Л.: Наука. 260 с.
- Саакян-Баранова А.А., 1968. *Microterus flavus* How. (Hymenoptera, Encyrtidae) – эффективный паразит мягкой ложнощитовки // Тр. Всес. энтомол. общ. Т. 52. С. 126–153.
- Сугоняев Е.С., 1962. К фауне и экологии хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) – паразитов червецов и щитовок Ленинградской области // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 31. С. 172–196. – 1965. К экологии, распространению и хозяйственному значению паразитов акациевой ложнощитовки (*Parthenolecanium corni* Bouche) на Северном Кавказе (Homoptera, Coccidae) // Там же. Т. 36. С. 180–190. – 1976. Новые виды и подрод хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) – паразитов ложнощитовок (Homoptera, Coccoidea, Coccidae) в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 44. С. 104–109. – 1984. Хальциды – паразиты ложнощитовок фауны СССР. Комплексное исследование хозяино-паразитических систем у насекомых. Л.: Наука. 233 с. – 1997. Некоторые результаты изучения наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea), паразитирующих на сосущих насекомых-кокцидах (Homoptera, Coccinea) фауны Вьетнама // Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Кн. 1. Москва-Ханой. С. 208–217. – 2001. Системы адаптаций наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) к паразитированию на сосущих насекомых-ложнощитовках (Homoptera, Coccidae) в основных природно-климатических поясах Северного полушария // Энтومол. обозр. Т. 80. Вып. 1. С. 8–39. – 2004. О природе паразитизма у стебельчатобрюхих перепончатокрылых-наездников (Hymenoptera, Arocrita) // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Краснодар. С. 9–22. – 2004а. Очерк стратегий паразитирования хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Вест. защ. раст. Вып. 2. С. 25–29. – 2005. Фазовая изменчивость у хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) и ее адаптивное значение // Теоретические основы разработки биологических средств защиты растений, технологии их изготовления и применения. СПб. С. 31–40.
- Сугоняев Е.С., Ву Куанг Кон., 1979. Взаимоотношения хозяина и паразита у насекомых на примере крагановой ложнощитовки и ее паразита *Encyrtus infidus* Rossi. Л.: Наука. 84 с.
- Сугоняев Е.С., Войнович Н.Д., 1988. Особенности паразитирования хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) на *Eulecanium douglasi* (Homoptera, Coccidae) в гипоарктическом поясе Северной Карелии // Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 173–180. – 2001. Реверсия видового разнообразия хальцидоидных наездников

- (Hymenoptera, Chalcidoidea) – паразитов березовой ложнощитовки (*Eulecanium douglasi*) в Гипоарктике // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 6. С. 680–687.
- Сугоняев Е.С., Тряпцын В.А., 1974. Новый замечательный род семейства Encyrtidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) из Приморского края и Монголии // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 2. С. 296–298.
- Теленга Н.А., 1952. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых наездников и формирование их фауны в СССР. Киев: Изд-во АН Укр. ССР. 137 с.
- Тобиас В.И., 1963. Наездники ихневмонида (Hymenoptera, Ichneumonidae) с типом жилкования передних крыльев, подобных Braconidae // Зоол. журн. Т. 92. Вып. 10. С. 1513–1522. – 1978. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Первая часть. Л.: Наука. С. 7–42.
- Черногуз Д.Т., 1993. Стратегия и тактика паразитирования у перепончатокрылых. – Пищевая специализация насекомых. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 140–244.
- Чумакова Б.М., 1971. Биология размножения паразитических перепончатокрылых наездников (Hymenoptera, Parasitica) // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ВИЗР. 54 с.
- Annecke D.R., 1964. The encyrtid and aphelinid parasites (Hymenoptera, Chalcidoidea) of soft brown scale *Coccus hesperidum* L. (Hemiptera: Coccidae) in South Africa // Entomol. Mem. V. 7. P. 1–74.
- Annecke D.R., Insley H.P., 1971. Catalogue of Ethiopian Encyrtidae and Aphelinidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Jbiol. V. 23. P. 1–53. – 1974. The species of *Coccophagus* Westwood, 1833 from Ethiopian region (Hymenoptera, Aphelinidae) // Jbiol. V. 37. P. 1–62.
- Askew R.R., 1970. Intraspecific categories in insects // Biol. J. Linn. Soc. V. 2. № 3. P. 225–231. – 1971. Parasitic Insects. L.: Hienemann Educational Books. 316 p.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1986. Parasitoid community: their size, structure and development // Insect Parasitoid. London. P. 225–264.
- Clausen C.P., 1923. The biology of *Schizaspidia tenuicornis* Ashm., an eucharid parasite of *Camponotus* // Entomol. Soc. Amer. Ann. V. 16. P. 195–217. – 1940. Entomophagous Insects. N.-Y., L. 688 p.
- Compere H., 1940. Parasitic of the black scale *Saissetia oleae* in Africa // Hilgardia. V. 13. P. 387–425.
- Cushman R.A., 1926. Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack // Proc. Entomol. Soc. Wash. V. 28. P. 5–6.
- Dzhanokmen K.A., 2002. Trophic links and probable direction of Pteromalid biological evolution (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) // Parasitic wasps. Budapest. P. 102–110.
- Flanders S.E., Bartlett B.R., Fisher T.W., 1961. *Coccophagus basalis* (Hym.: Aphelinidae): its introduction into California with studies of its biology // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 54. P. 227–236.
- Grissell E.E., 1999. Hymenoptera biodiversity: some alien notion // Amer. Entomol. V. 45. P. 235–244.
- Haeselbarth E., 1979. Zur parasitierung der Pupen von Foreule (*Panolis flammea* Schiff), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.) und Helledbeerspanner (*Boarmia bisterata* Goze) in bayerischen Kieferwäldern // Z. angew. Entomol. Bd. 87. S. 186–202, 311–322.
- Sugonyaev E.S., 1990. Phenology of coccids – a basis of adaptive strategies of wasp parasites in the Northern Hemisphere (Hom. Coccidae – Hym. Chalcidoidea) // 6th Inter. Sympos. Scale Insect Stud. Krakow. P. 135–137. – 2002. On the character of parasitism of the Apocrita (Hymenoptera) // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 296. P. 1511–56.
- The Hymenoptera., 1998. Eds. Gauld J., Bolton B. N.-Y.: Oxford University Press. 332 p.
- Timberlake P.H., 1913. Preliminary report on the parasites of *Coccus hesperidum* in California // J. Econ. Entomol. V. 6. P. 193–303.

PARASITIZATION STRATEGIES OF PARASITIC WASPS

E. S. Sugonyaev

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034, Russia
e-mail: coccids@zin.ru

Three types of parasitization strategies – macrobiont, ephemerbiont, and medibiont were distinguished in parasitic wasps. The macrobiont strategy is directed at synchronization of seasonal development of parasitic species and their monocyclic hosts by increasing the duration of the life period in imago (female) of the former. The main modes: (1) specific macrobiont morphological type – robust, with perceptibly sclerotized cuticle, long forewings and ovipositor; (2) imaginal diapause; (3) epiovigenic oogenesis launched by feeding of wasp female on host hemolymph, i.e. predation; (4) gregarious development of coinobiont larvae in host female body for suppression of its immune response to the latter. The ephemerbiont strategy solves the same task, but by shortening the life of imago and extension of the preimaginal stage (mainly, larval one). The main modes: (1) the ability of rearing wasp females for immediate oviposition in hosts at their earliest developmental stages; (2) frail morphological type of wasp female with a tiny ovipositor complex at the abdomen apex; (3) the absence of additional feeding in adult females; (4) transitional parasitism of coinobiont larvae through several stages (instars) of the host life cycle. The medibiont strategy is asynchronous, i.e. it is not directed to synchronization of development in parasitic wasps and their hosts. It is connected with a significant risk. Neutralization of the risk factor is reached by parasitic species owing to its (1) polyphagy and (2) specialization to parasitize different hosts associated with a particular biotope and including search migrations; (3) moderate development of cuticle sclerotization and well developed forewings and ovipositor; (4) synovigenic cyclic oogenesis; (5) a relatively long life of adult female; (6) both coinobiont and idiobiont larva.