

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник, Н. П. Вагина и А. Л. Васильев

ФОТОТЕРМИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДИАПАУЗЫ У TRICHOGRAMMA PICEUM DJUR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

[S. Ya. REZNIK, N. P. VAGHINA а. A. L. VASILJEV. PHOTO-THERMAL REGULATION OF DIAPAUSE IN TRICHOGRAMMA PICEUM DJUR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Фототермическая регуляция диапаузы у паразитоидов-яйцеедов из рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) изучена к настоящему времени относительно подробно. Известно, что все исследованные виды этого рода, обитающие в умеренном климате, зимуют на стадии предкуколки, причем основным сигнальным фактором, индуцирующим диапаузу, является снижение температуры, а длина дня практически не влияет на диапаузу данного поколения (Сорокина, 1987; Сорокина, Масленникова, 1987; Voivin, 1994; Сорокина, 2010; Резник и др., 2011). Однако при околопороговых температурах доля диапаузирующих особей существенно зависит от фотопериода, влиявшего на самок одного или нескольких предшествующих поколений (Заславский, Умарова, 1981; Заславский, Май Фу Кви, 1982; Сорокина, Масленникова, 1986; Laing, Corrigan, 1995; Резник, 2011). В подавляющем большинстве вышеупомянутых работ изучались реакции на два или три контрастных фотопериода. Реакции на полный спектр длин дня были изучены лишь у немногих видов трихограмм (Май Фу Кви, Заславский, 1983; Zaslavski, Umarova, 1990; Войнович и др., 2003; Резник, Кац, 2004) и ни разу не были исследованы в сочетании с несколькими температурными режимами развития потомства.

Хотя взаимодействие температурной и фотопериодической реакций было ранее изучено у многих видов насекомых, практически во всех исследованиях фотопериод и температура одновременно действовали на одну и ту же стадию развития насекомого, а у трихограмм действие этих двух сигнальных факторов приходится не только на разные стадии развития, но и на разные поколения: фотопериод воспринимается куколками и имаго материнского поколения (Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2011a, 2011b), а температура — эмбрионами и личинками дочернего поколения (Reznik et al., 2008). Такой тип регуляции диапаузы был исследован у относительно небольшого числа видов с выраженным материнским эффектом (Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Однако и в этих случаях изучались либо реакции диапаузирующего поколения на спектр температур в сочетании с двумя или тремя фотопериодическими режимами развития предшествующего поколения, либо фотопериодические реакции материнских особей при развитии потомства при одной околопороговой температуре. Взаимодействие температурной реакции потомства с материнской фото-

периодической реакцией, насколько нам известно, ни разу не становилось объектом специального исследования.

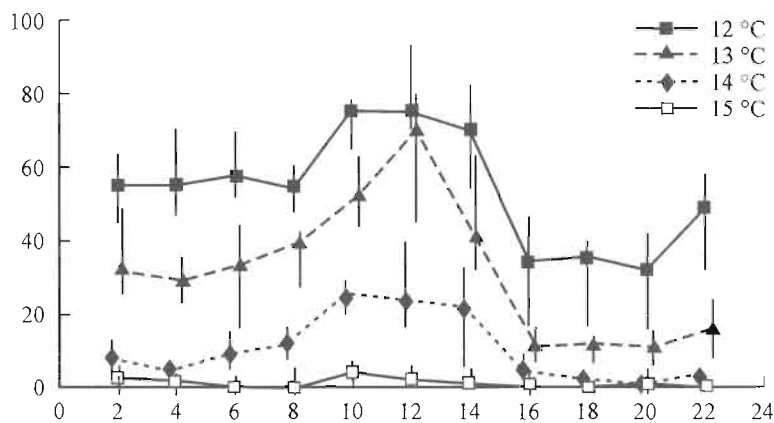
Цель данной работы состояла в изучении взаимодействия фотопериода и температуры в определении доли диапаузирующих особей *Trichogramma piceum* Djur. — вида, у которого фототермическая регуляция диапаузы ранее не была детально исследована. Трихограммы, естественные враги многих чешуекрылых вредителей сельского и лесного хозяйства, широко используются для биологической защиты растений и являются важным компонентом природных биоценозов (Smith, 1996). Хотя в настоящее время *T. piceum* в биометодике, насколько нам известно, не применяется, в 90-х годах XX в. рассматривалась возможность использования этого вида для борьбы с листовёртками и яблонной плодовой жоржкой (Васильев, 1995, 2005, 2007). Кроме того, по некоторым данным (Zimmermann et al., 2003), *T. piceum* — наиболее перспективный вид трихограмм для биологической борьбы с платяной молью *Tineola bisselliella* (Lepidoptera, Tineidae). Индукция диапаузы, обеспечивающей возможность длительного хранения живого материала, — существенный элемент методики массового разведения насекомых. Поэтому сведения о факторах, индуцирующих диапаузу *T. piceum*, могут оказаться важными и для практики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследована линия *T. piceum*, которая происходит от особей, выведенных из яиц листовёрток, собранных в лесных станциях в Болгарии (Васильев, 2008), и на протяжении более чем 30 лет поддерживается в Лаборатории биометода Всероссийского НИИ защиты растений на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) по стандартной методике (Методическое руководство ..., 1979) при температуре 20—25 °С и длине дня 18 ч. Для проведения данных опытов было использовано потомство самок, развивавшихся в течение 5 и более поколений в Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН на том же хозяине в строго константных условиях (20 °С, длина дня 18 ч). В начале каждого опыта блок из 11 картонных карточек, на каждую из которых было наклеено 200—300 яиц зерновой моли, был предоставлен для заражения на 2—4 ч примерно 1000 свежевывлетевших самок *T. piceum*. Затем карточки с зараженными яйцами зерновой моли (материнское поколение) случайным образом распределяли по пробиркам и инкубировали при 20 °С и различной длине дня: 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 или 22 ч. В день массового вылета имаго материнского поколения в каждую пробирку на 2 часа помещали для заражения блок из 12 карточек с яйцами зерновой моли (около 50 яиц на карточку). После этого карточки с только что зараженными яйцами (дочернее поколение) разделяли и случайным образом распределяли по 4 температурным режимам развития дочернего поколения: 12, 13, 14 или 15 °С (длина дня во всех случаях составляла 12 ч). В указанных температурных режимах личинок трихограмм содержали в течение месяца, после чего для ускорения вылета имаго недиапаузирующей фракции весь материал переносили в 15 °С. Таким образом, опыт включал 44 варианта (комбинации 11 фотопериодических режимов развития материнского поколения и 4 температурных режимов развития дочернего поколения).

Стандартная методика определения доли диапаузирующих особей подробно описана нами ранее (Войнович и др., 2003; Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2008, 2011a, 2011b). После массового вылета недиапаузивавших особей дочернего поколения (т. е. через 40—90 дней после заражения в зависимости от температуры) все зараженные яйца зерновой моли вскрывали и подсчитывали на каждой карточке число особей, развивавшихся без диапаузы (имаго, значительно реже — мертвые или живые куколки), и диапаузирующих особей (живые предкуколки). Немногие трихограммы, погибшие на стадии личинки или предкуколки, не учитывались.

Каждый из 44 вариантов опыта был осуществлен в 4 повторностях с использованием разных поколений лабораторной линии. Единицей статистической обработки



Влияние фотопериодических условий развития материнского поколения и температурного режима развития потомства на долю диапаузирующих предкуловок *Trichogramma piceum* Djur.

По горизонтальной оси — длина дня, при которой развивались материнские самки (ч). По вертикальной оси — доля диапаузирующих особей (%), медианы и квартили).

результатов опыта была карточка с особями дочернего поколения. Поскольку в каждой повторности каждого варианта опыта использовались 3 такие карточки, общий объем исследованной выборки составил 528 карточек (около 20 000 зараженных яиц зерновой моли). Доли диапаузирующих особей были подвергнуты арксинус-трансформации (Ллойд, Ледерманн, 1984), а затем — дисперсионному анализу. На рисунках и в тексте приведены медианы и квартили нетрансформированных процентных показателей. Все подсчеты производили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При 15 °C практически все личинки *T. piceum* развивались без диапаузы. При 12—14 °C влияние длины дня было очевидным (см. рисунок), причем относительная важность этой материнской фотопериодической реакции нарастала с температурой: по результатам однофакторного дисперсионного анализа коэффициент Фишера F составил 11.0, 15.9 и 21.1 при 12, 13 и 14 °C соответственно. На графике видно также, что доля диапаузирующего потомства всегда достигала максимума у самок, развивавшихся при длине дня 10—12 ч, но при 14 °C этот максимум составил всего 25, при 13 °C — около 70, а при 12 °C — почти 80 %. Под действием ультракоротких (менее 8—10 ч) дней тенденция к диапаузе при всех температурах достоверно ($p < 0.005$) снижалась. Некоторый рост доли диапаузирующего потомства у самок, развивавшихся при длине дня 22 ч, при всех температурах недостоверен ($p > 0.4$). Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что решающую роль в определении доли диапаузирующего потомства играет температурная реакция самих личинок ($F = 296$, $p < 0.001$), материнская фотопериодическая реакция не так сильна, хотя тоже высоко достоверна ($F = 40$, $p < 0.001$), а взаимодействие этих двух факторов оказалось слабым и статистически недостоверным ($F = 1.4$, $p = 0.1$).

Итак, при всех температурных режимах развития дочернего поколения материнская фотопериодическая реакция *T. piceum* носит ярко выраженный длиннодневный характер: короткий день индуцирует, а длинный — ингибирует диапаузу потомства, причем под действием ультракоротких (менее 8—10 ч) дней тенденция к диапаузе также снижается. Аналогичные реакции выявлены и у многих других насекомых с зимней факультативной диапаузой (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et

al., 1986; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004), в том числе у трихограмм *T. pintoi* Voegele (Май Фу Кви, Заславский, 1983; Zaslavski, Umarova, 1990), *T. embryophagum* Hartig (Войнович и др., 2003) и *T. principium* Sug. et Sor. (Резник, Кац, 2004), хотя у последнего вида снижение тенденции к диапаузе при ультракоротких днях не обнаружено.

Правый (экологически значимый) порог длиннодневной материнской фотопериодической реакции *T. piceum* составил ~ 14—15 ч. Примерно такой же результат был получен для *T. pintoi* (Май Фу Кви, Заславский, 1983; Zaslavski, Umarova, 1990) и *T. principium* (Резник, Кац, 2004), а у *T. embryophagum* пороговая длина составляет около 16 ч (Войнович и др., 2003), что, вероятно, связано с его более северным распространением. Увеличение пороговой длины дня с ростом географической широты местообитания свойственно и многим другим насекомым с длиннодневной фотопериодической реакцией, регулирующей зимнюю диапаузу (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004).

На рисунке видно также, что пороговая длина дня не зависит от температуры; это подтверждается и приведенными выше результатами двухфакторного дисперсионного анализа (взаимодействие фотопериода и температуры недостоверно). При одновременном влиянии фотопериода и температуры на индукцию диапаузы обычно наблюдается иная картина: хотя у ряда видов насекомых порог длиннодневной фотопериодической реакции термостабилен (т. е. практически не меняется с температурой), у большинства исследованных видов при росте температуры пороговая длина дня увеличивается (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004). У трихограмм взаимодействие прямой температурной и материнской фотопериодической реакций выражается в «фотопериодической коррекции температурной реакции»: при уменьшении длины дня, действовавшей на самок, порог температурной реакции их потомства увеличивается (Май Фу Кви, Заславский, 1983). Наши исследования показали, что порог этой фотопериодической реакции материнских особей (фактически проявляющейся у потомства) не меняется с температурой. По-видимому, хотя сама материнская фотопериодическая реакция проявляется только в определенных, весьма узких, температурных границах (Заславский, Умарова, 1981; Заславский, Май Фу Кви, 1982; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Laing, Corrigan, 1995; Сорокина, 2010), относительная способность разной длины дня индуцировать диапаузу потомства не зависит от температуры, при которой это потомство развивается.

ВЫВОДЫ

1. Как и у других исследованных видов трихограмм, предкуколичная диапауза *Trichogramma piceum* детерминирована температурным режимом развития личинок (при снижении температуры доля диапаузирующих особей увеличивается) и фотопериодическими условиями развития материнских особей (при увеличении длины дня доля диапаузирующего потомства снижается).

2. Правый (экологически значимый) порог этой длиннодневной материнской фотопериодической реакции составляет 14—15 ч, при изменении температуры меняется высота пика, но не положение порога реакции. По-видимому, хотя материнская фотопериодическая реакция проявляется только в определенных, весьма узких температурных границах, относительная способность разной длины дня индуцировать диапаузу потомства не зависит от температуры, при которой это потомство развивается.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А. Л. Сравнительная оценка миграционного поведения в кроне яблони у разных видов трихограмм (Hym., Trichogrammatidae) // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность. СПб., 1995. С. 295.
- Васильев А. Л. Оценка перспективности применения видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) для контроля яблонной плодовой гнили (*Laspeyresia pomonella* L.) // Биологические средства защиты растений, технологии их изготовления и применения. СПб., 2005. С. 156—159.
- Васильев А. Л. Изучение влияния температуры и относительной влажности воздуха на биологические показатели нескольких видов трихограмм (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Инф. бюл. ВПРС МОББ. 2007. Вып. 38. С. 51—53.
- Васильев А. Л. Биоэкологическое обоснование выбора *Trichogramma jakarticum* Sor. (Hym., Trichogrammatidae) для борьбы с яблонной плодовой гнилью в садах Приазовья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2008. 19 с.
- 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) // Энтомологический обзор. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 264—269.
- 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) // Энтомологический обзор. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.
- Заславский В. А., Май Фу Кви. Экспериментальное исследование некоторых факторов, влияющих на плодовитость *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологический обзор. 1982. Т. 61, вып. 4. С. 724—736.
- 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 // Энтомологический обзор. 2008. Т. 87, вып. 2. С. 255—264.
- Ллойд Э., Ледерман В. Справочник по прикладной статистике. Т. 1. М., 1989. 510 с.
- Май Фу Кви, Заславский В. А. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1676—1680.
- Методическое руководство по выявлению, определению и изучению трихограммы. М., 1979. 58 с.
- Резник С. Я. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2011. Т. 47, вып. 6. С. 434—443.
- Резник С. Я., Кац Т. С. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологический обзор. 2004. Т. 83, вып. 4. С. 776—785.
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. О прямом влиянии фотопериода на диапаузу *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 5. С. 568—572.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб., 2004. 275 с.

- Сорокина А. П. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1987. Т. 66, вып. 1. С. 32—46.
- Сорокина А. П. Фототермические реакции, контролирующие диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области // Вестн. защ. раст. 2010. № 3. С. 51—54.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. ЛГУ. 1986. Сер. 3. Вып. 1. С. 9—14.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 689—699.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтомол. общ-ва. Л., 1977. Т. 59. 155 с.
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wallingford, 1994. P. 219—244.
- Denlinger D. L. Regulation of diapause // Annu. Rev. Entomol. 2002. Vol. 47. P. 93—122.
- Laing J. E., Corrigan J. E. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod // Canad. Ent. 1995. Vol. 127, N 1. P. 103—110.
- 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. 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.
- Saunders D. S. Insect Clocks. Amsterdam, 2002. 560 p.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Annu. Rev. Ent. 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects. New York, 1986. 411 p.
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga. 1990. Vol. 35, N 1. P. 23—29.
- Zimmermann O., Scholler M., Prozell S. Investigations on the biological control of *Tineola bisselliella* (Lepidoptera: Tineidae) with *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Advances in stored product protection. York, U. K., 2003. P. 319—321.

Зоологический институт РАН,

Санкт-Петербург;

Всероссийский НИИ защиты растений,

Санкт-Петербург (Пушкин).

Поступила 10 III 2012.

SUMMARY

Interaction of the photoperiodic conditions of development of maternal females (day lengths of 2 to 22 h at 20 °C) with the thermal regime of development of their progeny (12 to 15 °C at day length of 12 h) in determination of prepupal diapause in *Trichogramma piceum* was studied in laboratory conditions. At 15 °C the diapause was practically absent. At lower temperatures, the proportion of diapausing prepupae was maximal (25 % of larvae at 14 °C, 70 % of larvae at 13°, and 80 % of larvae at 12 °C) if the maternal females developed under short day conditions (10—12 h). When females developed at day lengths of

18—20 h, the diapause of progeny was rarely recorded at all temperatures, but ultra-short (less than 8—10 h) days also caused a decrease in the proportion of diapausing progeny. The right (ecologically important) threshold of this maternal long-day photoperiodic response was about 14—15 h independently of the temperature during the progeny development. These results allow clarifying the mechanism of the «maternal photoperiodic correction of the progeny thermal response». Although the impact of the maternal photoperiodic response can be revealed only within a very narrow thermal range, the relative strength of the diapause-inducing effect of different day lengths is independent of the temperature regimen of progeny development.