

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник и Н. П. Вагина

**ВЛИЯНИЕ ТЕПЛООВОГО ШОКА НА ЗАРАЖЕНИЕ ЯИЦ
ЗЕРНОВОЙ МОЛИ *SITOTROGA CEREALELLA* OLIV. (LEPIDOPTERA,
GELECHIIDAE) САМКАМИ ПАРАЗИТОИДА-ЯЙЦЕЕДА
TRICHOGRAMMA PRINCIPIUM SUG. ET SOR. (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE)**

[S. Ya. REZNIK a N. P. VAGHINA. HEAT SHOCK INFLUENCES ON PARASITIZATION OF THE ANGOUMOIS GRAIN MOTH *SITOTROGA CEREALELLA* OLIV. (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) EGGS BY THE EGG PARASITOID *TRICHOGRAMMA PRINCIPIUM* SUG. ET SOR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES]

Для эктотермных организмов температура — один из важнейших факторов окружающей среды (Чернышев, 1996). Верхние пределы оптимума для активных стадий большинства видов насекомых находятся в интервале 25—35°, при более высоких температурах наблюдается ухудшение основных биологических показателей (плодовитости, выживаемости и др.), а длительное воздействие температур, превышающих 40—45°, обычно приводит к летальному исходу. Низкая устойчивость к экстремальным температурам широко используется как основа для эффективных и экологически безопасных методов борьбы с вредными насекомыми (Arbogast, 1981; Hansen, 1992), но в биологической защите растений она нередко оказывается одним из негативных факторов, ограничивающих эффективность использования энтомофагов.

Виды рода *Trichogramma* Westw., один из которых является объектом нашего исследования, широко применяются для борьбы с различными чешуекрылыми вредителями сельского и лесного хозяйства (Wajnberg, Hansan, 1994; Smith, 1996), однако в ряде случаев эффективность их применения лимитируется экстремально высокими температурами. Специальные исследования (Chihrane et al., 1993, 1997; Chihrane, Laugé, 1994, 1996; Carrière, Boivin, 1997) показали, что даже относительно кратковременное воздействие сублетально высоких температур на куколок и имаго трихограммы приводит к значительному снижению плодовитости, длительности жизни, двигательной активности, а следовательно, и эффективности этих полезных паразитоидов.

В ходе предыдущих исследований (Reznik et al., 1998, 2001; Резник и др., 2001) было показано, что при предоставлении яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. многие самки *Trichogramma principium* Sug. et Sor. задерживают начало заражения на срок до 10 дней. Длительность задержки заражения зависит от стадии развития и числа предложенных яиц хозяина (Reznik, Umarova, 1990, 1991). Наши эксперименты (Резник, Вагина, 2006) показали также, что в пределах зоны температурного оптимума скорость индукции заражения линейно возрастает с температурой.

В данной работе нами исследовалась зависимость индукции и стабильности «состояния заражения» от теплового шока — т. е. от кратковременного воздействия экстремально высокой (сублетальной) температуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *T. principium*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли *S. cerealella*. Развитие трихограммы и все опыты (за исключением периодов теплового шока) проходили в константных условиях при фотопериоде С : Т = 18 : 6 и температуре 20°.

В начале каждого опыта свежевылетевшим имаго *T. principium* предоставляли 12—24 ч для спаривания, а затем самок поодиночке рассаживали в небольшие (диаметр 8, длина 45 мм) пробирки. Для подкормки на стекло наносили узкую полоску 50%-ного раствора меда. Яйца зерновой моли предоставляли для заражения в соответствии со схемой опыта (см. ниже) в виде искусственной «кладки» из 50—60 яиц, наклеенных на полоску плотной бумаги. Каждый опыт состоял из 2 48-часовых интервалов (экспозиций), разделенных кратковременным тепловым шоком (температура 45° в течение 30 мин). В контрольном варианте опыта тепловой шок был заменен 30-минутным интервалом между экспозициями, условия при этом оставались константными. По завершении каждой экспозиции, во время которой была предоставлена возможность заражения (1 раз во время первого опыта и дважды во время второго опыта), карточку с яйцами зерновой моли вынимали из пробирки.

В первом опыте во время первой 48-часовой экспозиции самки *T. principium* были лишены возможности заражения, яйца зерновой моли были предоставлены им только после температурного шока, во время второй экспозиции. Первый опыт был проведен в 7 повторностях, каждая включала около 100 самок. Во втором опыте возможность заражения была предоставлена во время обеих экспозиций (во время температурного шока, разделяющего экспозиции, яйца хозяина отсутствовали). Второй опыт был проведен в 8 повторностях, включающих по 100—150 самок каждая.

После завершения развития личинок трихограммы на каждой карточке определяли число потемневших (зараженных) яиц зерновой моли. При использованном нами соотношении паразитoid : хозяин (примерно 1 : 50) самка *T. principium*, как правило, откладывает в каждое яйцо зерновой моли только одно свое яйцо. Поэтому число зараженных хозяев принималось за число яиц, отложенных самкой трихограммы (плодовитость). В результате для каждой экспозиции каждой повторности каждого опыта определяли долю заражающих (отложивших хотя бы одно яйцо) самок, а для каждой заражающей самки — плодовитость.

Известно (Резник и др., 1996), что доля заражающих самок и их плодовитость значительно варьируют даже в последовательных поколениях лабораторных линий. Поэтому непараметрические показатели (смертность, доли самок, начавших и продолживших заражение) были определены для каждой повторности и усреднены с помощью медиан и квартилей (за объем выборки принималось число повторностей), а достоверность различий между опытом и контролем для этих показателей определяли по методу Мантеля—Хензеля (Афифи, Эйзен, 1982). Достоверность различий в плодовитости определяли с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (повторность рассматривали как отдельный фактор), но в табл. 1 и 2 представлены совокупные объемы выборок и усредненные данные всех повторностей каждого опыта. Вся статистическая обработка результатов проведена с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прежде всего следует отметить, что в ходе теплового шока (45° в течение 30 мин) гибло примерно 10 % подопытных особей и, кроме того, примерно вдвое возрастала смертность, наблюдавшаяся в течение последующих 48 ч. Различия в смертности между опытом и контролем достоверны в обоих экспериментах (табл. 1 и 2), а разница между 2 экспериментами недостоверна. В целом для большинства особей исследуемой линии *T. principium* эффект был, несомненно, сублетальным.

Таблица 1

Влияние теплового шока, предшествующего контакту с хозяином, на выживаемость и заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma principium* Sug. et Sor.

Характер данных	Контроль	Тепловой шок	Достоверность различий
Смертность за 30 мин теплового шока (%)*	0 (0—0)	11 (2—13)	$p < 0.001$
Смертность за 48 ч после шока (%)*	10 (5—18)	18 (16—31)	$p < 0.001$
Доля заражающих самок (%)*	50 (47—60)	27 (24—33)	$p < 0.001$
Плодовитость всей совокупности заражающих самок (яиц/самку)**	28.5 ± 7.8 ($n = 168$)	23.3 ± 7.5 ($n = 69$)	$p < 0.001$
Плодовитость заражающих самок, не погибших за 48 ч после шока (яиц/самку)**	29.0 ± 7.7 ($n = 144$)	24.0 ± 7.6 ($n = 56$)	$p < 0.001$

Примечание. * — медианы и квантили, ** — среднее арифметическое, среднее отклонение и объем выборки.

В первом опыте тепловой шок предшествовал первому контакту с хозяином, что, как видно из табл. 1, привело к почти двукратному снижению доли самок, приступивших к заражению. Снижение плодовитости заражающих самок было не таким резким, хотя и вполне достоверным. Как упомянуто выше, часть и контрольных, и подопытных самок погибла за время 48-часовой экспозиции (периода контакта с хозяином). Поэтому снижение средней плодовитости могло быть частично обусловлено смертностью самок. Однако и при исключении особей, погибших к концу экспозиции, раз-

Таблица 2

Влияние теплового шока, полученного между двумя периодами контакта с хозяином, на выживаемость и заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma principium* Sug. et Sor.

Характер данных	Контроль	Тепловой шок	Достоверность различий
Смертность за 30 мин теплового шока (%)*	0 (0—0)	10 (4—15)	$p < 0.001$
Смертность за 48 ч после шока (%)*	8 (5—12)	25 (14—41)	$p < 0.001$
Доля самок, продолживших заражение после шока (%)*	100 (96—100)	99 (85—100)	$p = 0.12$
Доля самок, начавших заражение после шока (%)*	40 (30—48)	28 (20—35)	$p < 0.001$
Плодовитость всей совокупности самок, начавших заражение (яиц/самку)**	26.3 ± 8.8 ($n = 144$)	22.3 ± 8.8 ($n = 62$)	$p = 0.002$
Плодовитость самок, начавших заражение и не погибших за 48 ч после шока (яиц/самку)**	26.8 ± 8.8 ($n = 135$)	23.0 ± 8.3 ($n = 52$)	$p = 0.001$
Плодовитость всей совокупности самок, продолживших заражение (яиц/самку)**	12.7 ± 5.8 ($n = 166$)	11.2 ± 5.6 ($n = 125$)	$p = 0.003$
Плодовитость самок, продолживших заражение и не погибших за 48 ч после шока (яиц/самку)**	13.1 ± 5.6 ($n = 154$)	11.5 ± 5.5 ($n = 109$)	$p = 0.002$

Примечание. См. табл. 1.

личия между опытом и контролем были достоверны, хотя и относительно невелики (табл. 1).

Во втором эксперименте трихограммы были подвергнуты тепловому шоку после первого периода контакта с хозяином, когда часть из них уже начала заражение (доли самок, начавших заражение до шока, в контроле и в опыте, естественно, были практически одинаковы, составив соответственно 35.9 и 35.0 %). Как видно из табл. 2, почти все самки, начавшие заражение во время 1-й экспозиции, заражали и во время 2-й экспозиции, различие между опытом и контролем в данном случае недостоверно. Что же касается самок, не заражавших до шока, то среди них доля особей, начавших заражение во время 2-й экспозиции, была значительно ниже, чем в контроле. Плодовитость самок, начавших заражение, была почти такой же, что и в первом эксперименте, и примерно такими же были различия между контрольными и подопытными особями (ср. табл. 1 и 2). Особи, продолжившие заражение, начатое во время 1-й экспозиции, характеризовались значительно меньшей плодовитостью, различия между опытом и контролем были невелики, но достоверны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Тепловой шок приводит к резкому снижению доли самок *T. principium*, начинающих заражение яиц зерновой моли, плодовитость заражающих самок тоже снижается, хотя и не так резко, а самки, уже начавшие заражение, как правило, продолжают его и после теплового шока. Эти факты в сочетании с некоторыми данными предыдущих исследований позволяют прийти к целому ряду выводов.

Известно (Тыщенко, 1980), что различные (в том числе и неблагоприятные) воздействия окружающей среды могут оказывать на организм насекомого двоякое действие: прямое (витальное) и опосредованное (сигнальное). Можно было бы предположить, что тепловой шок прямо влияет на яйцекладку трихограмм, вызывая какие-либо патологические изменения, как, например, он вызывает частичную стерильность самцов и угнетение оогенеза у самок *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Chihrane et al., 1993; Chih-gane, Laugé, 1994, 1996). Однако гипотеза о прямом травмирующем воздействии не согласуется с тем фактом, что самки, уже начавшие заражение, продолжают его и после шока. К тому же плодовитость самок, начинающих или продолжающих заражение, после шока снижается незначительно, свидетельствуя и о сохранности зрелых яиц, готовых к откладке, и о продолжении более или менее интенсивного оогенеза. Следовательно, в данном случае тепловой шок действует на яйцекладку в первую очередь опосредованно (сигнально). При этом собственно способность к откладке яиц сохраняется или несколько снижается, а основной эффект состоит в резком снижении вероятности перехода самок из состояния «задержки» в состояние «заражения».

Задержка заражения при предоставлении малопредпочитаемого лабораторного хозяина (например, яиц зерновой моли) свойственна многим видам трихограмм, причем с увеличением температуры скорость индукции заражения линейно возрастает (Резник, Вагина, 2006). Однако с ростом температуры значительно сокращается средняя продолжительность жизни насекомых. Известно также, что у целого ряда видов насекомых были обнаружены характерные предсмертные изменения в поведении (Giebuttowicz et al., 1990). В ряде случаев наблюдается расширение спектра приемлемых хозяев. Например, паразитоид *Horogenes chrysostictos* Gmelin (Hymenoptera, Ichneumonidae) обычно избегает перезаражения хозяев, но за несколько

дней до смерти эта способность утрачивается (Fisher, 1959). Возможно, такие предсмертные изменения частично обусловлены снижением чувствительности или дискриминационной способности рецепторов (Tallamy, 2000). Поэтому можно было бы предположить, что ускорение перехода к заражению при росте температуры обусловлено сокращением средней продолжительности жизни. Так же можно было бы объяснить и ускорение перехода к заражению у самок *T. principium*, лишенных углеводной подкормки (по сравнению с питающимися самками), и несколько большую продолжительность жизни у самок, задерживающих заражение (по сравнению с заражающими) (Reznik et al., 1997, 2003). Однако результаты данного исследования (табл. 1 и 2) исключают такую трактовку: тепловой шок, приводя к сокращению продолжительности жизни, не стимулировал, а ингибировал индукцию заражения. По-видимому, переход от задержки к заражению малоприспособленного хозяина — не следствие «патологических» предсмертных изменений, а «нормальный» этап имагинальной жизни, подобный реактивации после репродуктивной диапаузы.

Усиливать тенденцию к диапаузе могут самые различные неблагоприятные условия окружающей среды, однако после реактивации чувствительность к ним нередко исчезает (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1983; Заславский, 1996; Чернышев, 1996). Именно этот результат и был нами получен: тепловой шок препятствует началу заражения, но практически не влияет на его продолжение. Таким образом, результаты данного исследования являются еще одним аргументом, подтверждающим корректность проводимых нами ранее (Reznik et al., 1998, 2001, 2003) аналогий между репродуктивной диапаузой и задержкой заражения пригодного, но не предпочитаемого хозяина.

Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомол. обзор. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 233—243.
- Резник С. Я., Вагина Н. П. Влияние температуры на индукцию заражения у самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, вып. 1. С. 48—53.
- Резник С. Я., 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. обзор. 2001. Т. 80, вып. 3. С. 545—555.
- Тыщенко В. П. Сигнальное и витальное действие экологических факторов // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, вып. 5. С. 655—677.
- Тыщенко В. П. Эволюция сезонных адаптаций у насекомых // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, вып. 1. С. 10—22.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Arbogast R. T. Mortality and reproduction of *Ephestia cautella* and *Plodia interpunctella* exposed as pupae to high temperatures // Environ. Ent. 1981. Vol. 10, N 5. P. 708—711.
- Carrière Y., Boivin G. Evolution of thermal sensitivity of parasitization capacity in egg parasitoids // Evolution. 1997. Vol. 51, N 6. P. 2028—2032.
- Chihirane J., Laugé G. Effects of high temperature shocks on male germinal cells of *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Entomophaga. 1994. Vol. 39, N 1. P. 11—20.

- Chihrane J., Laugé G. Loss of parasitization efficiency of *Trichogramma brassicae* (Hym.: Trichogrammatidae) under high-temperature conditions // *Biological Control*. 1996. Vol. 7, N. 1. P. 95—99.
- Chihrane J., Laugé G., Hawlitzky N. Effects of high temperature shocks on the development and biology of *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Entomophaga*. 1993. Vol. 38, N 2. P. 185—192.
- Chihrane J., Derrien A., Laugé G. Locomotor activity of *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera) under the influence of high-temperature shocks // *J. Insect Behav.* 1997. Vol. 10, N 2. P. 203—211.
- Fisher R. C. Life history and ecology of *Horogenes chrysostictos* Gmelin (Hymenoptera, Ichneumonidae), a parasite of *Ephestia sericarium* Scott (Lepidoptera, Phycitidae) // *Canad. J. Zool.* 1959. Vol. 37, N 4. P. 429—446.
- Giebultowicz J. M., Raina A. K., Uebel E. C. Mated-like behaviour in senescent virgin females of gypsy moth, *Lymantria dispar* // *J. Insect Physiol.* 1990. Vol. 36, N 7. P. 495—498.
- Hansen J. D. Heating curve models of quarantine treatments against insect pests // *J. Econom. Ent.* 1992. Vol. 85, N 5. P. 1846—1854.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya. The influence of host's age on the selectivity of parasitism and fecundity of *Trichogramma* // *Entomophaga*. 1990. Vol. 35, N 1. P. 31—37.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya. Host population density influence on host acceptance in *Trichogramma* // *Ent. Exp. Appl.* 1991. Vol. 58, N 1. P. 49—54.
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Umarova T. Ya. Carbohydrate suppresses parasitization and induces egg retention in *Trichogramma* // *Biocontrol Sci. Techn.* 1997. Vol. 7, N 2. P. 271—274.
- 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., 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.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Ann. Rev. Ent.* 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Tallamy D. W. Physiological issues in host range expansion // *Proc. of Session: Host specificity testing of exotic arthropod biological control agents*. X Intern. Symp. Biol. Control of Weeds, Bozeman., Montana, USA. 2000. P. 11—26.
- Wajnberg E., Hassan S. A. Biological control with egg parasitoids. Wallingford, UK: CAB International, 1994. 286 p.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 24 VI 2006.

SYMMARY

Experiments have shown that heat shock (45 °C during 30 minutes) caused a twofold increase in mortality of *T. principium* females recorded during 2 days after the shock. The percentage of females that have started parasitization of the grain moth eggs (among all survived females) sharply decreased (40—50 % and 30 % in controls and in treated females, respectively). Thus, the switch from egg retention to parasitization of less preferred hosts was not a result of «pathological» changes in a dying wasp, but a «normal» stage of adult life. However, females that have already started parasitization before the heat shock, continued to parasitize after the shock (differences between treatment and controls were not significant). Obviously, the heat shock influence on oviposition was mostly indirect (as a cue factor) and the wasps that have already started parasitization, were insensitive to this cue. These data resemble the loss of sensitivity to the diapause-inducing factor that was often observed after the reactivation. We conclude that the results of our study confirm analogies between egg retention and reproductive diapause.