

УДК 591.5 (595.792)

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

**ВЛИЯНИЕ ХОЛОДОВОГО ШОКА НА ЗАРАЖЕНИЕ ЯИЦ ХОЗЯИНА
САМКАМИ TRICHOGRAMMA BUESI VOEGELE
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**[N. D. VOINOVICH, N. P. VAGHINA a. S. Ya. REZNIK. EFFECTS OF COLD SHOCK
ON HOST EGGS PARASITIZATION BY TRICHOGRAMMA BUESI VOEGELE
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES]

Активность насекомых, как и других эктотермных организмов, существенно зависит от температуры окружающей среды. Нижний предел оптимума для большинства видов насекомых составляет около 15 °С, при более низких температурах наблюдается резкое снижение активности, а длительное воздействие близких к нулю или отрицательных температур на неподготовленных к зимовке насекомых обычно приводит к летальному исходу (Чернышев, 1996).

В ходе предшествующих исследований (Reznik et al., 1998, 2001; Резник и др., 2001, 2011) нами было показано, что при предоставлении яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) начало заражения самками некоторых видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) задерживается на срок до 10 дней. Скорость индукции заражения (величина, обратно пропорциональная длительности задержки заражения) в пределах зоны температурного оптимума линейно возрастает с температурой. Более того, самки, заразившие яйца зерновой моли при высокой температуре, проявляют тенденцию к продолжению заражения и при относительно низких температурах (Резник, Вагина, 2006а; Reznik et al., 2009; Резник и др., 2010, 2011). Специальные эксперименты показали также, что тепловой шок (кратковременное воздействие сублетально высокой температуры) приводит к снижению доли самок, начинающих заражение, но самки, уже начавшие заражение, как правило, продолжают его и после теплового шока (Резник, Вагина, 2006б). Такая стабильность тенденции к продолжению заражения может базироваться на целом ряде механизмов, одним из которых является обучение (Резник, 1993; Turlings et al., 1993; Bjorksten, Hoffmann, 1998; Reznik et al., 2003). Исследование факторов, снижающих стабильность реакции, — один из способов уточнения лежащих в ее основе механизмов. Например, опыты с разными видами насекомых показали, что холодовой шок обычно препятствует сохранению долговременной памяти (Perisse et al., 2007; Emden et al., 2008; Lizé et al., 2010).

Исследование влияния холодowego шока (кратковременного воздействия сублетально низкой температуры) на индукцию и продолжение заражения яиц определенного вида хозяина важно и для практики биометода. Трихограммы широко применяются для борьбы с различными чешуекрылыми —

вредителями сельского и лесного хозяйства, причем термолабильность активности трихограмм является существенным препятствием для их эффективного использования в условиях умеренного климата (Pak, Heiningen, 1985; Smith, 1996; Сорокина, 2001, 2008; Heimpel, Casas, 2008; Pizzol et al., 2010). С другой стороны, низкие положительные температуры используются для относительно длительного хранения недиапаузирующих стадий трихограмм: личинок, куколок и даже имаго (Шляхтич и др., 1989; Jalali, 1992; Boivin, 1994; Kumar et al., 2005; Yilmaz et al., 2007; Özder, 2008; Colinet, Boivin, 2011).

В данной работе мы исследовали влияние холодового шока на выживаемость самок *Trichogramma buesi* Voegelé, их плодовитость и тенденцию к заражению яиц зерновой моли.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *T. buesi*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли в константных условиях (при фотопериоде С : Т = 18 : 6 и температуре 20 °С).

В начале каждого опыта свежевывлетевшим имаго *T. buesi* предоставляли 2—4 ч для спаривания, а затем самок поодиночке рассаживали в небольшие (8 × 45 мм) пробирки. Для подкормки самок на внутреннюю стенку каждой пробирки наносили узкую полоску 50% -ного раствора меда. В соответствии со схемой опыта (см. далее) некоторым самкам предоставляли для заражения 50—60 яиц зерновой моли, наклеенных на пронумерованные карточки из плотной бумаги.

В начале первого опыта всех самок в течение 4 ч после рассадки по пробиркам содержали при температуре 25 °С, способствующей началу заражения (Резник, Вагина, 2006а; Reznik et al., 2009; Резник и др., 2010, 2011). При этом яйца зерновой моли предоставляли только половине самок (табл. 1, I—IV варианты опыта). По завершении этой первой (высокотемпературной) экспозиции карточки с яйцами хозяев заменяли пустыми пронумерованными карточками, и затем все особи (и те, что получили возможность заражения, и те, которые просто провели 4 ч при высокой температуре) были случайным образом разделены на 2 группы: первая (экспериментальные варианты: I, II и V) была подвергнута холодовому шоку (24 ч в темноте при температуре 4 ± 1 °С), а вторая (контрольные варианты: III, IV и VI) провела 24 ч в темноте при 20 °С. Разделение экспериментальных самок на I и II, а контрольных — на III и IV варианты происходило *post factum* в зависимости от того, заражали они яйца зерновой моли во время первой (высокотемпературной) экспозиции или нет. В конце первого опыта сразу после холодового шока (эксперимент) или содержания в темноте при 20 °С (контроль) всем самкам предоставляли возможность заражать яйца зерновой моли в течение 48 ч при температуре 15 °С (вторая, низкотемпературная экспозиция). Первый опыт был проведен в 8 повторностях, в каждой из которых использовались 100 экспериментальных и 100 контрольных самок из одного и того же поколения лабораторной линии.

Второй опыт был проведен по тому же плану, что и первый, но перенос экспериментальных самок в условия холодового шока, а контрольных — в темноту происходил не по завершении четырехчасовой высокотемпературной экспозиции, а по следующей методике. За всеми самками, которым были предоставлены яйца хозяина (табл. 2, I—IV варианты), велось постоянное наблюдение, и перенос данной особи в холод или в темноту осуществлялся сразу после того, как она начинала заражение первого хозяина (I и III варианты). Одновременно в этот же режим переносили и одну из самок, лишенных хозяина (V и VI варианты). Когда в высокотемпературном режиме оставалось около половины самок (обычно это происходило через 4—6 ч), их всех одновременно переносили в соответствующие режимы (II и IV варианты). Через 24 ч после переноса в условия холодового шока первой особи всем самкам предоставляли возможность заражать яйца зерновой моли в течение 48 ч при температуре 15 °С (вторая экспозиция). Второй опыт был осуществлен в 10 повторностях, также проведенных с разными поколениями лабораторной линии при использовании в каждой 100 экспериментальных и 100 контрольных самок.

Таблица 1

Влияние холодного шока на заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma buesi* (результаты первого опыта)

Условия и результаты опыта	Вариант опыта					
	I	II	III	IV	V	VI
Предоставление хозяев во время первой экспозиции	Было	Было	Было	Было	Не было	Не было
Холодовой шок	Был	Был	Не было	Не было	Был	Не было
Смертность до начала второй экспозиции (%) ¹	5.7 а (n = 356)	5.7 а (n = 356)	5.6 а (n = 375)	5.6 а (n = 375)	2.7 а (n = 378)	5.1 а (n = 367)
Заражение хозяев во время первой экспозиции	Было	Не было	Был	Не было	—	—
Доля заражающих самок во время второй экспозиции (%) ¹	46.0 б (n = 261)	3.2 а (n = 93)	62.0 с (n = 242)	1.1 а (n = 92)	1.9 а (n = 370)	3.4 а (n = 348)
Плодовитость заражающих самок во время второй экспозиции (яиц/самку) ²	9.7±5.4 1—31 (n = 119)	21.3±3.2 б 19—25 (n = 3)	13.4±5.3 б 1—28 (n = 148)	19 (n = 1)	25.9± 11.2 бс 4—39 (n = 7)	31.4± 7.6 с 20—44 (n = 11)

Примечание. ¹ Процентная доля, определенная для совокупности данных 8 повторностей опыта; разными латинскими буквами (а, б, с, d) помечены значения, достоверно ($p < 0.05$) различающиеся при попарном сравнении по критерию Мантеля—Хенцеля.

² Среднее арифметическое, среднее отклонение, минимум и максимум, определенные для совокупности данных 8 повторностей; разными латинскими буквами (а, б, с, d) помечены значения, достоверно ($p < 0.05$) различающиеся при попарном сравнении по критерию Тьюки. n — объем выборки.

Таким образом, в первом опыте постоянной была длительность пребывания экспериментальных самок при 25 °С (4 ч) и при 4 °С (24 ч), а промежуток времени от начала заражения до начала холодного шока варьировал от нескольких минут до 4 ч. Во втором опыте, напротив, время от начала заражения до начала холодного шока было относительно постоянным и не превышало нескольких минут, но варьировали время пребывания при высокой температуре (от нескольких минут до 6 ч) и продолжительность холодного шока (от 18 до 24 ч).

В обоих опытах по завершении периода, в течение которого была предоставлена возможность заражения хозяев при высокой или при низкой температуре (первая и вторая экспозиции), карточку с яйцами зерновой моли вынимали из пробирки и переносили в условия, оптимальные для развития преимагинальных стадий *T. buesi* (фотопериод С : Т = 18 : 6 и температура 25 °С). После завершения развития личинок трихограмм на каждой карточке определяли число потемневших (зараженных) яиц зерновой моли. При использованном нами соотношении паразитоид : хозяин самки *T. buesi*, как правило, откладывают в каждое яйцо зерновой моли только одно яйцо, поэтому число зараженных хозяев принималось равным числу яиц, отложенных самкой трихограммы. В результате для каждого варианта каждой повторности каждого опыта определяли долю заражавших (отложивших хотя бы одно яйцо) са-

Таблица 2

Влияние холодного шока на заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma buesi* (результаты второго опыта)

Условия и результаты опыта	Вариант опыта					
	I	II	III	IV	V	VI
Предоставление хозяев во время 1-й экспозиции	Было	Было	Было	Было	Не было	Не было
Холодовой шок	Был	Был	Не было	Не было	Был	Не было
Смертность до начала 2-й экспозиции (%) ¹	3.4 а (n = 466)	3.4 а (n = 466)	1.7 а (n = 474)	1.7 а (n = 474)	2.3 а (n = 486)	1.7 а (n = 484)
Заражение хозяев во время 1-й экспозиции	Было	Не было	Былj	Не было	—	—
Доля заражающих самок во время 2-й экспозиции (%) ¹	20.2 с (n = 198)	2.4 а (n = 253)	30.1 d (n = 219)	3.7 а (n = 248)	4.0 а (n = 478)	8.0 b (n = 477)
Плодовитость заражающих самок во время 2-й экспозиции (яиц/самку) ²	26.5±8.9 а 8—46 (n = 40)	30.3±7.4 а 19—38 (n = 6)	25.8±9.4 а 1—44 (n = 66)	23.2±8.9 а 3—35 (n = 1)	23.8±11.0 а 4—44 (n = 20)	29.5±7.5 а 9—42 (n = 32)

Примечание. ¹ Процентная доля, определенная для совокупности данных 10 повторностей опыта; разными латинскими буквами (a, b, c, d) помечены значения, достоверно ($p < 0.05$) различающиеся при попарном сравнении по критерию Мантеля—Хенцеля.

² Среднее арифметическое, среднее отклонение, минимум и максимум, определенные для совокупности данных 10 повторностей; разными латинскими буквами (a, b, c, d) помечены значения, достоверно ($p < 0.05$) различающиеся при попарном сравнении по критерию Тьюки. n — объем выборки.

мок, а для каждой заражавшей самки — плодовитость (число отложенных яиц). Кроме того, подсчитывали долю особей, погибших до начала второй экспозиции (при определении доли заражавших самок и их средней плодовитости эти особи не учитывались). Единичные особи, погибшие во время первой экспозиции или убежавшие до конца второй экспозиции, при обработке результатов опыта в расчет не принимались.

Известно (Резник и др., 1996), что доля заражающих самок и другие биологические параметры трихограмм значительно варьируют даже в последовательных поколениях лабораторных линий. Поэтому попарное сравнение долей выживших и заражавших самок в разных вариантах опыта проводили по критерию χ^2 в модификации Мантеля—Хенцеля с использованием поколения (повторности опыта) в качестве стратифицирующей переменной. Достоверность различий в плодовитости определяли с помощью дисперсионного анализа, для попарного сравнения вариантов использовали критерий Тьюки. В тексте и таблицах представлены совокупные данные всех повторностей каждого опыта. Статистическая обработка результатов проведена с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Смертность

В первом опыте после холодового шока (4 °С в течение 24 ч) в общей сложности (табл. 1, варианты I, II и V) погибло 4.1 % самок, что даже немного (недостаточно) меньше, чем в контроле (5.4 % в вариантах III, IV и VI). Не влиял на смертность и предшествующий контакт с хозяином (табл. 1). Во втором опыте смертность самок к началу второй экспозиции была несколько меньше, но различия между опытом (2.8 %) и контролем (1.7 %) также были недостаточно достоверными (табл. 2).

Доля заражающих самок

Прежде всего, следует отметить, что и в первом, и во втором экспериментах самки, приобретшие опыт заражения яиц зерновой моли во время первой экспозиции, существенно чаще заражали яйца этого хозяина во время второй экспозиции. Как видно из табл. 1, в первом опыте около половины самок, заражавших яйца зерновой моли при 25 °С (варианты I и III), продолжило заражение при температуре 15 °С, несмотря на 24-часовой перерыв между предоставлением двух порций хозяев, хотя холодовой шок уменьшал эту «стабильность заражения» (достоверность различия по критерию Мантеля—Хенцеля $p < 0.001$). Что же касается самок, отказавшихся от заражения яиц зерновой моли во время первой экспозиции (варианты II и IV), и самок, которым хозяин во время первой экспозиции не был предоставлен (варианты V и VI), из них лишь единичные особи начали заражать при 15 °С, причем в данном случае влияние холодового шока, судя по имеющимся данным, оказалось недостаточно достоверным.

Аналогичные результаты были получены и во втором опыте (табл. 2): самки, во время первой экспозиции только начавшие заражение яиц зерновой моли (варианты I и III), во время второй экспозиции заражали гораздо чаще, чем самки, не начавшие заражения во время первой экспозиции (варианты II и IV), или самки, которым не был предоставлен хозяин (варианты V и VI). И в данном случае холодовой шок уменьшал эффект приобретенного опыта. Более того, достоверным ($p = 0.013$) оказалось и вызванное холодовым шоком двукратное снижение доли самок, ранее не контактировавших с яйцами зерновой моли, но начавших заражение во время второй экспозиции (варианты V и VI). Заметим, что почти такое же различие между вариантами V и VI наблюдалось и в первом опыте, но там оно было статистически недостаточно достоверным ($p = 0.246$), возможно из-за недостаточного объема выборки.

Как уже упоминалось, тенденция к продолжению однажды начатого заражения данного вида хозяина была ранее продемонстрирована нами для нескольких видов рода *Trichogramma* (Reznik et al., 1997, 2001; Резник и др., 2010, 2011). Влияние предшествующего опыта на поведение при поиске, выборе и заражении хозяев весьма широко распространено среди насекомых-паразитов (Резник, 1993; Turlings et al., 1993; Fellowes et al., 2007; Heimpel, Casas, 2008; Hilker, McNeil, 2008).

Впрочем, такие резкие различия в поведении во время второй экспозиции между особями, заражавшими и не заражавшими яйца зерновой моли во время первой экспозиции, могут быть вызваны не только эффектом «приобретенного опыта», но и индивидуальной изменчивостью. Возможно, у самок, в силу тех или иных причин изначально более склонных к заражению яиц зерновой моли, была более высокая вероятность получить опыт зараже-

ния. Однако различия между самками, имевшими опыт заражения и не имевшими его, нельзя объяснить только внутрилинейной изменчивостью, так как особи, которым во время первой экспозиции не были предоставлены хозяева (варианты V и VI), во время второй экспозиции заражали яйца зерновой моли так же (табл. 1) или почти так же (табл. 2) редко, как и самки, отказавшиеся от заражения (варианты II и IV).

Кроме того, обработка данных по всей совокупности самок (и заражавших, и не заражавших во время первой экспозиции) показала, что в первом опыте 45.2 % самок, в течение 4 ч контактировавших с яйцами зерновой моли при 25 °С, заражало яйца при 15 °С, а самки, проводившие это же время при этой же температуре без возможности контакта с хозяином, приступили к заражению при 15 °С лишь в 3.4 % случаев (достоверность различия $p < 0.001$). Холодовой шок лишь несколько снижал эти показатели (34.7 % и 1.9 % для самок, контактировавших и не контактировавших с хозяином во время первой экспозиции), но высокая ($p < 0.001$) достоверность различия сохранялась.

Та же закономерность прослеживается и в данных второго опыта: без холодного шока 16.1 % самок, контактировавших с яйцами зерновой моли при 25 °С, заражало яйца при 15 °С, а самки, ранее лишенные возможности контакта с хозяином, приступали к заражению лишь в 8 % случаев ($p < 0.001$). Холодовой шок, как и в первом опыте, приводил к снижению вероятности начала заражения (11.1 и 4.0 % от числа самок, ранее контактировавших и не контактировавших с хозяином), но достоверность различия по-прежнему была высока ($p < 0.001$).

Итак, судя по приведенным данным, тенденция самок *T. buesi* продолжать однажды начатое заражение проявлялась и после холодного шока, который лишь немного снижал долю самок, продолжающих заражать яйца зерновой моли, а различия между особями, приобретшими и не приобретшими опыт заражения, оставались весьма значительными. У самок, заразивших нескольких хозяев (табл. 1) эффект приобретенного опыта и с холодным шоком, и без него был выражен сильнее, чем у самок, только начавших заражение (табл. 2); аналогичный результат был получен нами и раньше (Резник и др., 2010). Более того, снижение доли заражающих самок под влиянием холодного шока наблюдалось как у особей, имеющих опыт заражения, так и у особей, которым яйца этого хозяина были предоставлены впервые.

Как уже упоминалось, у большинства специально исследованных насекомых холодный шок приводил к резкому снижению или даже к уничтожению влияния приобретенного опыта на последующее поведение (Perisse et al., 2007; Lizé et al., 2010). Так, например, самки наездника *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera, Braconidae) предпочитали заражать тлей *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera, Aphididae), питающихся на ранее «запомненном» растении, но охлаждение до 5 °С на протяжении 24 ч практически полностью «стирало» эту память (Emden et al., 2008). В наших опытах у *T. buesi* также происходило некоторое снижение доли самок, продолжающих заражать яйца зерновой моли, но данный эффект наблюдался и у самок, не имеющих опыта заражения и поэтому, скорее всего, объяснялся прямым негативным влиянием сублетально низких температур. Таким образом, результаты нашего исследования подтвердили выводы, сделанные в предшествующих публикациях: тенденция самок трихограмм продолжать однажды начатое заражение данного вида хозяина базируется не на обучении (или не только на обучении), но на иных, возможно, на гормональных механизмах.

Плодовитость заражающих самок

Среднее число хозяев, зараженных во время второй экспозиции первого опыта, у самок, уже имеющих опыт заражения, было заметно ниже (табл. 1). Причина снижения плодовитости у ранее заражавших особей, очевидно, заключается в том, что самки *T. buesi*, как и других видов рода *Trichogramma*, вылетают из яйца хозяина с 20—30 зрелыми яйцами, готовыми к откладке (Заславский, Май Фу Кви, 1982; Fleury, Bouletreau, 1993; Hegazi, Khafagi, 2001; Reznik et al., 2001, 2009; Резник и др., 2011). За время первой экспозиции заражавшие самки (варианты I и III) отложили в среднем 32.2 ± 7.3 яйца, при этом полностью израсходовав «проовигенную составляющую» своей плодовитости, и во время второй экспозиции заражали хозяев лишь по мере созревания новых яиц. Самки, лишённые хозяев во время первой экспозиции (табл. 1, варианты V и VI), сохранили исходный запас яиц, что и обеспечило им высокую плодовитость во время второй экспозиции. Самки, отказавшиеся от заражения во время первой экспозиции (варианты II и IV), очень редко приступали к заражению во время второй экспозиции, поэтому их средняя плодовитость не может быть достоверно определена, но она явно выше, чем у ранее заражавших особей (варианты I и III). Из табл. 1 видно также, что холодовой шок (при прочих равных обстоятельствах) приводил к снижению плодовитости как у самок, заражавших во время первой экспозиции (варианты I и III), так и у особей, во время первой экспозиции лишённых хозяина (варианты V и VI), хотя в последнем случае различие статистически недостоверно.

В соответствии с методикой проведения второго опыта, самки во время первой экспозиции только начинали заражение, практически не расходуя «исходный запас» яиц. Поэтому плодовитость самок, заражавших яйца зерновой моли во время второй экспозиции, практически не зависела от того, заражали ли они во время первой экспозиции. Влияние холодового шока на плодовитость во время второй экспозиции в целом было также не достоверным (табл. 2), но при обработке данных по самкам, лишённым хозяина во время первой экспозиции, различия в плодовитости между вариантами V и VI оказались статистически значимыми ($p = 0.028$). Предшествующие исследования разных авторов также показали, что даже относительно кратковременное хранение при низких и тем более при околонулевых температурах негативно влияет на имаго трихограмм (Jalali, 1992; Boivin, 1994; Yilmaz et al., 2007; Özder, 2008).

ВЫВОДЫ

1. Эффект холодового шока (4 °C на протяжении 18—24 ч) на самок *Trichogramma buesi* был негативным, хотя относительно слабым: смертность менялась недостоверно, наблюдалось некоторое снижение доли самок, начинающих заражение яиц зерновой моли, плодовитость заражающих самок тоже снижалась.

2. Самки, уже начавшие заражение, и после холодового шока заражали яйца зерновой моли гораздо чаще, чем ранее не заражавшие самки.

3. Поскольку у большинства специально исследованных видов насекомых холодовой шок приводил к резкому снижению или даже к уничтожению влияния обучения на последующее поведение, результаты данного исследования свидетельствуют о том, что эффект «приобретенного опыта» (тенденция продолжать однажды начатое заражение данного вида хозяина) у самок трихограмм базируется не на обучении, а на иных, возможно гормональных механизмах.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» 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.
- Резник С. Я. Обучение в пищевой специализации насекомых // Тр. ЗИН. 1993. Т. 193. С. 5—72.
- Резник С. Я., Вагина Н. П. Влияние температуры на индукцию заражения у самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2006а. Т. 85, вып. 1. С. 48—53.
- Резник С. Я., Вагина Н. П. Влияние теплового шока на заражение яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) самками паразитоида-яйцеда *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2006б. Т. 85, вып. 4. С. 721—726.
- Резник С. Я., Войнович Н. Д., Умарова Т. Я. Экспериментальное исследование динамики доли заражающих самок и их плодовитости в ряду поколений трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 375—382.
- 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.
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. О влиянии температуры на индукцию заражения хозяина самками *Trichogramma buesi* Voegelé (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Тр. ЗИН. 2010. Т. 314, № 1. С. 105—117.
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. Влияние предшествующего опыта и возрастных изменений на заражение яиц хозяина самками *Trichogramma buesi* Voegelé (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2011. Т. 90, вып. 1. С. 3—16.
- Сорокина А. П. Оценка перспективных видов рода *Trichogramma* в защите растений. СПб.: ВИЗР, 2001. 44 с.
- Сорокина А. П. Биологические особенности северо-западных популяций *Trichogramma telengai* Sor. и *T. sibiricum* Sor. в зависимости от гидротермических условий // Современные средства, методы и технологии защиты растений. Новосибирск: Новосибирский ГАУ, 2008. С. 182—185.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Шляхтич В. А., Гринберг Ш. М., Заславский В. А. Методические указания по хранению и реактивации хозяйственно-значимых видов трихограммы. М.: ВАСХНИЛ, 1989. 12 с.
- 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. 1998. Vol. 11, N 1. P. 129—148.
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wallingford, UK: CAB International, 1994. P. 219—244.
- Colinet H., Boivin G. Insect parasitoids cold storage: a comprehensive review of factors of variability and consequences // Biol. Contr. 2011. Vol. 58, N 2. P. 83—95.

- Emden H. V., van Storeck A. P., Douloumpaka S., Eleftherianos I., Poppy G. M., Powell W. Plant chemistry and aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae): Imprinting and memory // *Eur. J. Ent.* 2008. Vol. 105, N 3. P. 477—483.
- Fellowes M. D. E., van Alphen J. J. M., Jervis M. A. Foraging behaviour // *Insects as natural enemies. A practical perspective.* The Netherlands: Springer, 2007. P. 1—71.
- 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.
- Hegazi E. M., Khafagi W. E. Pattern of egg management by *Trichogramma cacoeciae* and *T. dendrolimi* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Biocontr. Sci. Techn.* 2001. Vol. 11, N 3. P. 353—359.
- Heimpel G. E., Casas J. Parasitoid foraging and oviposition behavior in the field // *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications.* USA: Blackwell Publishing, 2008. P. 51—70.
- Hilker M., McNeil J. Chemical and behavioral ecology in insect parasitoids: how to behave optimally in a complex odorous environment // *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications.* USA: Blackwell Publishing, 2008. P. 92—112.
- Jalali S. K. Differential response of four *Trichogramma* species to low temperatures for short term storage // *Entomophaga.* 1992. Vol. 37, N 1. P. 159—165.
- Kumar P., Shenmar M., Brar K. S. Effect of low temperature storage on the efficiency of three species of trichogrammatids // *J. Biol. Contr.* 2005. Vol. 19, N 1. P. 17—21.
- Lizé A., Clément J., Cortesero A. M., Poinso D. Kin recognition loss following anesthesia in beetle larvae (*Aleochara bilineata*, Coleoptera, Staphylinidae) // *Animal Cognition.* 2010. Vol. 13, N 1. P. 189—194.
- Özder N. Effect of cold storage of adult *Trichogramma brassicae*, *T. cacoeciae* and *T. evanescens* (Hym.: Trichogrammatidae) // *Arch. Phytopath. Plant Prot.* 2008. Vol. 41, N 4. P. 296—299.
- Pak G. A., van Heiningen T. G. Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp.: Adaptability to field temperature conditions // *Ent. Exp. Appl.* 1985. Vol. 38, N 1. P. 3—13.
- Perisse E., Portelli G., Le Goas S., Teste E., Le Bourg E. Further characterization of an aversive learning task in *Drosophila melanogaster*: intensity of the stimulus, relearning, and use of rutabaga mutants // *J. Comp. Physiol., Ser. A.* 2007. Vol. 193, N 11. P. 1139—1149.
- Pizzol J., Pintureau B., Khoualdia O., Desneux N. Temperature-dependent differences in biological traits between two strains of *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *J. Pest Sci.* 2010. Vol. 83, N 4. P. 447—452.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. The influence of previous host age on current host acceptance in *Trichogramma* // *Ent. Exp. Appl.* 1997. Vol. 82, N 2. P. 153—157.
- 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., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. Egg retention in *Trichogramma* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Trichogrammatidae): learning or diapause? // *Acta Soc. Zool. Bohem.* 2003. Vol. 67, N 1. P. 25—33.
- 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.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Annu. Rev. Ent.* 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Turlings T. C. J., Wäckers F. L., Vet L. E. M., Lewis W. J., Tumlinson J. H. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids // *Insect learning.* N. Y.: Chapman & Hall, 1993. P. 51—78.

Yılmaz S., Karabörklü S., Ayvaz A. Effect of cold temperature durations on the performance of the adult *Trichogramma evanescens* (Westwood, 1833) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Türk. Entomol. Derg. 2007. Vol. 31, N 4. P. 269—278.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 13 V 2012.

SUMMARY

Effects of the cold shock (4 °C during 18—24 h) on survival of *Trichogramma buesi* females, on their fecundity, and on the inclination to parasitize the grain moth eggs were studied in laboratory conditions. The cold shock did not result in any significant change in the survival, although the proportion of females that parasitized the grain moth eggs and the fecundity of these females slightly decreased. However, females that have already started parasitization before the cold shock parasitized the grain moth eggs much more often than females that did not parasitize earlier. In most of the studied insect species, cold shock resulted in a sharp decrease or even in a disruption of the effect of experience on the subsequent behaviour. Thus, the results of this study suggest that «the effect of acquired experience» (a tendency to continue parasitization of a given host species) in *Trichogramma* females is based not on learning (or not only on learning) but rather on different, possibly on hormonal mechanisms.