

К 100-летию со дня рождения
А. С. Данилевского

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ФОТОТЕРМИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ДИАПАУЗЫ У ТРИХОГРАММ

© С. Я. Резник

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: sreznik@zun.ru

Резюме

Факультативная зимняя диапауза у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) регулируется, как и у большинства других насекомых, фотопериодом и температурой. Диапаузируют у трихограмм предкуколки, но чувствительность к длине светового дня и к температуре как к сигнальным факторам, индуцирующим диапаузу, свойственна всем стадиям развития от эмбриона до яйцекладущей самки. Эффект воздействия сигнальных факторов сказывается не только на текущем, но и на последующих поколениях. В естественных условиях фототермическая регуляция обеспечивает своевременную индукцию диапаузы, скоординированную как с астрономическим временем года (фотопериодическая реакция), так и со спецификой данного сезона (температурная реакция). В ходе специальных экспериментов у трихограмм выявлены также и «рудиментарные» реакции, утратившие свою адаптивную роль. Результаты исследований еще раз доказывают, что специфика фотопериодических и температурных реакций, индуцирующих диапаузу, их относительная важность и приуроченность к определенным чувствительным стадиям детерминируются не только особенностями экологии разных таксонов насекомых, но и ходом их предшествующей эволюции.

Ключевые слова: диапауза, фотопериод, температура, насекомые, паразитоиды, *Trichogramma*.

Фотопериодическая регуляция сезонных циклов — универсальное свойство, присущее не только насекомым, но и многим другим беспозвоночным и позвоночным животным, а также растениям и грибам. Исследованию разных аспектов фотопериодизма насекомых было посвящено множество работ. Уже в основополагающей монографии Данилевский [1] сформулировал тезис о том, что фотопериодические адаптации формировались в разных таксономических группах насекомых независимо и эволюционировали параллельно. Тыщенко [2] писал, что «каждый вид насекомых имеет потенциальные предпосылки для создания любой системы фотопериодических адаптаций. Конкретные взаимоотношения видов со средой обитания определяют, какие из этих эволюционных потенциалов реализуются, а какие остаются в зачаточном состоянии». К этому же выводу пришел и Заславский [3]: «Классу насекомых присущ построенный по единому плану физиологический механизм, представленный во всех группах и ответственный за осуществление всех типов фотопериодических и температурных реакций», а возникновение адаптаций — результат «отбора тех частных возможностей общего механизма, которые нужны в данной экологической ситуации».

И, действительно, пластичность фотопериодических реакций насекомых, обеспечивающая способность адаптации видов и отдельных популяций к локальному климату и к другим особенностям окружающей среды, была неоднократно продемонстрирована в целом ряде полевых и лабораторных исследований [1—7]. Однако эволюция — не простое приспособление к среде обитания, а «упорядоченный адаптационез» [8, 9], ход которого в значительной степени «канализован», лимитирован уже сформировавшимися особенностями вида. Спектр возможных адаптаций зависит не только от сиюминутных требований окружающей среды, но и от всей предыстории развития. Таким образом, в каждом признаке живого организма можно выделить два компонента: экологический, обусловленный спецификой окружающей среды, и эволюционный, отражающий ход филогенеза). Конечно, подобное разделение весьма условно, однако в ряде случаев вполне осуществимо, что, собственно, и делает возможным филогенетические построения.

Хью Дэнкс в одном из обзоров, посвященных эволюции сезонных циклов насекомых [10], справедливо замечал, что одна и та же функция может осуществляться разными способами, одни и те же адаптации

могут достигаться разными путями. Если тип диапаузы действительно обусловлен в первую очередь климатом, то в детерминации диапаузирующей стадии развития может проявляться специфика таксона. Хорошо известно, что в некоторых семействах насекомых явно преобладает определенная форма диапаузы: эмбриональная — у саранчовых, кукольная — у совок, имагинальная — у листоедов и кокциnellид [1, 6, 11, 12]. Анализ данных, относящихся к подробно исследованным таксонам насекомых и клещей [13—17] показывает, что сезонные циклы и механизмы их регуляции при всей своей лабильности обладают и определенным консерватизмом. Отчасти эти закономерности, конечно, обусловлены сходством образа жизни представителей одного и того же таксона, но определенную роль в их сохранении играет и вышеупомянутая «канализованность» эволюционных изменений. Так, например, многочисленные представители семейств Calliphoridae и Sarcophagidae (Diptera) весьма близки по образу жизни и характеру питания, очень часто населяют одни и те же биотопы, но при этом у саркофагид зимуют куколки, а у калифорид — личинки и имаго [18]. Крупные таксоны насекомых могут различаться и по физиологическому механизму фотопериодических реакций. Так, по мнению одного из классиков фотопериодизма, Дэвида Сондерса [7], у двукрылых фотопериодические часы основаны на механизме «внешнего совпадения» (взаимодействие эндогенного осциллятора с естественным светотемновым циклом), а у перепончатокрылых — на механизме «внутреннего совпадения» (взаимодействие двух эндогенных осцилляторов).

Кроме того, специфика механизмов фототермической регуляции диапаузы ни в коей мере не исчерпывается типом реакции, который жестко коррелирует с типом сезонного пиала (например, факультативная зимняя диапауза, как правило, индуцируется коротким световым днем и / или низкой температурой). Важной характеристикой механизма фотопериодической индукции диапаузы, в частности, является фоточувствительная стадия развития насекомого, воспринимающая длину дня. Чаще всего чувствительность к фотопериоду проявляется на стадии, непосредственно предшествующей той, на которой наступает диапауза. Однако специфика диапаузы определяет и особенности ее регуляции: например, при имагинальной (репродуктивной) диапаузе фоточувствительность может быть свойственна личинкам и куколкам, но обычно есть и у самих имаго, что обеспечивает возможность индукции диапаузы после периода репродуктивной активности [1—3, 5—7, 12].

Впрочем, если исходить из вышеизложенных концепций о существовании универсального механизма фотопериодического и температурного контроля развития, потенциальная способность реагировать на длину дня и на температуру, как на сигнальные факторы среды, индуцирующие диапаузу, должна быть присуща всем стадиям развития каждого вида насекомых. Более того, согласно основным положениям современной эволюционной физиологии [19, 20] эта латентная фоточувствительность, «заторможенная и заслонен-

ная» доминирующими реакциями, не всегда исчезает полностью и поэтому может быть выявлена в специальных экспериментах. Однако исследования, посвященные выявлению и сравнительному анализу «доминирующих» и «второстепенных» фототермических реакций, свойственных разным стадиям развития одного вида (или группы близких видов) насекомых, насколько нам известно, весьма немногочисленны.

Паразитоиды-яйцееды из рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) — естественные враги многих чешуекрылых вредителей сельского и лесного хозяйства, широко использующиеся для биологической защиты растений и являющиеся важным компонентом природных биоценозов [21, 22]. Кроме того, легко и быстро разводимые трихограммы оказались весьма удобными модельными объектами для самых различных исследований, в том числе и для изучения механизмов регуляции диапаузы.

Все исследованные виды рода *Trichogramma*, обитающие в умеренном климате, как многие другие перепончатокрылые паразитоиды, диапаузируют на стадии предкуколки [1, 6, 23]. Одна из существенных особенностей регуляции диапаузы у трихограмм заключается в том, что доля диапаузирующих особей зависит не только от условий их развития, но и от факторов, влияющих на самок одного или нескольких предшествующих поколений. Это так называемое «материнское влияние» известно и для ряда других видов насекомых [2, 5, 6, 11, 24, 25]. Поэтому все реакции, регулирующие у трихограмм выбор между диапаузой и активным развитием, могут быть разделены не только по действующим факторам, но и по принципу действия — прямое влияние (собственные реакции эмбрионов и личинок) и материнское влияние (эффекты, опосредованные материнским и предшествующими поколениями).

Прямая температурная реакция

Уже одно из первых специальных исследований [26] показало, что температура — главный фактор, индуцирующий диапаузу у *Trichogramma evanescens* Westw.: при 11 °C диапаузировали практически все предкуколки, при 20 °C — единичные особи, а при 25 °C диапауза не наблюдалась. Дальнейшие исследования разных авторов [27—39] выявили аналогичные температурные реакции у многих других видов рода *Trichogramma*. Обобщая результаты этих исследований, можно сделать заключение, что для индукции диапаузы оптимальна температура около 10—12 °C, более высокие температуры обычно стимулируют активное развитие, а более низкие вызывают не диапаузу, а холодовое оцепенение (рис. 1). Пороговые значения этой температурной реакции подвержены значительной внутривидовой изменчивости, которая, как это отмечено и для многих других видов насекомых [1—4, 6, 11, 12], детерминирует меньшую тенденцию к диапаузе у южных популяций (ср. рис. 1, 4 и рис. 1, 5).

Характерная черта факультативной зимней диапаузы заключается в том, что она (в отличие от холодового оцепенения) является упреждающей реакцией: пе-

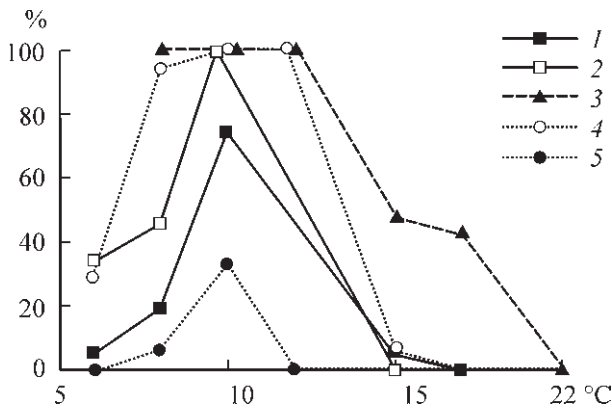


Рис. 1. Влияние температуры (°C) при которой происходило развитие эмбрионов и личинок, на долю диапаузирующих (по вертикали) предкуколок разных видов и линий трихограмм (%).

1 — *Trichogramma cacoeaciae* March.; 2 — *T. aurosum* Sug. et Sor.; 3 — *T. pintoi* Voegelé; 4 — *T. evanescens* Westw., популяция из Воронежа; 5 — *T. evanescens* Westw., популяции из Зугдиди (Грузия) (по: [30]).

риод чувствительности к сигнальному фактору среды и собственно диапауза обычно приходятся на разные стадии жизненного цикла, нередко разделенные значительным промежутком времени [1—7, 11]. В случае прямой реакции трихограмм на температуру период термочувствительности длится от начала развития эмбриона до стадии предкуколки, на которой и происходит (или не происходит) диапауза [35, 36]. Однако наиболее высокая термочувствительность свойственна эмбрионам и молодым личинкам: в это время даже единичные 24-часовые периоды снижения температуры до 10—12 °C достоверно увеличивают долю диапаузирующих предкуколок, причем по мере роста общей продолжительности холодовых экспозиций пропорционально увеличивается и доля диапаузирующих особей (рис. 2). Таким образом, в естественных условиях трихограммы способны проявлять тенденцию к диапаузе даже в ответ на относительно кратковременные снижения температуры, свидетельствующие о приближении зимы, причем по мере роста общей продолжительности похолоданий пропорционально увеличивается и доля диапаузирующих особей.

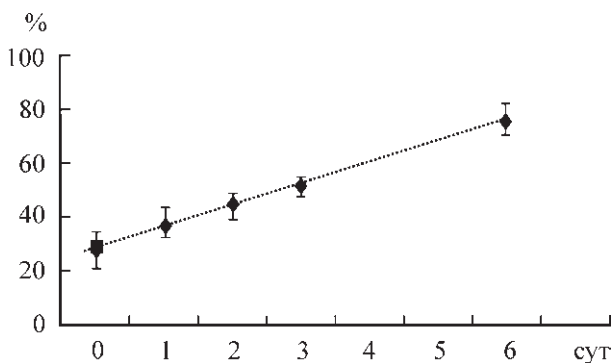


Рис. 2. Влияние длительности холодовой экспозиции (сут) эмбрионов и личинок (10 °C на фоне 15 °C) на долю (%) диапаузирующих предкуколок светового дня (г) *Trichogramma embryophagum* Htg. (%) (по: [36]).

Прямая реакция на фотопериод

Зависимость доли диапаузирующих предкуколок от длины дня, при которой происходило развитие личинок данного поколения, была обнаружена у *T. evanescens* [26]. Однако другие опыты с этим же видом [37] дали противоречивые результаты: если трихограммы развивались в яйцах *Mamestra brassicae* L., то при 15 °C в условиях длинного дня (16 ч) диапаузировали 66 % особей, а при коротком дне (12 ч) — около 80 %, но если в качестве хозяев использовали яйца *Operophtera brumata* L. и *Ephestia kuehniella* Zell., то при дне доля диапаузовавших предкуколок была меньше, чем при длинном. В экспериментах Заславского с соавторами [27, 32, 39] доли предкуколок *T. evanescens*, *T. pintoi* и *T. embryophagum*, диапаузирующих при 15 °C в условиях короткого (12 ч) и длинного (20 ч) дня практически не различались. Впрочем, по данным Сорокиной и Масленниковой [29] при 15 °C *T. pintoi* в условиях короткого (12 ч) светового дня диапаузировали достоверно чаще, чем при круглосуточном освещении.

Единственное исследование, проведенное с использованием широкого спектра фотопериодов, показало, что в постоянной темноте и при коротком световом дне (4, 8 и 12 ч) доля диапаузирующих предкуколок *T. embryophagum* несколько выше, чем при длинном дне (16 и 20 ч). Очевидно, личинкам *T. embryophagum* свойственна длиннодневная фотопериодическая реакция с порогом около 14 ч, однако размах этой реакции не превышает 10—15 % [40]. Аналогичные опыты, проведенные с *T. buesi* и *T. principium*, дали сходные результаты (С. Я. Резник, Н. П. Вагина, Н. Д. Войнович, неопубликованные данные).

В целом можно заключить, что доля диапаузирующих особей у разных видов рода *Trichogramma* мало зависит от длины дня, при которой они развивались. Даже при околороговых температурных условиях этот эффект проявляется далеко не всегда, в ряде случаев наблюдается рост доли диапаузирующих особей при длинном дне, явно дезадаптивный для насекомых с зимней диапаузой. Подобные «неадекватные» реакции иногда проявляются у разных видов насекомых при температурах, выходящих за пределы оптимума для проявления фотопериодической реакции [1—3, 6], но у трихограмм они отмечены при 15 °C — именно при этой температуре обычно и начинается температурная индукция диапаузы.

Материнская реакция на фотопериод

Как впервые показали исследования Заславского с соавторами [27, 39], доля диапаузирующего потомства разных видов трихограмм заметно зависит от фотопериодических условий развития предшествующего поколения, хотя это материнское влияние проявляется только в том случае, если дочерние особи развиваются при околороговой температуре. Дальнейшие работы разных авторов [23, 29—33, 38—44] подтвердили этот вывод. Максимальная доля диапаузирующего потом-

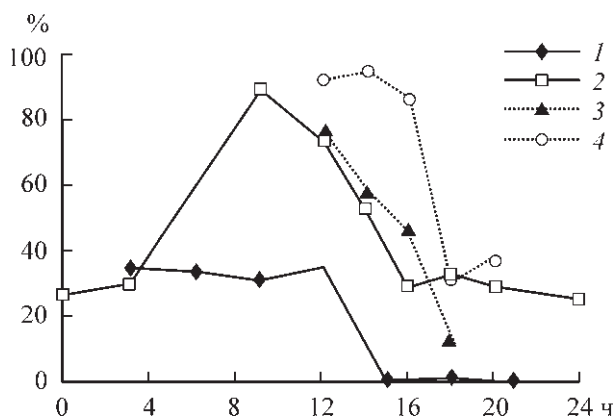


Рис. 3. Влияние длины светового дня на долю диапаузирующего потомства разных видов трихограмм (%).

1—3 — Влияние светового дня на преимагинальные стадии развития материнских самок: 1 — *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (по: [44]); 2 — *T. pintoi* Voegelé (по: [27]); 3 — *T. embryophagum* Htg.; 4 — на взрослых самок *T. embryophagum* Htg. (по: [47]).

ства индуцируется коротким (10—12 ч) световым днем, а при длинном (18 ч и более) дне доля диапаузирующих потомков относительно невелика. Пороговые значения длины дня у разных видов трихограмм составляют от 13—14 до 16—17 ч (рис. 3), увеличиваясь с ростом географической широты местообитания — эта закономерность свойственна и многим другим насекомым с длиннодневной фотопериодической реакцией, регулирующей зимнюю диапаузу [1—7, 11]. Размах изменений, вызываемых (при прочих равных условиях) материнской фотопериодической реакцией, зависит от температуры, при которой происходит развитие дочернего поколения, и, по данным, полученным разными авторами, работавшими с разными видами трихограмм, обычно не превышает 60—80 %.

В ходе всех вышеупомянутых исследований материнское влияние трихограмм детерминировалось фотопериодическими условиями всего преимагинального развития материнских самок. Однако недавние исследования [45, 46] показали, что, в отличие от температурной реакции фотопериодическая детерминируется не «усредненными» условиями преимагинального развития, а фотопериодом двух-трех дней, непосредственно предшествующих вылету имаго (рис. 4). Экологически это различия вполне объяснимы: если одна-две холодные ночи необязательно свидетельствуют о приближении поздней осени и зимы, то для определения астрономического времени года летом и осенью вполне достаточно измерения продолжительности всего одного светового дня. Специальные опыты [45—46] показали, что фотопериодическая реакция куколок трихограмм чрезвычайно лабильна. Критическая длительность фотопериодической индукции, определяемая как число короткодневных или длиннодневных светотемновых циклов, необходимое для достижения 50 % реакции, вызываемой непрерывным воздействием данной длины дня [1—7], в ряде случаев даже не может быть определена, так как всего один короткий световой день, предшествующий вылету самки, стимулирует рост доли диапаузирующего потомства так же

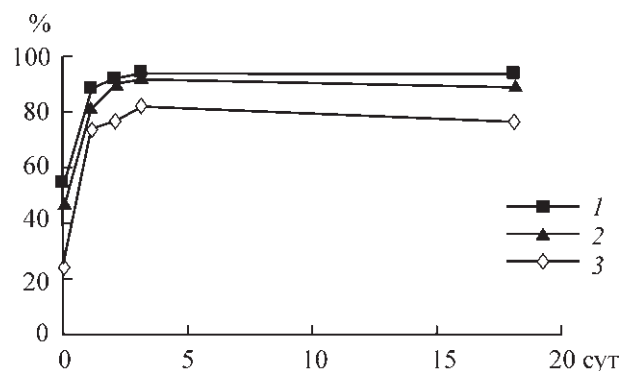


Рис. 4. Влияние длительности (сут) короткодневной экспозиции (длина дня 12 ч на фоне длины дня 20 ч), непосредственно предшествующей вылету имаго, на долю диапаузирующего потомства *Trichogramma embryophagum* Htg. (%).

Температурные условия развития потомства (°C): 1 — 13°, 2 — 14°, 3 — 15°. Нулевая экспозиция — развитие при длине дня 20 ч, 18-дневная экспозиция — развитие при длине дня 12 ч (по: [45]).

сильно, как непрерывное развитие в условиях короткого дня (рис. 4). Для сравнения: у большинства исследованных видов насекомых критическая длительность фотопериодической индукции составляет не менее 5—7 дней [1—7].

Следует, однако, напомнить, что, при всей четкости и несомненной адаптивной важности материнского влияния, оно проявляется у трихограмм только при околопороговых температурных условиях развитие дочернего поколения. Аналогичные результаты были получены и в опытах с некоторыми другими паразитоидами [48, 49]. Как уже упоминалось, обычно в фототермической регуляции сезонных циклов насекомых доминирует фотопериод, поэтому принято говорить об изменении пороговой длины дня под действием температуры [1—7], но в данном случае налицо, скорее, изменение пороговой температуры под влиянием длины дня (рис. 5). Адаптивный смысл этой «фотопериодиче-

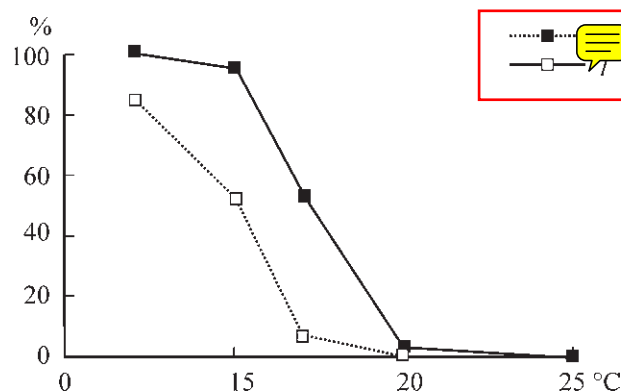


Рис. 5. Взаимодействие фотопериодических условий развития материнского поколения и температурных условий; по оси абсцисс, (°C) развития дочернего поколения; по оси абсцисс, (°C) в детерминации диапаузы у *Trichogramma pintoi* Voegelé. (по оси ординат — для диапаузирующих особей; %).

Фотопериодические условия развития материнского поколения: 1 — длина дня 20 ч, 2 — длина дня 12 ч (по: [27]).

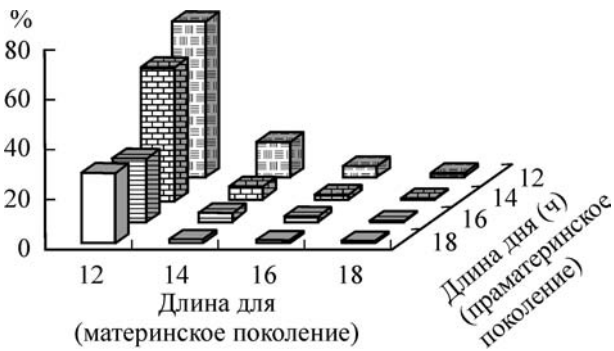


Рис. 6. Взаимодействие фотопериодических условий развития материнского и праматеринского поколений в детерминации диапаузы (%) у *Trichogramma principium* Sug. et Sor.

ской коррекции температурной реакции» очевиден: она позволяет первому поколению трихограмм избежать индукции диапаузы под влиянием поздневесенних похолоданий, так как околопороговые средние температуры 12—15 °С (рис. 1) весной приходятся на гораздо более длинные световые дни, чем осенью.

Обнаружено у трихограмм и «праматеринское влияние»: зависимость доли диапаузирующего потомства от условий развития одного или нескольких поколений, предшествовавших материнскому [27, 44]. Дальнейшие исследования показали, что у *T. buesi* достоверное влияние длины дня на диапаузу потомства прослеживается на протяжении трех, а у *T. principium* — четырех поколений (С. Я. Резник, Н. П. Вагина, Н. Д. Войнович, неопубликованные данные).

Следует особо отметить, что, как видно из рис. 6, пороги фотопериодических реакций праматеринского (между 14 и 16 ч) и материнского (между 12 и 14 ч) поколений *T. principium* заметно различаются. Различие это, вероятно, неслучайно: когда бы ни наступала диапауза, праматеринское (по отношению к диапаузирующему) поколение, естественно, развивается при более длинном световом дне, чем материнское. По-видимому, праматеринское влияние на диапаузу потомства — не лабораторный артефакт. Однако его конкретный адаптивный смысл далеко не очевиден, если учесть, что все обладающие им виды трихограмм имеют и четко выраженное материнское влияние, которое позволяет точно определить астрономическое время года перед самым вылетом имаго. Возможно, праматеринское влияние добавляет в пороговую фотопериодическую реакцию некоторую градуальность, усиливая тенденцию к диапаузе у потомства самок, которые развиваются при коротком дне два поколения подряд.

Несколько более ясен адаптивный смысл еще одного недавно обнаруженного механизма регуляции диапаузы у трихограмм — зависимости доли диапаузирующего потомства от фотопериода, влияющего непосредственно на материнских самок. Порог и размах этой имагинальной фотопериодической реакции примерно такой же, как и при влиянии разных длин дня на куколок материнского поколения (ср. рис. 3, 3 и 3, 4). Фотопериодическая реакция самок (так же, как и куколок) крайне лабильна: всего одного корот-

коднего светотемнового цикла достаточно для заметного роста тенденции к диапаузе потомства, выходящего из яиц, откладываемых самками *T. embryophagum*, развивавшимися при длинном дне [47]. Интересно, что перенос в длинный день самок, развивавшихся при коротком дне, дает не столь быстрый и четкий ответ. Возможно, имагинальная фотопериодическая реакция предназначена для «позднейшей коррекции» преимагинальной реакции: при благоприятном стечении обстоятельств самки, вылетевшие в конце лета—начале осени, могут прожить достаточно долго для того, чтобы сократившийся световой день индуцировал у их потомства соответствующий рост тенденции к диапаузе.

Материнская реакция на температуру

Температура, при которой происходило преимагинальное развитие материнского поколения, тоже может влиять на склонность потомства к диапаузе, хотя далеко не так сильно и четко, как фотопериод. Например, доля диапаузирующего потомства *T. pintoi* (при прочих равных условиях) постепенно снижается с повышением температуры от 15 до 25 °С [27]. Аналогичная реакция, судя по имеющимся данным [29, 30], свойственна также и *T. sacosiae*. У насекомых с длиннодневной фотопериодической реакцией, обитающих в условиях умеренного климата, высокие температуры обычно подавляют, а низкие — стимулируют индукцию диапаузы [1—7, 11, 12]. Адаптивный смысл такого синергизма короткого светового дня и низкой температуры, двух сигнальных факторов, индуцирующих зимнюю диапаузу, очевиден.

Однако эксперименты с *T. semblidis* [32] выявили прямо противоположную зависимость: повышение температуры, при которой происходило развитие материнских самок, от 20 до 35 °С вызвало значительный рост доли диапаузирующего потомства. Тот же, по-видимому, дезадаптивный эффект был обнаружен и у *T. embryophagum*, причем «на фоне» короткого светового дня (т. е. в условиях, соответствующих осени, когда, собственно, и происходит индукция диапаузы). А вот если материнские особи развивались при длинном дне (т. е. в условиях, соответствующих середине лета, когда диапауза в норме не наблюдается), а доля диапаузирующего потомства снижалась с ростом температуры, влияющей на предшествующее поколение [22, 30]. Более того, опыты, проведенные с разными поколениями одной и той же линии *T. evanescens* [32, 39], дали прямо противоположные результаты: в первых опытах дочерние особи диапаузировали несколько чаще, если материнские самки развивались при 15 °С, а не при 20 °С, но последующие исследования выявили увеличение доли диапаузирующего потомства при росте температуры развития материнского поколения от 15 до 25 °С. Сорокина [22] также указывает, что «у *T. evanescens* высокая температура (25 °С) в материнском поколении, несмотря на длинный день, повышает тенденцию к диапаузе у потомства».

Регуляция диапаузы у трихограмм: иерархия взаимодействующих реакций

Как видно из вышеизложенного, чувствительность к температуре и к длине дня, как к сигнальным факторам, регулирующим сезонное развитие, в разной степени свойственна всем стадиям развития исследованных видов рода *Trichogramma* — от эмбрионов до имаго. Хотя фототермические реакции разных стадий развития и разных поколений трихограмм весьма специфичны, а нередко и разнонаправлены, в совокупности они, как и следовало ожидать у насекомых с факультативной зимней диапаузой, обеспечивают рост доли диапаузирующих особей по мере осеннего сокращения длины дня и снижения температуры. При этом различные фототермические реакции трихограмм отнюдь не равноценны по силе и важности.

Основная реакция, регулирующая диапаузу трихограмм, — влияние температуры во время развития эмбрионов и личинок на долю диапаузирующих предкуловок данного поколения. Характер этой реакции, очевидно, адаптивен (низкая температура индуцирует зимнюю диапаузу), она проявляется при любых фототермических условиях развития данного и предшествующих поколений, и в зависимости от температуры доля диапаузирующих особей варьирует от 0 до 100 %.

Заметим, что у большинства насекомых основной фактор, индуцирующий зимнюю диапаузу — не снижение температуры, а сокращение длины дня [1—7, 11, 12]. Возможный адаптивный смысл доминирования температурной реакции у видов рода *Trichogramma* состоит в том, что она позволяет согласовывать сезонный цикл не просто с астрономической сменой времен года, а со спецификой погоды данной осени. Аналогичное свойство отмечено и в регуляции суточных ритмов активности трихограмм, которые в отличие от таковых у большинства исследованных видов насекомых [1, 2, 5, 7, 12] определяются не столько эндогенными циркадианными ритмами, синхронизированными с фото- и термопериодом, сколько прямым, экзогенным действием света и температуры, что делает возможным приурочить вылет имаго не просто к определенному времени суток, но к оптимальным погодным условиям [50, 51]. Возможные причины такой лабильности сезонных и суточных циклов — крайне мелкие (менее 1 мм) размеры и высокая скорость развития (около 10 дней при температуре 25 °С) трихограмм, **делающих** их весьма уязвимыми для неблагоприятных воздействий окружающей среды, но, с другой стороны, позволяющие использовать благоприятные сезоны для развития еще одной генерации.

Термочувствительные стадии (эмбрион и личинка) непосредственно предшествуют диапаузирующей стадии (предкуловке), что обеспечивает скорость реакции. При этом общая продолжительность термочувствительного периода довольно велика, что позволяет накапливать данные о кратковременных похолоданиях. И скорость реакции и способность к «усреднению», очевидно, необходимы для адекватной реакции на такой изменчивый фактор, как температура воздуха.

Впрочем, температура — основной фактор, индуцирующий диапаузу и у некоторых других относительно крупных и медленно развивающихся насекомых, живущих в условиях умеренного климата. Обычно это обитатели почвы или скрытоживущие насекомые [11], у которых доминирование температурной реакции объясняется невозможностью воспринимать длину дня.

Второстепенные реакции. Фотопериодические реакции, обуславливающие материнское влияние, при всей своей четкости и несомненной адаптивной важности, являются второстепенными, так как проявляются только при околороговых значениях основной (температурной) реакции и **диапаузы** изменений доли диапаузирующего потомства, вызываемых (при прочих равных условиях) материнским влиянием, обычно не достигает 100 %.

Чувствительность к длине дня, детерминирующей материнское влияние, свойственна куколкам и имаго трихограмм, **однако** вместо «усреднения», свойственного температурной реакции, наблюдается «коррекция» или даже, скорее, «перезапись»: конечный эффект определяется информацией, полученной на протяжении одного-двух дней, непосредственно предшествующих откладке яиц. У большинства исследованных видов перепончатокрылых паразитоидов с материнским влиянием на диапаузу потомства длина дня воспринимается взрослыми самками [48, 49, 52—54]. Детальные исследования, проведенные на модельном виде *Nasonia vitripennis* Walker, показали, что первые порции яиц, отложенных самкой, дают активно развивающихся личинок и только через 8—10 дней особи, содержащиеся в условиях короткого дня, «переключаются» на производство диапаузирующего потомства. Подобная «замедленная» реакция, по-видимому, адаптивна для относительно крупного паразитоида, живущего (в лабораторных условиях) около 25 дней и откладывающего за это время 500—600 яиц [53]. Однако у мелких, весьма уязвимых и гораздо менее плодовитых самок трихограмм первая кладка вполне может оказаться и последней [21]. Вероятно, именно поэтому фотопериодическую реакцию у них осуществляют куколки и (и если понадобится) корректируют имаго. Некоторые особенности «праматеринского» влияния, как было показано выше, позволяют предполагать, что зависимость доли диапаузирующего потомства от условий развития поколений, предшествующих материнскому, также может иметь определенный адаптивный смысл.

Гораздо труднее объяснить особенностями экологии трихограмм сам феномен доминирования материнского влияния, адаптивный смысл которого ясен в двух случаях: когда у диапаузирующего поколения нет времени на «собственную» фотопериодическую реакцию (например, если диапаузируют эмбрионы, как у некоторых чешуекрылых) или когда стадии, предшествующие диапаузирующей, **уже смогут** самостоятельно воспринимать длину светового дня из-за скрытого образа жизни (примером могут служить личинки мух и их паразитоидов). Конечно, статистически достоверное влияние фотопериодических условий развития материнского поколения на диапаузу потомства отмечено

но и у многих других насекомых, но случаи доминирования материнского влияния над собственной фотопериодической реакцией диапаузирующего поколения обычно приходится либо на насекомых со скрытоживущими личинками, либо на виды с эмбриональной диапаузой [1—7, 24, 25]. При этом большинство случаев сильного материнского влияния на незембриональную диапаузу потомства приходится на отряды Diptera и Hymenoptera — именно у представителей этих отрядов насекомых чаще и сильнее выражены различия между образом жизни личинок (нередко скрытоживущих) и имаго (обычно открытоживущих). Отмеченное у ряда видов насекомых и также базирующееся на материнском влиянии ингибирование тенденции к диапаузе у одного или нескольких поколений, следующих за диапаузивавшим, не связано с фотопериодической реакцией и имеет совсем другой адаптивный смысл [1—7].

Трихограммы, как правило, заражают открыто расположенные яйца насекомых [21, 55]. Тонкий и обычно полупрозрачный хорион не препятствует восприятию естественного светотемнового цикла, что подтверждается как наличием у личинок «собственной» фотопериодической реакции, так и многочисленными опытами по синхронизации фотопериодом эндогенных циркадианных ритмов. Развитие от яйца до предкуколки при околопороговых для индукции диапаузы температурах длится не менее 10—15 дней, этот срок вполне достаточен для осуществления собственной температурной реакции и тем более его хватило бы для гораздо более лабильной и быстрой реакции на длину дня. Возможно, доминирование материнской фотопериодической реакции — признак, сформировавшийся у предков современных Trichogrammatidae. Анализ литературных данных [48, 49, 52—58] показывает, что материнское влияние отмечено у представителей разных семейств перепончатокрылых паразитоидов, заражающих как скрытоживущих, так и открытоживущих хозяев, возможно, этим свойством обладали уже их общие предки, заражавшие скрытоживущих хозяев. С этой гипотезой хорошо согласуется и отсутствие у паразитоидов случаев влияния материнского фотопериода на репродуктивную (имагинальную) диапаузу: открытоживущие **взрослые способны** самостоятельно реагировать на длину светового дня. Свойственное трихограммам доминирование температурной реакции в регуляции диапаузы текущего поколения, как упоминалось выше, также нередко связано со скрытым образом жизни.

Третьестепенные реакции. Прямая реакция личинок трихограмм на фотопериод и **реакция качества третьестепенных**. Эти реакции нестабильны (в последовательных поколениях меняется не только размах, но и знак реакции), нередко дезадаптивны (наблюдается рост доли диапаузирующих особей при длинном дне и высокой температуре). Судя по имеющимся экспериментальным данным, диапазон этих реакций обычно невелик, в природе они на индукцию диапаузы, скорее всего, практически не влияют. Эта совокупность признаков позволяет считать третьестепенные реакции (по крайней мере у некоторых видов

трихограмм) рудиментарными, полученными от предковых форм, но в настоящий момент адаптивного значения не имеющими. Как упоминалось выше, сохранение старых функциональных отношений, «заслоненных» филогенетически более молодыми и выявляемых только специальными исследованиями [19, 20] — одна из общих закономерностей эволюционной физиологии. Рудиментарные фототермические реакции — не уникальное свойство трихограмм. Ранее о рудиментарной, утратившей адаптивный смысл фотопериодической реакции у златоглазки *Nineta pallida* Schneider упоминала Волкович [14].

Рудиментарность температурной коррекции материнской фотопериодической реакции, вероятно, объясняется тем, что ее адаптивная роль у трихограмм «перехвачена» прямой реакцией на температуру, свойственной личинкам диапаузирующего поколения. В результате стадия, реагирующая на температуру, как на сигнальный фактор, максимально приближается к диапаузирующей стадии, что придает реакции особую скорость и лабильность. А ведь именно лабильность, чувствительность к сиюминутной специфике данного сезона и является преимуществом температуры перед длиной светового дня как «датчиком времени года».

Гораздо более труднообъяснимой является слабость и неоднозначность прямой фотопериодической реакции личинок диапаузирующего поколения: у большинства исследованных видов насекомых факультативная зимняя диапауза регулируется именно прямой (а не опосредованной материнским влиянием) фотопериодической реакцией [1—7, 12]. Судя по всему, мы и в данном случае имеем дело с рудиментарной фотопериодической реакцией, уступившей «ведущую роль» материнскому влиянию. Заметим, что у многих перепончатокрылых паразитоидов с материнским влиянием на диапаузу потомства прямое действие фотопериода на развивающихся личинок вообще не удалось обнаружить. Интересно, что у большинства из них, как и у трихограмм, отсутствие зависимости доли диапаузирующих особей от прямого влияния длины дня сочетается с резко выраженной зависимостью от температуры [48, 49, 52, 53, 57].

Заключение

Подводя итоги этого краткого обзора, следует, во-первых, отметить, что фототермическая регуляция диапаузы у трихограмм представляет собой совокупность многих взаимодействующих реакций. Чувствительность к длине светового дня и к температуре как к сигнальным факторам, индуцирующим или ингибирующим диапаузу, свойственна всем стадиям развития трихограмм — от начинающего развитие эмбриона до яйцекладущей самки. Эффект воздействия этих факторов (хотя и в разной степени) сказывается не только на текущем, но и на одном или нескольких последующих поколениях. При этом за рамками данной статьи осталось влияние на долю диапаузирующего потомства многих других факторов — вида и стадии развития эмбриона хозяина, в котором происходит развитие личи-

нок, возраста материнской самки и т. п., а также весьма значительные эндогенные изменения тенденции к диапаузе, отмеченные у многих видов трихограмм и, по мнению Заславского [3, 32, 39], связанные с материнским влиянием на диапаузу потомства.

Аналогичное обилие «основных» и «второстепенных» взаимодействующих реакций выявлено и у другого подробно исследованного вида, обладающего материнским влиянием на диапаузу потомства — мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. [18, 59]. Возможно, взаимодействие многих реакций, контролирующих диапаузу — не исключение, а норма для насекомых, но для достоверного выявления «второстепенных» (а тем более — рудиментарных) реакций требуются очень большие объемы исследованных выборок. Так, например, в ходе исследования термочувствительности разных стадий развития *T. embryophagum* [45] было вскрыто более 100 000 зараженных яиц зерновой моли. Такие опыты, как правило, осуществимы только при работе с удобными для разведения модельными видами насекомых, а в большинстве исследований удается выявить лишь одну или несколько «основных» реакций.

Как бы то ни было, наличие у видов рода *Trichogramma* иерархии взаимодействующих фототермических реакций, многие из которых могут быть выявлены только в ходе специальных экспериментов и, по-видимому, не играют существенной роли в регуляции естественных сезонных циклов, служит еще одним подтверждением существования единого для всех насекомых механизма регуляции диапаузы. При этом специфика реакций, их относительная важность и приуроченность к определенным чувствительным стадиям детерминируются не только особенностями экологии исследуемых видов, но и ходом предшествующей эволюции таксона. В этом фототермическая регуляция диапаузы не отличается от многих других морфологических, физиологических и этологических признаков, представляющих собой результат компромисса между сиюминутными требованиями среды и исторической ограниченностью спектра возможных адаптаций.

В ходе дальнейших исследований, посвященных механизмам регуляции диапаузы у насекомых, представляется целесообразным сочетать два подхода: 1) интенсивные физиологические исследования, проводимые на больших выборках модельных видов и направленные на выявление всех (в том числе и рудиментарных) фотопериодических и температурных реакций; 2) изучение экологической и филогенетической обусловленности внутри- и межвидовой изменчивости доминирующих фототермических реакций у возможно большего количества видов из разных таксонов.

За многолетнее плодотворное сотрудничество автор глубоко признателен Н. П. Вагиной, Н. Д. Войнович и Т. Я. Умаровой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

Список литературы

- [1] Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961.
- [2] Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых. Л., 1977.
- [3] Заславский В. П. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984.
- [4] Саулич А. Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб., 1999.
- [5] Saunders D. S. Insect clocks. Amsterdam, 2002.
- [6] Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб., 2004.
- [7] Saunders D. S. Circadian rhythms and the evolution of photoperiodic timing in insects // *Physiol. Entomol.* 2009. V. 34. P. 301—308.
- [8] Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики. СПб., 2002.
- [9] Этштейн В. М. Версия современной теории эволюционной систематики // *Труды Зоологического института РАН.* 2009. Приложение № 1. С. 272—293.
- [10] Danks H. V. The diversity and evolution of insect life cycles // *Entomol. Sci.* 1999. V. 2. P. 651—660.
- [11] Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal adaptations of insects. New York, 1986.
- [12] Чернышев В. Б. Экология насекомых. М., 1996.
- [13] Белозеров В. Н. Распределение стадий покоя в циклах развития клещей (Acari, Chelicerata) в сравнении с мандибулатными членистоногими: насекомыми (Insecta) и ракообразными (Crustacea) // *Тр. Биол. НИИ СПбГУ.* 2006. Вып. 53. С. 193—233.
- [14] Волкович Т. А. Диапауза в жизненных циклах златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae) // *Тр. Биол. НИИ СПбГУ.* 2006. Вып. 53. С. 234—305.
- [15] Князев В. Е., Лопатина Е. Б. Сезонные циклы и стратегия развития муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности // *Тр. Биол. НИИ СПбГУ.* 2006. Вып. 53. С. 107—192.
- [16] Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // *Тр. Биол. НИИ СПбГУ.* 2006. Вып. 53. С. 25—106.
- [17] Belozеров V. N. Seasonal adaptations in the life cycles of mites and ticks: comparative and evolutionary aspects // *Trends in Acarology. Proc. of the 12th Intern. Congr.* 2010. P. 319—326.
- [18] Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб., 1991.
- [19] Орбели Л. А. Об эволюционном принципе в физиологии // Л. А. Орбели. Избранные труды. М.; Л., 1961. Т. 1. С. 122—132.
- [20] Князев А. Н. Роль экспериментальной энтомологии в решении фундаментальных проблем физиологии и медицины. (Л. А. Орбели и экспериментальная энтомология) // *Энтомол. обозр.* 2010. Т. 89. С. 17—32.
- [21] Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Ann. Rev. Entomol.* 1996. V. 41. P. 375—406.
- [22] Сорокина А. П. Оценка перспективных видов *Trichogramma* в защите растений (методические рекомендации). СПб., 2001.
- [23] Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // *Biological control with egg parasitoids.* Wallingford. 1994. P. 219—244.
- [24] Виноградова Е. Б. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // *Докл. на 23-м ежегод. чтении памяти Н. А. Холодковского.* Л., 1973. С. 39—66.

- [25] *Denlinger D. L.* Regulation of diapause // *Ann. Rev. Entomol.* 2002. V. 47. P. 93—122.
- [26] *Масленникова В. А.* К вопросу о зимовке и диапаузе трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) // *Вестн. Ленинград. гос. ун-та.* 1959. Вып. 3. С. 91—96.
- [27] *Май Фу Кви, Заславский В. А.* Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Зоол. ж.* 1983. Т. 62. С. 1676—1680.
- [28] *Масленникова В. А., Сорокина А. П.* Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma sacosociae* March., *T. evanescens* Westw. и *T. embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Инф. бюл. ВПС МОББ.* 1986. Т. 14. С. 33—38.
- [29] *Сорокина А. П., Масленникова В. А.* Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Вестн. Ленинград. гос. ун-та.* 1986. Сер. 3. № 1. С. 9—14.
- [30] *Сорокина А. П., Масленникова В. А.* Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Энтомолог. обозр.* 1987. Т. 66. С. 689—699.
- [31] *Шляхтич В. А.* Роль личиночной стадии в формировании диапаузы трихограммы // *Паразиты и хищники в защите растений.* Кишинев, 1989. С. 68—75.
- [32] *Zaslavski V. A., Umarova T. Ya.* Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // *Entomophaga.* 1990. V. 35. P. 23—29.
- [33] *Laing J. E., Corrigan J. E.* Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod // *Canad. Entomol.* 1995. V. 127. P. 103—110.
- [34] *Garcia P. V., Wajnberg E., Pizzol J., Olivejra M. L. M.* Diapause in the egg parasitoid *Trichogramma cordubensis*: role of temperature // *J. Insect Physiol.* 2002. V. 48. P. 349—355.
- [35] *Ma Chun-Sen, Chen Yu-Wen.* Effects of constant temperature, exposure period, and age on diapause induction in *Trichogrammadendrolimi* // *Biol. Contr.* 2006. V. 36. P. 267—273.
- [36] *Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D.* Diapause induction in *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of thermosensitivity // *J. Appl. Entomol.* 2008. V. 132. P. 502—509.
- [37] *Vonnemaison L.* Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Bull. Soc. Ent. France.* 1972. V. 77. P. 122—132.
- [38] *Сорокина А. П.* Фототермические реакции, контролируемые диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области // *Вестн. заш. раст.* 2010. № 3. С. 51—54.
- [39] *Заславский В. А., Умарова Т. Я.* Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Энтомолог. обозр.* 1981. Т. 60. С. 721—731.
- [40] *Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д.* О прямом влиянии фотопериода на диапаузу *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Зоол. ж.* 2011. Т. 90. С. 568—572.
- [41] *Reznik S. Ya., Kats T. S., Umarova T. Ya., Voinovich N. D.* Maternal age and endogenous variation in maternal influence on photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Europ. J. Entomol.* 2002. V. 99. P. 175—179.
- [42] *Войнович Н. Д., Умарова Т. Я., Кац Т. С., Резник С. Я.* Роль эндогенных факторов в индукции диапаузы у *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Зоол. ж.* 2002. Т. 81. С. 584—589.
- [43] *Войнович Н. Д., Умарова Т. Я., Кац Т. С., Резник С. Я.* Изменчивость фотопериодической реакции *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Энтомолог. обозр.* 2003. Т. 82. С. 264—269.
- [44] *Резник С. Я., Кац Т. С.* Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug et Sor (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Энтомолог. обозр.* 2003. Т. 82. С. 264—269.
- [44] *Резник С. Я., Кац Т. С.* Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug et Sor (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Энтомолог. обозр.* 2004. Т. 83. С. 776—785.
- [45] *Иванов М. Ф., Резник С. Я.* Фотопериодическая регуляция диапаузы потомства у *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): динамика чувствительности к фотопериоду в ходе преимагинального развития материнских особей // *Энтомолог. обозр.* 2008. Т. 87. С. 255—264.
- [46] *Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D.* Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity // *J. Appl. Entomol.* 2011. V. 135. (published online: DOI: 10.1111/j. 1439—0418.2010.01563.x).
- [47] *Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Vaghina N. P.* Maternal regulation of *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) diapause: Photoperiodic sensitivity of adult females // *Biol. Contr.* 2011. V. 57. P. 158—162.
- [48] *Anderson J. F., Kaya H. K.* Diapause induction by photoperiod and temperature in the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1974. V. 67. P. 845—849.
- [49] *Milonas P. G., Savopoulou-Soultani M.* Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera, Eulophidae): role of photoperiod and temperature // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 2000. V. 93. P. 512—518.
- [50] *Заславский В. А., Зиновьева К. Б., Умарова Т. Я., Резник С. Я.* Взаимодействие циркадианного ритма, синхронизированного фото- и термопериодом и прямого действия света и температуры в определении динамики отрождения имаго двух видов // *Энтомолог. обозр.* 1999. Т. 78. С. 3—14.
- [51] *Карпова С. Г.* Роль внутренних и внешних факторов в регуляции синхронного вылета *Trichogramma embryophagum* Hartig. и *T. principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Энтомолог. обозр.* 2006. Т. 85. С. 265—281.
- [52] *Ryan R. B.* Maternal influence on diapause in a parasitic insect *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Insect. Physiol.* 1965. V. 11. P. 1331—1336.
- [53] *Saunders D. S.* Larval diapause of maternal origin. II. *The Insect Physiol.* 1966. V. 12. P. 569—581.
- [54] *Brodeur J., McNeil J. N.* Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae) // *J. Insect Physiol.* 1989. V. 35. P. 959—974.
- [55] *Сорокина А. П.* Пищевые связи видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) мировой фауны // *Энтомолог. обозр.* 1999. Т. 78. С. 49—59.
- [56] *Fabres G., Reymonet C.* L'induction maternelle de la diapause larvale chez *Dinarmus acutus* (Hym.: Pteromalidae) // *Entomophaga.* 1991. V. 36. P. 121—129.

- [57] Kenis M. Biology of *Coeloides sordidator* (Hymenoptera: Braconidae), a possible candidate for introduction against *Pissodes strobe* (Coleoptera: Curculionidae) in North America // *Biocontr. Sci. Techn.* 1997. V. 7. P. 153—164.
- [58] Polgár L. A., Hardie J. Diapause induction in aphid parasitoids // *Entomol. Exp. Appl.* 2000. V. 97. P. 21—27.
- [59] Богданова Т. П., Виноградова Е. Б., Заславский В. А. Соотношение реакций, определяющих диапаузу и материнское влияние у *Calliphora vicina* R.-D. // *Фотопериодические реакции насекомых*. Л., 1978. С. 62—79.

Поступила 20 V 2011

To the 100th Anniversary from Birth of A. S. Danilevskii

ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY ASPECTS OF PHOTOTHERMAL
REGULATION OF DIAPAUSE IN *TRICHOGRAMMA*

© S. Ya. Reznik

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
E-mail: sreznik@zin.ru

ABSTRACT

Facultative winter diapause in species of the genus *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) is regulated, like in the majority of other insects, by photoperiod and temperature. In trichograms, prepupae are diapausing, but sensitivity to length of the light day and to temperature as to the signal factors inducing diapause is characteristic of all stages of development from embryo to the egg-laying female. The action of the signal factors affects not only the current, but also the subsequent generations. Under natural conditions the photothermical regulation provides the timely induction of the diapause coordinated both with astronomical year time (the photoperiodic reaction) and with specificity of this season (the temperature reaction). In the course of special experiments in trichograms there are also revealed the «rudimentary» reactions that have lost their adaptive role. Results of these studies prove once more that specificity of photoperiodic and temperature reactions inducing diapause and their relative humidity and confinement to certain sensitive stages are determined not only by peculiarities of ecology of different insect taxa, but also by the course of their previous evolution.

Key words: diapause, photoperiod, temperature, insects, parasitoids, *Trichogramma*.