

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник, Н. П. Вагина и Н. Д. Войнович

**ВЛИЯНИЕ ПРЕДШЕСТВУЮЩЕГО ОПЫТА И ВОЗРАСТНЫХ
ИЗМЕНЕНИЙ НА ЗАРАЖЕНИЕ ЯИЦ ХОЗЯИНА САМКАМИ
TRICHOGRAMMA BUESI VOEGELE (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE)**[S. Ya. REZNIK, N. P. VAGHINA a. N. D. VOINOVICH. EFFECTS OF PREVIOUS EXPERIENCE
AND AGE-RELATED CHANGES ON HOST EGGS PARASITIZATION BY TRICHOGRAMMA BUESI
VOEGELE (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES]

Внутривидовая изменчивость поведения при заражении выявлена практически у всех исследованных видов насекомых-паразитов. Один из компонентов этой изменчивости — наследуемые различия между особями, другой — фенотипическая пластичность (влияние хозяина, в котором происходило развитие, обучение, физиологическое состояние самки и др.). Кроме того, некоторые абиотические факторы среды также могут влиять на поиск и выбор хозяина. Как было неоднократно показано в исследованиях, проведенных с разными видами паразитов, вышеперечисленные факторы часто взаимодействуют, и вклад каждого из них может быть определен только специальными методами (Lewis et al., 1990; Rosenheim, Rosen, 1991; Barton Browne, 1993; Vinson, 1998; Smid et al., 2007; Roitberg, Bernhard, 2008; Heimpel, Casas, 2008; Jervis et al., 2008). Значительная внутривидовая изменчивость поведения при поиске и заражении хозяев была обнаружена и у многих видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) (Bergeijk et al., 1989; Fleury, Bouletreau, 1993; Резник, 1995; Bjorksten, Hoffmann, 1995, 1998a, 1998b; Nurindah et al., 1999a, 1999b, 1999c; Van Hezewijk et al., 2000; Keasar et al., 2001; Bennett et al., 2002). Заметим, что внутривидовая изменчивость поведения при заражении особенно важна для паразитов — полифагов и олигофагов, в частности и для трихограмм, которые успешно используются для биологического контроля целого ряда насекомых-вредителей, но могут заражать и яйца многих других (преимущественно чешуекрылых) хозяев, обитающих в агроценозах и граничащих с ними естественных сообществах (Smith, 1996; Vinson, 1998; Babendreier et al., 2003).

На протяжении ряда лет мы исследовали реакцию самок разных видов рода *Trichogramma* на яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), относительно малоприспособленного хозяина, близкого по своим качествам к порогу приемлемости для заражения. Использование малопредпочитаемых хозяев позволяет выявить мельчайшие изменения в поведении, так как все экологические и этологические реакции обычно более чувствительны именно в околупороговой области, и, в частности, эффект приобретенного опыта чаще обнаруживается при изучении слабых, а не сильных реакций (Vet et al., 1990; Резник, 1993; Reznik et al., 1998, 2001; Резник и др., 2001; Mansfield, Mills, 2004).

В ходе предшествующих исследований было показано, что доля самок разных видов рода *Trichogramma*, заражающих яйца зерновой моли, увеличивается с ростом температуры и, более того, самки, заразившие яйца зерновой моли при высокой температуре, обычно продолжают заражение и после снижения температуры (Резник, Вагина, 2006; Reznik et al., 2009; Резник и др., 2010). Подобные изменения в поведении могут быть основаны на разных механизмах: от кратковременной памяти до стимуляции оогенеза. Один из способов выяснения механизма — определение длительности существования индуцированной тенденции к заражению малопредпочитаемого хозяина. Кроме того, относительная экологическая значимость приобретенного опыта (детерминация специфичности поиска и выбора хозяев самками насекомых-паразитов в естественных условиях) также зависит от стабильности индуцированных реакций. Поэтому целью данной работы была оценка стабильности тенденции к заражению малопредпочитаемого хозяина (яиц зерновой моли), индуцированной высокотемпературным импульсом у самок *Trichogramma buesi* Voegele (= *T. brassicae* Voegele). Как уже было упомянуто, модификации поведения при заражении могут быть вызваны самыми разными факторами. Поэтому в наших опытах были исследованы не только изменения, вызванные приобретением опыта заражения хозяина, но и возрастные изменения целого ряда параметров: выживаемости самок, числа зрелых яиц в яичниках, тенденции к заражению яиц зерновой моли и плодовитости заражающих самок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты были проведены с линией *T. buesi*, разводимой на протяжении более чем 100 поколений на яйцах зерновой моли. Линия происходит от самок, которые выведены из яиц совок, собранных в Саратовской обл. В начале каждой повторности опыта карточку с несколькими тысячами яиц зерновой моли, приклеенными нетоксичным водорастворимым клеем (эмульсия ПВА), помещали на 2 ч в пробирку, в которой находилось около 1000 имаго *T. buesi*. После этого карточку извлекали из пробирки, оставшихся на ней самок удаляли, а зараженные яйца хозяина инкубировали при 20 °С, влажности воздуха 75 % и фотопериоде С : Т = 18 : 6. При таких условиях развитие *T. buesi* 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. Таким образом, на второй день вылета имаго через 4 ч после включения света в пробирке находилось значительное количество практически разновозрастных особей, которые были немедленно использованы для опытов (самки *T. buesi* вылетают с 20—30 зрелыми яйцами в яичниках и способны заражать хозяев сразу после вылета).

В каждой из 6 повторностей опыта, проведенных с последовательными поколениями лабораторной линии, 450 самок поодиночке помещали в маленькие (8 × 45 мм) пробирки, содержащие каплю 50%-ного водного раствора меда в качестве источника углеводной пищи. В половину пробирок (эксперимент) помещали бумажную карточку с 50—60 яйцами зерновой моли. Контрольным самкам, находящимся в остальных пробирках, был предоставлен только раствор меда. Затем всех самок в течение 4 часов подвергали воздействию температуры 25 °С (первая экспозиция), после чего карточки с яйцами удаляли из пробирок. После первой экспозиции всех самок определенное время содержали при температуре 20 °С без какой-либо возможности контакта с хозяином до второй экспозиции. В течение этого периода всем самкам по-прежнему была предоставлена возможность питаться раствором меда.

В каждой повторности опыта и контрольные, и экспериментальные самки были случайным образом разделены на 9 вариантов. Различия между вариантами состояли в длительности «периода лишения хозяина» (интервала времени между первой и второй экспозициями): 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 16 или 20 дней. Во время второй экспози-

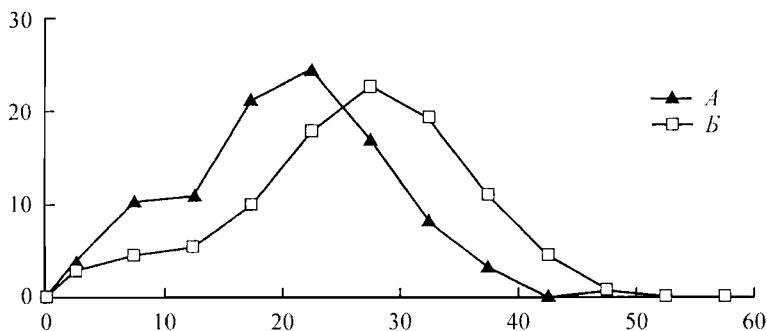


Рис. 1. Распределение заражающих самок *Trichogramma buesi* по числу отложенных яиц.

По оси абсцисс — число отложенных яиц. По оси ординат — доля особей (%). А — первая экспозиция ($n = 183$), Б — вторая экспозиция ($n = 410$).

ции всем контрольным и экспериментальным самкам в течение 48 ч предоставляли для заражения новую карточку с 50—60 яйцами зерновой моли. Вторая экспозиция проходила при температуре 15 °С, в конце ее карточки с яйцами зерновой моли извлекали из пробирок. Таким образом, во всех вариантах первая экспозиция длилась 4 ч и проходила при стимулирующей заражение температуре 25 °С, вторая экспозиция длилась 48 ч и проходила при ингибирующей заражение температуре 15 °С, а в промежутке между экспозициями самок содержали при температуре 20 °С. Различия между контролем и опытом состояли в присутствии или отсутствии яиц хозяина во время первой экспозиции, а различия между вариантами (как опыта, так и контроля) — в длительности периода времени между экспозициями.

В начале второй экспозиции проводили подсчет выживших самок. При определении доли заражающих самок и их средней плодовитости не учитывались самки, погибшие до начала второй экспозиции. В некоторых опытных и контрольных вариантах (с продолжительностью периода лишения хозяина 0, 4, 8, 12, 16 и 20 дней) сразу после завершения второй экспозиции случайная выборка самок была вскрыта с целью определения числа зрелых яиц в яичниках. Кроме того, еще 75 самок (10—15 из каждой повторности) были вскрыты вскоре после вылета (до этого им не предоставляли ни углеводной подкормки, ни яиц хозяина).

Карточки с яйцами зерновой моли, предоставлявшиеся самкам *T. buesi* во время первой и второй экспозиций, инкубировали при температуре 25 °С до вылета имаго следующего поколения. Так как при завершении развития личинок трихограммы зараженные яйца темнеют, по числу потемневших яиц определяли число хозяев, зараженных каждой самкой во время каждой экспозиции. Яйца зерновой моли относительно мелкие, и самки *T. buesi* обычно откладывают в них только по одному яйцу, поэтому число яиц, отложенных самками трихограммы, определяли по числу зараженных ими хозяев.

Распределения числа яиц, отложенных во время первой и второй экспозиций самками, заражавшими яйца зерновой моли (рис. 1), и числа зрелых яиц в яичниках свежевывлетевших самок и самок, отказавшихся от заражения (рис. 2А и 2Б), были близки к нормальному. Эти данные были обработаны с помощью дисперсионного анализа, для попарных сравнений использовали тест Тьюки, для оценки силы и достоверности взаимосвязей — коэффициент корреляции Пирсона, а в качестве описательной статистики использовали средние арифметические и средние отклонения.

Распределение числа зрелых яиц в яичниках самок, заражавших яйца зерновой моли, было явно асимметричным (рис. 2В), эти данные анализировали с помощью непараметрического теста Краскелла—Уоллеса, в качестве описательной статистики использовали медианы и квартили. Предварительная обработка результатов показала, что различия между повторностями опыта по всем вышеупомянутым параметрам недостоверны, поэтому для дальнейшей обработки данные всех повторно-

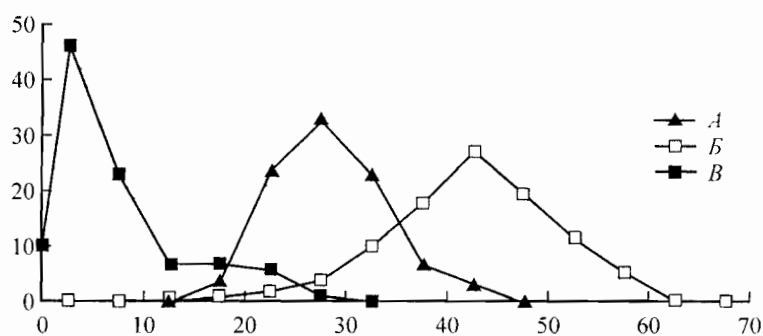


Рис. 2. Распределение самок *Trichogramma buesi* по числу зрелых яиц в яичниках. По оси абсцисс — число зрелых яиц. По оси ординат — доля особей (%). Самки: А — свежевыведшие ($n = 75$), В — отказавшиеся от заражения во время второй экспозиции ($n = 525$), В — заражавшиеся во время второй экспозиции ($n = 95$).

стей были объединены. Для обработки данных по качественным переменным (выживаемость самок и заражение ими яиц зерновой моли) применяли тест Мантеля—Хенцеля, на рисунках и в тексте приведены проценты, подсчитанные для суммы результатов всех повторностей. Вся статистическая обработка данных была проведена с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ

ВЫЖИВАЕМОСТЬ ИМАГО

Как видно на рис. 3, в течение первых 12 дней эксперимента смертность самок *T. buesi* была невысокой и не зависела от предшествующего опыта заражения или контакта с хозяином. Однако на 16-й и 20-й дни выживаемость контрольных самок, которые никогда не контактировали с хозяином, была не резко, но достоверно ($p < 0.02$, тест Мантеля—Хенцеля с повторностью в качестве стратифицирующей переменной) выше. Что

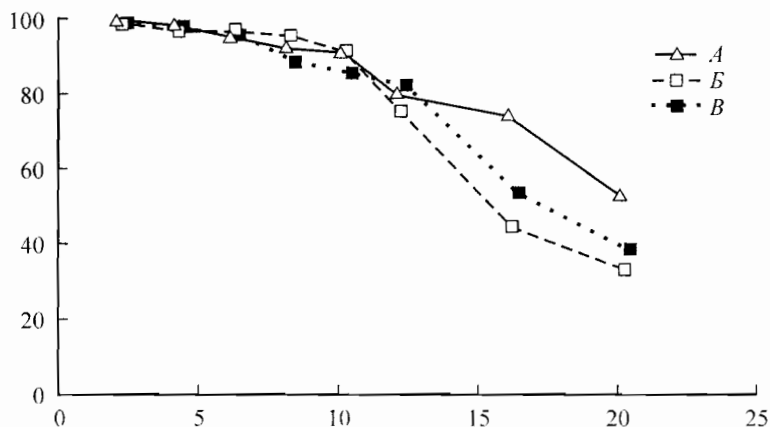


Рис. 3. Влияние опыта заражения хозяина на возрастную динамику выживаемости самок *Trichogramma buesi*.

По оси абсцисс — возраст самок (дни). По оси ординат — выживаемость (%). Самки: А — контрольные (не контактировавшие с хозяином во время первой экспозиции), В — отказавшиеся от заражения во время первой экспозиции, В — заражавшиеся во время первой экспозиции.

же касается экспериментальных особей, различия в выживаемости между самками, которые заражали во время первой экспозиции, и самками, отказавшимися от заражения, были недостоверны на всем протяжении опыта.

ДОЛЯ ЗАРАЖАЮЩИХ САМОК

Во время первой экспозиции опыта яйца зерновой моли в разных повторностях заражали от 8 до 42 % самок (20.8 % от общего количества самок, использованных в разных повторностях и вариантах эксперимента). Во время второй экспозиции доля самок трихограммы, заражавших яйца зерновой моли, составила 24 % от общего количества самок, использованных в эксперименте, и 12 % от общего количества контрольных самок, причем достоверность этих различий была весьма высока ($p < 0.001$, тест Мантеля—Хенцеля с повторностью опыта и возрастом самки в качестве стратифицирующих переменных). Что же касается трихограмм, которые контактировали с хозяином в начале опыта, среди самок, заражавших яйца во время первой экспозиции, доля особей, заражающих во время второй экспозиции, была много выше, чем среди самок, отказывавшихся от заражения во время первой экспозиции (ср. рис. 4Б и 4В). Эти различия были достоверны ($p < 0.01$, тест Мантеля—Хенцеля с повторностью опыта в качестве стратифицирующей переменной) на протяжении первых 16 дней опыта, но практически исчезли на 20-й день после первой экспозиции, так же как и различия между самками, которые заражали яйца зерновой моли во время первой экспозиции, и контрольными самками, которые не контактировали с хозяином. Интересно, что во время второй экспозиции контрольные самки чаще заражали яйца зерновой моли, чем самки, которые отказались заражать яйца этого хозяина во время первой экспозиции. Эти различия были относительно небольшими (ср. рис. 4А и 4Б), но достоверными по совокупности данных за первые 12 дней опыта ($p < 0.01$, тест Мантеля—Хенцеля с повторностью опыта в качестве стратифицирующей переменной).

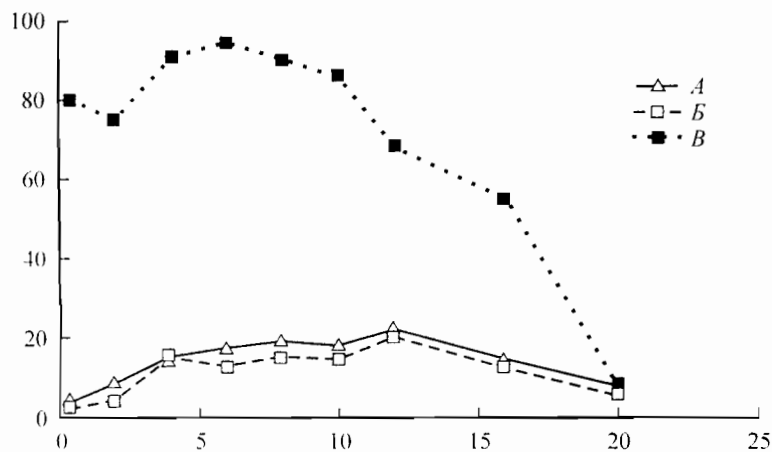


Рис. 4. Влияние возраста и опыта заражения хозяина на долю самок *Trichogramma buesi*, заражавших яйца зерновой моли.

По оси абсцисс — возраст самок (дни). По оси ординат — доля самок, заражавших яйца зерновой моли во время второй экспозиции (%). Самки: А — контрольные (не контактировавшие с хозяином во время первой экспозиции), Б — отказавшиеся от заражения во время первой экспозиции, В — заражавшие во время первой экспозиции.

ПЛОДОВИТОСТЬ ЗАРАЖАЮЩИХ САМОК

Число яиц, отложенных заражающими самками во время первой экспозиции, варьировало от 3 до 46, составив в среднем 20.3 ± 8.3 яиц/самку. Очевидно (см. рис. 1), остальные (не заражавшие) самки представляли собой качественно отличающуюся выборку. Как уже было отмечено, некоторые из самок, заражавших яйца зерновой моли во время первой экспозиции, отказались заражать во время второй экспозиции. Среднее число яиц, отложенных во время первой экспозиции (18.5 ± 8.4 яиц/самку), было у таких трихограмм недостоверно меньше, чем у тех особей, которые продолжили заражение во время второй экспозиции (20.9 ± 8.3 яиц/самку). Среднее число яиц, отложенных заражающими самками во время второй экспозиции, было несколько больше (26.3 ± 9.8 яиц/самку) и достоверно ($p < 0.001$, двухфакторный дисперсионный анализ) зависело и от возраста самки, и от ее предшествующего опыта, причем взаимодействие этих факторов также было достоверным ($p = 0.002$). У контрольных особей число яиц, отложенных во время второй экспозиции, постепенно увеличивалось с возрастом самки в течение первых 10 дней опыта, но к 20-му дню снизилось почти до исходного уровня (рис. 5А). Коэффициенты корреляции Пирсона между возрастом и плодовитостью за эти периоды времени составили соответственно $r = 0.33$ ($n = 109$, $p < 0.01$) и $r = -0.33$ ($n = 55$, $p < 0.05$). Среднее число яиц, отложенных во время второй экспозиции теми самками, которые отказались заражать яйца зерновой моли во время первой экспозиции, резко увеличилось за первые 2 дня опыта и затем постепенно снижалось (рис. 5Б). Коэффициент корреляции плодовитости с возрастом за период со 2-го по 20-й дни опыта у таких самок был достоверно отрицательным: $r = -0.34$, $n = 86$, $p < 0.01$. Среднее число яиц, отложенных во время второй экспозиции теми самками, которые заражали яйца зерновой моли при первой экспозиции, менялось с возрастом сходным образом, но было заметно ниже и достигало максимума на 4-й день (рис. 5В). Коэффициенты корреляции Пирсона между возрастом самки и числом яиц, отложенных ею во время второй экспозиции, составили у этих особей $r = 0.73$ ($n = 82$, $p < 0.001$) и $r = -0.42$ ($n = 140$, $p < 0.001$) для первых 4 дней и для остальных 16 дней опыта соответственно.

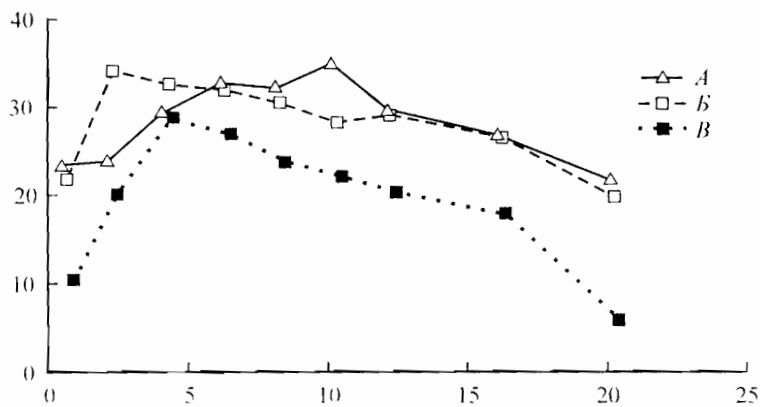


Рис. 5. Влияние возраста и опыта заражения хозяина на плодовитость самок *Trichogramma buesi*.

По оси абсцисс — возраст (дни). По оси ординат — средняя плодовитость особей, заражавших во время второй экспозиции (яиц /самку). Самки: А — контрольные (не контактировавшие с хозяином во время первой экспозиции), Б — отказавшиеся от заражения во время первой экспозиции, В — заражавшие во время первой экспозиции.

ЧИСЛО ЗРЕЛЫХ ЯИЦ В ЯИЧНИКАХ

Среднее число зрелых яиц в яичниках самок сильно зависело от того, заражали ли они хозяев во время второй экспозиции, т. е. непосредственно перед вскрытием (рис. 2). Поэтому данные для заражавших самок и самок, отказавшихся от заражения, были проанализированы отдельно.

У самок, отказавшихся от заражения яиц зерновой моли во время второй экспозиции, число зрелых яиц в яичниках достоверно ($p < 0.001$, двухфакторный дисперсионный анализ) зависело и от возраста самки, и от предшествующего опыта с достоверным ($p = 0.05$) взаимодействием этих факторов. В среднем самки, которые отказались от заражения яиц зерновой моли во время первой экспозиции, имели в яичниках практически столько же яиц, сколько и контрольные самки, не контактировавшие с хозяином: 41.8 ± 9.4 и 43.6 ± 8.0 яиц/самку соответственно. Возрастная динамика числа зрелых яиц у этих двух категорий самок также была сходной (рис. 6А и 6Б). Число яиц, готовых к откладке, увеличивалось на протяжении первых 6 дней опыта: $r = 0.53$ ($n = 102$, $p < 0.001$) и $r = 0.48$ ($n = 134$, $p < 0.001$) для самок, отказавшихся от заражения, и для контрольных самок соответственно. После этого число зрелых яиц в яичниках слабо (недостоверно) снижалось: $r = -0.07$ ($n = 100$, недост.) и $r = -0.13$ ($n = 164$, недост.) для самок, отказавшихся от заражения, и для контрольных самок соответственно. В яичниках тех (относительно немногих) самок, которые заражали яйца зерновой моли во время первой экспозиции, но отказались от заражения во время второй экспозиции, в среднем было 30.5 ± 10.6 яиц, что достоверно ($p < 0.001$) меньше, чем у самок, отказавшихся от заражения во время первой экспозиции, и у контрольных самок. Число зрелых яиц в яичниках самок, прекративших заражение, постепенно увеличивалось с возрастом (рис. 6В), но эта тенденция была недостоверной ($r = 0.32$, $n = 25$, недост.), возможно из-за относительно небольшого объема выборки.

Число зрелых яиц в яичниках самок, заражавших во время второй экспозиции (перед вскрытием), было намного меньше, медиана и квартили со-

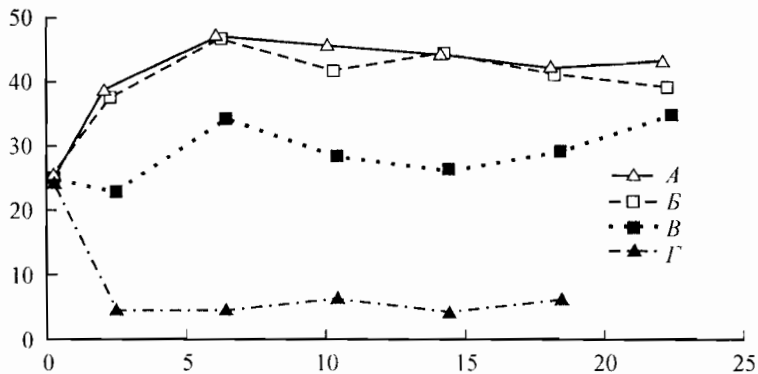


Рис. 6. Влияние возраста и опыта заражения хозяина на число зрелых яиц в яичниках самок *Trichogramma buesi*.

По оси абсцисс — возраст (дни). По оси ординат — число зрелых яиц в яичниках (яиц/самку). Самки: А — не контактировавшие с хозяином во время первой экспозиции и отказавшиеся от заражения во время второй экспозиции; Б — отказавшиеся от заражения во время первой и второй экспозиций; В — заражавшие во время первой экспозиции, но отказавшиеся от заражения во время второй экспозиции; Г — заражавшие во время второй экспозиции. Начало всех четырех графиков (нулевого возраста) соответствует данным для свежевывлетевших самок.

ставили 4 (2—9) яиц/самку. Тест Краскелла—Уоллеса показал, что у этих особей число зрелых яиц практически не зависело ни от возраста самок (рис. 6Г), ни от их предшествующего опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ

ВЫЖИВАЕМОСТЬ ИМАГО

Медиана продолжительности жизни подопытных самок при 20 °С составила в наших опытах около 15 дней — этот результат близок к данным, полученным в предшествующих экспериментах с *T. buesi* и другими видами рода *Trichogramma* (ссылки на многочисленные публикации об этом см.: Reznik et al., 2009). Средняя выживаемость контрольных самок, не контактировавших с хозяевами во время первой экспозиции, была несколько выше, чем средняя выживаемость подопытных особей. Продолжительность жизни самок *Trichogramma bournieri* Pintureau et Babault также возрастала в отсутствие хозяев, пригодных для заражения (Bruce et al., 2006). У самок *Trichogramma platneri* Nagarcatti продолжительность жизни не зависела от лишения хозяина (McDougall, Mills, 1997) или возрастала по мере увеличения времени отсутствия контакта с хозяином (Hohmann, Luck, 2004). Как показали недавние исследования, питание самок *Trichogramma turkestanica* Meyer гемолимфой хозяев вопреки ожиданиям не увеличивает, а уменьшает продолжительность жизни паразитоидов. Возможно, это происходит вследствие более интенсивного использования углеводных резервов для оогенеза (Ferracini et al., 2006; Jervis et al., 2008). Однако у некоторых видов трихограмм (*Trichogramma cacoeciae* Marchal, *T. evanescens* Westw. и *T. minutum* Riley) наличие хозяев, напротив, увеличивало среднюю продолжительность жизни (Bai, Smith, 1993; Schöller, Hassan, 2001).

Заметим, что разница в выживаемости между самками, заражавшими яйца зерновой моли во время первой экспозиции, и самками, отказавшимися от заражения, была в наших опытах недостоверной. По-видимому, не только заражение, но и контакт с отвергнутом хозяином может влиять на продолжительность последующей жизни самок трихограмм. Сходные результаты были получены для *Trichogramma carverae* (Oatman et Pinto): у самок, которые не заразили ни одного хозяина, средняя продолжительность жизни была такой же, как у заражавших самок (Bennett et al., 2002).

ЧИСЛО ЗРЕЛЫХ ЯИЦ В ЯИЧНИКАХ И ПЛОДОВИТОСТЬ САМОК

Малое число зрелых яиц в яичниках заражающих самок (по сравнению с самками, которые не заражали перед вскрытием) было ранее отмечено у нескольких видов рода *Trichogramma* (Reznik et al., 1998; Honda, Luck, 2000; Reznik et al., 2001; Mansfield, Mills, 2002; Резник, Вагина, 2006, 2007). Причина этого, очевидно, заключается в том, что самки, отказывающиеся от заражения, накапливают созревшие яйца, а заражающие самки откладывают их по мере созревания. Следует, однако, отметить, что этот эффект противоречит широко распространенному мнению, что рост числа зрелых (готовых к откладке) яиц приводит к снижению избирательности паразитирования (Mangel, 1989; Rosenheim, Rosen, 1991; Minkenberg et al., 1992; Roitberg, Bernhard, 2008; Heimpel, Casas, 2008).

Кроме того, наши данные убедительно свидетельствуют о том, что число зрелых яиц у самок, не заражавших перед вскрытием, и плодовитость заражавших самок зависят именно от предшествующего заражения, а не от



контакта с хозяином, хотя контакт с даже отвергнутым хозяином, по-видимому, ускоряет созревание яиц у молодых самок. У большинства трихограмм длительное лишение хозяев приводит к снижению средней плодовитости (Hohmann, Luck, 2004; Bruce et al., 2006), а питание гемолимфой хозяина увеличивает интенсивность оогенеза (Ferracini et al., 2006; Jervis et al., 2008).

Что же касается общей возрастной динамики числа зрелых яиц в яичниках самок и числа хозяев, зараженных за определенный промежуток времени, результаты нашего исследования сходны с данными других авторов. Например, у трех ранее исследованных видов рода *Trichogramma* число зрелых яиц в яичниках увеличивается на протяжении первых дней жизни самки (Mills, Kuhlmann, 2000). У молодых самок *T. platneri*, лишенных возможности заражения, число зрелых яиц также заметно увеличивается (Hohmann, Luck, 2004), в то время как у стареющих самок среднее число зрелых яиц, готовых к откладке, и средняя плодовитость часто снижаются (Garcia et al., 2001; Bruce et al., 2006).

ДОЛЯ ЗАРАЖАЮЩИХ САМОК

Хотя самки трихограмм активны при температурах от 10 до 35 °C (Schmidt, 1994), максимальная доля заражающих самок обычно наблюдается при 25—30 °C (Заславский, Кви, 1982; Сорокина, 1987; Резник, Вагина, 2006; Reznik et al., 2009; Резник и др., 2010). Наши предшествующие эксперименты показали, что заражение, индуцированное высокой температурой, часто продолжается и после ее снижения (Резник, Вагина, 2006; Reznik et al., 2009). Судя по результатам данного исследования, эффект приобретенного опыта заражения сохраняется и после 16 дней лишения хозяина, что, насколько нам известно, превышает сроки, когда-либо полученные для насекомых-паразитов. У большинства ранее исследованных видов индуцированное усиление реакции на стимулы, связанные с хозяином или его пищевым субстратом, сохраняется на протяжении менее чем 10 дней (Wardle, Borden, 1985; Vet et al., 1990; Kester, Barbosa, 1991; Udayagiri, Jones, 1993; Резник, 1993, 1995; Cortesero et al., 1995; Bjorksten, Hoffmann, 1998a; Iizuka, Takasu, 1998; Vinson, 1998; Nurindah et al., 1999a, 1999b, 1999c; Fukushima et al., 2001; Reznik et al., 2001; Bleeker et al., 2006; Smid et al., 2007; Schurmann et al., 2009), максимально отмеченная длительность сохранения эффекта — 14 дней (Gandolfi et al., 2003). К тому же, вопреки результатам некоторых предшествующих исследований (например, Smid et al., 2007), эта стабильность эффекта не зависела от количества «сеансов обучения» (числа хозяев, зараженных во время первой экспозиции).

Средняя доля самок *T. buesi*, заражавших яйца зерновой моли во время второй экспозиции, в контроле была несколько выше, чем среди самок, отказавшихся от заражения хозяина во время первой экспозиции. Причина этого, возможно, заключается в том, что во время первой экспозиции у самок с изначально меньшей склонностью к заражению яиц зерновой моли была меньшая вероятность получить опыт заражения. Однако эффект первой экспозиции не может быть объяснен только отбором, так как средняя доля самок, которые заражали яйца зерновой моли во время второй экспозиции, среди контрольных особей была вдвое ниже, чем среди подопытных (включая и тех самок, которые заражали, и тех, которые отказались от заражения во время первой экспозиции).

Возрастные изменения доли заражающих самок среди контрольных особей и среди самок, не заражавших яйца зерновой моли во время первой экс-



позиции, были сходны. В целом литературные данные по возрастной динамике заражения малопредпочитаемых хозяев самками трихограмм весьма противоречивы. Так, например, длительное лишение возможности контакта с хозяином задерживало начало заражения у самок *T. buesi* (Fleury, Bouletreau, 1993), но в ряде опытов доля особей, заражавших яйца *S. cerealella*, увеличивалась с возрастом самок (Bjorksten, Hoffmann, 1998b), а у *T. cacoeciae* и *T. principium* Sug. et Sor. трехдневная задержка времени первого контакта с яйцами хозяина не влияла на процент заражающих особей (Makee, 2005).

Возвращаясь к эффекту опыта заражения, можно заключить, что к 20-му дню опыта доля заражающих особей среди самок, имеющих опыт заражения, была практически такой же, как и среди контрольных самок и среди самок, отказавшихся от заражения во время первой экспозиции. Это резкое исчезновение эффекта накопленного опыта не было связано с какими-либо достоверными изменениями числа зрелых яиц, готовых к откладке, которое часто рассматривается как один из основных факторов, вызывающих изменчивость поведения паразитоидов при поиске, выборе и заражении хозяев (Mangel, 1989; Rosenheim, Rosen, 1991; Minkenberg et al., 1992; Roitberg, Bernhard, 2008; Heimpel, Casas, 2008). Зато исчезновение эффекта накопленного опыта совпадало с периодом роста смертности и снижением доли особей, заражающих яйца зерновой моли, среди контрольных самок и среди самок, не имеющих опыта заражения. По-видимому, резкое падение доли заражающих особей среди самок, имеющих опыт заражения, вызывалось общим снижением активности по мере старения, а не ослаблением эффекта приобретенного опыта, который у трихограмм может считаться практически необратимым, так как период его сохранения близок к длительности активной жизни самок.

Применительно к экологии трихограмм и к их использованию в биологической борьбе с вредителями наши данные свидетельствуют о том, что, во-первых, влияние опыта заражения на поведение самок при поиске и выборе хозяев может быть необратимым и, во-вторых, доля особей, заражающих яйца малопредпочитаемого хозяина, может, помимо прочих факторов, зависеть и от предшествующих температурных условий.

ВЫВОДЫ

1. Самки *Trichogramma buesi*, начавшие заражение яиц зерновой моли при 25 °С, после снижения температуры до 15 °С заражают яйца этого хозяина чаще, чем ранее не заражавшие самки. Этот эффект предшествующего опыта на последующее заражение того же вида хозяина сохраняется при содержании самок, лишенных хозяина, на протяжении 16 дней при 20 °С.

2. Исчезновение эффекта приобретенного опыта, наблюдающееся через 20 дней содержания при тех же условиях, совпадает с периодом роста смертности и общим снижением активности стареющих самок.

3. По-видимому, влияние приобретенного опыта заражения на поведение самок трихограмм при выборе хозяев практически необратимо (период его сохранения близок к длительности активной жизни самок).

За помощь в разведении насекомых авторы глубоко признательны Т. Я. Умаровой (Зоологический институт 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

- 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., 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 // Энтомол. обозр. 1999. Т. 78, вып. 1. С. 3—14.
- Резник С. Я. Обучение в пищевой специализации насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1993. Т. 193. С. 5—72.
- Резник С. Я. Внутривидовая изменчивость специфичности заражения насекомых-паразитов на примере трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1995. Т. 74, вып. 3. С. 507—515.
- Резник С. Я., Вагина Н. П. Влияние температуры на индукцию заражения у самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, вып. 1. С. 48—53.
- Резник С. Я., Вагина Н. П. Влияние предшествующего опыта на реакцию самок *Trichogramma buesi* Voeg. и *T. principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) на разные стадии развития яиц хозяина // Энтомол. обозр. 2007. Т. 86, вып. 1. С. 3—13.
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. О влиянии температуры на индукцию заражения хозяина самками *Trichogramma buesi* Voegele (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2010. Т. 314, № 1. С. 105—117.
- Резник С. Я., Войнович Н. Д., Умарова Т. Я. Сравнительный анализ поведения заражающих и «задерживающих яйцекладку» самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80, вып. 3. С. 545—555.
- 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.
- Babendreier D., Kuske S., Bigler F. Non-target host acceptance and parasitism by *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in the laboratory // Biol. Control. 2003. Vol. 26, N 2. P. 128—138.
- Bai B., Smith S. M. Effect of host availability on reproduction and survival of the parasitoid wasp *Trichogramma minutum* // Ecol. Ent. 1993. Vol. 18, N 4. P. 279—286.
- Barton Browne L. Physiologically induced changes in resource-oriented behavior // Ann. Rev. Ent. 1993. Vol. 38. P. 1—25.
- Bennett D. M., Reynolds K. T., Thomson L. J., Hoffmann A. A. Individual level trade-offs and artifacts in the egg parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Ann. Ent. Soc. Amer. 2002. Vol. 95, N 6. P. 695—700.
- Bergeijk K. E., Bigler F., Kaashoek N. K., Pak G. A. Changes in host acceptance and host suitability as an effect of rearing *Trichogramma maidis* on a factitious host // Ent. Exp. Appl. 1989. Vol. 52, N 3. 229—238.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma* // Ent. Exp. Appl. 1995. Vol. 76, N 1. P. 49—58.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Persistence of experience effects in the parasitoid *Trichogramma nr. brassicae* // Ecol. Ent. 1998a. Vol. 23, N 2. P. 110—117.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Separating the effects of experience, size, egg load, and genotype on host response in *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // J. Ins. Behav. 1998b. Vol. 11, N 1. P. 129—148.
- Bleeker M. A. K., Van Der Zee B., Smid H. M. Octopamine-like immunoreactivity in the brain and suboesophageal ganglion of two parasitic wasps, *Cotesia glomerata* and *Cotesia rubecula* // Anim. Biol. 2006. Vol. 56, N 2. P. 247—257.
- Bruce A. Y., Schulthess F., Mueke J. Factors affecting the bionomics of the eastern African egg parasitoid *Trichogramma bournieri* Pintureau & Babault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Ann. Soc. Ent. Fr. 2006. Vol. 42, N 3—4. P. 423—431.

- Cortesero A. M., Monge J. P., Huignard J. Influence of two successive learning processes on the response of *Eupelmus vuilleti* Crw (Hymenoptera: Eupelmidae) to volatile stimuli from hosts and host plants // *J. Ins. Behav.* 1995. Vol. 8, N 6. P. 751—762.
- Ferracini C., Boivin G., Alma A. Costs and benefits of host feeding in the parasitoid wasp *Trichogramma turkestanica* // *Ent. Exp. Appl.* 2006. Vol. 121, N 3. P. 229—234.
- Fleury F., Bouletreau M. Effect of temporary host deprivation on the reproductive potential of *Trichogramma brassicae* // *Ent. Exp. Appl.* 1993. Vol. 68, N 3. P. 203—210.
- Fukushima J., Kainoh Y., Honda H., Takabayashi J. Learning of host-infested plant volatiles in the larval parasitoid *Cotesia kariyai* // *Ent. Exp. Appl.* 2001. Vol. 99, N 3. P. 341—346.
- Gandolfi M., Mattiacci L., Dorn S. Preimaginal learning determines adult response to chemical stimuli in a parasitic wasp // *Proc. Roy. Soc. (B)*. 2003. Vol. 270, N 1533. P. 2623—2629.
- Garcia P. V., Wajnberg E., Olivejra M. L. M., Tavares J. Is the parasitization capacity of *Trichogramma cordubensis* influenced by the age of the females? // *Ent. Exp. Appl.* 2001. Vol. 98, N 2. P. 219—224.
- Heimpel G. E., Casas J. Parasitoid foraging and oviposition behavior in the field // *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Blackwell Publishing Ltd, USA, 2008. P. 51—70.
- Hohmann C. L., Luck R. F. Effect of host availability and egg load in *Trichogramma platneri* Nagarkatti (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and its consequences on progeny quality // *Brazil. Arch. Biol. Techn.* 2004. Vol. 47, N 3. P. 413—422.
- Honda J. Y., Luck R. F. Age and suitability of *Amorbia cuneana* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Sabulodes aegrotata* (Lepidoptera: Geometridae) eggs for *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biol. Contr.* 2000. Vol. 18, N 1. P. 79—85.
- Iizuka T., Takasu K. Olfactory associative learning of the pupal parasitoid *Pimpla luctuosa* Smith (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *J. Ins. Behav.* 1998. Vol. 11, N 5. P. 743—760.
- Jervis M. A., Eilers J., Harvey J. A. Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies // *Ann. Rev. Ent.* 2008. Vol. 53. P. 361—385.
- Keasar T., Ney-Nifle M., Mangel M., Swezey S. Early oviposition experience affects patch residence time in a foraging parasitoid // *Ent. Exp. Appl.* 2001. Vol. 98, N 2. P. 123—132.
- Kester K. M., Barbosa P. Post-emergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Ins. Behav.* 1991. Vol. 4, N 6. P. 727—742.
- Lewis W. J., Vet L. E. M., Tumlinson J. H., van Lenteren J. C., Papaj D. R. Variations in parasitoid foraging behavior: essential element of a sound biological control theory // *Env. Ent.* 1990. Vol. 19, N 5. P. 1183—1193.
- Makee H. Effects of repeated and delayed exposure to codling moth eggs on reproduction of *Trichogramma cacoeciae* and *T. principium* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) females // *J. Pest Sci.* 2005. Vol. 78, N 1. P. 83—89.
- Mangel M. Evolution of host selection in parasitoids: does the state of the parasitoid matter? // *Amer. Nat.* 1989. Vol. 133, N 5. P. 688—705.
- Mansfield S., Mills N. J. Host egg characteristics, physiological host range, and parasitism following inundative releases of *Trichogramma platneri* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in walnut orchards // *Env. Ent.* 2002. Vol. 31, N 4. P. 723—731.
- Mansfield S., Mills N. J. A comparison of methodologies for the assessment of host preference of the gregarious egg parasitoid *Trichogramma platneri* // *Biol. Contr.* 2004. Vol. 29, N 3. P. 332—340.
- McDougall S. J., Mills N. J. The influence of hosts, temperature and food sources on the longevity of *Trichogramma platneri* // *Ent. Exp. Appl.* 1997. Vol. 83, N 2. P. 195—203.
- Mills N. J., Kuhlmann U. The relationship between egg load and fecundity among *Trichogramma* parasitoids // *Ecol. Ent.* 2000. Vol. 25, N 3. P. 315—324.

- Minckenberg O. P. J. M., Tatar M., Rosenheim J. A. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior // *Oikos*. 1992. Vol. 65, N 1. P. 134—142.
- Nurindah, Cribb B. W., Gordh G. Influence of rearing hosts on host size acceptance by *Trichogramma australicum* // *BioControl*. 1999a. Vol. 44, N 2. P. 129—141.
- Nurindah, Cribb B. W., Gordh G. Effects of physiological condition and experience on oviposition behaviour of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on eggs of *Helicoverpa armigera* Hubner (Lepidoptera: Noctuidae) // *Austral. J. Ent.* 1999b. Vol. 38, N 2. P. 104—114.
- Nurindah, Cribb B. W., Gordh G. Experience acquisition by *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Austral. J. Ent.* 1999c. Vol. 38, N 2. P. 115—119.
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Umarova T. Ya. Egg retention in the presence of a host in *Trichogramma* females // *J. Appl. Ent.* 1998. Vol. 122, N 9—10. P. 555—559.
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Umarova T. Ya. Long-term egg retention and parasitization in *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *J. Appl. Ent.* 2001. Vol. 125, N 4. P. 169—175.
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Vaghina N. P. Effect of temperature on the reproduction and development of *Trichogramma buesi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Eur. J. Ent.* 2009. Vol. 106, N 4. P. 535—544.
- Roitberg B., Bernhard P. State-dependent problems for parasitoids: case studies and solutions // *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Blackwell Publishing Ltd, USA, 2008. P. 337—356.
- Rosenheim J. A., Rosen D. Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influences of egg load and experience // *J. Anim. Ecol.* 1991. Vol. 60, N 3. P. 873—893.
- Schmidt J. M. Host recognition and acceptance by *Trichogramma* // *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford, UK, 1994. P. 165—199.
- Scholler M., Hassan S. A. Comparative biology and life tables of *Trichogramma evanescens* and *T. cacoeciae* with *Ephestia elutella* as host at four constant temperatures // *Ent. Exp. Appl.* 2001. Vol. 98, N 1. P. 35—40.
- Schurmann D., Collatz J., Hagenbucher S., Ruther J., Steidle J. L. M. Olfactory host finding, intermediate memory and its potential ecological adaptation in *Nasonia vitripennis* // *Naturwissenschaften*. 2009. Vol. 96, N 3. P. 383—391.
- Smid H. M., Wang G., Bukovinszky T., Steidle J. L. M., Bleeker M. A. K., van Loon J. J. A., Vet L. E. M. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps // *Proc. Roy. Soc. (B)*. 2007. Vol. 274, N 1617. P. 1539—1546.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Ann. Rev. Ent.* 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Udayagiri S., Jones R. L. Variation in flight response of the specialist parasitoid *Macrocentrus grandii* Goidanich to odours from food plants of its European corn borer host // *Ent. Exp. Appl.* 1993. Vol. 69, N 2. P. 183—193.
- Van Hezewijk B. H., Bourchier R. S., Smith S. M. Searching speed of *Trichogramma minutum* and its potential as a measure of parasitoid quality // *Biol. Contr.* 2000. Vol. 17, N 2. P. 139—146.
- Vet L. E. M., Lewis W. J., Papaj D. R., van Lenteren J. C. A variable-response model for parasitoid foraging behavior // *J. Ins. Behav.* 1990. Vol. 3, N 4. P. 471—490.
- Vinson S. B. The general host selection behavior by parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species // *Biol. Contr.* 1998. Vol. 11, N 2. P. 79—96.
- Wardle A. R., Borden J. H. Age-dependent associative learning by *Exeristes robotator* F. (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Can. Ent.* 1985. Vol. 117, N 5. P. 605—616.

SUMMARY

The influence of the previous parasitization experience and age-related endogenous changes on the parasitization of *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera: Gelechiidae) eggs by *Trichogramma buesi* Voegelé (Hymenoptera: Trichogrammatidae) females was estimated in the laboratory conditions. The experiment included two exposures separated by a period lasting from 0 to 20 days at 20 °C. The first exposure lasted for 4 h and was conducted at the temperature of 25 °C which promoted parasitization. The second exposure lasted 48 h and was conducted at the temperature of 15 °C which inhibited parasitization. The survival of the control females (deprived of the hosts at the first exposure) was slightly higher than that of the experimental wasps. The mean number of mature eggs and the mean fecundity during the second exposure were lower in females that parasitized during the first exposure than in controls and in females that rejected the host during the first exposure. The proportion of *T. buesi* females that parasitized *S. cerealella* eggs during the second exposure was much higher among the females that started parasitization during the first exposure than among controls and among those that rejected the host during the first exposure. This effect of the previous parasitization experience on the following parasitization of the same host species persisted for 16 days. However, on day 20 after the first exposure the proportion of the parasitizing individuals among the experienced females was the same as among controls and those that rejected the host during the first exposure. This sharp decay in the effect of experience coincided with an increase in mortality and with a decrease of the proportion of parasitizing females among controls. Thus, the experience-induced behavioral changes *per se* could be considered as practically permanent, since the period of their persistence is close to the female active life span.