

УДК 591.5(595.792)

О ПРЯМОМ ВЛИЯНИИ ФОТОПЕРИОДА НА ДИАПАУЗУ *TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

© 2011 г. С. Я. Резник, Н. П. Вагина, Н. Д. Войнович

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034,
e-mail: sreznik@zin.ru

Поступила в редакцию 23.03.2010 г.

Экспериментальное исследование прямой (не опосредованной материнским влиянием) фотопериодической реакции личинок *T. embryophagum* показало, что при коротком световом дне (12, 8 и 4 ч) и в полной темноте доля диапаузирующих особей достоверно выше, чем при длинном дне (16 и 20 ч), но при круглосуточном освещении тенденция к диапаузе усиливается. Предшествующие исследования материнского влияния на диапаузу потомства *T. embryophagum* выявили несколько иной характер фотопериодической реакции. Результаты исследования позволяют предположить, что прямая реакция личинок трихограмм на длину дня — относительно независимый процесс, а не просто побочный эффект фотопериодической реакции, детерминирующей материнское влияние. Однако это прямое влияние фотопериода очень слабо и, возможно, является “рудиментарной фотопериодической реакцией”.

Ключевые слова: диапауза, фотопериод, фоточувствительная стадия, *Trichogramma*.

В роли основного сигнального фактора, индуцирующего факультативную диапаузу, у насекомых, как правило, выступает фотопериод. Обычно фоточувствительная и диапаузирующая стадии развития относятся к одному и тому же поколению. Однако отмечено и так называемое “материнское влияние”, когда доля диапаузирующих особей зависит от условий развития предшествующего поколения (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1978, 1984; Чернышев, 1996; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004).

У большинства видов с детально исследованным материнским влиянием фоточувствительная и диапаузирующая стадии приходятся не только на разные поколения, но и на разные стадии развития насекомого (Заславский, 1978, 1984; Mousseau, Dingle, 1991; Denlinger, 1998, 2002; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Однако фоточувствительность может быть свойственна и диапаузирующей стадии. Так, у одного из наиболее подробно исследованных модельных видов — мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. — доля диапаузирующих личинок зависит и от фотопериода, при котором они развивались, и от длины дня, действовавшей на личинок материнского поколения. Таким образом, фотопериод осуществляет двоякое влияние: прямое (на диапаузу текущего поколения) и материнское (на диапаузу дочернего поколения). Эти реакции, естественно, взаимодействуют, поэтому неясно даже, являются ли они двумя относительно независимыми

процессами или прямым и опосредованным эффектами одной и той же реакции (Богданова и др., 1978; Заславский, 1978, 1984; Виноградова, 1991). Один из способов прояснения этого вопроса — сравнение характера фотопериодических кривых, т.е. зависимостей доли диапаузирующих особей от длин дня, влияющих на данное и на материнское поколения. Однако, насколько нам известно, сравнение прямой и опосредованной фотопериодической реакций не проведено ни для *C. vicina*, ни для других насекомых с материнским влиянием на диапаузу потомства.

Паразитоиды-яйцееды из рода *Trichogramma* Westw. не только широко используются для биологической борьбы с вредителями, но и являются удобным модельным объектом для экофизиологических исследований (Smith, 1996). Известно, что у трихограмм главный фактор, индуцирующий диапаузу, — температура, при которой происходит развитие личинок, но доля диапаузирующего потомства в значительной мере зависит и от длины дня во время развития материнского поколения (Масленникова, 1959; Bonnemaïson, 1972; Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986; Сорокина, 1987; Заславский и др., 1988; Zaslavski, Umarova, 1990; Voivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995). Например, если личинки *T. embryophagum* Htg. (вида, использованного в данном исследовании) развиваются при температуре 10°C, диапаузируют практически все особи; при 20°C диапауза не наблюдается, а при околопороговых темпера-

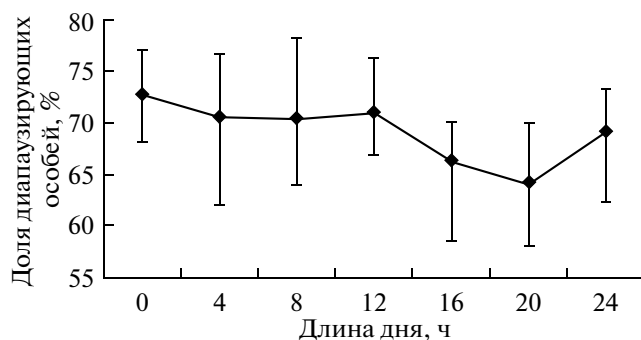


Рис. 1. Прямое влияние фотопериода на долю (%) диапаузирующих особей *Trichogramma embryophagum* (нетрансформированные данные, медианы и квантили).

турах 13–16°C доля диапаузирующих предкулолок существенно зависит от фотопериода, воздействовавшего на материнское поколение (Сорокина, Масленникова, 1986; Сорокина, 1987; Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2002, 2003). Длина светового дня во время развития личинок данного поколения оказывает на диапаузу трихограмм относительно слабое влияние. Поэтому соответствующие фотопериодические кривые для видов рода *Trichogramma* ранее построены не были.

В данной работе мы исследовали прямое влияние фотопериода на долю диапаузирующих особей *T. embryophagum*. Конечной целью исследования было сравнение этой реакции с ранее изученной фотопериодической реакцией, определяющей материнское влияние. Сходство кривых позволило бы заключить, что прямое и материнское влияние длины дня на диапаузу трихограмм — не более чем два разных проявления одной и той же фотопериодической реакции, а существенные различия свидетельствовали бы о существовании двух относительно независимых реакций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использована партеногенетическая лабораторная линия *T. embryophagum* (описанная А.П. Сорокиной (1987) как *T. telengai* Sor.), поддерживаемая на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. в константных условиях при длине светового дня 18 ч и температуре 20°C.

Для каждой повторности каждого эксперимента картонные карточки с 1000–1500 яиц зерновой моли были предоставлены на 2 ч для заражения свежelyлетевшим самкам лабораторной линии. Затем карточки с зараженными яйцами зерновой моли (материнское поколение) инкубировали при 20°C и коротком световом дне (12 ч), индуцирующем тенденцию к диапаузе потомства. В день массового вылета имаго материнского поколения в каждую пробирку с вылетевшими самками на 2 ч помещали для заражения блок карточек с яйцами зерновой моли (21 карточка, 100–

150 яиц на карточку). После этого карточки с только что зараженными яйцами (дочернее поколение) разделяли, помещали в пробирки и случайным образом распределяли по фотопериодам с длиной дня 0, 4, 8, 12, 16, 20 и 24 ч (по три карточки на фотопериод). Прочие условия (температура $14 \pm 0.05^\circ\text{C}$ и влажность воздуха около 75%) были одинаковы во всех вариантах опыта.

Стандартная методика определения доли диапаузирующих особей подробно описана нами в предшествующих публикациях (Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2002, 2003; Иванов, Резник, 2008). Опыт осуществлен в 16 повторностях с использованием 4 поколений лабораторной линии, в общей сложности на 336 карточках вскрыто более 40000 зараженных яиц зерновой моли. Единица статистической обработки результатов опыта — карточка с трихограммами дочернего поколения. Так как тенденция к диапаузе может варьировать даже в последовательных поколениях лабораторной линии трихограмм (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990; Reznik et al., 2002), для статистической обработки доли диапаузирующих особей ранжированы в пределах потомства каждого поколения. Все подсчеты производили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хотя пределы изменчивости доли диапаузирующих особей при всех использованных фотопериодах заметно перекрывались (рис. 1), непараметрический тест Краскелла–Уоллеса показал высокую ($p < 0.001$) достоверность влияния длины дня на процент диапаузы. Динамика ранжированных данных более наглядна (рис. 2А). Парное сравнение с помощью теста Тьюки (рис. 2А) показало, что при длинном световом дне (16 и 20 ч) доля диапаузирующих особей достоверно ниже, чем при коротком (12 и 8 ч) и ультракоротком (4 ч) дне и в полной темноте, но при круглосуточном освещении тенденция к диапаузе опять усиливается.

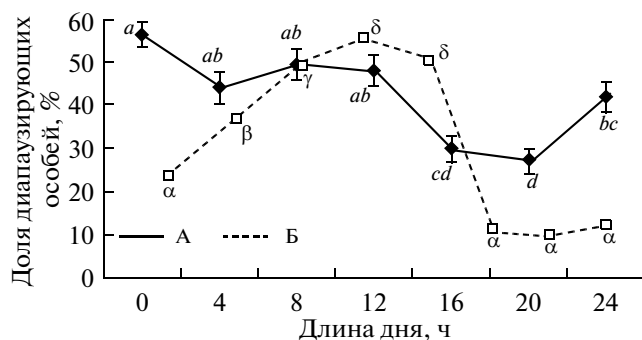


Рис. 2. Влияние фотопериода на долю (ранг) диапаузирующих особей *Trichogramma embryophagum*: А — ранжированные результаты данного исследования ($\bar{X}_{cp} \pm S_x$), Б — фотопериодическая кривая материнского влияния (ранжированные данные по: Reznik et al., 2002). Разными буквами на одном графике обозначены значения, достоверно ($p < 0.05$) различающиеся по тесту Тьюки.

Результаты предшествующих исследований (Масленникова, 1959; Bonnemaison, 1972; Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986; Заславский и др., 1988; Шляхтич и др., 1989; Zaslavski, Umarova, 1990; Voivin, 1994) в целом согласуются с нашими данными. Заметим, что у большинства видов паразитоидов с материнским влиянием на диапаузу потомства прямое действие фотопериода на развивающихся личинок обнаружить не удалось (Ryan, 1965; Anderson, Kaya, 1974; Mousseau, Dingle, 1991; Milonas, Savopoulou-Soultani, 2000; Denlinger, 2002; Saunders, 2002).

График, описывающий фотопериодическую реакцию, детерминирующую у той же линии *T. embryophagum* материнское влияние, имеет иную конфигурацию (рис. 2Б), типичную для видов этого рода (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986; Сорокина, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Voivin, 1994; Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2002, 2003; Резник, Кац, 2004). Доля диапаузирующего потомства достигает максимума при коротких световых днях (12 и 15 ч), постепенно снижаясь по мере дальнейшего сокращения продолжительности дня от 9 до 3 ч и резко падая при ее росте до 18 ч, причем дальнейшее удлинение светового дня, вплоть до круглосуточного освещения, не вызывает достоверных изменений.

Возвращаясь к задаче нашего исследования, можно заключить, что прямая и опосредованная материнским влиянием фотопериодические реакции *T. embryophagum* существенно различаются. Материнская фотопериодическая реакция — “классическая длиннодневная” с типичным снижением тенденции к диапаузе при ультракоротких длинах дня (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984, Чернышев, 1996; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Сила индукции диапаузы прямым влиянием фотопериода не снижается при ультракорот-

ких длинах дня, но (в отличие от материнского влияния) растет при круглосуточном освещении. Очевидно, прямое действие длины дня на личинок трихограмм является относительно самостоятельной физиологической реакцией, а не просто побочным эффектом материнского влияния. При этом в “экологически важном” диапазоне от 12 до 20 ч (естественная продолжительность осеннего и летнего светового дня в местах обитания *T. embryophagum*) динамика кривых сходна. Этого и следовало ожидать: при всех возможных различиях прямой и опосредованной фотопериодических реакций они обеспечивают одну и ту же адаптацию: рост доли диапаузирующих особей при осеннем сокращении дня. Конечно, прямое влияние фотопериода на развивающихся личинок невелико (рис. 1). Возможно, мы имеем дело с рудиментом собственной реакции личинок, уступившей “ведущую роль” материнскому влиянию, но полностью не исчезнувшей. Такое сохранение старых функциональных отношений, “заслоненных” филогенетически более молодыми и выявляемых только специальными исследованиями (Орбели, 1961), — одна из общих закономерностей эволюционной физиологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Т.Я. Умаровой (ЗИН РАН).

Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН “Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга” и Государственного контракта “Уникальные Фондовые коллекции ЗИН РАН” (УФК ЗИН, рег. № 2-2.20).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданова Т.П., Виноградова Е.Б., Заславский В.А., 1978. Соотношение реакций, определяющих диапаузу и материнское влияние у *Calliphora vicina* R.-D. // Фотопериодические реакции насекомых. Л.: Наука. С. 62–79.
- Виноградова Е.Б., 1991. Диапауза мух и ее регуляция. СПб.: Наука. 256 с.
- Войнович Н.Д., Умарова Т.Я., Кац Т.С., Резник С.Я., 2002. Роль эндогенных факторов в индукции диапаузы у *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. Т. 81. № 5. С. 584–589. – 2003. Изменчивость фотопериодической реакции *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтومол. обзор. Т. 82. № 2. С. 264–269.
- Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Наука. 243 с.
- Заславский В.А., 1978. Индуктивные и спонтанные процессы в фотопериодизме насекомых // Фотопериодические реакции насекомых. Л.: Наука. С. 5–61. – 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 180 с.
- Заславский В.А., Умарова Т.Я., 1981. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтومол. обзор. Т. 60. № 4. С. 721–731.
- Заславский В.А., Май Фу Кви, Умарова Т.Я., 1988. Физиологические реакции, контролирующие развитие и размножение трихограммы // Трихограмма в защите растений. М.: Агропромиздат. С. 35–45.
- Иванов М.Ф., Резник С.Я., 2008. Фотопериодическая регуляция диапаузы потомства у *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): динамика чувствительности к фотопериоду в ходе преимагинального развития материнских особей // Энтومол. обзор. Т. 87. № 2. С. 255–264.
- Май Фу Кви, Заславский В.А., 1983. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. Т. 62. № 11. С. 1676–1680.
- Масленникова В.А., 1959. К вопросу о зимовке и диапаузе трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. Вып. 3. С. 91–96.
- Орбели Л.А. 1961. Об эволюционном принципе в физиологии. Избранные труды. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 122–132.
- Резник С.Я., Кац Т.С., 2004. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug et Sor (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтومол. обзор. Т. 83. № 4. С. 776–785.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А., 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ. 275 с.
- Сорокина А.П., 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтومол. обзор. Т. 66. № 1. С. 32–46.
- Сорокина А.П., Масленникова В.А., 1986. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. Ленинград. гос. ун-та. Сер. 3. № 1. С. 9–14.
- Тыщенко В.П., 1977. Физиология фотопериодизма насекомых // Труды Всесоюз. энтومол. об-ва. Т. 59. С. 1–155.
- Чернышев В.Б., 1996. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Шляхтич В.А., Гринберг Ш.М., Заславский В.А., 1989. Методические указания по хранению и реактивации хозяйственно-значимых видов трихограммы. М.: ВАСХНИЛ. 12 с.
- Anderson J.F., Kaya H.K., 1974. Diapause induction by photoperiod and temperature in the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 67. № 6. P. 845–849.
- Boivin G., 1994. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wallingford, UK: CAB International. P. 219–244.
- Bonnemaison L., 1972. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Bul. Soc. Ent. France. V. 77. № 5–6. P. 122–132.
- Denlinger D.L., 1998. Maternal control of fly diapause // Maternal effects as adaptations. N.Y.: Oxford University Press. P. 159–177. – 2002. Regulation of diapause // Ann. Rev. Entomol. V. 47. P. 93–122.
- Laing J.E., Corrigan J.E., 1995. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod // Canad. Entomol. V. 127. № 1. P. 103–110.
- Milonas P. G., Savopoulou-Soultani M., 2000. Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae): role of photoperiod and temperature // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 93. № 3. P. 512–518.
- Mousseau T. A., Dingle H., 1991. Maternal effects in insect life histories // Ann. Rev. Entomol. V. 36. P. 511–534.
- Reznik S.Ya., Kats T.S., Umarova T.Ya., Voinovich N.D., 2002. Maternal age and endogenous variation in maternal influence on photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Europ. J. Entomol. V. 99. № 2. P. 175–179.
- Ryan R.B., 1965. Maternal influence on diapause in a parasitic insect *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae) // J. Insect. Physiol. V. 11. № 10. P. 1331–1336.
- Saunders D.S., 2002. Insect clocks. Amsterdam: Elsevier. 560 p.
- Smith S.M., 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Ann. Rev. Entomol. V. 41. P. 375–406.
- Zaslavski V.A., Umarova T.Ya., 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga. V. 35. № 1. P. 23–29.

**ON THE DIRECT INFLUENCE OF PHOTOPERIOD ON DIAPAUSE
IN *TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM* (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE)**

S. Ya. Reznik, N. P. Vaghina, N. D. Voinovich

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

e-mail: sreznik@zin.ru

A direct photoperiodic reaction of *T. embryophagum* larvae was investigated in laboratory conditions. Maternal females developed at 20°C and day length of 12 h. Progeny generation developed at 14°C and day lengths of 0, 4, 8, 12, 16, 20, and 24 h. Experiments showed that at the short days (12, 8, and 4 h) and in continuous darkness, the percentage of diapausing individuals was significantly higher than at the long days of 16 and 20 h. Under permanent light, however, the inclination to diapause also increased. The earlier investigated maternal influence on *T. embryophagum* progeny diapause showed somewhat different pattern of photoperiodic reaction. These results suggest that the direct effect of the day length on *Trichogramma* diapause is a relatively autonomous process rather than just a side-effect of the photoperiodic reaction determining the maternal influence. However, this direct effect is very weak and could possibly be a “rudimentary reaction”.