

УДК 591.5 (595.792)

© М. Ф. Иванов и С. Я. Резник

**ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДИАПАУЗЫ ПОТОМСТВА
У TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM HTG. (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE): ДИНАМИКА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ
К ФОТОПЕРИОДУ В ХОДЕ ПРЕИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ
МАТЕРИНСКИХ ОСОБЕЙ**

[M. F. IVANOV a. S. Ya. REZNIK. PHOTOPERIODIC REGULATION OF THE DIAPAUSE
OF THE PROGENY IN TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM HTG. (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE): DYNAMICS OF SENSITIVITY TO PHOTOPERIOD AT THE IMMATURE
STAGES OF MATERNAL INDIVIDUALS]

Характерная черта «настоящей» факультативной зимней диапаузы (в отличие, например, от холодового оцепенения) заключается в том, что она является «упреждающей» реакцией, вызываемой сигнальными факторами среды задолго до начала неблагоприятных погодных условий. Поэтому у многих видов насекомых период чувствительности к сигнальному фактору среды и собственно диапауза приходятся на разные стадии жизненного цикла, разделенные значительным промежутком времени, в течение которого информация сохраняется, но не реализуется (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Чернышев, 1996; Саулич, Волкович, 2004).

В роли сигнального фактора, индуцирующего факультативную зимнюю диапаузу, как правило, выступает фотопериод. Период чувствительности к фотопериоду обычно продолжается от нескольких дней до нескольких месяцев. Однако для индукции диапаузы не требуется влияния определенного фотопериода на протяжении всей чувствительной стадии: как правило, достаточно гораздо более короткого промежутка времени. Кроме того, даже в пределах фоточувствительной стадии относительная чувствительность к фотопериоду может заметно меняться (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Danks, 2002, 2003; Саулич, Волкович, 2004).

Заметим, что у подавляющего большинства исследованных видов насекомых фоточувствительная и диапаузирующая стадии развития относятся к одному и тому же поколению. Гораздо реже наблюдаются случаи так называемого «материнского влияния», когда доля диапаузирующих особей потомства зависит от фотопериодических условий развития предшествующего, материнского, поколения (Griffiths, 1969; Виноградова, 1973; Заславский, 1978, 1984; Tauber et al., 1986; Mousseau, Dingle, 1991; Denlinger, 2002; Saunders, 2002; Danks, 2002, 2003; Саулич, Волкович, 2004). Обычно условия развития материнских особей лишь в определенных пределах модифицируют реакцию потомства на факторы окружающей среды, но, например, у *Bombyx mori* L. (Lepidoptera, Bombycidae), *Orgyia antiqua* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) и *Nasonia vitripennis* Walk. (Hymenoptera, Pteromalidae) материнское влияние явно доминирует над собственной

фото-термической реакцией потомства (Saunders, 1966; Кинд, 1972). По мнению Тыщенко (1977), эта способность к «наследственной передаче фотопериодической информации» представляет собой высшую стадию эволюции фотопериодических адаптаций.

Объект нашего исследования, *Trichogramma embryophagum* Htg., относится к роду паразитоидов-яйцеедов, которые не только широко используются для биологической борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства методом регулярных массовых выпусков, но и являются важным компонентом природных биоценозов (Теленга, Щепетильникова, 1949; Гринберг и др., 1979; Smith, 1996; Сорокина, 2001). Поэтому изучение механизмов индукции диапаузы весьма важно как для усовершенствования методики массового разведения и хранения трихограмм, так и для прогноза их сезонных циклов в естественных условиях (Методические указания, 1974; Voivin, 1994; Шляхтич и др., 1989; Сорокина, 2001).

Специфика регуляции предкуколичной диапаузы трихограмм заключается в том, что главный фактор, индуцирующий диапаузу — температура, при которой происходит развитие личинок, а фотопериодические условия развития данного поколения оказывают относительно слабое влияние на долю диапаузирующих особей (Масленникова, 1959; Bonnemaison, 1972; Voivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995; Garcia et al., 2002). При этом у большинства исследованных видов трихограмм доля диапаузирующего потомства в значительной мере зависит от фотопериодических условий развития предыдущего (материнского) поколения, хотя это материнское влияние проявляется только в том случае, если дочерние особи развиваются при околопороговой температуре (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Резник, Кац, 2004). Аналогичные результаты были получены и в опытах с некоторыми другими паразитоидами (Griffiths, 1969; Anderson, Kaya, 1974; Milonas, Savoroulou-Soultani, 2000).

Предыдущие исследования (Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Войнович и др., 2002, 2003; Reznik et al., 2002) показали, что фотопериодическая и температурная реакции *T. embryophagum* в целом типичны для трихограмм. Если личинки развиваются при температуре 10°, диапаузируют практически все особи; при 18—20° диапауза наблюдается лишь как редкое исключение, а при околопороговых температурах 13—15° доля диапаузирующих предкуколок существенно зависит от фотопериода, воздействовавшего на материнское поколение: максимальная доля диапаузирующего потомства индуцируется коротким световым днем (около 12 ч), а при длинном (18 ч и более) или ультракоротком (менее 6 ч) дне доля диапаузирующих особей невелика.

Данная работа была посвящена экспериментальному исследованию динамики чувствительности к фотопериоду в ходе преимагинального развития материнского поколения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована партеногенетическая лабораторная линия *T. embryophagum*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae). Специально для данного опыта от лабораторной популяции была начата новая изосамочная линия, что позволило работать с максимально однородным материалом. Развитие лабораторных линий трихограммы происходило в константных условиях при С : Т = 18 : 6 (здесь и далее приведена длительность светлого и темного периодов суток в часах) и температуре 20°.

Для каждой повторности каждого эксперимента блок из 16 картонных карточек, на каждую из которых было наклеено 200—300 яиц зерновой моли, был представлен на 2—4 ч

500—1000 свежевывлетевшим самкам *T. embryophagum*. Затем карточки с зараженными яйцами зерновой моли (материнское поколение) случайным образом распределяли по пробиркам и инкубировали при той же температуре (20°), но при различных сочетаниях фотопериодов. В данном исследовании мы использовали 2 контрастных фотопериода: индуцирующий диапаузу «короткий» день (С:Т = 12:12) и ингибирующий диапаузу «длинный» день (С:Т = 20:4). Развивающиеся особи материнского поколения попеременно содержались в одном из этих фотопериодов.

В день массового вылета имаго материнского поколения в каждую пробирку с вылетевшими самками на 2 ч помещали для заражения блок из 9 карточек с яйцами зерновой моли (около 100 яиц на карточку). После этого карточки с только что зараженными яйцами (дочернее поколение) разделяли и помещали в пробирки. В дальнейшем развитие дочернего поколения происходило в константных условиях при С:Т = 12:12 и при одной из трех околороговых температур: 13, 14 или 15°.

После массового вылета имаго недиапазирующей фракции (т. е. через 40—90 дней после заражения в зависимости от температуры) все зараженные яйца зерновой моли вскрывали и подсчитывали число особей, развивавшихся без диапаузы (в основном — вылетевшие имаго, много реже — мертвые имаго внутри хориона яйца хозяина, мертвые или живые куколки) и диапазирующих особей (каждая живая предкуколка считалась диапазирующей). Немногие трихограммы, погибшие на стадии личинки или предкуколки, не учитывались. На основании этих данных долю диапазирующих особей определяли отдельно для каждой карточки с трихограммами дочернего поколения. Так как тенденция к диапаузе может заметно варьировать даже в последовательных поколениях лабораторной линии (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990; Reznik et al., 2002), все повторности всех вариантов каждого опыта были осуществлены с использованием синхронно вылетевших самок одного поколения.

Различия между вариантами опытов заключались: 1) во времени начала и в длительности экспонирования преимагинальных стадий материнского поколения при коротком или при длинном дне и 2) в температуре, при которой развивалось дочернее поколение. Каждый вариант каждого опыта был осуществлен в 8—12 повторностях, в общей сложности на 984 карточках было вскрыто более 100 000 зараженных яиц зерновой моли. Единицей статистической обработки результатов опыта была карточка с трихограммами дочернего поколения. Квадратные корни долей диапазирующих особей были подвергнуты арксинус-трансформации (Ллойд, Ледерманн, 1984) и затем — многофакторному дисперсионному анализу. Достоверность различий между отдельными вариантами определяли при помощи теста Тьюки. В таблицах и в тексте приведены медианы и квартили нетрансформированных процентных показателей. Все подсчеты производили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ДИНАМИКА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ФОТОПЕРИОДУ

В первом опыте весь период преимагинального развития материнского поколения, составляющий при 20° около 18 дней, был разбит на 4 примерно равных промежутка, во время которых развивающиеся особи подвергались воздействию длинного или короткого светового дня. Дисперсионный анализ показал, что доля диапазирующих особей достоверно ($p < 0.001$) зависит от температуры, при которой развивались личинки, и от длины светового дня во время последних 5 дней развития материнских самок, а влияние фотопериодов, действующих на протяжении первых 13 дней развития, недостоверно. Тот же результат был получен и при попарном сравнении вариантов (табл. 1).

Исходя из результатов первого опыта, во втором эксперименте более детальному анализу была подвергнута вторая половина времени преимагинального развития материнских особей: первый период опыта длился 9 дней, а 3 последующих периода — по 3 дня. В целом результаты второго опыта оказались столь же четкими и однозначными (табл. 2): если 3 последних дня преимагинального развития материнских особей прошли при коротком дне (варианты 1—8), диапауза индуцируется примерно у 90 % потомства.

Таблица 1

Влияние фотопериодических условий развития материнского поколения и температурных условий развития дочернего поколения на долю диапаузирующих предкулолек дочернего поколения *Trichogramma embryophagum* (первый опыт)

Вариант опыта	Фотопериод С : Т (по дням развития материнского поколения при 20°)				Диапауза (%) в зависимости от температуры, при которой развивалось дочернее поколение		
	1—4-й дни	5—9-й дни	10—13-й дни	14—18-й дни	13°	14°	15°
1	20 : 4	20 : 4	20 : 4	20 : 4	81.8 а	36.9 а	11.3 а
2	12 : 12	12 : 12	20 : 4	20 : 4	80.9 а	39.0 а	10.4 а
3	20 : 4	12 : 12	12 : 12	20 : 4	81.5 а	35.5 а	7.7 а
4	20 : 4	20 : 4	12 : 12	12 : 12	98.9 б	92.9 б	71.0 б
5	12 : 12	20 : 4	20 : 4	12 : 12	97.8 б	90.0 б	69.2 б
6	12 : 12	12 : 12	12 : 12	12 : 12	98.4 б	94.4 б	73.1 б

Примечание. В пределах каждого столбца разными латинскими буквами помечены значения, достоверно ($p < 0.001$) различающиеся по тесту Тьюки.

Если же период с 16-го по 18-й дни развития прошел в условиях длинного светового дня (варианты 9—16), диапауза в зависимости от температуры наблюдается у 30—60 % особей.

Дисперсионный анализ всей совокупности результатов второго опыта выявил достоверную ($p < 0.001$) зависимость доли диапаузирующего потомства от фотопериодических условий предпоследнего (13—15-й дни) и последнего (16—18-й дни) периодов развития материнских особей. Впрочем,

Таблица 2

Влияние фотопериодических условий развития материнского поколения и температурных условий развития дочернего поколения на долю диапаузирующих предкулолек дочернего поколения *Trichogramma embryophagum* (второй опыт)

Вариант опыта	Фотопериод С : Т (по дням развития материнского поколения при 20°)				Диапауза (%) в зависимости от температуры, при которой развивалось дочернее поколение		
	1—9-й дни	10—12-й дни	13—15-й дни	16—18-й дни	13°	14°	15°
1	12 : 12	12 : 12	12 : 12	12 : 12	90.5	88.6	91.0
2	20 : 4	12 : 12	12 : 12	12 : 12	84.5	86.5	92.6
3	12 : 12	20 : 4	12 : 12	12 : 12	87.2	89.5	92.4
4	20 : 4	20 : 4	12 : 12	12 : 12	90.1	89.1	93.0
5	12 : 12	12 : 12	20 : 4	12 : 12	92.8	90.1	90.8
6	20 : 4	12 : 12	20 : 4	12 : 12	92.4	88.0	92.8
7	12 : 12	20 : 4	20 : 4	12 : 12	90.8	87.4	92.1
8	20 : 4	20 : 4	20 : 4	12 : 12	92.1	84.8	90.8
9	12 : 12	12 : 12	12 : 12	20 : 4	57.0	33.3	35.5
10	20 : 4	12 : 12	12 : 12	20 : 4	53.5	33.7	36.1
11	12 : 12	20 : 4	12 : 12	20 : 4	57.5	38.4	29.3
12	20 : 4	20 : 4	12 : 12	20 : 4	50.1	34.0	33.9
13	12 : 12	12 : 12	20 : 4	20 : 4	62.8	37.6	32.4
14	20 : 4	12 : 12	20 : 4	20 : 4	62.6	35.0	42.3
15	12 : 12	20 : 4	20 : 4	20 : 4	56.9	37.4	33.0
16	20 : 4	20 : 4	20 : 4	20 : 4	57.9	41.5	33.1

Влияние фотопериодических условий развития материнского поколения и температурных условий развития дочернего поколения на долю диапаузирующих предкуколок дочернего поколения *Trichogramma embryophagum* (третий опыт)

Вариант опыта	Фотопериод С : Т (по дням развития материнского поколения при 20°)				Диапауза (%) в зависимости от температуры, при которой развивалось дочернее поколение		
	1—15-й день	16-й день	17-й день	18-й день	13°	14°	15°
1	12 : 12	12 : 12	12 : 12	12 : 12	89.7	95.1	77.6
2	20 : 4	12 : 12	12 : 12	12 : 12	90.5	94.1	82.1
3	12 : 12	20 : 4	12 : 12	12 : 12	89.8	91.5	76.4
4	20 : 4	20 : 4	12 : 12	12 : 12	90.8	91.7	77.8
5	12 : 12	12 : 12	20 : 4	12 : 12	85.5	82.5	66.7
6	20 : 4	12 : 12	20 : 4	12 : 12	83.9	83.7	70.1
7	12 : 12	20 : 4	20 : 4	12 : 12	69.4	72.8	46.2
8	20 : 4	20 : 4	20 : 4	12 : 12	88.4	81.3	73.6
9	12 : 12	12 : 12	12 : 12	20 : 4	90.3	88.2	77.8
10	20 : 4	12 : 12	12 : 12	20 : 4	90.5	91.7	74.6
11	12 : 12	20 : 4	12 : 12	20 : 4	79.3	85.5	69.3
12	20 : 4	20 : 4	12 : 12	20 : 4	86.1	87.9	73.0
13	12 : 12	12 : 12	20 : 4	20 : 4	65.4	51.0	23.9
14	20 : 4	12 : 12	20 : 4	20 : 4	62.1	56.3	26.8
15	12 : 12	20 : 4	20 : 4	20 : 4	56.9	44.2	21.7
16	20 : 4	20 : 4	20 : 4	20 : 4	54.2	46.4	23.1

влияние 3 дней, непосредственно предшествующих вылету имаго, резко преобладает: показатель силы влияния фактора составил для предпоследнего и последнего периодов опыта $F = 14.1$ и $F = 7263.5$ соответственно.

В третьем опыте относительная фоточувствительность последних этапов развития *T. embryophagum* была изучена с максимально возможной подробностью: продолжительность 3 последних периодов составляла всего 1 день (табл. 3). При таком делении достоверным ($p < 0.001$) оказалось влияние фотопериодических условий во время всех периодов опыта, причем относительная сила этого влияния (F) для 1-го, 2-го, 3-го и 4-го периодов составила соответственно $F = 37.9$, $F = 82.5$, $F = 1821.3$ и $F = 819.6$. Иными словами, самый продолжительный (15 дней) первый период оказывал на долю диапаузирующего потомства самое слабое влияние, а из 3 однодневных периодов решающая роль была поделена между предпоследним и (в меньшей степени) последним периодами.

Сопоставление данных всех опытов позволяет заключить, что при развитии в 20° период фоточувствительности материнских особей *T. embryophagum* продолжается около 5—6 дней (длительность последнего периода первого опыта и 2 последних периодов второго опыта). Преимагинальное развитие *T. embryophagum* было впервые подробно исследовано Фландерсом (Flanders, 1937), показавшим, что продолжительность стадий яйца, личинки, предкуколки и куколки составляет соответственно около 10, 20, 25 и 45 % общей длительности развития. Близкие показатели были позднее получены при разных температурах и для других видов трихограмм (Pak, Oatman, 1982; Dahlan, Gordh, 1996; Takada et al., 2000). Так как общая продолжительность преимагинального развития составляла в наших опытах 18 дней, а светочувствительная стадия — не более 6, можно заключить, что чувствительность к фотопериоду свойственна только куколкам.

Более того, из табл. 3 и результатов дисперсионного анализа данных третьего опыта видно, что фактически доля диапаузирующего потомства определяется фотопериодом, действующим на протяжении двух последних дней развития, т. е. в конце стадии куколки, во время завершения формирования тканей имаго и начала интенсивного оогенеза (Volkoff, Daumal, 1994; Takada et al., 2000). Известно, что у ряда видов насекомых фотопериод воспринимается эмбрионами или (у живородящих мух) еще не родившимися личинками сквозь тело матери (Lees, 1959; Denlinger, 1971; Виноградова, 1991), и по внешним проявлениям этот эффект весьма сходен с материнским влиянием. К тому же, хотя у большинства насекомых с предкуколичной диапаузой фоточувствительной стадией является личинка, иногда фотопериод воспринимается и развивающимися эмбрионами (Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Можно было бы предположить, что и у трихограмм фотопериод влияет не на материнских самок, а непосредственно на эмбрионов дочернего поколения. Однако снижение чувствительности к фотопериоду, наблюдаемое на 18-й день развития, непосредственно предшествующий вылету, когда (по нашим неопубликованным данным) значительная часть особей уже находится на стадии имаго, но еще не покидает хориона яйца хозяина, а интенсивный оогенез еще продолжается, свидетельствует о том, что чувствительность к фотопериоду свойственна скорее куколкам материнского поколения, чем эмбрионам дочернего.

Заметим, что у большинства ранее исследованных видов насекомых с материнским влиянием на личиночную или предкуколичную диапаузу потомства фотопериод воспринимается исключительно или преимущественно взрослыми самками. Это было показано, в частности, для паразитоидов *Coeloides brunneri* Vier. (Braconidae), *Ooencyrtus* sp. (Encyrtidae) и *Nasonia vitripennis* Walk. (Pteromalidae). Впрочем, у двух последних видов чувствительность к фотопериоду проявляется и на стадии куколки (Ryan, 1965; Saunders, 1966; Anderson, Kaya, 1974), а у *Colpoclypeus florus* Walker (Eulophidae) куколка является основной фоточувствительной стадией (Milonas, Savopoulou-Soultani, 2000). Определенная роль преимагинальных стадий в формировании материнского влияния выявлена и у мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) (Виноградова, 1984, 1991).

Каков бы ни был механизм наблюдаемого явления, ясно, что и длительность фоточувствительной стадии (5—6 дней), и минимально необходимая продолжительность фотопериодической индукции (достаточно одного светотемнового цикла, если он приходится на предпоследний день развития) у *T. embryophagum* чрезвычайно малы. Критическая длительность фотопериодической индукции, определяемая как число короткодневных или длиннодневных светотемновых импульсов, необходимое для достижения 50 % от реакции, вызываемой непрерывным воздействием данной длины дня (Тыщенко, 1977; Saunders, 2002), в нашем случае даже не может быть определена, так как уже 1 короткодневный импульс приводит практически к такому же росту доли диапаузирующего потомства, как непрерывное развитие в коротком дне (табл. 3, варианты 1, 8 и 12). Как упоминалось во введении, обычно фоточувствительная стадия развития насекомого длится от нескольких дней до нескольких недель, а критическая длительность фотопериодической индукции составляет не менее недели. Примеры насекомых и клещей, у которых для индукции диапаузы или активного развития достаточно менее чем 4—5 соответствующих фотопериодов, чрезвычайно редки (Виноградова, 1969, 1978; Veerman, 1977; Saunders, 2002).

Усреднение данных третьего опыта показало (здесь и далее приведены медианы и квартили), что если опыт завершился 2 короткими днями (табл. 3, варианты 1—4), доля диапаузирующих особей составила 90 % (85—93 %), если коротким был только предпоследний день (варианты 9—12), диапаузировало 87 % (79—90 %), а если только последний день (варианты 5—8) — 80 % (70—84 %) предкукол. Если же 17-й и 18-й дни преимагинального развития материнских самок были длинными (варианты 13—16), диапауза наблюдалась менее чем у половины дочерних особей: 48 % (31—57 %).

Как правило, при длиннодневной фотопериодической реакции число короткодневных свето-темновых циклов, необходимое для индукции диапаузы, больше, чем число длиннодневных циклов, достаточное для индукции бездиапаузного развития (Данилевский, 1961; Виноградова, 1969; Заславский, 1984; Saunders, 2002). Однако трихограмма и тут оказалась исключением: если у материнских самок из двух последних дней развития один оказывается длинным, а другой коротким (табл. 3, варианты 5—12), короткий день явно «пересиливает», и по доле диапаузирующего потомства эти особи гораздо ближе к самкам, развивавшимся в коротком дне (табл. 3, вариант 1), чем к самкам, развивавшимся в длинном дне (табл. 3, вариант 16). Интересно, что подобное «исключение» обнаружено и при изучении материнского влияния на диапаузу потомства у мясной мухи *C. vicina* (Виноградова, 1991).

ПРОЯВЛЕНИЕ СТУПЕНЧАТОЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Множественный регрессионный анализ всей совокупности данных второго опыта показал, что доля диапаузирующего потомства может быть весьма точно ($r=0.96$, $n=384$, $p < 0.001$) определена с помощью уравнения $Y = 230 + 0.2Ph3 - 6.2Ph4 - 4.8T$, где Y — процентная доля диапаузирующих особей, $Ph3$ и $Ph4$ — длина дня во время соответственно 3-го и 4-го периодов второго опыта, а T — температура, при которой развивалось дочернее поколение. Заметим, что длина дня во время 3-го периода преимагинального развития материнского поколения входит в это уравнение с положительным коэффициентом. Дальнейшая обработка результатов второго опыта показала, что влияние фотопериода, действующего на материнских самок с 13-го по 15-й день их развития, достоверно ($p=0.002$) только в том случае, если последние 3 дня развития проведены при $C:T=20:4$, а личинки дочернего поколения развивались при 13° . При этом короткий день, действующий на материнских особей с 13-го по 15-й день развития, действительно, вопреки ожиданиям, приводит не к увеличению, а к небольшому, но достоверному ($p=0.002$) снижению доли диапаузирующих особей от 60 % (56—63 %) до 56 % (50—59 %).

По данным третьего опыта доля диапаузирующего потомства достаточно точно ($r=0.86$, $n=384$, $p < 0.001$) описывается уравнением $Y = 300 + 0.4Ph1 - 0.6Ph2 - 3.2Ph3 - 2.2Ph4 - 9.7T$, где Y — процентная доля диапаузирующих особей, $Ph1$, $Ph2$, $Ph3$ и $Ph4$ — длина дня во время соответственно 1-го, 2-го, 3-го и 4-го периодов третьего опыта, а T — температура, при которой развивалось дочернее поколение. Заметим, что (аналогично периоду с 13-го по 15-й день во втором опыте) длина дня во время первых 15 дней преимагинального развития материнского поколения входит в это уравнение с положительным коэффициентом, т. е. на протяжении этого промежутка времени фотопериод $C:T=20:4$ приводит к диапаузе относительно большей части потомства, чем фотопериод $C:T=12:12$.

Очевидно, в данном случае мы имеем дело с типичной ступенчатой длиннодневной фотопериодической реакцией (Заславский, 1984): длинный день, предшествующий короткому (в природе этому соответствует осеннее укорочение длины дня) приводит к еще большему усилению тенденции к диапаузе. Таким образом, наши данные экспериментально подтвердили ранее опубликованную (Заславский, Умарова, 1981) гипотезу о возможности проявления реакции на изменение длины дня во время развития материнского поколения трихограмм.

ВЫВОДЫ

1. Влияние фотопериода на диапаузу предкуколок *T. embryophagum* базируется на восприятии длины дня куколками материнского поколения.

2. Решающая роль в регуляции диапаузы принадлежит последним двум дням перед вылетом имаго, когда одного короткого (С:Т=12:12) дня достаточно для индукции, а двух длинных (С:Т=20:4) дней — для ингибирования диапаузы у значительной части потомства.

3. Если же длинный день предшествует короткому более чем за 2—3 дня до вылета имаго, наблюдается ступенчатая фотопериодическая реакция, приводящая к усилению тенденции к диапаузе.

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Н. П. Вагиной, Н. Д. Войнович, Т. С. Кац и Т. Я. Умаровой (ЗИН РАН). Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» и Государственного контракта «Уникальные Фондовые коллекции ЗИН РАН» (УФК ЗИН, рег. № 2-2.20).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Диапауза у кровососущих комаров и ее регуляция. Л.: Наука, 1969. 148 с.
- Виноградова Е. Б. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Докл. на 23-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1973. С. 39—66.
- Виноградова Е. Б. Особенности фототермической индукции куколичной диапаузы у серой мясной мухи *Boettcherisca septentrionalis* Rohd. (Diptera, Sarcophagidae) // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 69. С. 147—168.
- Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* — модельный объект экологических и физиологических исследований. Л.: Наука, 1984. 272 с.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб.: Наука, 1991. 256 с.
- Войнович Н. Д., Умарова Т. Я., Кац Т. С., Резник С. Я. Роль эндогенных факторов в индукции диапаузы у *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 5. С. 584—589.
- Войнович Н. Д., Умарова Т. Я., Кац Т. С., Резник С. Я. Изменчивость фотопериодической реакции *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энт. томол. обзор. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 264—269.
- Гринберг Ш. М., Цибульская Г. Н., Бондаренко Н. В. Трихограмма: проблемы, перспективы разведения и применения // Защ. раст. 1979. Вып. 9. С. 20—23.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Наука, 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Индуктивные и спонтанные процессы в фотопериодизме насекомых // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 69. С. 5—61.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 120. 180 с.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энт. томол. обзор. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.

- Кинд Т. В. Эндокринная детерминация эмбриональной диапаузы у античной волнянки *Ogryia antiqua* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. С. 210—228.
- Ллойд Э., Ледерман В. Справочник по прикладной статистике. Т. 1. М.: Финансы и статистика, 1989. 510 с.
- Май Фу Кви, Заславский В. А. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1676—1680.
- Масленникова В. А. К вопросу о зимовке и диапаузе трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1959. Вып. 3. С. 91—96.
- Масленникова В. А., Сорокина А. П. Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma cacoeciae* March., *T. evanescens* Westw., *T. embryophagum* Htg (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Инф. бюлл. ВПС МОБВ. 1986. Т. 14. С. 33—38.
- Методические указания по массовому разведению и применению трихограммы для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. М.: Колос, 1974. 78 с.
- Резник С. Я., Кац Т. С. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug et Sor (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 2004. Т. 83, вып. 4. С. 776—785.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 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. Оценка перспективных видов рода *Trichogramma* в защите растений (методические рекомендации). СПб.: Изд-во ВИЗР, 2001. 44 с.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 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.
- Теленга Н. А., Щепетильникова В. А. Руководство по размножению и применению трихограммы для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Киев: Изд-во АН УССР, 1949. 99 с.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтомол. общ-ва. 1977. Т. 59. С. 1—155.
- 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.: ВАСХНИИ, 1989. 12 с.
- Anderson J. F., Kaya H. K. Diapause induction by photoperiod and temperature in the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. // Ann. Ent. Soc. Amer. 1974. Vol. 67, N 6. P. 845—849.
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wallingford, UK: CAB International, 1994. P. 219—244.
- Bonnemaïson L. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Bull. Soc. Ent. France. 1972. T. 77, N 5—6. P. 122—132.
- Dahlan A. N., Gordh G. Development of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Helicoverpa armigera* (Hubner) eggs (Lepidoptera: Noctuidae) // Austral. J. Ent. 1996. Vol. 35, N 4. P. 337—344.
- Danks H. V. The range of insect dormancy responses // Europ. J. Ent. 2002. Vol. 99, N 2. P. 127—142.
- Danks H. V. Studying insect photoperiodism and rhythmicity: components, approaches, and lessons // Europ. J. Entomol. 2003. Vol. 100, N 2. P. 209—221.
- Denlinger D. L. Embryonic determination of pupal diapause in the flesh fly *Sarcophaga crassipalpis* // J. Insect Physiol. 1971. Vol. 17, N 10. P. 1815—1822.
- Denlinger D. L. Regulation of diapause // Ann. Rev. Ent. 2002. Vol. 47. P. 93—122.
- Flanders S. E. Notes on the life history and anatomy of *Trichogramma* // Ann. Ent. Soc. Amer. 1937. Vol. 30, N 2. P. 304—308.
- Garcia P. V., Wajnberg E., Pizzol J., Olivejra M. L. M. Diapause in the egg parasitoid *Trichogramma cordubensis*: role of temperature // J. Insect Physiol. 2002. Vol. 48, N 2. P. 349—355.
- Griffiths K. J. Development and diapause in *Pleolophus basizonus* Grav. (Hymenoptera, Ichneumonidae) // Canad. Ent. 1969. Vol. 101, N 9. P. 907—914.
- 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.

- Lees A. D. The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. I. The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny // *J. Insect Physiol.* 1959. Vol. 3, N 1. P. 92—117.
- Milonas P. G., Savopoulou-Soultani M. Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae): role of photoperiod and temperature // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 2000. Vol. 93, N 3. P. 512—518.
- Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // *Ann. Rev. Ent.* 1991. Vol. 36. P. 511—534.
- Pak G. A., Oatman E. R. Biology of *Trichogramma brevicapillum* // *Ent. Exp. Appl.* 1982. Vol. 32, N 1. P. 61—67.
- Reznik S. Ya., Kats T. S., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. Maternal age and endogenous variation in maternal influence on photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Europ. J. Ent.* 2002. Vol. 99, N 2. P. 175—179.
- Ryan R. B. Maternal influence on diapause in a parasitic insect *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Insect. Physiol.* 1965. Vol. 11, N 10. P. 1331—1336.
- Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin. II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis* // *J. Insect Physiol.* 1966. Vol. 12, N 5. P. 569—581.
- Saunders D. S. Maternal influence on the incidence and duration of larval diapause in *Calliphora vicina* // *Physiol. Ent.* 1987. Vol. 12, N 3. P. 331—338.
- Saunders D. S. *Insect clocks* // Amsterdam: Elsevier, 2002. 560 p.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Ann. Rev. Ent.* 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Takada Y., Kawamura S., Tanaka T. Biological characteristics: growth and development of the egg parasitoid *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on the cabbage armyworm *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) // *Appl. Ent. Zool.* 2000. Vol. 35, N 3. P. 369—379.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York, Oxford: Oxford University Press, 1986. 411 p.
- Veerman A. Aspects of the induction of diapause in a laboratory strain of the mite *Tetranychus urticae* // *J. Insect Physiol.* 1977. Vol. 23, N 6. P. 703—711.
- Volkoff A. N., Daumal J. Ovarian cycle in immature and adult stages of *Trichogramma cacoeciae* and *T. brassicae* (Hym.: Trichogrammatidae) // *Entomophaga*. 1994. Vol. 39, N 3—4. P. 303—312.
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // *Entomophaga*. 1990. Vol. 35, N 1. P. 23—29.

Санкт-Петербургский государственный аграрный университет; Поступила 27 XII 2007.
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург.

SUMMARY

Photoperiodic regulation of *T. embryophagum* progeny prepupal diapause was investigated in laboratory conditions. Maternal females developed at 20°, the position of the photosensitive period was detected by transferring preimaginal stages between diapause-inducing «short» day (L:D=12:12) and diapause-averting «long» day (L:D=20:4). Progeny generation developed at L:D = 12:12 under the near-threshold temperature of 13, 14 or 15°. Experiments showed that, at least under the used photo-thermal regimens, only the pupal stage is sensitive to the photoperiod influence. The highest photosensitivity was recorded during the last two days before the adult emergence. In this critical period, even a single short day cycle induced diapause in most of individuals. However, the reaction to the long day was weaker: at least two long light days immediately preceding the maternal adult emergence were necessary to avert diapause. If the «short» day was preceded by the «long» day more than in 2—3 days before the adult emergence, the stepwise photoperiodic response caused the increase in the tendency to diapause. The results of this study could be used in pest biocontrol practices for elaboration of optimal methods for *Trichogramma* mass rearing and storage and also for prediction of its seasonal cycles in natural conditions.