

УДК 591.1(595.792)

© С. Я. Резник и Т. С. Кац

**ЭКЗОГЕННЫЕ И ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ, ИНДУЦИРУЮЩИЕ  
 ДИАПАУЗУ У *TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM* SUG. ET SOR.  
 (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**

[S. Ya. REZNIK a. T. S. KATS. EXOGENOUS AND ENDOGENOUS FACTORS  
 INDUCING DIAPAUSE IN *TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM* SUG. ET SOR.  
 (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Факторы, индуцирующие диапаузу, были к настоящему времени исследованы у множества видов насекомых из разных таксонов. Экспериментальные исследования и полевые наблюдения убедительно доказали лидирующую роль фотопериодического, температурного, пищевого и других факторов окружающей среды в регуляции развития и размножения насекомых (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Tauber et al., 1986; Заславский, 1984, 1996). У некоторых насекомых выбор между диапаузой и активным развитием в значительной мере определяется эндогенными факторами, прежде всего возрастными изменениями (Mousseau, Dingle, 1991; Denlinger, 1998; Fox, Mousseau, 1998).

Объект нашего исследования, *Trichogramma principium* Sug. et Sor., относится к роду паразитоидов-яйцеедов, широко используемых для биологической борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства, а также в качестве модельных объектов для разнообразных исследований в области экологии и физиологии насекомых (Smith, 1996). Понятно, что экспериментальное изучение факторов, индуцирующих диапаузу, в данном случае приобретает особое значение как существенный элемент методики массового разведения (Voegele et al., 1986; Boivin, 1994).

Специфика регуляции сезонной циклики трихограмм заключается в том, что основным фактором среды, индуцирующим предкулольную диапаузу, является температура, при которой происходит развитие личинок, а фотопериод оказывает относительно слабое влияние (Масленникова, 1959; Vonnemaison, 1972; Boivin, 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 материнских особей и от их возраста (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Reznik et al., 2002). Кроме того, у исследуемого вида *T. principium* влияние возраста самок на долю диапаузирующего потомства осложняется тем, что при предоставлении самкам яиц пригодного, но не предпочитаемого хозяина — зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) — часть самок вскоре начинает заражение, однако значительное количество особей задерживает откладку яиц на протяжении 2 и более (до 8—10) дней. Таким образом, у когорты одновременно отродившихся самок начало яйцекладки происходит не одновременно, что позволяет разделить 2 относительно независимых фактора: собственно воз-

раст самки и очередность откладки яиц. Этой особенностью *T. principium* резко отличается от ранее исследованного нами *T. embryophagum* Htg., у которого практически все особи начинают заражение вскоре после контакта с хозяином (Reznik et al., 2002).

Данное исследование было посвящено 2 основным задачам. Во-первых, изучению зависимости доли диапаузирующего потомства *T. principium* от фотопериодов, действующих на материнское и прародительское поколения (построению кривых фотопериодических реакций). И во-вторых, исследованию зависимости тенденции потомства к диапаузе от эндогенных факторов: возраста самки и длительности периода задержки откладки яиц.

Работа поддержана грантом Программы Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В данной работе была исследована лабораторная линия *T. principium*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли при длине дня 18 ч и температуре 20°. В опытах развитие материнских поколений G<sub>1</sub> и G<sub>2</sub> проходило при 20° и фотопериодах L : D = 3 : 21, 6 : 18, 9 : 15, 12 : 12, 15 : 9, 18 : 6, 21 : 3 и 24 : 0, а тест на предкуколичную диапаузу (поколение G<sub>3</sub>) проводили в темноте при 13°.

## МАССОВОЕ ЗАРАЖЕНИЕ

Для исследования фотопериодической реакции применялась методика массового заражения. Из одной партии яиц зерновой моли выбирали (согласно числу исследуемых режимов) необходимое количество порций по 500—1000 яиц каждая. Каждую порцию наклеивали на отдельную картонную карточку и все карточки вместе предоставляли на 24 ч для заражения самкам одного поколения основной лабораторной линии при соотношении численности паразитоида и хозяина около 1 : 10. Затем зараженные карточки (поколение G<sub>1</sub>, «бабушки») помещали в пробирки, и в дальнейшем каждая группа особей развивалась в определенном фотопериодическом режиме.

Примерно через сутки после начала вылета поколения G<sub>1</sub> (при 20° это соответствует 19—20 дням с момента заражения) в каждую пробирку на 24 ч помещали необходимое количество карточек с 100—200 свежими яйцами зерновой моли. По истечении 24 ч карточки со свежезараженными яйцами (поколение G<sub>2</sub>, «материнское»), в свою очередь, также разделяли по отдельным пробиркам и помещали для развития в различные фотопериодические режимы. Примерно через сутки после начала вылета трихограмм материнского поколения в каждую пробирку на 24 ч помещали карточку с 200—300 яйцами зерновой моли, а затем все карточки со свежезараженными яйцами (G<sub>3</sub>, «дочернее» поколение) помещали в низкотемпературную камеру (13°, темнота). При этой температуре бездиапаузное развитие *T. principium* полностью завершается через 3 месяца после заражения. По истечении этого срока все зараженные яйца зерновой моли вскрывали и определяли число развившихся имаго и диапаузирующих предкуколок (личинки, погибшие на разных стадиях развития, в расчет не принимались). Данные по каждой карточке дочернего поколения рассматривались как одна повторность эксперимента.

## ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ЗАРАЖЕНИЕ

Для исследования зависимости доли диапаузирующего потомства от возраста материнской особи и длительности периода задержки откладки

яиц из свежевывлетевших самок материнского поколения случайным образом отбирали 50 особей и поодиночке помещали в пробирки, хранящиеся при том же фотопериоде, в котором происходило развитие данной самки. Каждой самке предоставляли для заражения 50—60 яиц зерновой моли. В ходе опыта каждые 2 дня порцию яиц заменяли на свежую, а зараженные яйца (дочернее поколение) переносили в низкотемпературную камеру (13°, темнота). Длительность жизни большинства самок не превышала 13—15 дней, по истечении этого срока опыт прекращали. Данные за каждый 2-дневный период суммировали и определяли долю диапаузирующих особей, так же как и при исследовании фотопериодической реакции.

## СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА РЕЗУЛЬТАТОВ

Число повторностей и объемы выборок приведены далее при описании результатов каждого эксперимента. В опытах с массовым заражением доли диапаузирующих особей, определенные для каждой повторности опыта, были преобразованы по формуле  $Y = \arcsin(\sqrt{X})$  и затем использованы для дисперсионного анализа и сравнения средних (критерий Тьюки). В опытах с индивидуальным заражением для сравнения нетрансформированных долей диапаузирующих особей применяли критерий  $\chi^2$ , для оценки зависимости от возраста самок — ранговый критерий корреляции Спирмена. Трансформация и статистическая обработка материала были осуществлены с помощью программы SYSTAT. На всех рисунках представлены исходные (нетрансформированные) данные.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ МАТЕРИНСКОГО ПОКОЛЕНИЯ

На рис. 1 представлены данные первого опыта, в котором поколение  $G_1$  развивалось при той же длине дня, что и основная лабораторная линия (L : D = 18 : 6). Для опыта использовались самки 6 поколений лабораторной линии. В каждом фотопериоде было проведено 30 повторностей этого эксперимента (4—6 повторностей на 1 поколение), каждая включала не менее 100 зараженных яиц зерновой моли. Дисперсионный анализ всей совокупности результатов показал, что процент диапаузирующих особей потомства (поколения  $G_3$ ) достоверно (отношение Фишера,  $F = 97.3$ ,  $p < 0.001$ ) зависит от фотопериода, при котором развивалось материнское поколение ( $G_2$ ). Развитие материнских особей при «коротких» длинах дня (3—12 ч) приводит к индукции диапаузы у 30—40 % дочернего поколения, а при длинах дня 15 ч и более диапауза практически не наблюдается. Изменения доли диапаузирующего потомства в пределах короткодневной и длиннодневной частей фотопериодической шкалы, как показал критерий Тьюки, недостоверны. Очевидно, *T. principium* обладает типичной длиннодневной фотопериодической реакцией с порогом, расположенным между 12 и 15 ч. Примерно такие же результаты были ранее получены и для других исследованных видов рода *Trichogramma* (Bonnemaïson, 1972; Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Масленникова, Сорокина, 1986; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Reznik et al., 2002), а также и для большинства других паразитоидов-яйцедов (Jackson, 1963; van den Berg, 1971; Anderson, Kaya, 1974; Boivin, 1994).

Заметим, что различия в доле диапаузирующего потомства между исследованными поколениями лабораторной линии также оказались достовер-

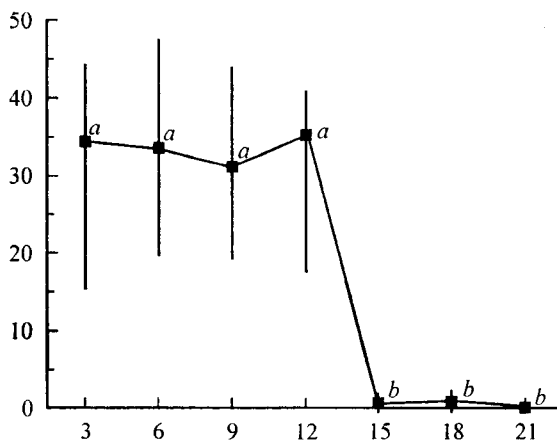


Рис. 1. Зависимость доли диапаузирующего потомства от фотопериодических условий развития самок материнского поколения *Trichogramma principium*.

По оси абсцисс — фотопериод, действующий на самок  $G_2$  (длина дня, ч); по оси ординат — доля (%) диапаузирующих предкуколок потомства ( $G_3$ ). На график нанесены медианы (прямоугольники) и квартили (вертикальные линии). Точки, помеченные разными латинскими буквами, соответствуют значениям, достоверно ( $p < 0.05$ ) различающимся при сравнении арксинус-трансформированных величин с помощью теста Тьюки.

ными ( $F = 6.5, p < 0.001$ ). Вероятнее всего, значительная изменчивость результатов, полученных при использовании последовательных поколений лабораторной линии, объясняется эндогенными процессами, ранее выявленными и у других трихограмм (Заславский, Умарова, 1981; Reznik et al., 2002; Войнович и др., 2003).

Что же касается механизма, осуществляющего «материнское влияние» на склонность к диапаузе предкуколок потомства трихограммы, то по аналогии с исследованиями, проведенными на других видах насекомых, можно предположить реакцию ооцитов на определяемый фотопериодом гормональный статус самки с дальнейшим последствием на гормональную систему развивающейся личинки (Виноградова, 1991; Mousseau, Dingle, 1991).

#### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ ПОКОЛЕНИЯ, ПРЕДШЕСТВУЮЩЕГО МАТЕРИНСКОМУ

Во втором опыте, поставленном для выявления зависимости тенденции к диапаузе от влияния «бабушек», развитие поколений  $G_1$  и  $G_2$  происходило при фотопериодах  $L : D = 3 : 21, 9 : 15, 15 : 9$  и  $21 : 3$ , итого 16 комбинаций — вариантов опыта (рис. 2). Опыт был проведен с 11 поколениями лабораторной линии. Каждый вариант был исследован в 4 повторностях в каждом поколении, каждая повторность включала не менее 100 зараженных яиц зерновой моли. Дисперсионный анализ показал, что доля диапаузирующих особей поколения  $G_3$  с высокой степенью достоверности ( $p < 0.001$ ) зависит от условий развития поколений  $G_2$  и  $G_1$ , причем «мамы» оказывают намного большее влияние, чем «бабушки» ( $F = 1223.4$  и  $F = 101.8$  соответственно). «Фактор поколения» оказался также достоверным, хотя и менее весомым ( $F = 8.3, p < 0.001$ ).

Характер реакции поколения  $G_3$  на фотопериод, действующий на поколение  $G_1$ , очевидно, зависит от условий развития поколения  $G_2$  (рис. 2). Так, если материнское поколение  $G_2$  развивалось в длинном дне  $L : D = 15 : 9$  и  $21 : 3$ , доля диапаузирующего потомства относительно невелика при всех фотопериодических режимах развития поколения  $G_1$ . Тем не ме-

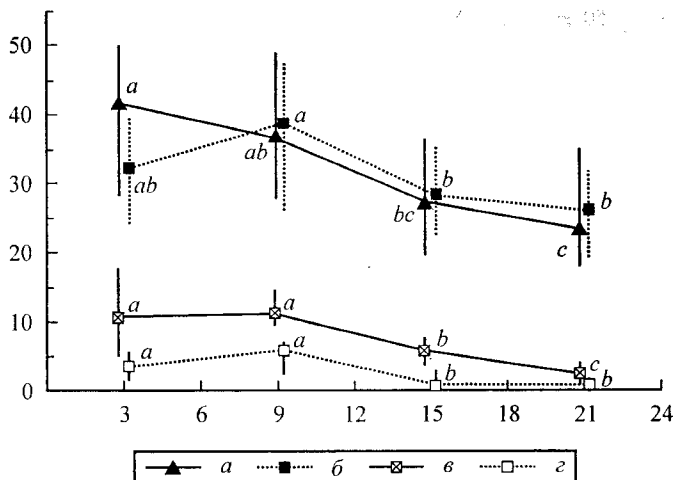


Рис. 2. Зависимость доли диапаузирующего потомства *Trichogramma principium* от фотопериодических условий развития самок материнского поколения и поколения, предшествующего материнскому.

По оси абсцисс — фотопериод, действующий на самок  $G_1$ , поколения, предшествующего материнскому (длина дня, ч); по оси ординат — доля (%) диапаузирующих предкуловок потомства ( $G_3$ ). Фотопериод, действующий на самок  $G_2$ , материнского поколения (L : D): а — 3 : 21, б — 9 : 15, в — 15 : 9, з — 21 : 3. На графики нанесены медианы и квартили. Точки одного графика, помеченные разными латинскими буквами, соответствуют значениям, достоверно ( $p < 0.05$ ) различающимся при сравнении арксинус-трансформированных величин с помощью теста Тьюки.

нее в обоих случаях (рис. 2, в и з) наблюдается достоверное снижение доли диапаузирующего потомства в интервале между длиной дня 9 и 15 ч. Эта же зависимость наблюдается при развитии  $G_2$  в режиме L : D = 3 : 21 (рис. 2, а). Таким образом, пороговая зона реакции на условия развития «бабушек» примерно совпадает с таковой, обнаруженной при изучении реакции на материнский фотопериод (ср. рис. 1 и 2).

Материнское влияние на диапаузу потомства нередко выходит за пределы 2 смежных поколений и может быть прослежено в весьма длинных «цепочках» (Виноградова, 1973; Заславский, 1984; Mousseau, Dingle, 1991). Один из наиболее ярких и хорошо исследованных примеров — индукция личиночной диапаузы у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Виноградова, 1991). Довольно распространенный частный случай длительных модификаций, вызываемых материнским влиянием, — отсутствие чувствительности к факторам, индуцирующим диапаузу, у нескольких поколений, следующих за диапаузирующим, — был обнаружен и у паразитоидов-яйцеедов (Jackson, 1963; Voegelé et al., 1986). Влияние условий развития поколения, предшествующего материнскому, на долю диапаузирующего потомства было ранее обнаружено у *T. evanescens* Westw. (Заславский, Умарова, 1981) и *T. euproctidis* Gir. (Май Фу Кви, Заславский, 1983), однако только на примере сравнения 2—3 контрастных фотопериодов. Исследование «материнского влияния на материнское влияние» в широком спектре длин дня проведено (для видов рода *Trichogramma*), насколько нам известно, впервые.

Весьма интересным представляется сравнение фотопериодических реакций, полученных при развитии материнского поколения в 3- и 9-часовом днях. Хорошо видно (рис. 2, а и б), что при развитии «бабушек» в условиях L : D = 9 : 15, 15 : 9 и 21 : 3 эти фотопериодические кривые практически совпадают, причем 9-часовой короткий день каждый раз оказывается чуть «сильнее» 3-часового (т. е. индуцирует диапаузу у несколько большей доли потомства). Первый опыт (рис. 1) также показал практически одинаковый

эффект коротких дней  $L : D = 3 : 21$  и  $9 : 15$ . Однако при развитии поколения  $G_1$  в 3-часовом, а  $G_2$  — в 9-часовом дне доля диапаузирующих особей поколения  $G_3$  ниже, чем при развитии поколений  $G_1$  и  $G_2$  в 3-часовом дне (рис. 2, первые точки графиков *a* и *b*), причем тест Тьюки подтвердил достоверность различия ( $p = 0.034$ ).

Скорее всего, причиной этого эффекта является короткодневно-длиннодневная ступенчатая реакция на смену длины дня, свойственная многим насекомым (Заславский, 1984). По-видимому, переход от 3-часового дня (режим развития поколения  $G_1$ ) к 9-часовому (режим развития поколения  $G_2$ ) воспринимается как рост длины дня и приводит к снижению доли диапаузирующих особей, несмотря на то что оба фотопериода относятся к «короткодневным» (рис. 1). Возможность проявления реакции на изменение длины дня допускалась для видов рода *Trichogramma* более 20 лет тому назад (Заславский, Умарова, 1981), но, насколько нам известно, только в настоящей работе была подтверждена экспериментом. Интересно, что в наших опытах относительно более короткий и длинный дни действовали на 2 последовательных поколения трихограммы, однако выявленная ступенчатая реакция весьма сходна с теми, которые наблюдались у многих других насекомых на протяжении жизни одной особи (Заславский, 1984). Этот факт может рассматриваться как еще одно проявление эндогенных процессов, «перетекающих» от одного поколения трихограммы к другому (Резник и др., 1996; Войнович и др., 2002, 2003).

#### ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА МАТЕРИНСКИХ ОСОБЕЙ

Напомним, что 2 предшествующих эксперимента были осуществлены методом массового заражения, при котором определяется процент диапаузирующих особей в потомстве, вышедшем из яиц, отложенных самками за первые сутки с момента предоставления хозяина. Для того чтобы выявить возможную зависимость доли диапаузирующего потомства от возраста материнской самки, была применена методика индивидуального заражения. Опыт был проведен при 4 материнских фотопериодах:  $L : D = 3 : 21$ ,  $9 : 15$ ,  $18 : 6$  и  $24 : 0$ . Результаты (число диапаузирующих и активных предкуколок среди потомства, вышедшего из каждой порции яиц) были разбиты на группы по 2 параметрам материнской особи: возрасту и сроку, прошедшему с момента предоставления хозяина до откладки первого яйца (напомним, что большинству самок *T. principium* свойственна задержка начала заражения). Затем результаты, относящиеся к самкам каждой группы, были суммированы, а данные по малочисленным группам (менее 5 самок, менее 10 отложенных яиц) исключены из обработки.

На рис. 3 представлены результаты, относящиеся к материнским особям, развивавшимся при 3-часовой длине дня. Прежде всего становится очевидной несомненная тенденция к снижению доли диапаузирующего потомства по мере старения материнской особи. Видно также, что 2-дневная задержка начала заражения практически не влияет на этот процесс (ср. рис. 3, *a* и *b*), но самки, задерживающие откладку яиц на 4 и 6 дней, производят за время первых 2 дней размножения достоверно ( $p < 0.001$  и  $p < 0.05$  соответственно) большую долю диапаузирующего потомства, чем их ровесницы, начавшие заражение раньше (ср. рис. 3, *a*, *b* и *в*, *г*). Различия между данными, относящимися к 11—15-му дням жизни самок, недостоверны, значительный разброс вызван, вероятно, уменьшением объемов выборок из-за нарастающей смертности самок.

Совершенно иначе происходит изменение доли диапаузирующего потомства у самок, развивавшихся при 9-часовом дне (рис. 4). Во-первых,

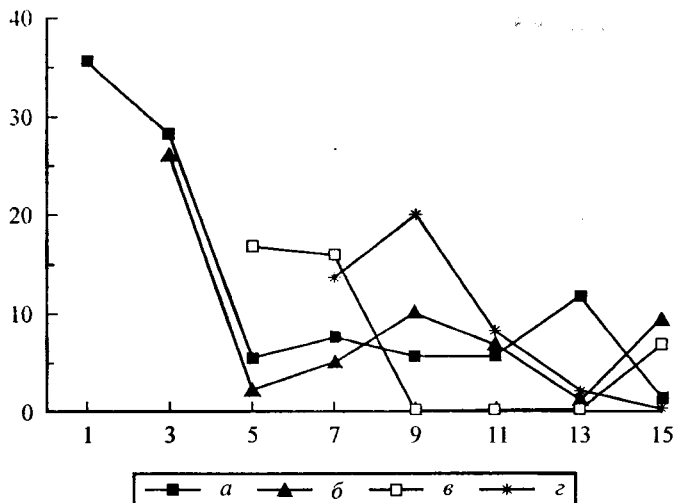


Рис. 3. Зависимость доли диапаузирующего потомства *Trichogramma principium* от возраста материнских самок и длительности задержки заражения (развитие материнских особей при  $L : D = 3 : 21$ ).

По оси абсцисс — возраст самок материнского поколения ( $G_2$ ) на момент откладки яиц (дни); по оси ординат — доля (%) диапаузирующих предкулолок потомства ( $G_3$ ). Длительность задержки заражения (дни): а — 0, б — 2, в — 4, г — 6.

сама по себе возрастная динамика гораздо более сложна: достоверный ( $p < 0.01$ ) рост от 1-го к 3-му дню, затем снижение с отчетливым минимумом на 7-й день жизни самок, и снова увеличение со стабилизацией к концу жизни материнской особи. Во-вторых, задержка откладки яиц практически не влияет на этот процесс — рис. 4: кривые а и б практически совпадают, а отклонения точек в и г недостоверны (для самок с 4—6-дневной задержкой откладки яиц приведены только данные по первой — самой большой — порции зараженных хозяев, дальнейшие кривые не обозначены из-за недостаточного объема выборок). Заметим, что при этом доли диапаузирующего потомства, вышедшего из яиц, отложенных на протяжении первых дней жизни самок, развивавшихся при  $L : D = 3 : 21$  и  $9 : 15$  (рис. 3, а и 4, а, начало кривых), практически одинаковы, как и следовало ожидать, исходя из результатов первого опыта (рис. 1, длина дня 3 и 9 ч).

Охарактеризовать зависимость процента диапаузирующего потомства от возраста самок *T. principium*, развивавшихся при длинном дне ( $L : D = 18 : 6$ ) и круглосуточном освещении, трудно из-за крайней немногочисленности диапаузирующей фракции. Тем не менее в обоих режимах отмечено достоверное ( $p < 0.001$ ) снижение доли диапаузирующего потомства с ростом возраста материнских особей (коэффициенты ранговой корреляции Спирмена  $r = -0.28$  и  $r = -0.20$ ,  $n = 221$  и  $n = 300$  соответственно).

Само существование материнского влияния свидетельствует о наличии особого механизма, обеспечивающего реакцию потомства на физиологическое состояние самки. Зависимость доли диапаузирующего потомства от возраста материнской особи может быть результатом деятельности этого же механизма. В ходе предшествующих исследований «возрастной составляющей материнского влияния» у разных видов насекомых было обнаружено как увеличение, так и снижение тенденции к диапаузе потомства по мере увеличения возраста самок (Виноградова, 1973, 1991; Mousseau, Dingle, 1991), хотя авторы последних обзоров (Denlinger, 1998; Fox, Mousseau, 1998) утверждают, что доля диапаузирующего потомства обычно растет с

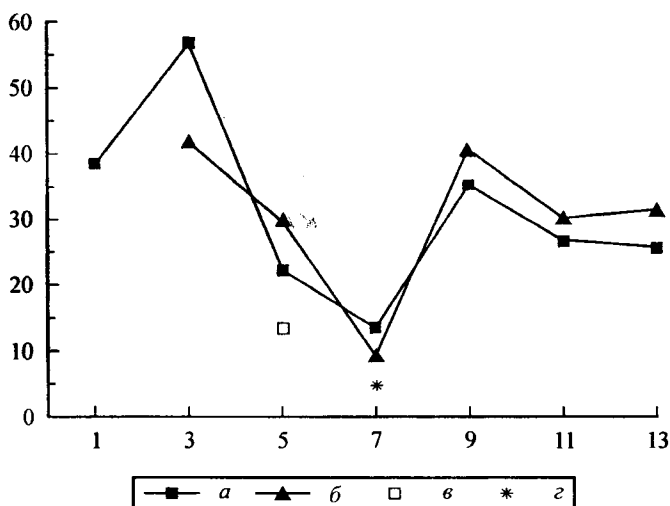


Рис. 4. Зависимость доли диапаузирующего потомства *Trichogramma principium* от возраста материнских самок и длительности задержки заражения (развитие материнских особей при L : D = 9 : 15).

Условные обозначения, как на рис. 3.

возрастом материнской особи. Зависимость возрастной динамики доли диапаузирующего потомства от фотопериодических условий развития и содержания самок была ранее обнаружена и подробно исследована, в частности у мясной мухи *C. vicina* (Saunders, 1987; Виноградова, 1991; Виноградова, Резник, 2000, 2002) и у гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Ерлыкова, 1997, 1999), но у трихограммы описывается впервые. В целом наши данные вполне согласуются с выводом, сделанным ранее (Виноградова, Резник, 2000) при обобщении результатов аналогичных экспериментов с *C. vicina*, что в материнском влиянии можно выделить 2 составляющие: основную, экзогенную, определяемую фотопериодической реакцией, и дополнительную, эндогенную, связанную с возрастом самок, причем основная (фотопериодическая) составляющая влияет также и на характер дополнительной (возрастной) составляющей.

Особый интерес представляет взаимодействие собственно возрастных изменений материнского влияния с задержкой откладки яиц. Эксперименты (рис. 3) показали, что характер этого взаимодействия явно не сводится к простому суммированию. И старение самок, и задержка заражения не просто уменьшают или увеличивают долю диапаузирующего потомства, но оказывают эффект, явно зависящий от фотопериода. Для объяснения таких нелинейных взаимодействий логично предположить существование некоего общего механизма, суммирующего действие 3 факторов: фотопериода, возрастных изменений и процессов, сопровождающих начало откладки яиц. Этот вывод важен еще и потому, что проливает свет на механизм перехода от задержки откладки яиц к заражению. Экспериментальные исследования (Резник и др., 2001; Reznik et al., 2001) показали, что переход к заражению носит характер резкого и (при определенных условиях) необратимого скачка. Подобные изменения в поведении насекомых могут осуществляться 2 механизмами: за счет «чисто поведенческих» реакций, например различных форм обучения (Lewis et al., 1990; Vet, Groenewold, 1991; Paraj, Lewis, 1992; Резник, 1993; Vinson, 1998), и под действием более глубоких изменений с участием нейроэндокринной системы (Barton Browne, 1993; Vinson, 1998). Ранее (Reznik et al., 1998, 2001, 2003) была высказана



гипотеза о том, что переход от задержки к заражению базируется на нейроэндокринном механизме. Результаты данного исследования подтверждают это предположение. Поскольку известно (Виноградова, 1991; Mousseau, Dingle, 1991; Fox, Mousseau, 1998), что оба проявления материнского влияния (фотопериодическая реакция и возрастные изменения) базируются на нейроэндокринном механизме, то их тесное взаимодействие с задержкой и индукцией заражения позволяет предполагать, что и последние также, по крайней мере частично, обусловлены эндокринными процессами.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Доклады на 23-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1973. С. 39—66.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция // Тр. ЗИН АН СССР. СПб.: Наука, 1991. Т. 214. С. 1—255.
- Виноградова Е. Б., Резник С. Я. Влияние возраста самок на личиночную диапаузу потомства у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтомолог. обзор. 2000. Т. 79, вып. 2. С. 296—302.
- Виноградова Е. Б., Резник С. Я. Влияние возраста самки и ступенчатого изменения фотопериодического режима на личиночную диапаузу *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтомолог. обзор. 2002. Т. 81, вып. 4. С. 785—794.
- 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) // Энтомолог. обзор. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 264—269.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Наука, 1961. С. 1—243.
- Ерлыкова Н. Н. Особенности фотопериодической реакции бессамцового клона гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae) // Энтомолог. обзор. 1997. Т. 76, вып. 3. С. 497—507.
- Ерлыкова Н. Н. Влияние фотопериодических условий и возраста самки на состав потомства гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae) из Поволжья // Энтомолог. обзор. 1999. Т. 78, вып. 2. С. 275—286.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 120. С. 1—180.
- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомолог. обзор. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 233—243.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обзор. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.
- 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. Ленинград. гос. ун-та. 1959, вып. 3. С. 91—96.
- Масленникова В. А., Сорокина А. П. Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma sacosociae* March., *T. evanescens* Westw., *T. embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Инф. бюлл. ВПС МОББ. 1986. Т. 14. С. 33—38.
- Резник С. Я. Обучение в пищевой специализации насекомых // Тр. ЗИН РАН. 1993. Т. 193. С. 5—72.
- 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) // Энтомолог. обзор. 2001. Т. 80, вып. 3. С. 545—555.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. Ленинград. 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) // Энтомологический обзор. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 689—699.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтомол. общ-ва. 1977. Т. 59. С. 1—155.
- 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.
- Barton Browne L. Physiologically induced changes in resource oriented behavior // Ann. Rev. Ent. 1993. Vol. 38. P. 1—25.
- Berg M. A. van den. Studies on the induction and termination of diapause in *Mesocomys pulchripes* Cam. (Hymenoptera: Eupelmidae) an egg parasite of Saturniidae (Lepidoptera) // Phytophylactica. 1971. Vol. 3, N 1. P. 85—88.
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wajnberg E., Hassan S. A. (eds). Wallingford, UK: CAB International, 1994. P. 219—244.
- Bonnemaison L. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Bull. Soc. Ent. France. 1972. Vol. 77. N 5—6. P. 122—132.
- Denlinger D. L. Maternal control of fly diapause // Maternal effects as adaptations. Oxford University Press. 1998. P. 275—287.
- Fox C. W., Mousseau T. A. Maternal effects as adaptations for transgenerational phenotypic plasticity in insects // T. A. Mousseau, C. W. Fox (eds). Maternal effects as adaptations. Oxford University Press. 1998. P. 159—177.
- 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.
- Jackson D. J. Diapause in *Caraphractus cinctus* Walker (Hymenoptera: Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae (Coleoptera) // Parasitology. 1963. Vol. 53, N 2. P. 225—251.
- 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.
- Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // Ann. Rev. Ent. 1991. Vol. 36. P. 511—534.
- Papaj D. R., Lewis A. C. Insect learning: ecological and evolutionary perspectives. London: Chapman and Hall, 1992. P. 1—398.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. 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., Kats T. S., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. Maternal age and endogenous variation in maternal influence of photoperiodic response in the progeny diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Europ. J. Ent. 2002. Vol. 99, N 2. P. 175—179.
- 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.
- 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.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Ann. Rev. Ent. 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects // New York, Oxford: Oxford University Press, 1986. 411 p.
- Vet L. E. M., Groenewold A. M. Semiochemicals and learning in parasitoids // J. Chem. Ecol. 1991. Vol. 16, N 11. P. 3119—3155.
- Vinson S. B. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species // Biological Control. 1998. Vol. 11, N 1. P. 79—96.
- Voegelé J., Pizzol J., Raynaud B., Hawlitzky N. La diapause chez les *Trichogrammes* et ses avantages pour la production de masse et la lutte biologique // Meded. Fac. Landbouwk. Rijksuniv. Gent. 1986. Vol. 51, N 3a. P. 1033—1039.
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga. 1990. Vol. 35, N 1. P. 23—29.