

УДК 591.5(595.792.17)

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВЕННОЙ  
И КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ  
РЕАКЦИЙ *HABROBRACON HEBETOR* (SAY)  
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE)**

© 2020 г. С. Я. Резник,\* К. Г. Самарцев,\*\* М. Ю. Долговская\*\*\*

Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: reznik1952@mail.ru, \*\*e-mail: k.samartsev@gmail.com, \*\*\*e-mail: bcongroun@gmail.com

Поступила в редакцию 12.02.2020 г.

После доработки 5.04.2020 г.

Принята к публикации 5.04.2020 г.

Самкам перепончатокрылого паразитоида *Habrobracon hebetor* свойственны фотопериодические реакции двух типов: развитие в условиях короткого дня приводит к увеличению размеров имаго (количественная реакция) и к индукции репродуктивной диапаузы (качественная реакция). В ходе исследования, проведенного на особях из одной лабораторной популяции, потомство каждой самки делилось на две части, развивавшиеся при коротком (10 ч) и длинном (18 ч) дне. Выявлены существенные различия между самками как по среднему размеру тела потомства, так и по доле диапаузирующих особей. Обнаружено также взаимодействие между качественной и количественной реакциями: увеличение размеров под влиянием короткого дня проявляется только у диапаузирующих особей. Кроме того, посемейный анализ выявил достоверные положительные корреляции между долей диапаузирующих особей (проявлением качественной реакции) и средним размером тела потомства (проявлением количественной реакции). Результаты исследования подтверждают гипотезу о единстве механизма, лежащего в основе качественных и количественных фотопериодических реакций.

*Ключевые слова:* фотопериодическая реакция, диапауза, размер, изменчивость, *Habrobracon hebetor*, Braconidae.

DOI: 10.31857/S036714452002001X

Фотопериодические реакции, индуцирующие подготовку к переживанию неблагоприятных периодов – существенный элемент сезонно-циклических адаптаций многих видов насекомых (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007). Внешние проявления фотопериодических реакций (ФПР) весьма многообразны, но могут быть разделены на две группы: качественные (индукция диапаузы, детерминация сезонного полиморфизма и т. п.) и количественные (влияние длины светового дня на скорость роста и развития, размер тела особей, плодовитость и т. п.). Экологическая сопряженность качественных и количественных ФПР не вызывает сомнений, но открытым остается вопрос о механиз-

мах, лежащих в их основе. История этого вопроса подробно рассмотрена в одной из наших недавних публикаций (Резник и др., 2015б). Одни исследователи подчеркивали существенные различия между двумя типами ФПР (Тыщенко, 1966, 1977), другие, напротив, утверждали, что насекомым присущ построенный по единому плану физиологический механизм, ответственный за осуществление всех типов фотопериодических реакций (Заславский, 1984, 1996). Многие авторы подробно описывали разнообразие и экологическую значимость внешних проявлений качественных и количественных реакций, почти не затрагивая вопрос о сходстве или различии механизмов (Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007). Современные исследования, направленные на выявление биохимических и молекулярно-биологических аспектов фотопериодизма, посвящены почти исключительно регуляции диапаузы и другим качественным ФПР (Denlinger, 2002; Košťál, 2011; Saunders, 2011; Goto, 2013; Tougeron, 2019; Saunders, 2020).

Одним из способов поиска ответа на вопрос о соотношении механизмов двух реакций, различающихся по внешним проявлениям, может быть сравнительное исследование их внутривидовой изменчивости: корреляция между двумя реакциями может рассматриваться как косвенное доказательство единства их механизма. Однако специальные сравнительные исследования межвидовой и внутривидовой изменчивости качественных и количественных ФПР относительно немногочисленны (Bradshaw, Lounibos, 1972; Denlinger, 1972; Kamm, 1972; Ismail, Fuzeau-Braesch, 1976; Тыщенко и др., 1977; Honěk, 1979; Тыщенко, Гасанов, 1983; Nylin et al., 1995; Nylin, Gotthard, 1998; Nakamura, 2002; Саулич, Мусолин, 2011; Salminen et al., 2012; Резник и др., 2015б).

Данная работа посвящена сравнительному анализу внутривидовой изменчивости качественной и количественной ФПР у паразитоида *Habrobracon hebetor* (Say, 1836) (Hymenoptera, Braconidae), который не только применяется в разных странах для биологической борьбы с чешуекрылыми вредителями (Solà et al., 2018; Amadou et al., 2019; Kabore et al., 2019; Mbata, Warsi, 2019), но и используется в качестве модели для экофизиологических исследований (Зиновьева, 1992; Chen et al., 2012; Askari Seyahooei et al., 2018; Noor-ul-Ane et al., 2018).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использована лабораторная популяция *H. hebetor*, полученная из Всероссийского научно-исследовательского института биологической защиты растений (ВНИИ БЗР, г. Краснодар) в 2014 г. Культуру наездников содержали при температуре 20 °С, относительной влажности воздуха 70 % и длине дня 18 ч; в качестве хозяев использовали закончивших питание гусениц мельничной огневки *Ephestia kuehniella* Zeller, 1879 (Lepidoptera, Pyralidae).

Опыт проводили при 20 °С и относительной влажности воздуха 70 %. Насекомых содержали в пластиковых чашках Петри диаметром 4 см. Через 3 дня после начала отрождения имаго из культуры наездников отбирали пары насекомых (самец и самка материнского поколения), предоставляли каждой паре для подкормки по одной гусенице мельничной огневки и поровну распределяли пары между двумя контрастными фотопериодическими режимами: короткий день (10 ч) и длинный день (18 ч). Выбор режимов для опытов был основан на результатах предшествующих исследований (Зиновьева, 1992). Через сутки самцов *H. hebetor* и гусениц огневок изымали. Самкам в последующие 16 дней ежедневно предоставляли на 6 ч по 3 личинки огневки для заражения. Потомство, полученное от каждой самки, (дочернее поколение) распределяли между теми же двумя контрастными фотопериодическими режимами. При этом материнские самки, содержащиеся в каждом режиме, были разделены на две группы. Гусениц, заражавшихся одной половиной самок по четным дням опыта, содержали в длинном дне, а по нечетным –

в коротком. Потомков другой половины самок, наоборот, содержали в коротком дне, если они были получены в четные дни опыта, и в длинном – в нечетные дни.

После отрождения дочернего поколения насекомых снабжали гусеницами огневки для подкормки и на 4-й день замораживали до последующей обработки. При обработке результатов опыта у самок для оценки размера тела измеряли длину задней голени (по ее передней стороне), а затем вскрывали и определяли по двухбалльной шкале степень развития яичников (0 – яичники неразвиты, без зрелых яиц и ооцитов, 1 – яичники полностью или частично развиты, с ооцитами в овариолах и/или зрелыми яйцами) и жирового тела (0 – жировое тело слабо развито, занимает небольшую часть объема метасомы, 1 – жировое тело сильно развито, занимает значительную часть метасомы). Уродливых и ненормально мелких (длина задней голени менее 0.75 мм) особей, составивших около 1 % потомства, при вскрытии не учитывали.

Таким образом, опыт включал 3 фактора: 1) фотопериодические условия содержания материнского поколения (длина дня 10 или 18 ч), 2) фотопериодические условия развития дочернего поколения (те же два фотопериода) и 3) время откладки яйца самкой материнского поколения (для обработки результатов оно было разделено на 3 периода: 1–5, 6–10 и 11–16-й дни). Для оценки результатов опыта использовали два параметра, определяемых для каждой самки потомства: 1) длину голени и 2) физиологическое состояние (диапаузирующими считались самки с неразвитыми яичниками и развитым жировым телом). Всего было выполнено 5 несинхронных повторностей опыта, включавших потомство 193 самок (4399 вскрытых особей).

Для статистической обработки результатов опыта применяли дисперсионный и корреляционный анализы, с предварительным ранжированием процентов диапаузирующих особей. Использовали также критерий хи-квадрат и непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 10.2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Предварительная обработка результатов опыта, как и ожидалось, выявила существенную ( $\chi^2 = 434$ ,  $n = 4399$ ,  $p < 0.001$ ) негативную корреляцию между развитием яичников и жирового тела. Для дальнейшего анализа результатов опыта все самки потомства (дочернего поколения) были разделены на две категории: 1) диапаузирующие (яичники не развиты, жировое тело развито) и 2) не диапаузирующие (репродуктивно активные: яичники развиты, состояние жирового тела может быть любым). Относительно немногочисленные (181 из 4399) самки потомства, у которых не были развиты ни яичники, ни жировое тело, рассматривались как недопитавшиеся и были исключены из дальнейшего анализа (табл. 1).

На первом этапе анализа (выявление влияния факторов эксперимента) результаты опыта были усреднены для потомства каждой самки материнского поколения, полученного при каждом сочетании трех факторов: фотопериодических условий содержания материнского поколения, фотопериодических условий развития потомства и возраста самки к моменту откладки яйца. Трехфакторный дисперсионный анализ (табл. 2) показал, что и размер, и доля диапаузирующих самок в потомстве существенно зависят от фотопериодических условий развития потомства, а влияние фотопериодических условий содержания материнского поколения и возраста самки к моменту откладки яйца, равно как и взаимодействие факторов, статистически не достоверны. Поэтому данные по потомству самок, содержавшихся при разных фотопериодах, а также по потомству каждой самки, вышедшему из яиц, отложенных в разном возрасте, были объединены. Таким образом, единственным контролируемым фактором эксперимента, учитываемым в ходе дальнейшего анализа, были фотопериодические условия развития потомства. Кроме того, учитывая существенную изменчивость тенденции к диапаузе,

**Таблица 1.** Развитие яичников и жирового тела у разных категорий самок *Habrobracon hebetor* (Say) (в процентах от общего количества вскрытых особей потомства,  $n = 4399$ )

Яичники	Жировое тело	
	Не развито	Развито
Не развиты	4.1 %	41.8 %
Развиты	Исключены из дальнейшего анализа	Диапаузирующие
	19.3 % Активные (не диапаузирующие)	34.8 % Активные (не диапаузирующие)

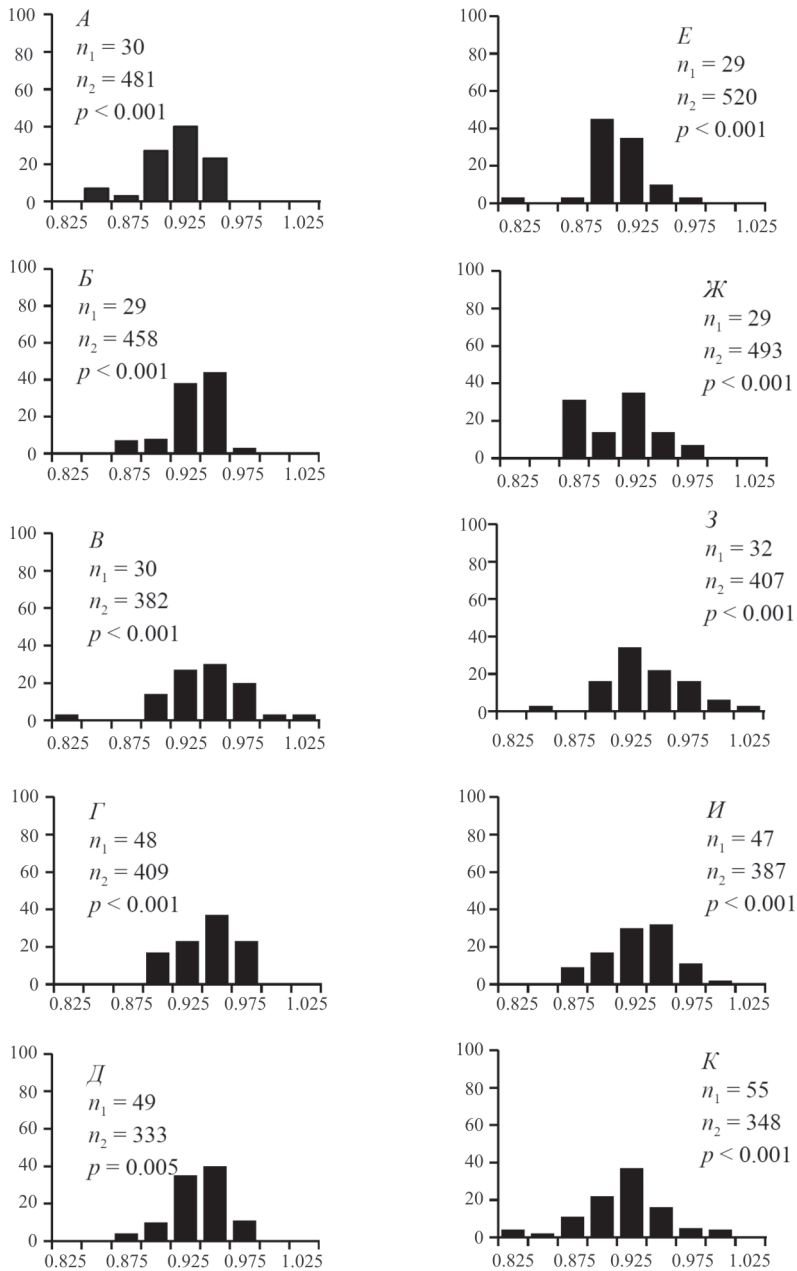
данные, полученные в разных (несинхронных) повторностях опыта, также анализировались отдельно.

Распределение самок по средней длине голени потомства, развивавшегося при одной и той же длине дня в одной и той же повторности опыта, в большинстве случаев было близким к нормальному, различия между самками были достоверны во всех повторностях при обеих длинах дня (рис. 1). Для анализа распределения по доле диапаузирующего потомства использовали только самок, оставивших не менее 5 потомков, развивавшихся при данном фотопериоде. Хотя самки, развивавшиеся при коротком дне (10 ч), как правило, диапаузировали, в потомстве некоторых особей диапаузировало менее 50 % самок, и эта гетерогенность была статистически достоверна в большинстве повторностей опыта (рис. 2). В условиях длинного дня (18 ч) диапауза наблюдалась очень редко, достоверных различий между самками не обнаружено.

**Таблица 2.** Влияние фотопериодических условий содержания материнского поколения (материнский фотопериод) и развития потомства (дочерний фотопериод) и возраста материнской самки к моменту откладки яйца на долю диапаузирующих особей и на размер самок потомства *Habrobracon hebetor* (Say)

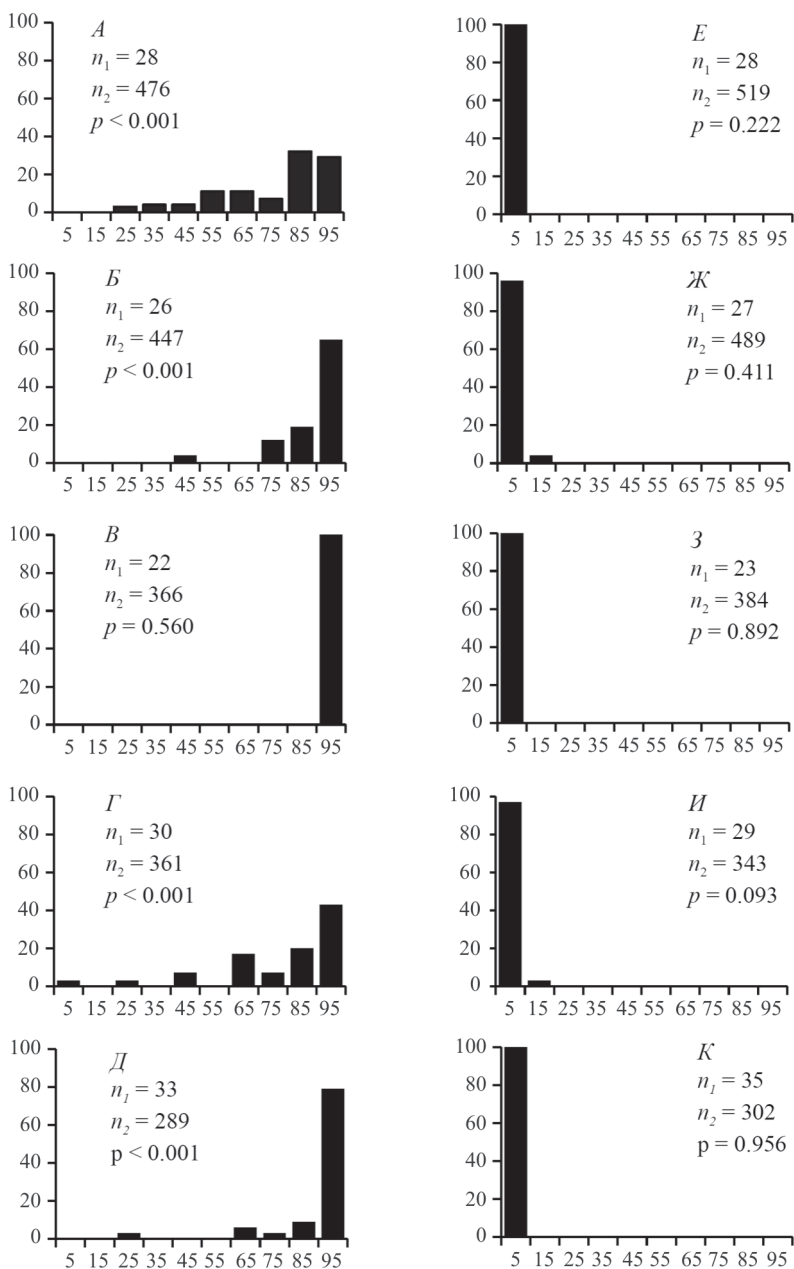
Фактор или взаимодействие факторов	Доля диапаузирующих самок потомства <sup>1</sup>	Длина задней голени самок потомства <sup>1</sup>
Материнский фотопериод	$F = 0.3, p = 0.563$	$F = 1.3, p = 0.250$
Дочерний фотопериод	$F = 2631.1, p < 0.001$	$F = 11.1, p = 0.001$
Возраст самки	$F = 0.9, p = 0.425$	$F = 2.4, p = 0.094$
Материнский фотопериод *	$F = 0.3, p = 0.590$	$F = 0.5, p = 0.466$
Дочерний фотопериод		
Материнский фотопериод *	$F = 0.3, p = 0.743$	$F = 1.3, p = 0.279$
Возраст самки		
Дочерний фотопериод *	$F = 1.6, p = 0.210$	$F = 0.5, p = 0.635$
Возраст самки		
Материнский фотопериод *	$F = 0.2, p = 0.834$	$F = 0.5, p = 0.623$
Дочерний фотопериод *		
Возраст самки		

Примечание. <sup>1</sup> Представлены результаты трехфакторного дисперсионного анализа совокупных результатов опыта: коэффициент Фишера  $F$  и достоверность влияния  $p$  ( $n = 732$ , процентные величины перед обработкой были ранжированы).



**Рис. 1.** Изменчивость длины задней голени самок *Habrobracon hebetor* (Say) в зависимости от фотопериодических условий их развития.

По горизонтальной оси – длина задней голени (мм), указаны середины классов. По вертикальной оси – процентное распределение самок по классам, различающимся по длине голени. Длина дня: А–Д – 10 ч, Е–К – 18 ч. Каждая гистограмма соответствует одной повторности опыта, над ней приведены объемы выборок ( $n_1$  – число самок материнского поколения,  $n_2$  – число самок потомства) и достоверность различий между самками материнского поколения, определенная с помощью однофакторного дисперсионного анализа.



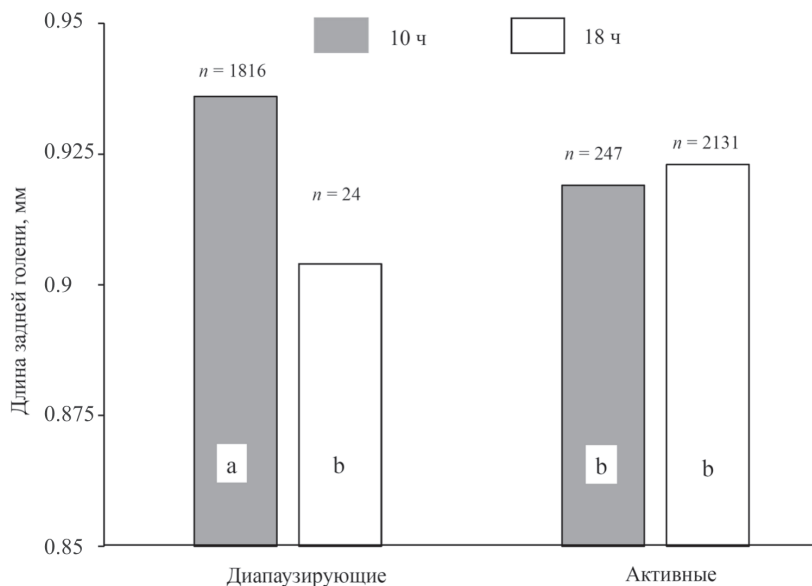
**Рис. 2.** Изменчивость доли диапаузирующего потомства самок *Habrobracon hebetor* (Say) в зависимости от фотопериодических условий их развития.

По горизонтальной оси – доля диапаузирующего потомства (%), указаны середины классов. По вертикальной оси – процентное распределение самок по классам, различающимся по доле диапаузирующего потомства. Достоверность различий между самками определена с помощью критерия хи-квадрат. Остальные обозначения как на рис. 1.

Для нашего исследования особый интерес представляет взаимодействие между качественной (индукция диапаузы) и количественной (увеличение размера) реакциями на развитие в условиях короткого дня. На рис. 3 хорошо видно, что развитие в условиях короткого дня приводило к увеличению размеров только у диапаузирующих особей ( $p = 0.01$ ), а различия между репродуктивно активными самками, развивавшимися при разных фотопериодах, были недостоверными ( $p = 0.69$ ).

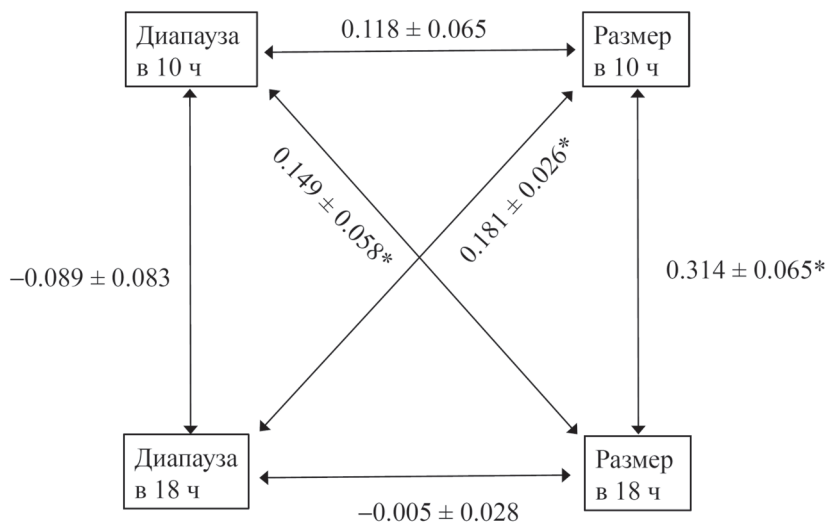
Другой способ выявления взаимодействия количественной и качественной ФПР – анализ изменчивости самок по среднему размеру тела потомства и по доле диапаузирующих особей потомства. Учитывая значительные различия между повторностями опыта (см. рис. 1 и 2), попарные коэффициенты корреляции между четырьмя параметрами (размером голени и долей диапаузирующих особей среди потомства одной самки, развивавшегося при длинном и при коротком дне) определяли для каждой повторности отдельно ( $n = 29–55$  самок в повторности), а затем полученные коэффициенты корреляции усредняли ( $n = 5$  повторностей). Результаты анализа (рис. 4) неоднозначны. Довольно сильная ( $R = 0.314$ ) корреляция наблюдалась между средними размерами потомства одной и той же самки, развивавшегося при разных фотопериодах. Остальные средние коэффициенты корреляции были невелики ( $R < 0.2$ ), но два из них также достоверно отличались от нуля, причем в обоих случаях это была корреляция между долей диапаузирующих особей и размером тела, т. е. между параметрами, находящимися под влиянием разных ФПР.

Наконец, учитывая уже упомянутые выше существенные различия между повторностями опыта, мы сочли целесообразным подвергнуть анализу и эту изменчивость. Как



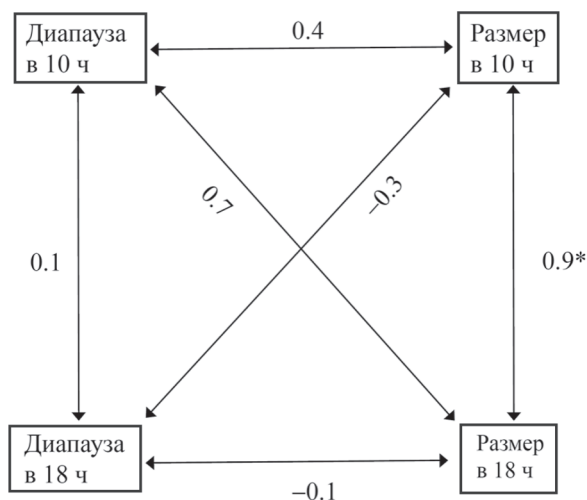
**Рис. 3.** Длина задней голени диапаузирующих (слева) и репродуктивно активных (справа) самок *Habrobracon hebetor* (Say), развивавшихся в условиях короткого (10 ч) и длинного (18 ч) дня.

По вертикальной оси – длина задней голени (мм). На гистограмме показаны средние и ошибки средних, над столбцами – размеры выборок (число самок потомства). Столбцы, помеченные разными латинскими буквами, соответствуют достоверно ( $p < 0.05$  по тесту Тьюки) различающимся величинам.



**Рис. 4.** Средние коэффициенты корреляции между средним размером и долей диапаузирующих особей потомства одной самки *Habrobracon hebetor* (Say), развивавшегося в условиях короткого (10 ч) и длинного (18 ч) дня.

Показаны средние и ошибки средних коэффициентов корреляции Пирсона, подсчитанных отдельно для 5 повторностей опыта (в каждой повторности использовано 29–55 самок). Доли диапаузирующих особей перед подсчетом были ранжированы. Достоверность отличия средних от нуля, определенная непараметрическим критерием Краскела–Уоллиса: \* –  $p = 0.005$ .



**Рис. 5.** Коэффициенты корреляции между средним размером и долей диапаузирующих особей *Habrobracon hebetor* (Say), развивавшихся в разных повторностях в условиях короткого (10 ч) и длинного (18 ч) дня.

Показаны коэффициенты корреляции Спирмена ( $n = 5$  повторностей). Достоверность коэффициента корреляции: \* –  $p < 0.05$ .



видно на рис. 5, единственной достоверной из всех возможных была корреляция между размером особей, развивавшихся в одной и той же повторности при разных фотопериодах.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленные нами качественная (индукция диапаузы) и количественная (увеличение размеров) ФПР самок *H. hebetor* уже были ранее отмечены разными исследователями (Зиновьева, 1992; Chen et al., 2012). Адаптивное значение качественной ФПР очевидно: короткий день индуцирует зимнюю репродуктивную диапаузу, необходимую для переживания неблагоприятного периода. Такие ФПР обнаружены у очень многих видов насекомых, обитающих в условиях умеренного климата (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007), в том числе и у браконид (Weseloh, 1973; Nealis et al., 1996; Ahmed et al., 2007; Саулич, Мусолин, 2013). По адаптивному значению количественная ФПР тесно связана с качественной: увеличение размеров тела способствует росту выживаемости во время зимовки. Предыдущие исследования показали, что диапаузирующие особи крупнее активно развивающихся и у ряда других видов насекомых (Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Саулич, Волкович, 2004), в частности, у паразитоидов (Weseloh, 1973; Colinet et al., 2010; Nao et al., 2013).

Впрочем, четко выраженные ФПР отнюдь не означают жесткой детерминации контролируемых ими признаков. Существенные различия между самками *H. hebetor* по среднему размеру особей потомства и по доле диапаузирующих особей отмечены практически во всех повторностях опыта. Достоверная положительная корреляция между средним размером и долей диапаузирующих особей в потомстве одной самки, развивавшемся при разных длинах дня, говорит о том, что эта изменчивость хотя бы отчасти обусловлена свойствами самок, а не случайным внешним воздействием на их потомство. В таком случае различия между потомством разных самок могут определяться причинами, относящимися к двум группам: 1) устойчивые модификации, «материнские эффекты», отмеченные у многих насекомых (Mousseau, Dingle, 1991), и 2) генетически наследуемые различия. Одно из широко распространенных проявлений материнского эффекта – влияние самки на индукцию диапаузы потомства (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007). Однако в наших опытах индукция диапаузы и размер особей потомства не зависели от фотопериодических условий содержания материнского поколения. Судя по этим данным, материнский эффект у *H. hebetor* не выражен, а различия между потомством разных самок определяются наследуемыми различиями в размере тела и в тенденции к диапаузе и/или в зависимости этих параметров от фотопериода.

Существенные различия между повторностями опыта также могут объясняться как спонтанными процессами, протекающими в последовательных поколениях лабораторных линий насекомых (Гейспич и др., 1978; Виноградова, Богданова, 1980; Zaslavski, Umarova, 1990), так и воздействием каких-либо неконтролируемых внешних факторов (Войнович и др., 2013; Резник и др., 2015а). Спонтанные процессы в последовательных поколениях, по всей видимости, базируются на материнском влиянии (Заславский, 1984, Zaslavski, Umarova, 1990), которое, как уже было упомянуто выше, в данном исследовании у *H. hebetor* не обнаружено. Поэтому различия между повторностями нашего опыта, скорее всего, объясняются влиянием внешних факторов, возможно,

изменениями «качества» (питательности и/или размера) гусениц мельничной огневки. В любом случае достоверная положительная корреляция между изменениями среднего размера особей, развивавшихся при разных фотопериодах, свидетельствует о том, что направление влияния этих (эндогенных или экзогенных) факторов не зависит от фотопериода. Заметим, что корреляция между изменениями долей самок, диапаузирующих при разных фотопериодах, при сравнении повторностей не была выявлена, что, впрочем, может объясняться предельно малым объемом выборки (опыт включал всего 5 повторностей).

Результаты нашего исследования свидетельствуют о тесном взаимодействии качественной и количественной ФПР, которым, скорее всего, и объясняется тот факт, что короткий день приводит к увеличению размеров диапаузирующих, но не репродуктивно активных самок (см. рис. 3). К этому же выводу приводит и посемейный анализ индивидуальной изменчивости: достоверная корреляция между проявлениями качественной и количественной ФПР обнаруживается даже чаще, чем между ФПР одного типа (см. рис. 4). Корреляцию между качественной и количественной ФПР можно рассматривать как косвенное доказательство того, что они базируются на одном и том же механизме. Естественно предположить, что этот механизм подвержен изменчивости, которая сходным образом отражается на всех его проявлениях. Вероятно, поэтому у тех самок, которые более склонны к индукции диапаузы, сильнее выражено и увеличение размеров тела.

Впрочем, уже первые исследования по экофизиологии фотопериодизма, как упоминалось выше, дали противоречивые результаты: были получены данные, свидетельствующие как о независимости и существенных различиях (Тыщенко, 1966, 1977), так и о тесном взаимодействии и едином механизме (Заславский, 1984, 1996) количественных и качественных ФПР. Соотношение между этими реакциями было исследовано у многих видов насекомых, но в большинстве работ сравнивались данные для целых выборок (естественных или лабораторных популяций), а не для отдельных особей. Однако, например, эксперименты с личинками мух некоторых видов рода *Sarcophaga* Meigen (Diptera, Sarcophagidae) показали, что выраженность количественной ФПР (рост продолжительности поиска места для пупарии) коррелирует с последующей индукцией диапаузы не только при сравнении выборок, но и при сравнении личинок, развивавшихся в одинаковых условиях (Denlinger, 1972). Тесная корреляция между количественной и качественной ФПР была отмечена на уровне отдельных особей и некоторыми другими исследователями (Kamm, 1972; Ismail, Fuzeau-Braesch, 1976; Honěk, 1979), причем в качестве количественной реакции обычно использовалось свойственное многим насекомым ускорение развития в условиях короткого дня. Наше недавнее исследование, проведенное на божьей коровке *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae), также показало, что преимагинальное развитие – при прочих равных условиях – сильнее ускоряется у тех самок, у которых в дальнейшем наблюдается индукция репродуктивной диапаузы (Резник и др., 2015б). Однако эта взаимосвязь отнюдь не универсальна. Например, у личинок *Sarcophaga argyrostoma* R.-D. замедление развития под влиянием короткого дня наблюдается и при высокой температуре, полностью ингибирующей индукцию диапаузы (Denlinger, 1972). Отсутствие корреляции между количественной и качественной ФПР было обнаружено и у некоторых других исследованных в этом отношении видов насекомых (Nylin, Gotthard, 1998; Salminen et al., 2012).

## БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны О. И. Спириной (ЗИН).

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы АААА-А19-119020690082-8.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. 1980. Эндогенные циклические изменения тенденции к диапаузе в непрерывной культуре мясных мух (Diptera), развивающихся в константных условиях. Энтомологическое обозрение **59** (1): 26–38.
- Войнович Н. Д., Резник С. Я., Вагина Н. П. 2013. Изменчивость «спонтанной» динамики тенденции к диапаузе в ряду поколений *Trichogramma telengai* Sor. Энтомологическое обозрение **92** (3): 465–479.
- Гейспиз К. Ф., Глиняная Е. И., Дубынина Т. С., Квитко Н. В., Пиджакова Т. В., Разумова П. П., Сапожникова Ф. Д., Симоненко Н. П., Таранец М. Н. 1978. Годичный эндогенный ритм изменений фотопериодической реакции членистоногих и его связь с экзогенными факторами. Энтомологическое обозрение **75** (4): 731–745.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 с.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Заславский В. А. 1996. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма. Энтомологическое обозрение **75** (2): 233–243.
- Зиновьева К. Б. 1992. Влияние питания гемолимфой хозяина на фотопериодическую реакцию наездника *Bracon hebetor* (Hymenoptera, Braconidae). Зоологический журнал **71** (9): 153–155.
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. 2015а. Изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях лабораторных линий трихограмм (Hymenoptera, Trichogrammatidae): эндогенные или экзогенные? Зоологический журнал **94** (4): 446–454.
- Резник С. Я., Овчинников А. Н., Долговская М. Ю., Белякова Н. А. 2015б. Внутривидовая изменчивость влияния фотопериода на скорость преимагинального развития *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **94** (1): 35–52.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2011. Диапауза в сезонном цикле щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса. Энтомологическое обозрение **90** (4): 740–774.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2013. Биология и экология паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera: Aroscita: Parasitica): Учебно-методическое пособие к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов магистратуры на кафедре энтомологии. СПб.: Издательство СПбГУ, 94 с.
- Тыщенко В. П. 1966. Двухосцилляторная модель физиологического механизма фотопериодической реакции насекомых. Журнал общей биологии **27** (2): 209–222.
- Тыщенко В. П. 1977. Физиология фотопериодизма насекомых. Л.: Наука, 156 с.
- Тыщенко В. П., Гасанов О. Г. 1983. Сравнительное изучение фотопериодической регуляции диапаузы и веса куколок у нескольких видов чешуекрылых (Lepidoptera). Зоологический журнал **62** (1): 63–68.
- Тыщенко В. П., Ланевич В. П., Гасанов О. Г. 1977. О соотношении количественных и качественных проявлений фотопериодизма у капустной совки (*Barathra brassicae*). Журнал общей биологии **38** (2): 264–276.
- Ahmed U. A., Shi Z. H., Guo Y. L., Zou X. F., Hao Z. P., Pang S. T. 2007. Maternal photoperiod effect on and geographic variation of diapause incidence in *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) from China. Applied Entomology and Zoology **42** (3): 383–389.
- Amadou L., Ba M. N., Baoua I., Muniappan R. 2019. Timing of releases of the parasitoid *Habrobracon hebetor* and numbers needed in augmentative biological control against the millet head miner *Heliocheilus albipunctella*. BioControl **64** (5): 573–581.
- Askari Seyahooei M., Bagheri A., Bavaghar M., Dousti A. F., Parichehreh S. 2018. Mating and carbohydrate feeding impacts on life-history traits of *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae). Journal of Economic Entomology **111** (6): 2605–2610.
- Bradshaw W. E., Lounibos L. P. 1972. Photoperiodic control of development in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. Canadian Journal of Zoology **50** (6): 713–719.

- Chen H., Zhang H., Zhu K. Y., Throne J. E. 2012. Induction of reproductive diapause in *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae) when reared at different photoperiods at low temperatures. *Environmental Entomology* **41** (3): 697–705.
- Colinet H., Muratori F., Hance T. 2010. Cold-induced expression of diapause in *Praon volucre*: fitness cost and morpho-physiological characterization. *Physiological Entomology* **35** (4): 301–307.
- Danks H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *The Canadian Entomologist* **139** (1): 1–44.
- Denlinger D. L. 1972. Induction and termination of pupal diapause in *Sarcophaga* (Diptera: Sarcophagidae). *Biological Bulletin* **142** (1): 11–24.
- Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. *Annual Review of Entomology* **47**: 93–122.
- Goto S. G. 2013. Roles of circadian clock genes in insect photoperiodism. *Entomological Science* **16** (1): 1–16.
- Hao Z. P., Zhao Y. Q., Yuan Z. Q., Shi Z. H. 2013. Effects of photoperiod on body size and hormone titres relating to diapause regulation in *Cotesia vestalis* (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* **145** (4): 369–386.
- Honěk A. 1979. Regulation of diapause, number of instars, and body growth in the moth species *Amathes c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomologia Generalis* **5** (3): 221–229.
- Ismail S., Fuzeau-Braesch S. 1976. Programmation de la diapause chez *Gryllus campestris*. *Journal of Insect Physiology* **22** (1): 133–139.
- Kabore A., Ba N. M., Dabire-Binso C., Sanon A. 2019. Towards development of a parasitoid cottage industry of the parasitoid wasp *Habrobracon hebetor* (Say): optimum rearing and releases conditions for successful biological control of the millet head miner *Heliocheilus albipunctella* (De Joannis) in the Sahel. *International Journal of Tropical Insect Science* **39** (1): 25–33.
- Kamm J. A. 1972. Photoperiodic regulation of growth in an insect: response to progressive changes in daylength. *Journal of Insect Physiology* **18** (9): 1745–1749.
- Košťál V. 2011. Insect photoperiodic calendar and circadian clock: independence, cooperation, or unity? *Journal of Insect Physiology* **57** (5): 538–556.
- Mbata G. N., Warsi S. 2019. *Habrobracon hebetor* and *Pteromalus cerealellae* as tools in post-harvest integrated pest management. *Insects* **10**: 85.
- Mousseau T. A., Dingle H. 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annual Review of Entomology* **36**: 511–534.
- Nakamura K. 2002. Effect of photoperiod on the size–temperature relationship in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum*. *Journal of Thermal Biology* **27** (6): 541–546.
- Nealis V. G., Oliver D., Tchir D. 1996. The diapause response to photoperiod in Ontario populations of *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* **128** (1): 41–46.
- Noor-ul-Ane M., Mirhosseini M. A., Crickmore N., Saeed S., Noor I., Zalucki M. P. 2018. Temperature-dependent development of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and its larval parasitoid, *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae): implications for species interactions. *Bulletin of Entomological Research* **108** (3): 295–304.
- Nylin S., Wickman P.-O., Wiklund C. 1995. Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable? *Biological Journal of the Linnean Society* **55** (2): 143–157.
- Nylin S., Gotthard K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology* **43**: 63–83.
- Salminen T. S., Vesala L., Hoikkala A. 2012. Photoperiodic regulation of life-history traits before and after eclosion: Egg-to-adult development time, juvenile body mass and reproductive diapause in *Drosophila montana*. *Journal of Insect Physiology* **58** (12): 1541–1547.
- Saunders D. S. 2011. Unity and diversity in the insect photoperiodic mechanism. *Entomological Science* **14** (3): 235–244.
- Saunders D. S. 2020. Dormancy, diapause, and the role of the circadian system in insect photoperiodism. *Annual Review of Entomology* **65**: 373–389.
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Solà M., Castañé C., Lucas E., Riudavets J. 2018. Optimization of a banker box system to rear and release the parasitoid *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae) for the control of stored-product moths. *Journal of Economic Entomology* **111** (5): 2461–2466.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York: Oxford University Press, 411 p.
- Tougeron K. 2019. Diapause research in insects: historical review and recent work perspectives. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **167** (1): 27–36.
- Weseloh R. M. 1973. Termination and induction of diapause in the gypsy moth larval parasitoid, *Apanteles melanoscelus*. *Journal of Insect Physiology* **19** (10): 2025–2033.
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. *Entomophaga* **35** (1): 23–29.

INTRAPOPULATION VARIABILITY OF THE QUALITATIVE  
AND QUANTITATIVE PHOTOPERIODIC RESPONSES  
IN *HABROBRACON HEBETOR* (SAY)  
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

S. Ya. Reznik, K. G. Samartsev, M. Yu. Dolgovskaya

*Key words:* photoperiodic response, diapause, size, variability, *Habrobracon hebetor*, Braconidae.

SUMMARY

Females of the hymenopteran parasitoid *Habrobracon hebetor* show two types of photoperiodic response: development under short day conditions results in an increase of the adult size (quantitative response) and in the induction of reproductive diapause (qualitative response). In a study conducted with individuals from a laboratory population, the progeny of each female was divided into two groups, which developed under the short (10 h) and long (18 h) day conditions. Females significantly differed both in the mean size of the progeny and in the proportion of diapausing individuals. The qualitative and quantitative responses interact: short day caused an increase in size only in diapausing individuals. In addition, family analysis revealed significant positive correlations between the proportion of diapausing individuals (a manifestation of the qualitative response) and the mean size of the progeny (a manifestation of the quantitative response). The results of the study support the hypothesis about the unity of the mechanism of the qualitative and quantitative photoperiodic responses.