

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник и Н. Д. Войнович

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ФОТОПЕРИОДА
НА СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ TRICHOGRAMMA PRINCIPIUM
Sug. et Sor. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**

[S. Ya. REZNIK a. N. D. VOINOVICH. THE INFLUENCE OF TEMPERATURE
AND PHOTOPERIOD ON THE RATE OF DEVELOPMENT IN TRICHOGRAMMA PRINCIPIUM
Sug. et Sor. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Паразитоиды-яйцееды рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae), в изучение фауны, систематики и биологии которых внес весьма существенный вклад Е. С. Сугоняев (Сугоняев, Сорокина, 1975, 1976, 1978), привлекают внимание исследователей не только как агенты биометода, широко и успешно используемые для борьбы со многими чешуекрылыми — вредителями сельского и лесного хозяйства, но и как модельные объекты, легкие в разведении и удобные для полевых и лабораторных исследований (Smith, 1996; Сорокина, 2011). В частности, разными авторами была изучена термолабильность (зависимость от температуры) преимагинального развития многих видов трихограмм (Butler, Lopez, 1980; Goodepough et al., 1983; Calvin et al., 1984; Harrison et al., 1985; Сорокина, 1987; Заславский и др., 1988; Voegelé et al., 1988; Parra et al., 1991; Cònsoli, Parra, 1995; Sreekumar, Paul, 1997; Hansen, 2000; Hohmann, Luck, 2000; Haile et al., 2002; Maceda et al., 2003; Rundle, Hoffmann, 2003; Kalyebi et al., 2006; Васильев, 2007; Foerster, Foerster, 2009; Reznik et al., 2009; Gharbi, 2014). Однако хорошо известно, что скорость роста и развития насекомых может зависеть не только от температуры, но и от многих других абиотических и биотических факторов, в частности от фотопериода (длины светового дня). Более того, как показали недавние исследования, взаимодействие влияния температуры и фотопериода на скорость развития насекомых не сводится к простому сложению, а имеет сложный нелинейный характер (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Мусолин, Саулич, 1997; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Lopatina et al., 2007; Лопатина и др., 2011).

Фототермические реакции трихограмм к настоящему времени изучены довольно подробно, но все эти работы касались индукции предкуколичной зимней диапаузы (Заславский, Умарова, 1981; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Сорокина, 1987, 2010; Zaslavski, Umarova, 1990; Voivin, 1994; Резник, Кац, 2004; Резник, 2011; Резник и др., 2012; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013), регуляции суточных ритмов (Заславский и др., 1999; Карпова, Reznik, 2002; Карпова, 2006; Резник, Карпова, 2006) и влияния на репродуктивную активность самок (Заславский, Май Фу Кви, 1982; Заславский и др., 1988; Reznik, Vaghina, 2007; Reznik et al., 2009). Кроме того, было показано, что фотопериод влияет на длительность развития *Tricho-*

gramma pretiosum Riley (Calvin et al., 1984) и *T. chilonis* Ishii (Заславский и др., 1988), но оба исследования были проведены с использованием только одной константной температуры, а взаимодействие температуры и фотопериода в их влиянии на скорость преимагинального развития видов рода *Trichogramma*, насколько нам известно, ни разу не становилось предметом специального исследования. Задачей нашей работы было восполнение этого пробела в изучении экофизиологии трихограмм.

Мы исследовали взаимодействие температуры и фотопериода в детерминации скорости преимагинального развития *Trichogramma principium* Sug. et Sor., вида, описанного Е. С. Сугоняевым и А. П. Сорокиной (1976) из Туркмении. Ранее были исследованы фототермические реакции, регулирующие индукцию предкуколичной диапаузы *T. principium* (Zaslavski, Umarova, 1990; Резник, Кац, 2004; Резник, 2011; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013), но о фототермической регуляции скорости развития до настоящего времени данных не было.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *T. principium*, происходящая от особей, собранных в Чимкентской обл. Казахстана, и на протяжении более чем 20 лет разводимая на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) в константных лабораторных условиях (температура 20 °С и длина дня 18 ч).

Для проведения первого опыта (установление пределов термотолерантности преимагинальных стадий) около 100 недавно вылетевших самок лабораторной линии рассаживали поодиночке в маленькие пробирки (длина 45, диаметр — 7 мм). Каждой самке предлагали для заражения около 100 яиц зерновой моли, наклеенных на картонную карточку. Заражение происходило в течение 24 ч при температуре 25 °С. После этого карточки вынимали из пробирки, самок удаляли (если самка гнула или убегала из пробирки, предоставленную ей карточку в опыте не использовали), а карточки с зараженными яйцами зерновой моли случайным образом распределяли по 5 температурным режимам (17, 20, 25, 30 и 35 °С) при длине дня 18 ч и влажности воздуха около 75 %. После завершения вылета имаго следующего поколения (через 11—35 дней в зависимости от температуры) на каждой карточке подсчитывали число яиц хозяина с летными отверстиями, которое принимали за примерное число вылетевших имаго. Все заражающие самки находились в одинаковых условиях, а распределение карточек по температурным режимам было рандомизировано, поэтому среднее число хозяев, зараженных одной самкой, было одинаковым во всех режимах опыта. Следовательно, достоверные различия между температурными режимами в среднем числе нормально развившегося (вылетевшего из хозяина) потомства, приходящегося на одну самку, свидетельствовали бы о достоверно различающейся смертности преимагинальных стадий и / или фатальных имаго и тем самым могли бы быть использованы для оценки пределов термотолерантности. В общей сложности в первом опыте использовано потомство 403 самок *T. principium*.

Для проведения второго, основного опыта (определение параметров термобильности развития при двух фотопериодах) в большую пробирку (длина 10, диаметр — 3 см) с примерно 1000 недавно вылетевших самок лабораторной линии помещали для заражения 20 карточек, на каждую из которых было наклеено 300—400 яиц зерновой моли. Заражение начиналось через 10 ч после включения света в камере, где происходило развитие материнского поколения, и продолжалось в течение 1 ч при температуре 25 °С. После этого карточки вынимали из пробирки, тщательно удаляли с них всех оставшихся самок, раскладывали по отдельным пробиркам (длина 10, диаметр — 1.5 см) и случайным образом распределяли по 10 фототермическим режимам, т. е. комбинациям 5 температур (17, 20, 25, 30 и 35 °С) и двух фотопериодов (длина дня 12 и 18 ч). Влажность воздуха (около 75 %) во всех режимах была одинаковой. Включение света при обоих фотопериодах было синхронным, длина дня определялась временем выключения света. Вылетевших имаго учитывали ежедневно через 10—12 ч после включения света в камере, к этому времени вы-

лет прекращался вплоть до следующего включения света и при 12-часовом, и при 18-часовом дне (Заславский и др., 1999; Карпова, Reznik, 2002; Карпова, 2006; Резник, Карпова, 2006). Всего провели 4 повторности второго опыта, каждая из которых включала 20 пробирок (по 2 на фототермический режим) и из каждой пробирки вылетело не менее 50 (в среднем 150—200) имаго.

Длительность развития (время от заражения до вылета имаго) измеряли в днях, скорость развития (величину, обратную длительности развития) — в процентах. Оба параметра определяли для каждой вылетевшей особи потомства, но, чтобы избежать появления псевдорепликаций, в качестве единицы статистической обработки данных использовали среднюю скорость развития, подсчитанную для особей из каждой пробирки, и, таким образом, объем выборки для каждого режима опыта (для каждого сочетания «температура × фотопериод») составил $n = 8$. Статистическая обработка данных включала тест Стьюдента (для попарного сравнения) и дисперсионный анализ с тестом Тьюки (для множественного сравнения средних). В качестве описательной статистики использовали среднее арифметическое и среднее отклонение либо ошибку. Все вычисления были проведены с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

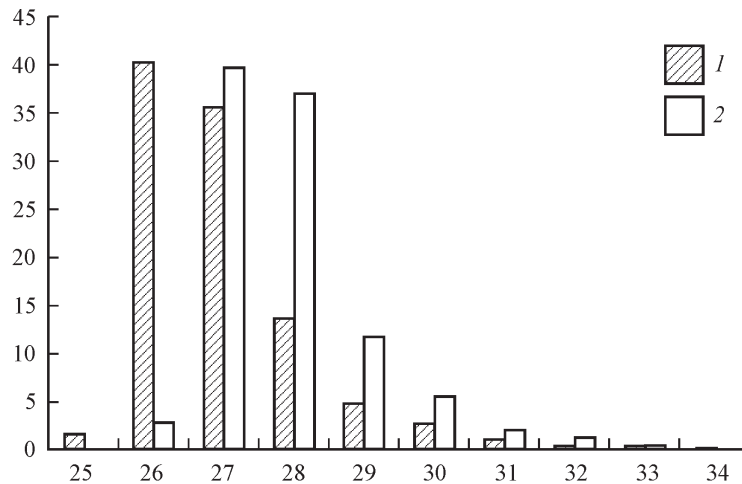
Как видно из таблицы, различия в выживаемости потомства *T. principium* между температурами от 17 до 30 °С недостоверны, но при 35 °С среднее число выживших потомков, приходящееся на одну самку, снижается более чем вдвое. В целом результаты первого опыта свидетельствуют о весьма широких пределах термотолерантности исследуемого вида.

Скорость развития *T. principium*, как и следовало ожидать, увеличивалась с ростом температуры от 17 до 30 °С (в этом интервале все температурные режимы различаются с $P < 0.001$), но различия между двумя высоко-температурными режимами (30 и 35 °С) недостоверны ($P > 0.5$) при обоих фотопериодах (см. таблицу). Различия в скорости развития между двумя фотопериодическими режимами при температурах 30 и 35 °С практически отсутствовали ($P > 0.9$), при 25 °С и при коротком дне развитие шло чуть быстрее, чем при той же температуре и длинном дне ($P = 0.781$), при 20 °С это различие приблизилось к границе достоверности ($P = 0.095$), а при 17 °С ускорение развития в условиях короткого дня было несомненным

Влияние температуры и длины дня на скорость развития и выживаемость преимагинальных стадий *Trichogramma principium* Sug. et Sor.

Температура (°С)	Длина дня (ч)		
	Выживаемость (число вылетевших имаго/самку) ¹	Скорость развития (%) ²	
		18	12
17	39.3 ± 1.5 a	3.715 ± 0.044 a	3.596 ± 0.033 b
20	41.7 ± 1.2 a	5.334 ± 0.069 a	5.271 ± 0.071 a
25	41.0 ± 1.3 a	9.128 ± 0.314 a	9.093 ± 0.139 a
30	38.9 ± 1.4 a	12.366 ± 0.133 a	12.372 ± 0.073 a
35	15.0 ± 1.0 b	12.411 ± 0.042 a	12.436 ± 0.049 a

Примечание. ¹ Приведены средние арифметические и ошибки средних; в этом столбце таблицы величины, помеченные разными латинскими буквами, достоверно различаются ($p < 0.05$ по тесту Тьюки). ² Приведены средние арифметические и средние отклонения; величины в одной строке таблицы, помеченные разными латинскими буквами, достоверно различаются ($p < 0.05$ по тесту Стьюдента).



Динамика вылета имаго *Trichogramma principium* Sug. et Sor. при температуре 17 °С и длине дня 12 и 18 ч (совокупные данные всех повторностей опыта).

По горизонтальной оси — время (дни). По вертикальной оси — доля имаго, вылетевших на протяжении данного дня (%): 1 — при длине дня 12 ч (n = 2408), 2 — при длине дня 18 ч (n = 2415).

($P < 0.001$). На рисунке видно, что пик вылета имаго, развивавшихся при температуре 17 °С и длине дня 12 ч, отмечался примерно на день раньше, чем у особей, развивавшихся при той же температуре, но при 18-часовом дне. Средняя продолжительность развития при 17 °С и при коротком и длинном фотопериодах составила соответственно 26.96 ± 0.34 и 27.85 ± 0.27 дня (среднее арифметическое и среднее отклонение, достоверность различий $P < 0.001$ по критерию Стьюдента).

Различия между линиями регрессии для особей, развивавшихся при длине дня 12 и 18 ч, не достоверны ни по нижнему температурному порогу развития (соответственно 11.74 ± 0.34 и 11.96 ± 0.26 °С), ни по коэффициенту регрессии (0.679 ± 0.009 и 0.688 ± 0.008), а суммы эффективных температур (147 и 146 градусо-дней) практически совпадают.

ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно высокая устойчивость *Trichogramma principium* к высоким температурам неудивительна, так как этот вид распространен на юге Европы и в Средней Азии (исследуемая линия происходит из Чимкентской обл. Казахстана). Некоторые другие трихограммы, распространенные и применяемые для биологической защиты растений в условиях субтропиков и тропиков, также устойчивы к высоким температурам (Butler, Lopez, 1980; Parra et al., 1991; Kalyebi et al., 2005; Ksentini et al., 2011; Venkatesan, Jala-li, 2013), в то время как нормальное развитие ряда видов, обитающих в регионах с умеренным климатом, невозможно уже при постоянной температуре 35 °С (Harrison et al., 1985; Parra et al., 1991; Kalyebi et al., 2005, 2006; Ksentini et al., 2011; наши неопубликованные данные для *T. telengai* Sor.). Сравнивая результаты разных исследований, необходимо учитывать, что пределы термотолерантности трихограмм, как и многих других насекомых, существенно зависят от влажности воздуха (Сорокина, 1987; Kalyebi et al., 2005, 2006; Васильев, 2007).

Параметры термолабильности развития *T. principium*, определенные на основании результатов нашего исследования, также укладываются в извест-

ные границы их изменчивости: у разных видов рода *Trichogramma* нижние температурные пороги составили от 8 до 15 °С, а суммы эффективных температур — от 120 до 190 градусо-дней (Butler, Lopez, 1980; Goodenough et al., 1983; Calvin et al., 1984; Harrison et al., 1985; Сорокина, 1987; Заславский и др., 1988; Voegelé et al., 1988; Parra et al., 1991; Cônsoli, Parra, 1995; Sree-kumar, Paul, 1997; Hansen, 2000; Hohmann, Luck, 2000; Maceda et al., 2003; Rundle, Hoffmann, 2003; Kalyebi et al., 2006; Васильев, 2007; Foerster, Foerster, 2009; Reznik et al., 2009; Gharbi, 2014). Расхождение результатов, полученных разными авторами, объясняется не только межвидовыми различиями трихограмм, но и влиянием внешних факторов, прежде всего — особенностей вида насекомого, в яйцах которого происходило развитие (Butler, Lopez, 1980; Goodenough et al., 1983; Parra et al., 1991; Kalyebi et al., 2006). Впрочем, линейная аппроксимация адекватно описывает только данные, относящиеся к развитию в пределах оптимальных температур (Goodenough et al., 1983; Briere et al., 1999; Honěk, 1999; Кипятков, Лопатина, 2010; Лопатина и др., 2011). При температуре 35 °С, которая, судя по двукратному росту смертности преимагинальных стадий, выходит за пределы зоны оптимума, скорость развития *T. principium* не выше, чем при 30 °С (см. таблицу). У менее термотолерантных видов трихограмм при 34—35 °С отмечено снижение скорости развития (Butler, Lopez, 1980; Calvin et al., 1984).

Влияние длины дня на продолжительность развития к настоящему времени обнаружено у десятков видов из разных отрядов насекомых (Саулич, Волкович, 2004). Если этот эффект исследуется более подробно, обычно выясняется, что сила и даже знак этой количественной фотопериодической реакции зависят от температуры (Lopatina et al., 2007; Лопатина и др., 2011). В ряде случаев такое взаимодействие двух факторов, вероятно, имеет адаптивное значение. Так, например, у насекомых, у которых в природе индукция предкуколичной, куколичной или имагинальной зимней диапаузы происходит при осеннем снижении температуры и уменьшении длины дня, короткий день при низких температурах часто приводит к ускорению развития личинок, увеличивая тем самым долю особей, успевших развиться до диапаузирующей стадии перед наступлением неблагоприятного периода, в то время как при высоких температурах скорость преимагинального развития не зависит от фотопериода или даже возрастает вместе с продолжительностью дня (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011).

Именно этот эффект обнаружен нами у *T. principium*: статистически достоверное ускорение развития при коротком дне (12 ч) наблюдается только при 17 °С, т. е. при «осенней» температуре, близкой к порогу индукции предкуколичной зимней диапаузы (Резник, Кац, 2004; Резник, 2011; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013). Уже при 20—25 °С этот эффект статистически недостоверен, а при более высоких температурах практически отсутствует (при 35 °С короткий день даже несколько замедляет развитие). Интересно, что у *T. chilonis* из Вьетнама заметное ускорение развития при сокращении длины дня от 20 до 12 ч было отмечено при температуре 20 °С (Заславский и др., 1988).

Сравнение параметров термолабильности показало, что влияние длины дня на скорость развития *T. principium* аналогично тому, которое было обнаружено, например, у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) и у тополевого листоеда *Chrysomela populi* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) (Lopatina et al., 2007; Kutcherov et al., 2011; Лопатина и др., 2011): развитие в условиях короткого дня приводит к снижению температурного порога и к уменьшению коэффициента регрессии. Хотя у *T. principium*

ит оба эффекта при имеющихся объемах выборок статистически недостоверны, их совокупный результат (ускорение развития при температуре 17 °С в условиях короткого дня) достоверен, хотя также невелик (преимагинальное развитие сокращается примерно на 1 день, что составляет около 3 % его общей продолжительности). Впрочем, фотопериод лишь в редких случаях ускоряет развитие более чем на 10—15 % (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Musolin et al., 2004; Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011).

Конечно, адаптивная ценность такого незначительного уменьшения продолжительности развития трихограмм невелика. Более того, неясно, что, собственно, является «конечной целью» ускорения развития в условиях короткого дня: достижение стадии предкуколки, на которой происходит зимовка, или вылет имаго, которые должны успеть дать начало следующему, зимующему поколению. Если исходить из использованной нами в опыте температуры 17 °С, на несколько градусов превышающей верхний температурный порог индукции диапаузы *T. principium* (Резник, Кац, 2004; Резник, 2011; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013), более вероятным оказывается второе предположение. Однако, насколько можно судить по уравнениям регрессии, относительное ускорение развития должно увеличиваться по мере снижения температуры, поэтому в естественных условиях при температурах 13—15 °С, близких к верхнему порогу индукции диапаузы, фотопериодическая регуляция скорости развития, возможно, выражена сильнее и способствует именно скорейшему достижению стадии предкуколки.

ВЫВОДЫ

1. Выживаемость преимагинальных стадий и фататных имаго *Trichogramma principium* в интервале температур от 17 до 30 °С меняется недостоверно, что свидетельствует о весьма широких пределах термотолерантности. Однако при 35 °С среднее число выживших потомков одной самки снижается более чем вдвое.

2. Скорость преимагинального развития *T. principium* (от заражения хозяина до вылета имаго) в интервале температур от 17 до 30 °С достаточно точно аппроксимируется линейным уравнением регрессии. Нижний порог развития при этом составляет около 11.8 °С, сумма эффективных температур — 145—150 градусо-дней.

3. Кроме того, при температуре 17 °С продолжительность развития *T. principium* существенно зависит от фотопериода, составляя при длине дня 12 и 18 ч соответственно 26.96 ± 0.34 и 27.85 ± 0.27 дня.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Т. Я. Умаровой за помощь в проведении экспериментов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Л. Изучение влияния температуры и относительной влажности воздуха на биологические показатели нескольких видов трихограмм (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Инф. бюл. ВПРС МОББ. 2007. Вып. 38. С. 51—53.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.

Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984. 180 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 120).

Заславский В. А., Май Фу Кви. Экспериментальное исследование некоторых факторов, влияющих на плодовитость *Trichogramma Westw.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1982. Т. 61, вып. 4. С. 724—736.

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

Заславский В. А., Май Фу Кви, Умарова Т. Я. Физиологические реакции, контролирующие развитие и размножение трихограммы / Голышин Н. М., Гринберг Ш. М. (ред.) // Трихограмма в защите растений. М., 1988. С. 35—46.

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 трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1999. Т. 78, вып. 1. С. 3—14.

Карпова С. Г. Роль внутренних и внешних факторов в регуляции синхронного вылета *Trichogramma embryophagum Hartig* и *T. principium Sug. et Sor.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2006. Т. 85, вып. 2. С. 265—281.

Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы // Энтомол. обозр. 2010. Т. 89, вып. 1. С. 33—61.

Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозр. 2011. Т. 90, вып. 2. С. 249—271.

Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. Взаимодействие фотопериода и температуры — новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2011. Т. 47, вып. 6. С. 491—503.

Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодическая регуляция роста личинок настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 5. С. 530—542.

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

Резник С. Я., Карпова С. Г. Метод синхронизации вылета трихограммы // Защ. раст. 2006. № 2. С. 54—55.

Резник С. Я., Кац Т. С. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium Sug. et Sor.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2004. Т. 83, вып. 4. С. 776—785.

Резник С. Я., Вагина Н. П., Васильев А. Л. Фототермическая регуляция диапаузы у *Trichogramma piceum Djur.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2012. Т. 91, вып. 3. С. 485—491.

Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб., 2004. 275 с.

Сорокина А. П. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1987. Т. 66, вып. 1. С. 32—46.

Сорокина А. П. Фототермические реакции, контролирующие диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области // Вестн. защ. раст. 2010. № 3. С. 51—54.

Сорокина А. П. Применение трихограммы: прошлое и настоящее // Защ. раст. 2011. Вып. 10. С. 9—12.

Сорокина А. П., Масленникова В. А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 1. С. 9—14.

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

Сугоняев Е. С., Сорокина А. П. Систематика рода трихограмма // Защ. раст. 1975. № 6. С. 33—35.

- Сугоняев Е. С., Сорокина А. П. Новые виды рода *Trichogramma* Westw. из Средней Азии и Казахстана // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 5. С. 777—779.
- Сугоняев Е. С., Сорокина А. П. *Trichogramma* Westwood / Тряпицын В. А. (ред.) // Определитель насекомых европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1978. Т. 3, ч. 2. С. 507—511.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых. Л., 1977. 156 с. (Тр. Всесоюз. энтомол. общ-ва, т. 59).
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids / Wajnberg E., Hassan S. A. (eds) // Biological Control with Egg Parasitoids. Wallingford: CAB International, 1994. P. 219—244.
- Briere J. F., Pracros P., Le Roux A. Y., Pierre J. S. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods // Environ. Entomol. 1999. Vol. 28, N 1. P. 22—29.
- Butler G. D., Lopez J. D. *Trichogramma pretiosum*: Development in two hosts in relation to constant and fluctuating temperatures // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1980. Vol. 73, N 6. P. 671—673.
- Calvin D. D., Knapp M. C., Welch S. M., Poston F. L., Elzinga R. J. Impact of environmental factors on *Trichogramma pretiosum* reared on southwestern corn borer eggs // Environ. Entomol. 1984. Vol. 13, N 3. P. 774—780.
- Cônsoli F. L., Parra J. R. P. Effects of constant and alternating temperatures on *Trichogramma galloi* Zucchi (Hym., Trichogrammatidae) biology. I. Development and thermal requirements // J. Appl. Entomol. 1995. Vol. 119, N 1—5. P. 415—418.
- Foerster M. R., Foerster L. A. Effects of temperature on the immature development and emergence of five species of *Trichogramma* // BioControl. 2009. Vol. 54, N 3. P. 445—450.
- Gharbi N. Influences of cold storage period and rearing temperature on the biological traits of *Trichogramma oleae* // Tunis. J. Plant Prot. 2014. Vol. 9, N 2. P. 143—153.
- Goodenough J. L., Hartstack A. W., King E. G. Developmental models for *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on four hosts // J. Econ. Entomol. 1983. Vol. 76, N 5. P. 1095—1102.
- Haile A. T., Hassan S. A., Sithanantham S., Ogot C. K. P. O., Baumgärtner J. Comparative life table analysis of *Trichogramma bourneri* Pintureau and Babault and *Trichogramma* sp. nr. *mwanzai* Schulten and Feijen (Hym., Trichogrammatidae) from Kenya // J. Appl. Entomol. 2002. Vol. 126, N 6. P. 287—292.
- Hansen L. S. Development time and activity threshold of *Trichogramma turkes-tanica* on *Ephestia kuehniella* in relation to temperature // Entomol. Exp. Appl. 2000. Vol. 96, N 2. P. 185—188.
- Harrison W. W., King E. G., Ouzts J. D. Development of *Trichogramma exiguum* and *T. pretiosum* at five temperature regimes // Environ. Entomol. 1985. Vol. 14, N 2. P. 118—121.
- Hohmann C. L., Luck R. F. Effect of temperature on the development and thermal requirements of Wolbachia-infected and antibiotically cured *Trichogramma kaykai* Pinto and Stouthamer (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // An. Soc. Entomol. Brasil. 2000. Vol. 29, N 3. P. 497—505.
- Honěk A. Constraints on thermal requirements for insect development // Entomol. Sci. 1999. Vol. 2, N 4. P. 615—621.
- Kalyebi A., Sithanantham S., Overholt W. A., Hassan S. A., Mueke J. M. Parasitism, longevity and progeny production of six indigenous Kenyan trichogrammatid egg parasitoids (Hymenoptera: Trichogrammatidae) at different temperature and relative humidity regimes // Biocon. Sci. Tech. 2005. Vol. 15, N 3. P. 255—270.
- Kalyebi A., Overholt W. A., Schulthess F., Mueke J. M., Sithanantham S. The effect of temperature and humidity on the bionomics of six African egg parasitoids (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Bull. Entomol. Res. 2006. Vol. 96, N 3. P. 305—314.
- Karpova S. G., Reznik S. Ya. Interaction of exogenous factors (light and temperature) in their influence on the daily pattern of adult eclosion in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Europ. J. Entomol. 2002. Vol. 99, N 4. P. 427—436.

Ksentini I., Herz A., Ksantini M., Jardak T., Hassan S. A. Temperature and strain effects on reproduction and survival of *Trichogramma oleae* and *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biocon. Sci. Tech.* 2011. Vol. 21, N 8. P. 903—916.

Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *J. Insect Physiol.* 2011. Vol. 57, N 7. P. 892—898.

Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. First demonstration of the influence of photoperiod on the thermal requirements for development in insects and in particular the linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) // *Europ. J. Entomol.* 2007. Vol. 104, N 1. P. 23—31.

Maceda A., Hohmann C. L., Santos H. R. Temperature effects on *Trichogramma pretiosum* Riley and *Trichogrammatoidea annulata* De Santis // *Braz. Archiv Biol. Technol.* 2003. Vol. 46, N 1. P. 27—32.

Musolin D. L., Tsytsulina K., Ito K. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control // *Biol. Contr.* 2004. Vol. 31, N 1. P. 91—98.

Parra J. R. P., Zucchi R. A., Silveira Neto S., Haddad M. L. Biology and thermal requirements of *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. distinctum* Zucchi, on two factitious hosts // *Coll. INRA.* 1991. Vol. 56. P. 81—84.

Reznik S. Ya., Vaghina N. P. Effect of photoperiod on parasitization by *Trichogramma principium* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Europ. J. Entomol.* 2007. Vol. 104, N 4. P. 705—713.

Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Vaghina N. P. Effect of temperature on the reproduction and development of *Trichogramma buesi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Europ. J. Entomol.* 2009. Vol. 106, N 4. P. 535—544.

Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. Multigenerational maternal effect on diapause induction in *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biocon. Sci. Tech.* 2012. Vol. 22, N 4. P. 429—445.

Rundle B. J., Hoffmann A. A. Overwintering of *Trichogramma funiculatum* Carver (Hymenoptera Trichogrammatidae) under semi-natural conditions // *Environ. Entomol.* 2003. Vol. 32, N 2. P. 290—298.

Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. *Insect Clocks*. Amsterdam, 2002. 560 p.

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

Sreekumar K. M., Paul A. V. N. Effect of temperature on the developmental rate of *Trichogramma brasiliensis* Ashmead (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Sashpa.* 1997. Vol. 4, N 1. P. 17—21.

Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York, 1986. 411 p.

Venkatesan T., Jalali S. K. *Trichogrammatids: adaptation to stresses* / Sithanatham S., Ballal C. R., Jalali S. K., Bakthavatsalam N. (eds) // *Biological Control of Insect Pests Using Egg Parasitoids*. New Delhi: Springer, 2013. P. 105—125.

Voegelé J., Pizzol J., Babi A. The overwintering of some *Trichogramma* species // *Coll. INRA.* 1988. Vol. 43. P. 275—282.

Voinovich N. D., Reznik S. Ya., Vaghina N. P. Comparative analysis of maternal and grand-maternal photoperiodic responses of *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Europ. J. Entomol.* 2013. Vol. 110, N 3. P. 451—460.

Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // *Entomophaga.* 1990. Vol. 35, N 1. P. 23—29.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
E-mail: reznik1952@mail.ru

Поступила 5 I 2015.

SUMMARY

Laboratory investigations demonstrated that the survival of the preimaginal stages and pharate adults of *Trichogramma principium* was not significantly dependent on temperature over the range from 17 to 30 °C. However, the temperature of 35 °C caused a two-fold decrease in the mean number of survived progeny per one female. The rate of the preimaginal development of *T. principium* (from oviposition to adult emergence) at the temperatures of 17—30 °C could be rather closely approximated by linear regression. The sum of effective temperatures was 145—150 degree-days with the lower threshold of about 11.8 °C. In addition, at the temperature of 17 °C the duration of development significantly ($P < 0.001$ with the Student's t-test) depended on day length: mean and SD constituted 26.96 ± 0.34 и 27.85 ± 0.27 days at photoperiods of 12 and 18 h, correspondingly. The adaptive role of this quantitative photoperiodic response is not clear. Potentially, the «autumnal acceleration» of development, triggered by the combination of low temperature and short day, raises the proportion of individuals that have reached the diapausing stage before the winter season.