

УДК 574.24(595.792)

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ КУКОЛКИ И ИМАГО, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ МАТЕРИНСКОЕ ВЛИЯНИЕ НА ДИАПАУЗУ ПОТОМСТВА ДВУХ ВИДОВ РОДА *TRICHOGRAMMA* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

© 2012 г. Н. П. Вагина, С. Я. Резник, Н. Д. Войнович

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия

e-mail: sreznik@zin.ru

Поступила в редакцию 02.09.2011 г.

Фотопериодические реакции имаго *Trichogramma principium* и *T. embryophagum*, которые развивались при коротком (С : Т = 12 : 12), длинном (С : Т = 20 : 4) или промежуточном фотопериодах (С : Т = 14 : 10 и 16 : 8 для *T. principium* и *T. embryophagum*, соответственно), изучали в течение трех дней при одном из семи фотопериодических режимов: С : Т = 4 : 20, 8 : 16, 12 : 12, 14 : 10, 16 : 8, 18 : 6 или 20 : 4. Потомство исследуемых самок развивалось при коротком дне С : Т = 12 : 12 и температурах, умеренно индуцирующих диапаузу – 13 или 14°C для *T. principium*, 14 или 15°C для *T. embryophagum*. У обоих видов трихограмм, развивавшихся при этих температурах, доля диапаузирующих предкуколок достоверно зависела от фотопериодических условий развития преимагинальных стадий материнского поколения и длины фотопериода, влиявшего на взрослых самок. Фотопериодическая реакция с пороговой длиной дня около 13 ч отмечена у взрослых особей *T. principium* и около 16 ч у *T. embryophagum*, что практически совпадало с порогами фотопериодических реакций, выявленных нами в ходе предшествующих исследований у куколок этих видов. Однако ультракороткие фотопериоды (С : Т = 4 : 20 и 8 : 16) при действии на взрослых самок вызывали более сильную индукцию диапаузы у потомства, чем при действии на куколок. Таким образом, у обоих изученных видов трихограмм кривые фотопериодических реакций куколок и имаго несколько различаются, хотя практически совпадают в “экологически важной” части фотопериодической шкалы.

Ключевые слова: диапауза, фотопериод, имаго, материнское влияние, *Trichogramma*.

Фотопериодическая регуляция сезонных циклов – универсальное свойство, присущее не только насекомым, но и многим другим беспозвоночным и позвоночным животным. Характер фотопериодических реакций, их значение и приуроченность к определенным стадиям развития существенно зависят как от особенностей экологии, так и от таксономической принадлежности исследуемых видов (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996; Саулич, Волкович, 2004). Одна из важных характеристик механизма фотопериодической индукции диапаузы – фоточувствительная (воспринимающая длину светового дня) стадия развития насекомого. Несмотря на внешнее разнообразие, механизмы, осуществляющие фотопериодические реакции у разных видов насекомых, едины по своей сути (Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Denlinger, 2002; Saunders, 2002, 2011), поэтому способность реагировать на длину дня потенциально присуща всем стадиям развития. В действительности чувствительность к фотопериоду чаще всего проявляется только на стадии, непосред-

ственно предшествующей той, на которой наступает диапауза, хотя у некоторых видов насекомых фоточувствительная и диапаузирующая стадии разделены значительным промежутком времени или принадлежат к разным поколениям. В последнем случае наблюдается так называемый материнский эффект, заключающийся 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 (Виноградова, 1973, 1991; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984, Tauber et al., 1986; Mousseau, Dingle, 1991; Denlinger, 1998, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Наличие нескольких чувствительных стадий может быть свойственно и насекомым с факультативной имагинальной диапаузой, у которых нередко фоточувствительны не только личинки и/или куколочки, но и имаго, что обеспечивает возможность индукции диапаузы после периода репродуктивной активности (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004).

При всем разнообразии методик выявления фоточувствительных стадий развития разных видов насекомых, в экспериментах, как правило, определяли эффект попеременного влияния двух альтернативных фотопериодических режимов: “короткого” и “длинного” дня. Более детальные исследования относительно немногочисленны и ни в одном из них, насколько нам известно, не было проведено сравнение фотопериодических реакций разных стадий развития одного вида насекомого (Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Виноградова, 1991; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004).

На протяжении ряда лет мы исследовали фототермическую регуляцию диапаузы паразитоидов-яйцеедов из рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae), у которых доля диапаузирующего потомства зависит, в частности, и от длины дня во время развития материнского поколения. Специальные опыты (Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2011a) показали, что решающую роль в детерминации материнского влияния у трихограмм играют фотопериодические условия развития куколок. В этих опытах, как и в работах предшествующих авторов (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986; Сорокина, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995), самки трихограмм заражали хозяев сразу после вылета и таким образом была исследована только фоточувствительность преимагинальных стадий развития материнского поколения. Недавно нам удалось обнаружить чувствительность к длине дня также и у имаго *Trichogramma embryophagum* Htg. Целью этого исследования (Reznik et al., 2011) было выявление имагинальной фоточувствительности, поэтому опыты предусматривали небольшое разнообразие вариантов фотопериода.

В данном исследовании мы изучили реакцию имаго *T. embryophagum* и *T. principium* Sug. et Sor., используя весь спектр длины дня. Целью работы было, во-первых, выяснить, является ли имагинальная фоточувствительность уникальным свойством *T. embryophagum* или она свойственна также и *T. principium* (в таком случае можно ожидать ее присутствия и у других трихограмм) и, во-вторых, сравнить имагинальные фотопериодические реакции с ранее исследованными преимагинальными (куколочными) реакциями этих же видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использованы партеногенетическая линия *T. embryophagum* (описанная Сорокиной (1987) как *T. telengai* Sor.) и лабораторная линия *T. principium*. Обе линии на протяжении десятков

поколений разводили на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. при длине светового дня 18 ч и температуре 20°C.

В начале эксперимента картонные карточки с 400–500 яйцами зерновой моли были предоставлены на 2 ч для заражения свежевывлетевшим самкам лабораторной линии трихограммы. Затем карточки с зараженными яйцами зерновой моли (материнское поколение) помещали в отдельные пробирки и инкубировали при 20°C, влажности воздуха 75% и одним из трех вариантов фотопериода: коротком световом дне 12 ч, индуцирующем тенденцию к диапаузе потомства, длинном световом дне 20 ч, ингибирующем тенденцию к диапаузе потомства, или околопороговом световом дне (16 ч для *T. embryophagum* и 14 ч для *T. principium*). Эти фотопериодические режимы выбраны на основании наших предшествующих исследований, проведенных с этими же линиями трихограмм (Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2002, 2003; Резник, Кац, 2004). При 20°C развитие трихограмм длится 19–20 дней, причем имаго обычно вылетают вскоре после включения света (Заславский и др., 1999). В конце первого дня вылета (незадолго до выключения света) всех молодых имаго удаляли. На второй день вылета через 4 ч после включения света, когда в каждой пробирке находилось 50–100 имаго, карточку с зараженными яйцами зерновой моли удаляли, а пробирки со свежевывлетевшими трихограммами случайным образом распределяли по разным фотопериодическим режимам (температура во всех вариантах опыта по-прежнему составляла 20°C, влажность 75%). Перед этим на внутренние стенки пробирок наносили каплю 50% водного раствора меда в качестве углеводной подкормки. В опытах с *T. principium* имаго содержали при длинах дня 4, 8, 12, 14, 16, 18 или 20 ч. Для *T. embryophagum* реакция имаго на “экологически значимые” фотопериоды была изучена ранее (Reznik et al., 2011), поэтому в данной работе были исследованы только ультракороткие длины дня 4 и 8 ч, а также “классические” короткий и длинный дни (12 и 20 ч, соответственно) в качестве “реперных точек” для анализа результатов.

Через три дня содержания при соответствующем фотопериодическом режиме в каждую пробирку с материнскими самками на 2 ч помещали для заражения блок из 6 карточек со свежими яйцами зерновой моли (по 100–150 яиц на карточку). После этого карточки с только что зараженными яйцами (дочернее поколение) разделяли и инкубировали при длине дня 12 ч, влажности воздуха 75% и одной из двух околопороговых температур, умеренно стимулирующих индукцию диапаузы: 14 или 15°C для *T. embryophagum* и 13 или 14°C для *T. principium* (эти режимы также были

выбраны на основании результатов предыдущих исследований). После вылета активно развивавшихся особей (через 40–60 дней в зависимости от температуры и вида трихограммы) для каждой карточки с особями дочернего поколения была определена доля диапаузирующих особей. Методика подсчета была подробно описана (Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2002, 2003; Иванов, Резник, 2008).

Единицей статистической обработки результатов опыта была карточка с трихограммами дочернего поколения. В опыте с *T. principium* в общей сложности было использовано 756 карточек (около 75000 особей дочернего поколения): по 18 повторностей (карточек) на каждый из 42 вариантов опыта. Число вариантов опыта определяли перемножением числа градаций действующих факторов: 3 фотопериода, воздействовавших на преимагинальные стадии материнского поколения; 7 фотопериодов, воздействовавших на имаго материнского поколения; и 2 температурных режима развития дочернего поколения. В опыте с *T. embryophagum* на каждый из 24 вариантов опыта, определенных аналогичным образом, было использовано 18 карточек (в общей сложности 432 карточки, около 50000 особей дочернего поколения). Перед статистической обработкой (дисперсионный анализ и тест Тьюки) величины, выраженные в %, были трансформированы по формуле $Y = \text{Arcsin}\sqrt{x}/100$. Все вычисления проводили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Trichogramma principium

Многофакторный дисперсионный анализ всей совокупности результатов эксперимента с *T. principium* ($n = 756$) показал, что доля диапаузирующего потомства с высокой степенью достоверности ($p < 0.001$) зависит от всех анализируемых факторов, хотя влияние фотопериодических условий преимагинального развития материнского поколения ($df = 2$, $F = 2768$) и температурных условий развития дочернего поколения ($df = 1$, $F = 721$) заметно сильнее влияния фотопериодических условий трехдневного содержания материнских самок ($df = 6$, $F = 64$). Взаимодействие всех вышеперечисленных факторов было также достоверным ($p < 0.002$). Аналогичный анализ данных опытов, проведенных с другими видами насекомых, дал самый широкий спектр результатов: от относительно слабого эффекта фотопериодической реакции взрослых самок (Milonas, Savoroulou-Soultani, 2000) до ее явного доминирования над реакциями преимагинальных стадий (Saunders, 1966; Anderson, Kaya, 1974; Виноградова, 1991; Tachibana, Numata, 2004).

В ходе дальнейшего анализа данные, полученные при разных сочетаниях фотопериодических условий преимагинального развития материнского поколения и температурных условий развития дочернего поколения, были обработаны отдельно. Как видно на рис. 1А и 1Г, потомство самок, развивавшихся при коротком дне, демонстрирует относительно высокую склонность к диапаузе независимо от фотопериода, влиявшего на взрослых особей. Однако у самок, развивавшихся при околопороговой длине дня (рис. 1Б, Д), хорошо видна длиннодневная имагинальная фотопериодическая реакция с порогом около 13 ч, причем эффект короткого светового дня (12 ч) недостоверно отличается от эффекта ультракоротких дней (4 и 8 ч). Примерно тот же порог отмечен и в фотопериодической реакции *T. principium*, развивавшихся при длинном дне (рис. 1В, 1Е): различия между долями диапаузирующего потомства самок, содержащихся в течение трех суток при разных длинных фотопериодах (от 14 до 20 ч) недостоверны. Однако (в отличие от особей, развивавшихся при околопороговой длине дня) укорочение фотопериода, влияющего на имаго, от 12 до 4 ч вызывает достоверный рост доли диапаузирующих особей.

Сравнение этих данных с ранее исследованной зависимостью доли диапаузирующего потомства *T. principium* от фотопериодических условий преимагинального развития материнских самок (Резник, Кац, 2004) показывает, что экологически значимый порог у имагинальной и куколочной фотопериодических реакций практически один и тот же (около 13 ч). Особенность имагинальной фотопериодической реакции состоит в росте доли диапаузирующего потомства после содержания самок в ультракоротких фотопериодах, причем этот эффект проявляется только у особей, развивавшихся при длинном световом дне (рис. 1В, 1Е).

Trichogramma embryophagum

Дисперсионный анализ результатов опыта с *T. embryophagum* ($n = 432$) показал, что так же, как и у *T. principium*, доля диапаузирующего потомства достоверно ($p < 0.001$) зависит от всех исследованных факторов, но самым сильным оказалось влияние температурных условий развития дочернего поколения ($df = 1$, $F = 823$), а фотопериодические условия трехдневного содержания материнских самок влияли на долю диапаузирующего потомства сильнее, чем фотопериодические условия их преимагинального развития ($df = 3$, $F = 108$ и $df = 2$, $F = 64$, соответственно). Достоверным ($df = 6$, $F = 7.6$, $p < 0.001$) было также взаимодействие фотопериодов, влияющих на имаго и на преимагинальные стадии развития, но взаи-

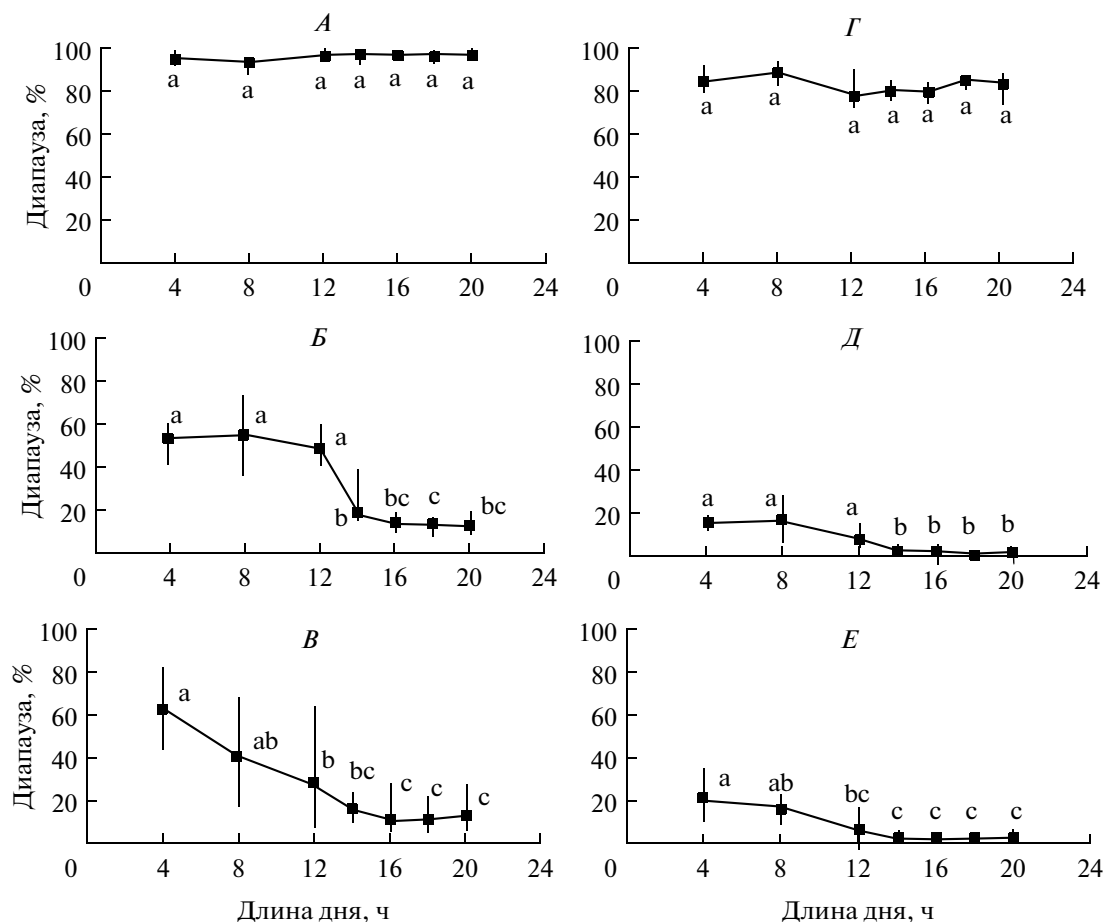


Рис. 1. Влияние трехдневной экспозиции самок *Trichogramma principium* при разной длине светового дня на долю диапаузирующего потомства при разных фотопериодических условиях преимагинального развития материнских особей и разных температурных режимах развития потомства. По осям абсцисс – длина дня во время трехдневной экспозиции самок, по осям ординат – доля диапаузирующего потомства (медианы и квартили). Длина дня во время преимагинального развития материнских самок: А и Г – 12 ч, Б и Д – 14 ч, В и Е – 20 ч; температура во время развития потомства: А, Б и В – 13°C, Г, Д и Е – 14°C. Разными буквами на одном графике помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, примененный к арксинус-трансформированным данным).

действие этих факторов с температурой оказалось недостоверным.

На рис. 2 видно, что общая динамика фотопериодических реакций при развитии потомства при разных температурах сходна. У самок, содержащихся в течение 3 дней при коротком дне (12 ч), во всех вариантах опыта доля диапаузирующего потомства была относительно выше, чем у самок, содержащихся при длинном дне (20 ч). Дальнейшее сокращение фотопериода, действовавшего на имаго, практически не влияло на потомство самок, развивавшихся при коротком и при околопороговом световом дне (рис. 2А, 2Б, 2Г, 2Д). Если самки развивались в условиях длинного дня (рис. 2В, 2Е), то трехдневная экспозиция при ультракоротких фотопериодах вызывала некоторую нечеткую динамику доли диапаузирующего потомства (при обеих температурах досто-

верными были различия между 4 и 8, но не между 4 и 12 ч).

Зависимость диапаузы потомства от фотопериодических условий преимагинального развития предшествующего поколения носит у *T. embryophagum* заметно иной характер: доля диапаузирующих особей достигает максимума при развитии материнских самок в коротких фотопериодах (12–15 ч), но при дальнейшем укорочении светового дня резко снижается, и ультракороткие фотопериоды стимулируют диапаузу потомства почти так же слабо, как и длинные (Войнович и др., 2003). При этом экологически значимый порог имагинальной фотопериодической реакции *T. embryophagum*, судя по данным предшествующего исследования (Reznik et al., 2011) составляет около 16 ч, т.е. практически совпадает с порогом преимагинальной фотопериодической реакции

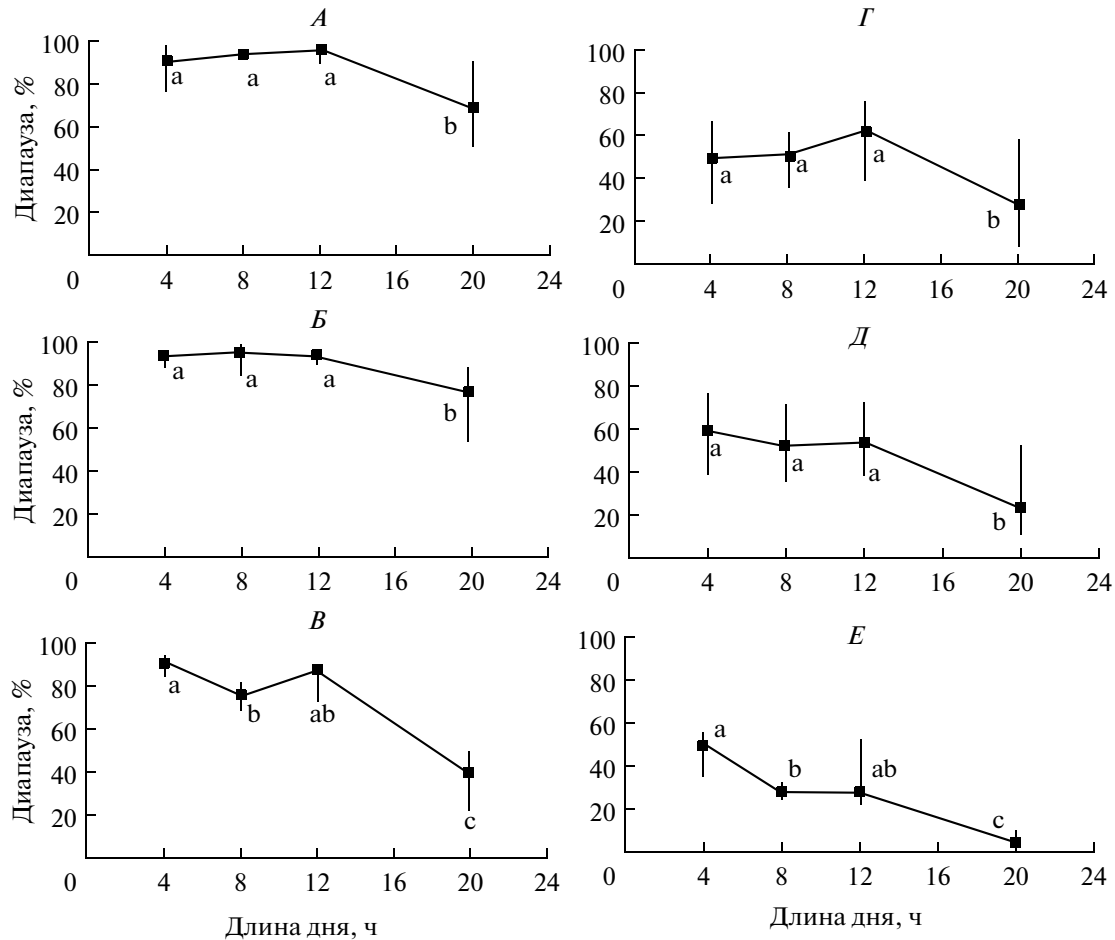


Рис. 2. Влияние трехдневной экспозиции самок *Trichogramma embryophagum* при разной длине светового дня на долю диапаузирующего потомства при разных фотопериодических условиях преимагинального развития материнских особей и разных температурных режимах развития потомства. По оси абсцисс – длина дня во время трехдневной экспозиции самок, по оси ординат – доля диапаузирующего потомства (медианы и квартили). Длина дня во время преимагинального развития материнских самок: А и Г – 12 ч, Б и Д – 16 ч, В и Е – 20 ч; температура во время развития потомства: А, Б и В – 14°C, Г, Д и Е – 15°C. Разными буквами на одном графике помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, примененный к арксинус-трансформированным данным).

этого вида (Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2003).

Обобщая сравнение результатов данной работы и нескольких предшествующих исследований, можно сделать несколько выводов. Во-первых, у обоих изученных видов трихограмм экологически значимые пороги имагинальной и преимагинальной фотопериодических реакций практически совпадают, так как обе реакции обеспечивают одну и ту же адаптацию: рост доли диапаузирующего потомства по мере осеннего сокращения длины дня. Резкие межвидовые различия между пороговыми длинами дней также легко объяснимы: *T. embryophagum* обычна в Средней России, а *T. principium* обитает только на юге Европы, в Средней Азии и Южном Казахстане (Сорокина, 2001), где время, оптимальное для индукции диапаузы, наступает при гораздо более коротких све-

товых днях. Подобная межвидовая и внутривидовая широтная изменчивость порогов фотопериодических реакций была выявлена у многих видов насекомых (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Во-вторых, у обоих видов имагинальная фоточувствительность сильнее проявляется у самок, развивавшихся при длинном или околопороговом дне. Особи *T. principium*, развивавшиеся при коротком 12-часовом дне, вообще не реагируют на фотопериод (рис. 1), а у *T. embryophagum* эта реакция выражена гораздо слабее, чем после развития при 20-часовом дне (рис. 2). Этот факт тоже вполне согласуется с предполагаемым адаптивным смыслом имагинальной фотопериодической реакции. В природе она проявляется, вероятно, осенью у самок, проживших достаточно долго для

возникновения необходимости увеличения доли диапаузирующего потомства, и поэтому чувствительна к сокращению, но не к росту длины светового дня. Заметим, что реакция преимагинальных стадий на смену фотопериода у *T. principium* и *T. embryophagum* носит иной характер: при их перемещении из опыта с коротким фотопериодом в длинный или наоборот решающее значение имеют условия во время 2–3 дней, непосредственно предшествующих вылету имаго (Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2011a). Что же касается других видов насекомых, то у большинства из них перенос фоточувствительной стадии (или стадий) из короткого светового дня в длинный вызывает более четкую и быструю реакцию, чем перенос из длинного дня в короткий (Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Виноградова, 1991; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004).

У обоих исследованных видов трихограмм выявлены различия между преимагинальной и имагинальной фотопериодическими реакциями, состоящие в том, что взрослые особи относительно сильнее реагируют на ультракороткие фотопериоды. При этом имаго *T. principium*, куколки которой реагируют одинаково на 3–6- и 12-часовую длины дня (Резник, Кац, 2004), в тех же условиях проявляют тенденцию к росту доли диапаузирующего потомства (рис. 1B, 1E). Имаго *T. embryophagum*, у которой ультракороткие фотопериоды при воздействии на куколок вызывают резкое ослабление материнской индукции диапаузы (Войнович и др., 2003), реагируют на короткие и ультракороткие длины дня практически так же (рис. 2B, 2E). Эти различия между реакциями разных стадий развития трихограмм на ультракороткие фотопериоды не имеют адаптивного значения, но, как и в случае сравнения прямой и материнской реакций преимагинальных стадий (Резник и др., 2011), они свидетельствуют об определенных различиях между их механизмами.

Как уже упоминалось выше, детальные исследования фотопериодических реакций, проявляемых разными стадиями развития одного вида насекомых, весьма немногочисленны. Например, у хорошо изученного модельного вида *Calliphora vicina* R.-D., как и у некоторых других видов мух семейств Calliphoridae и Sarcophagidae, также выявлено взаимодействие личиночной и имагинальной фотопериодических реакций, определяющих материнское влияние на диапаузу потомства, хотя фотопериодические кривые для разных стадий развития одного вида построены не были (Saunders, 1966; Виноградова, 1991; Denlinger, 1998; Saunders, 2002; Tachibana, Numata, 2004).

С детерминацией материнского влияния сходен процесс индукции репродуктивной (имагинальной) диапаузы: в обоих случаях информация

о состоянии окружающей среды может быть получена на протяжении всего развития, а итоговая реакция проявляется у имаго, причем адаптивно выгодной является обратимость реакции (индукция репродуктивной диапаузы после периода яйцекладки или увеличение тенденции к диапаузе потомства по мере сокращения длины дня, воспринимаемой самками). Регуляция репродуктивной диапаузы хорошо изучена, в частности, у колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say), но и в данном случае (Горышин и др., 1985) при анализе зависимости доли диапаузирующих имаго от длины дня все стадии развития содержали при одних и тех же режимах, а более детальный анализ проводили с использованием ограниченного числа фотопериодов (длинный, короткий, постепенно или ступенчато сокращающийся световой день).

Возвращаясь к цели нашей работы, можно заключить, что имагинальная фоточувствительность присуща обоим исследованным видам и, вероятно, может быть обнаружена и у других видов рода *Trichogramma*. Взрослые особи проявляли типичную длиннодневную фотопериодическую реакцию с пороговой длиной дня около 13 ч у *T. principium* и около 16 ч у *T. embryophagum*, что практически совпадало с порогами фотопериодических реакций, выявленных у куколок этих видов. Однако ультракороткие фотопериоды при действии на взрослых самок вызывали относительно более сильную индукцию диапаузы у потомства, чем при действии на куколок. Таким образом, у обоих изученных видов трихограмм кривые куколичной и имагинальной фотопериодических реакций несколько различаются, хотя практически совпадают в экологически важной части фотопериодической шкалы. Ранее (Резник и др., 2011) аналогичные различия были выявлены нами между прямой и опосредованной материнским влиянием фотопериодическими реакциями преимагинальных стадий *T. embryophagum*.

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

Виноградова Е.Б., 1973. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Докл. на 23-м ежегод. чтении памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука.

- С. 39–66. – 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) // Энтотомол. обозр. Т. 82. № 2. С. 264–269.
- Горышин Н.И., Волкович Т.А., Саулич А.Х., Шахова Н.Н., 1985. Экспериментальный анализ сезонного развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) в лесостепной зоне. 1. Особенности фотопериодической реакции // Зоол. журн. Т. 64. № 9. С. 1349–1359.
- Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Наука. 243 с.
- Заславский В.А., 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) // Энтотомол. обозр. Т. 60. № 4. С. 721–731.
- Заславский В.А., Зиновьева К.Б., Умарова Т.Я., Резник С.Я., 1999. Взаимодействие циркадианного ритма, синхронизированного фото- и термопериодом и прямого действия света и температуры в определении динамики отрождения имаго двух видов трихограммы // Энтотомол. обозр. Т. 78. № 1. С. 3–14.
- 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 // Энтотомол. обозр. 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.
- Резник С.Я., Кац Т.С., 2004. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug et Sor (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтотомол. обозр. Т. 83. № 4. С. 776–785.
- Резник С.Я., Вагина Н.П., Войнович Н.Д., 2011. О прямом влиянии фотопериода на диапаузу *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. Т. 90. № 5. С. 568–572.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А., 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб: СПбГУ. 275 с.
- Сорокина А.П., 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтотомол. обозр. Т. 66. № 1. С. 32–46. – 2001. Оценка перспективных видов рода *Trichogramma* в защите растений. СПб: ВИЗР. 44 с.
- 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. энтотомол. об-ва. Т. 59. С. 1–155.
- Чернышев В.Б., 1996. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ. 304 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.
- 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.
- Reznik S.Ya., Voinovich N.D., Vaghina N.P., 2011. Maternal regulation of *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) diapause: Photoperiodic sensitivity of adult females // Biol. Contr. V. 57. № 2. P. 158–162. – 2011a. Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity // J. Appl. Entomol. V. 135. № 6. P. 438–445.
- Saunders D.S., 1966. Larval diapause of maternal origin. II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis* // J. Insect Physiol. V. 12. № 5. P. 569–581. – 2002. Insect clocks. Amsterdam: Elsevier. 560 p. – 2011. Unity and diversity in the insect photoperiodic mechanism // Entomol. Sci. V. 14. № 3. P. 235–244.
- Tachibana S.-I., Numata H., 2004. Maternal induction of larval diapause and its sensitive stage in the blow fly *Lucilia sericata* // Entomol. Sci. V. 7. № 3. P. 231–235.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S., 1986. Seasonal adaptations of insects. N.Y. 411 p.
- Zaslavski V.A., Umarova T.Ya., 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga. V. 35. № 1. P. 23–29.

**PHOTOPERIODIC RESPONSES OF PUPA AND ADULT DETERMINING
THE MATERNAL INFLUENCE ON PROGENY DIAPAUSE
IN TWO SPECIES OF THE GENUS *TRICHOGRAMMA*
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**

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

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

e-mail: sreznik@zin.ru

The adult photoperiodic responses of two *Trichogramma* species were investigated by exposing adults during 3 days to one of the seven light : dark regimes: L : D = 4 : 20, 8 : 16, 12 : 12, 14 : 10, 16 : 8, 18 : 6, and 20 : 4. The preimaginal stages of these individuals developed under short (L : D = 12 : 12), long (L : D = 20 : 4) or intermediate photoperiods (L : D = 14 : 10 and L : D = 16 : 8 for *Trichogramma principium* and *T. embryophagum*, respectively). The progeny of these females developed under short day L : D = 12 : 12 and at two moderately diapause-inducing temperatures (13 and 14°C for *T. principium*, 14 and 15°C for *T. embryophagum*). In both *Trichogramma* species developed at both temperatures, the percentage of diapausing prepupae was significantly dependent both on the photoperiodic conditions of the preimaginal development of the maternal generation and on the photoperiod which influenced the adult females. The adults showed the typical long-day photoperiodic response with a threshold day lengths of ca 13 h in *T. principium* and ca 16 h in *T. embryophagum*, which practically coincided with the thresholds of the pupal photoperiodic responses of these species revealed in our previous studies. However, the ultra-short photoperiods (L : D = 4 : 20 and 8 : 16) caused a relatively stronger diapause-inducing effect on the progeny being applied to the adult females than being applied to the pupae. Thus, in both studied *Trichogramma* species, the patterns of photoperiodic responses of pupa and adult were somewhat different although they almost coincided in the “ecologically significant” part of the photoperiodic scale.