

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник и А. Н. Овчинников

КУМУЛЯТИВНАЯ ИНДУКЦИЯ ДИАПАУЗЫ В РЯДУ ПОКОЛЕНИЙ У ВИДОВ РОДА *TRICHOGRAMMA* WESTW. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

[S. Ya. REZNIK a. A. N. OVCHINNIKOV. CUMULATIVE INDUCTION OF DIAPAUSE
IN SUCCESSIVE GENERATIONS OF *TRICHOGRAMMA* WESTW. SPECIES
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Хорошо известно, что у большинства исследованных видов насекомых факультативная диапауза индуцируется фотопериодом и (или) температурой, причем воспринимаются эти сигнальные факторы особыми чувствительными стадиями жизненного цикла, которые, естественно, предшествуют диапаузирующей стадии, но, как правило, принадлежат к тому же поколению, хотя в ряде случаев тенденция к диапаузе полностью или частично определяется факторами, влиявшими на самок предшествующего поколения (Данилевский, 1961; Saunders, 1966; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Mousseau, Dingle, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). У некоторых насекомых тенденция к диапаузе зависит также от условий развития поколений, предшествовавших материнскому, но такое «пра-материнское влияние» наблюдается гораздо реже и соответственно исследовано меньше (Богданова и др., 1978; Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Виноградова, 1991; Mousseau, Dingle, 1991; Резник, Кац, 2004; Voinovich et al., 2013).

В частности, материнские и пра-материнские трансгенерационные фотопериодические реакции были выявлены у ряда видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Зимняя предкулолочная диапауза этих паразитоидов индуцируется снижением температуры, а при околопороговых температурах существенную роль играет также длина дня, при которой развивались самки одного или даже двух предшествующих поколений (Vonnemaison, 1972; Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Сорокина, 1987; Voivin, 1994; Сорокина, 2010; Резник, 2011). Более того, как показали недавние исследования (Rezник et al., 2012), у некоторых видов трихограмм развитие одного поколения в условиях короткого дня приводит к постепенно ослабевающему, но статистически достоверному росту тенденции к диапаузе на протяжении 3—4 поколений. Адаптивный смысл пра-материнского влияния, выявленного у большинства исследованных видов рода *Trichogramma* (Voinovich et al., 2013), вероятно, состоит в увеличении доли диапаузирующих особей среди потомства самок, вылетающих из хозяина поздней осенью и поэтому развивавшихся при коротком дне на протяжении не одного, а двух поколений. Открытым, однако, остается вопрос о возможности дальнейшего роста тенденции к диапаузе при развитии в условиях коротко-

го дня трех и большего числа поколений трихограмм. Заметим, что возможность «трансгенерационной аккумуляции», или накопления тенденции к диапаузе на протяжении нескольких последовательных поколений, важна не только для оптимизации методик массового разведения и хранения трихограмм, являющихся важными агентами биологического контроля чешуекрылых-вредителей (Boivin, 1994; Smith, 1996; Сорокина, 2001, 2011). Детальное исследование внешних проявлений материнского влияния на диапаузу потомства позволит приблизиться к расшифровке его механизмов, которые до сих пор представляют собой «интересную, но не исследованную проблему» (Denlinger, 2002).

В данной работе мы изучали возможность аккумуляции фотопериодической информации в последовательных поколениях двух видов трихограмм. Один из них, *Trichogramma telengai* Sor., партеногенетическая форма *T. embryophagum* Htg., описанная А. П. Сорокиной (1987) как отдельный вид, может к настоящему времени считаться «модельным», так как различные экофизиологические механизмы, регулирующие диапаузу, изучены у него лучше, чем у других представителей рода *Trichogramma* (Сорокина, 1987; Войнович и др., 2003; Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2008, 2011a, 2011b; Резник и др., 2011; Вагина и др., 2012). Фотопериодическая и температурная индукция диапаузы второго вида, *T. principium* Sug. et Sor., также была ранее исследована, хотя и не столь подробно (Резник, Кац, 2004; Вагина и др., 2012; Reznik et al., 2012). Существенное для данной работы различие между двумя видами состоит в том, что у *T. principium* праматеринское влияние на диапаузу потомства выражено относительно сильно, а у *T. telengai* — очень слабо (Voinovich et al., 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах были использованы лабораторная линия *T. telengai*, происходящая от особей из Московской обл., и линия *T. principium*, происходящая от особей, собранных в Чимкентской обл. Казахстана. Обе линии на протяжении более чем 10 лет разводились на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) при длине светового дня 18 ч и температуре 20 °С.

Для проведения каждого опыта в пробирку с примерно 1000 особей имаго основной лабораторной линии помещали на 2 ч карточку, на которую было наклеено около 1000 яиц зерновой моли. После этого карточку вынимали из пробирки, удаляли с нее всех оставшихся самок и делили на две части, которые помещали для инкубации в условия длинного (18 ч) и короткого (12 ч) светового дня; остальные условия развития материнских самок (температура 20 °С и относительная влажность воздуха около 75 %) были постоянными во всех вариантах опыта. После завершения развития (через 18—19 дней) имаго, развивавшимся при длине дня 18 ч, предлагали новую карточку с яйцами зерновой моли, которую после 2 ч заражения по той же методике снова делили пополам и помещали в отдельные пробирки, которые инкубировали при длинном и при коротком дне. Карточку, зараженную самками, развивавшимися при длине дня 12 ч, по-прежнему инкубировали при коротком дне. И в дальнейшем на протяжении еще 3 поколений потомство самок, развивавшихся при коротком дне, оставляли в тех же условиях, а потомство самок, развивавшихся при длинном дне, делили на 2 части, одну из которых оставляли в длинном дне, а вторую переносили в короткий день. В результате к 5-му поколению были получены 6 вариантов опыта, в которых самки развивались при коротком дне от 0 (длиннодневный контроль) до 5 поколений (рис. 1). Кроме того, для увеличения количества исследуемых выборок в 3-м и 4-м поколениях в каждую пробирку с вылетевшими имаго клали двойной набор карточек, которые в дальнейшем помещали в 2 отдельные пробирки и, таким образом, во всех вариантах опыта четвертое поколение было представлено двумя, а пятое — четырьмя пробирками. Заметим, что вылет очередного поколения во всех вариантах опыта был по-прежнему строго синхронным, так как температурные условия были одинаковыми. Такая схема опыта в отличие от

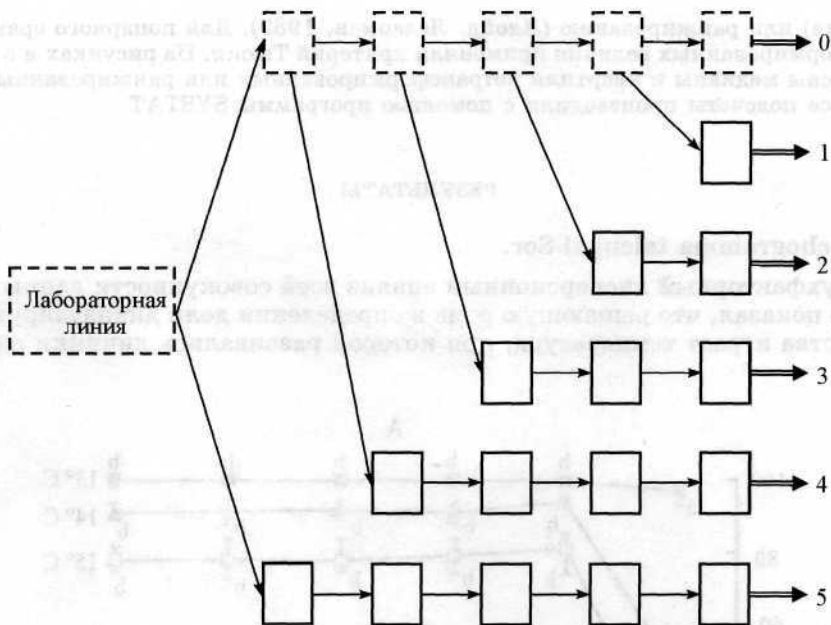


Рис. 1. Схема проведения опыта.

Сплошными линиями обведены поколения, развивавшиеся при коротком дне (12 ч), прерывистыми линиями — поколения, развивавшиеся при длинном дне (18 ч). Одинарные стрелки — последовательность экспериментальных поколений, двойные стрелки — определение доли диапаузирующих особей в потомстве самок 5-го экспериментального поколения. Цифрами справа обозначено число поколений, которое в данном варианте опыта материнские самки развивались при коротком дне до определения доли диапаузирующего потомства.

предшествующих экспериментов (Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013) обеспечила получение синхронно вылетающих самок, различающихся только числом «аккумулированных» циклов развития предшествующих поколений в условиях короткого дня. Синхронность вылета была в данном случае обязательной предпосылкой корректного сравнения, так как несинхронные и в том числе последовательные поколения трихограмм даже при развитии в константных условиях существенно различаются по тенденции к диапаузе (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990; Войнович и др., 2003; Резник, 2011; Войнович и др., 2013).

Когда вылетали самки пятого поколения, к ним в пробирки помещали блок из 9 маленьких карточек, на каждую из которых было наклеено около 100 яиц зерновой моли. После 2 ч заражения эти маленькие карточки разделяли и случайным образом распределяли по трем температурным режимам: 13, 14 и 15 °С, длина дня (12 ч) и влажность (75 %) во всех режимах были одинаковыми. После завершения вылета активно (без диапаузы) развивавшихся особей, т. е. через 40—60 дней в зависимости от температуры, все зараженные яйца зерновой моли были вскрыты. При этом отдельно на каждой карточке подсчитывали число особей, развивавшихся без диапаузы (имаго, реже — куколки), и число диапаузирующих особей (живые предкуколки). Число вылетевших имаго определяли по числу пустых потемневших (зараженных) яиц хозяина с летными отверстиями. Особи, погибшие на стадии личинки или предкуколки, не учитывались. С каждым исследуемым видом трихограммы такой опыт был проведен трижды с использованием в качестве начального разных поколений лабораторной линии. В результате для каждого вида в каждом из 6 вариантов опыта были получены 3 выборки потомства (см. рис. 1). При этом каждая выборка состояла из 3 групп, развивавшихся при разных температурах (по 12 карточек на группу), а в общей сложности опыт включал 648 карточек (более 40 000 особей потомства) на каждый из двух исследованных видов.

Единицей статистической обработки результатов опыта была одна карточка с особями дочернего поколения. Доли диапаузирующих особей перед дисперсионным анализом были подвергнуты нормализующей трансформации (арксинус квадратно-

го корня) или ранжированию (Ллойд, Ледерман, 1989). Для попарного сравнения трансформированных величин применяли критерий Тьюки. На рисунках и в тексте приведены медианы и квартили нетрансформированных или ранжированных данных. Все подсчеты производили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Trichogramma telengai Sor.

Двухфакторный дисперсионный анализ всей совокупности данных ($n = 648$) показал, что решающую роль в определении доли диапаузирующего потомства играет температура, при которой развивались личинки данного

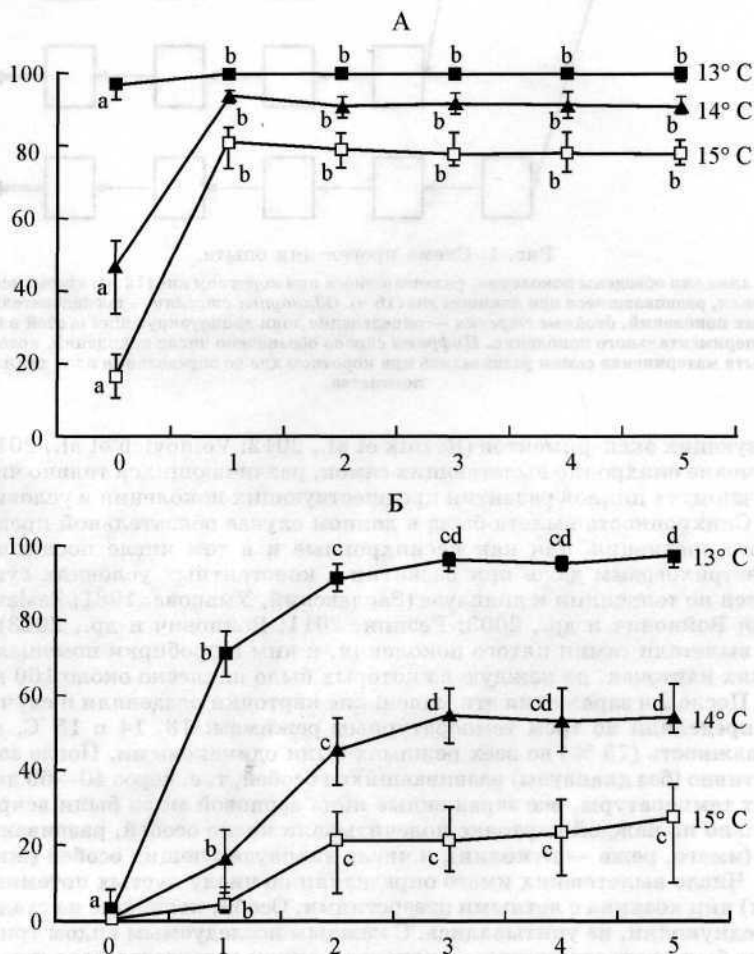


Рис. 2. Влияние температуры и кумулятивной фотопериодической реакции на долю диапаузирующих особей у двух видов трихограмм.

По оси абсцисс — число предшествовавших поколений, развивавшихся в условиях короткого дня (цифры соответствуют обозначениям вариантов опыта на рис. 1); по оси ординат — процентная доля диапаузирующих предкуколок (медианы и квартили); цифрами справа от графиков обозначены температурные режимы развития личинок при определении доли диапаузирующего потомства. А — *Trichogramma telengai* Sor., Б — *Trichogramma principium* Sug. et Sor. Одинаковыми латинскими буквами на одном графике обозначены недостоверно ($p > 0.05$) различающиеся величины (тест Тьюки, примененный к арксинус-трансформированным данным).

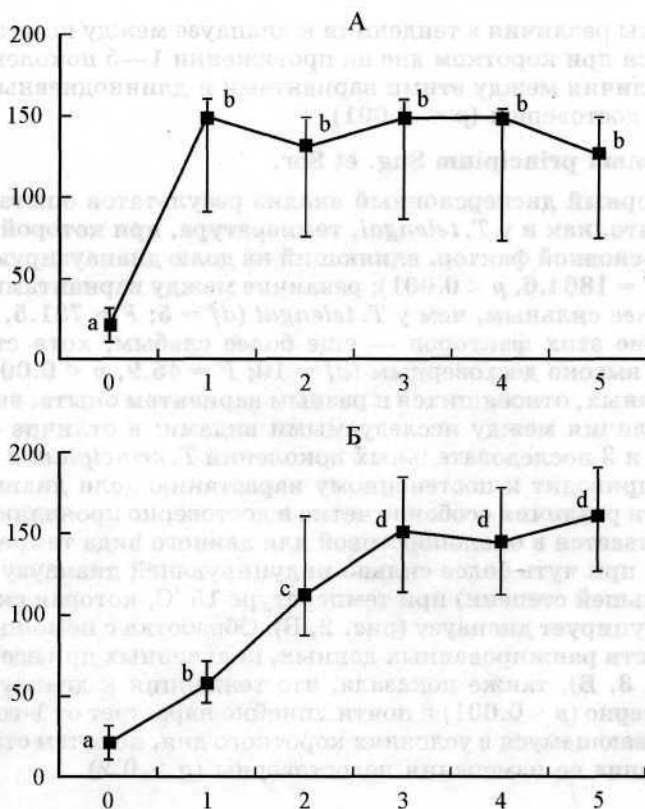


Рис. 3. Влияние кумулятивной фотопериодической реакции на тенденцию к диапаузе у двух видов трихограмм.

По оси абсцисс — число предшествовавших поколений, развивавшихся в условиях короткого дня (цифры соответствуют обозначениям вариантов опыта на рис. 1); по оси ординат — доля диапаузирующих предкуловок (медианы и квартили величин, ранжированных отдельно для каждой температуры). А — *Trichogramma telengai* Sor., Б — *Trichogramma principium* Sug. et Sor. Одинаковыми латинскими буквами на одном графике обозначены недостоверно ($p > 0.05$) различающиеся величины (тест Тьюки, примененный к совокупным ранжированным данным).

поколения ($df = 2, F = 1828.7, p < 0.001$), различие между вариантами опыта также было очень сильным ($df = 5; F = 458.5, p < 0.001$), а взаимодействие этих факторов — относительно слабым, хотя статистически высоко достоверным ($df = 10; F = 62.5, p < 0.001$). Применительно к условиям опыта эти результаты означают, что, хотя доля диапаузирующего потомства определяется в первую очередь температурой, при которой оно развивалось, характер различий между вариантами опыта от температуры зависит слабо. Сходство результатов, полученных при разных температурах, хорошо видно и на рис. 2, А: при любых температурных режимах потомство самок *T. telengai*, развивавшихся при коротком дне, диапаузирует достоверно чаще, чем потомство самок, развивавшихся при длинном дне, но число поколений, развивавшихся при коротком дне, не оказывает достоверного влияния на результаты опыта. Это сходство трендов при различии абсолютных величин (чем ниже температура, тем больше доля диапаузирующих особей) делает целесообразным исключение «фактора температуры» из дальнейшей обработки данных. С этой целью доли диапаузирующего потомства были ранжированы для каждой температуры отдельно, а затем вся совокупность ранжированных данных была подвергнута однофакторному дисперсионному анализу и обработке с помощью теста Тьюки. При этом (рис. 3, А) также не

были выявлены различия в тенденции к диапаузе между потомством самок, развивавшихся при коротком дне на протяжении 1—5 поколений ($p > 0.5$), тогда как различия между этими вариантами и длиннодневным контролем были высоко достоверны ($p < 0.001$).

***Trichogramma principium* Sug. et Sor.**

Двухфакторный дисперсионный анализ результатов опыта с *T. principium* показал, что, как и у *T. telengai*, температура, при которой развивались личинки, — основной фактор, влияющий на долю диапаузирующего потомства ($df = 2$, $F = 1864.6$, $p < 0.001$); различие между вариантами опыта было несколько более сильным, чем у *T. telengai* ($df = 5$; $F = 731.5$, $p < 0.001$), а взаимодействие этих факторов — еще более слабым, хотя статистически по-прежнему высоко достоверным ($df = 10$; $F = 45.9$, $p < 0.001$). Попарное сравнение данных, относящихся к разным вариантам опыта, выявило существенные различия между исследуемыми видами: в отличие от *T. telengai* развитие 1, 2 и 3 последовательных поколений *T. principium* в условиях короткого дня приводит к постепенному нарастанию доли диапаузирующего потомства. Эти различия особенно четко и достоверно проявляются, если потомство развивается в околопороговой для данного вида температуре 14 °С, но заметны и при чуть более сильно индуцирующей диапаузу температуре 13 °С и (в меньшей степени) при температуре 15 °С, которая скорее ингибирует, чем индуцирует диапаузу (рис. 2, Б). Обработка с помощью теста Тьюки совокупности ранжированных данных, полученных при всех трех температурах (рис. 3, Б), также показала, что тенденция к диапаузе потомства весьма достоверно ($p < 0.001$) и почти линейно нарастает от 1-го к 3-му поколению, развивающемуся в условиях короткого дня, но затем стабилизируется и дальнейшие ее изменения недостоверны ($p > 0.2$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В целом полученные нами данные хорошо согласуются с результатами предшествующего исследования, в котором проводилось сравнение материнского и пра-материнского эффектов у нескольких видов трихограмм (Voinovich et al., 2013): «накопление» тенденции к диапаузе в последовательных поколениях, развивающихся в условиях короткого дня, хорошо выражено у *T. principium*, но практически отсутствует у *T. telengai*. Возможно, эти различия связаны с разными ареалами двух исследованных видов: *T. principium* обитает на юге Европы и Казахстана и в Средней Азии (исследованная линия происходит из Чимкентской обл.), где температура осенью снижается постепенно и поэтому в условиях короткого дня успевают развиваться два или большее число поколений трихограмм, а *T. telengai* распространен в Центральной и Северо-Западной Европе и в Сибири (исследованная линия происходит из Московской обл.), где температура снижается быстрее, развитие еще одного «осеннего» поколения сопряжено с большим риском, и поэтому уже первый «короткодневный сигнал» сразу стимулирует очень сильную тенденцию к диапаузе потомства, проявляющуюся даже при относительно высокой температуре (ср. рис. 2, А и Б).

В наших опытах достоверный трансгенерационный кумулятивный эффект наблюдался у *T. principium* на протяжении трех поколений, что также примерно соответствует результатам одного из предшествующих исследований, в котором изучался противоположный процесс: постепенное затухание в ряду последовательных поколений тенденции к диапаузе, индуцированной развитием одного поколения в условиях короткого светового дня (Reznik et al., 2012). Такое совпадение результатов опытов, проведенных на од-

ном виде с помощью разных методик, говорит о том, что трансгенерационная фотопериодическая реакция у *T. principium* действительно длится на протяжении 3—4 поколений. Заметим, что схема опыта, примененная в данной работе (накопление эффекта короткого дня), ближе к естественным условиям, чем схема предшествующего эксперимента (затухание эффекта короткого дня), так как в природе потомство самок трихограмм, развивавшихся при относительно коротком световом дне (в конце лета и осенью), либо диапаузирует, либо развивается при еще более коротком фотопериоде.

Кумулятивная (постепенно накапливающаяся) фотопериодическая реакция была ранее описана для многих видов насекомых, но в подавляющем большинстве случаев речь шла о накоплении эффекта короткодневных или длиннодневных свето-темновых циклов, происходящем на протяжении развития одной стадии и, тем более, одного и того же поколения насекомого (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). В случае материнского влияния на диапаузу потомства, свойственного некоторым видам насекомых, возможно суммирование эффектов, оказываемых на два последовательных поколения, но эти эффекты обычно вызываются разными факторами. Например, у многих перепончатокрылых паразитоидов фотопериодическая реакция материнских особей «суммируется» с температурной реакцией потомства (Ryan, 1965; Saunders, 1966; Griffiths, 1969; Anderson, Kaya, 1974; Brodeur, McNeil, 1989; Kenis, 1997; Milonas, Savopoulou-Soultani, 2000; Polgár, Hardie, 2000; Ahmed et al., 2007). Примеры взаимодействия эффектов одного и того же фактора, индуцирующего или ингибирующего диапаузу и действующего на протяжении нескольких поколений, весьма редки, но отмечены, например, у некоторых видов паутиных клещей и у мух (Гейспец, Симоненко, 1970; Гейспец и др., 1974, 1978) и относительно подробно исследованы у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) (Богданова и др., 1978; Виноградова, 1991). Следует, впрочем, заметить, что различные трансгенерационные эпигенетические эффекты довольно широко распространены среди насекомых (Mousseau, Dingle, 1991; Купеб, Тофт, 2006; Powell, Bale, 2008) и отмечены, в частности, у такого «классического» модельного объекта генетики, как дрозофила (Hercus, Hoffmann, 2000; Kjærsgaard et al., 2007). Поэтому можно ожидать, что дальнейшие детальные исследования выявят трансгенерационные кумулятивные фотопериодические реакции и у других видов насекомых, особенно перспективны в этом отношении поливольтинные виды с факультативной диапаузой, хотя бы отчасти контролируемой материнским влиянием.

ВЫВОДЫ

1. Лабораторные исследования выявили у *T. principium* трансгенерационную кумулятивную фотопериодическую реакцию: развитие 1, 2 и 3 последовательных поколений в условиях короткого дня (12 ч) приводит к постепенному нарастанию доли диапаузирующего потомства.

2. Потомство самок *T. telengai*, развивавшихся при коротком дне, также диапаузирует достоверно чаще, чем потомство самок, развивавшихся при длинном дне, но число последовательных поколений, развивавшихся при коротком дне, не оказывает достоверного влияния на результаты опыта.

3. Возможно, эти различия связаны с разным распространением двух исследованных видов: *T. principium* обитает на юге Европы и Казахстана и в Средней Азии, где температура осенью снижается постепенно и поэтому в условиях короткого дня успевают развиваться два или большее число поколений трихограмм, а *T. telengai* — в Центральной и Северо-Западной Европе и

в Сибири, где температура снижается быстрее, развитие еще одного «осеннего» поколения сопряжено с большим риском и поэтому уже первый «короткодневный сигнал» индуцирует очень сильную тенденцию к диапаузе потомства.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Т. Я. Умаровой.

Работа осуществлена при финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Вагина Н. П., Резник С. Я., Войнович Н. Д. Фотопериодические реакции куколки и имаго, определяющие материнское влияние на диапаузу потомства двух видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2012. Т. 91, вып. 8. С. 967—974.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб., 1991. 255 с.
- Войнович Н. Д., Умарова Т. Я., Кац Т. С., Резник С. Я. Изменчивость фотопериодической реакции *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 264—269.
- Войнович Н. Д., Резник С. Я., Вагина Н. П. Изменчивость «спонтанной» динамики тенденции к диапаузе в ряду поколений *Trichogramma telengai* Sor. // Энтомолог. обозр. 2013. Т. 92, вып. 3. С. 465—479.
- Гейсниц К. Ф., Симоненко Н. П. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig. (Diptera, Drosophilidae) // Энтомолог. обозр. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 83—96.
- Гейсниц К. Ф., Глиняная Е. И., Сапожникова Ф. Д., Симоненко Н. П. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в регуляции сезонных изменений фотопериодической реакции членистоногих // Энтомолог. обозр. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 523—534.
- Гейсниц К. Ф., Глиняная Е. И., Дубынина Т. С., Квитко Н. В., Пиджакова Т. В., Разумова П. П., Сапожникова Ф. Д., Симоненко Н. П., Таранец М. Н. Годичный эндогенный ритм изменений фотопериодической реакции членистоногих и его связь с экзогенными факторами // Энтомолог. обозр. 1978. Т. 57, вып. 4. С. 731—745.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984. 184 с.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.
- 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, вып. 2. С. 255—264.
- Ллойд Э., Ледерман В. Справочник по прикладной статистике. Т. 1. М.: Финансы и статистика, 1989. 510 с.
- Май Фу Кви, Заславский В. А. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1676—1680.

- 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. Vol. 93, N 3. P. 512—518.
- Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // *Annu. Rev. Entomol.* 1991. Vol. 36. P. 511—534.
- Polgár L. A., Hardie J. Diapause induction in aphid parasitoids // *Entomol. Exp. Appl.* 2000. Vol. 97, N 1. P. 21—27.
- Powell S. J., Bale J. S. Intergenerational acclimation in aphid overwintering // *Ecol. Entomol.* 2008. Vol. 33, N 1. P. 95—100.
- 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. Vol. 132, N 6. P. 502—509.
- 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.* 2011a. Vol. 135, N 6. P. 438—445.
- 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.* 2011b. Vol. 57, N 2. P. 158—162.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. Multigenerational maternal effect on diapause induction in *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biocon. Sci. Technol.* 2012. Vol. 22, N 4. P. 429—445.
- Ryan R. B. Maternal influence on diapause in a parasitic insect *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Insect Physiol.* 1965. Vol. 11, N 10. P. 1331—1336.
- Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin. II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis* // *J. Insect Physiol.* 1966. Vol. 12, N 5. P. 569—581.
- 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.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York, 1986. 411 p.
- 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 XI 2013.

SUMMARY

The ability of two *Trichogramma* species (*Trichogramma telengai* Sor. and *T. principium* Sug. et Sor.) to accumulate the effect of the maternal photoperiodic response during 5 consecutive generations reared in laboratory under the short day (12 h) conditions was investigated. Control individuals developed at the same temperature of 20 °C, but under the long day (18 h) conditions. The tendency to diapause was estimated by the proportion of progeny that diapaused under short day conditions at the temperatures of 13, 14 и 15 °C. *Trichogramma principium* manifested an evident transgenerational cumulative photoperiodic response: the development of 1, 2, and 3 consecutive generations under the short day conditions caused a gradual increase in the proportion of diapausing progeny. In *T. telengai*, the progeny of the females that developed under the short day conditions also entered diapause more often than the proge-

ny of those that developed under the long day conditions, but the number of preceding generations which developed under the short day had no effect on the tendency to diapause. This interspecific difference can be possibly explained by the different natural geographic ranges of the two studied species. *Trichogramma principium* occurs in Southern Europe, Southern Kazakhstan, and Central Asia where the autumnal decrease in temperature is very slow and thus two or even more generations of *Trichogramma* can develop under the short day conditions; while *T. telengai* is distributed over Central and North-Western Europe and in Siberia, where the autumnal decrease in temperature is rather fast, the development of one more «autumnal» generation is risky and thus even the first «short-day signal» induces a very strong tendency to the progeny diapause.