

УДК 591.5(595.792)

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ИНДУКЦИЮ ЗАРАЖЕНИЯ У САМОК *TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

© 2006 г. С. Я. Резник, Н. П. Вагина

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

Поступила в редакцию 18.11.2004 г.

В лабораторных условиях исследовано влияние температуры на индукцию и продолжение заражения яиц малопредпочитаемого лабораторного хозяина (зерновой моли, *Sitotroga cerealella*) самками яйцееда *Trichogramma principium*. Доля самок, приступивших к заражению, при 15° была достоверно ниже, чем при 20, 25 и 30°C. Средняя продолжительность периода, предшествующего началу заражения, при постоянных температурах 15, 20, 25 и 30°C достоверно различалась и составила, соответственно, 6,5, 2,1, 0,9 и 0,6 дня. У большинства самок заражение, начатое в условиях высокой температуры (25°), продолжается и при ее снижении до 15°. Эти результаты позволяют предполагать, что, хотя самки трихограмм вылетают уже готовыми к откладке яиц, достаточно длительный период может предшествовать началу заражения менее предпочитаемых хозяев. Продолжительность этого периода может зависеть от температуры.

Специфичность паразитирования – основная экологическая характеристика насекомых-паразитов, определяющая их роль в экосистеме и практическое значение. У большинства изученных видов паразитов удалось обнаружить значительную внутривидовую изменчивость поведения при поиске, выборе и заражении хозяина (Викторов, 1976; Vinson, 1985; Paraj, 1993; Roitberg, 1993).

Яйцееды рода *Trichogramma* не только широко используются как агенты биологической борьбы с различными вредителями сельского и лесного хозяйства (Smith, 1996), но также являются прекрасным модельным объектом для самых различных лабораторных и полевых исследований. Как было неоднократно показано для разных трихограмм (библ. см. Резник, 1995; Резник и др., 2001; Reznik et al., 2001) при предоставлении яиц малопредпочитаемых хозяев многие самки задерживают начало откладки яиц на несколько дней или даже полностью отказываются от заражения.

Преыдущие исследования (Reznik et al., 1998, 2001) показали, что при предоставлении яиц зерновой моли, *Sitotroga cerealella* Oliv., многие самки *Trichogramma principium* Sug. et Sor. задерживают начало заражения на срок от 2 до 10 дней. Основные различия в поведении между заражающими и отказывающимися от заражения самками проявляются в отсутствие реакции на хозяина. Дальнейшие эксперименты показали, что при последовательном предоставлении стандартных порций яиц одного и того же хозяина переход из состояния “задержки” в состояние “заражения” практически необратим (Reznik et al., 1998). Более

того, в ряде опытов тенденция самок к продолжению начатого процесса заражения оставалась стабильной и при последовательном предоставлении яиц, находящихся на разных стадиях развития, или даже яиц разных видов хозяев, в том числе и тогда, когда относительно менее предпочитаемый хозяин предоставлялся после более предпочитаемого (Reznik et al., 1997). Заметим, что во всех вышеперечисленных случаях менялись характеристики предоставляемого хозяина (вид, стадия развития эмбриона), а условия окружающей среды оставались постоянными.

В данной работе нами исследовалась зависимость индукции и стабильности “состояния заражения” от температуры.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе была использована лабораторная линия *T. principium*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли, *S. cerealella*. Развитие трихограммы проходило в константных условиях при длине дня 18 ч и температуре 20°C. Для оценки индукции и стабильности состояния заражения при разных температурах было поставлено два опыта.

В начале первого опыта свежесвылетевшим имаго *T. principium* предоставляли 12–24 ч для спаривания, а затем самок поодиночке рассаживали в небольшие (диаметр 8 мм, длина 45 мм) пробирки. Для подкормки на стекло наносили узкую полоску 50% раствора меда. В каждую пробирку помещали 50–60 яиц зерновой моли, наклеенных на полоску плотной бумаги. Периодически

(первые 4 дня – ежедневно, затем – каждые 2–3 дня) полоску бумаги с яйцами хозяина заменяли. Смена порций яиц хозяина продолжалась вплоть до смерти самки трихограммы. После развития личинок трихограммы определяли число хозяев, зараженных каждой самкой во время каждой смены. Так как самки *T. principium*, как правило, откладывают в каждое яйцо зерновой моли только одно свое яйцо, число зараженных хозяев принималось за число яиц, отложенных самкой трихограммы (плодовитость). В результате для каждой повторности каждого варианта опыта определяли долю заражающих (отложивших хотя бы одно яйцо) самок, а для каждой заражающей самки – суммарную плодовитость и время от начала контакта с хозяином до начала заражения, то есть до откладки первого яйца (за момент начала заражения принимали середину соответствующего учетного периода).

Варианты первого опыта различались температурой: 15, 20, 25 и 30°. Заметим, что все эти температуры входят в пределы условий, при которых самки *T. principium* способны к откладке яиц (Адашкевич, Умарова, 1985). Первый опыт был поставлен в 5 повторностях, каждая включала 200 самок трихограммы (по 50 на каждый температурный режим).

Метод, примененный нами во втором опыте, основан на том, что в яйцеводах заражающих самок трихограммы находится не более 10–15 яиц, а у самок, отказывающихся от заражения – обычно не менее 15–20. Хотя точность этого метода не абсолютна, он неоднократно применялся как для трихограммы (Honda, Luck, 2000; Mansfield, Mills, 2002), так и для других насекомых (например, Veenstra, Vugne, 1998). Исходя из данных предыдущей работы с *T. principium* (Reznik et al., 1998), в качестве порога можно выбрать уровень 15 яиц/самку. При этом ниже порогового уровня будут находиться 100% заражающих и 23% незаражающих (отказывающихся от заражения) самок (Reznik et al., 1998; рис. 2). Следовательно, в смешанных выборках процентная доля яйцекладущих самок может быть приблизительно определена по формуле  $P_{я} = P_{15} - 0.3(100 - P_{15})$ , где  $P_{я}$  – процентная доля яйцекладущих самок, а  $P_{15}$  – процент особей с числом зрелых яиц, меньшим 15.

Для второго опыта из совокупности самок одного поколения лабораторной линии *T. principium* выбрали 4 группы по 300–500 особей, отсадили их в пробирки (диаметр 3 см, длина 10 см) и предоставили им карточки с яйцами зерновой моли при соотношении численности паразитоида и хозяина около 1 : 20. В первых двух вариантах второго опыта самкам трихограммы в течение 4 дней предоставили возможность заражения двух смен яиц

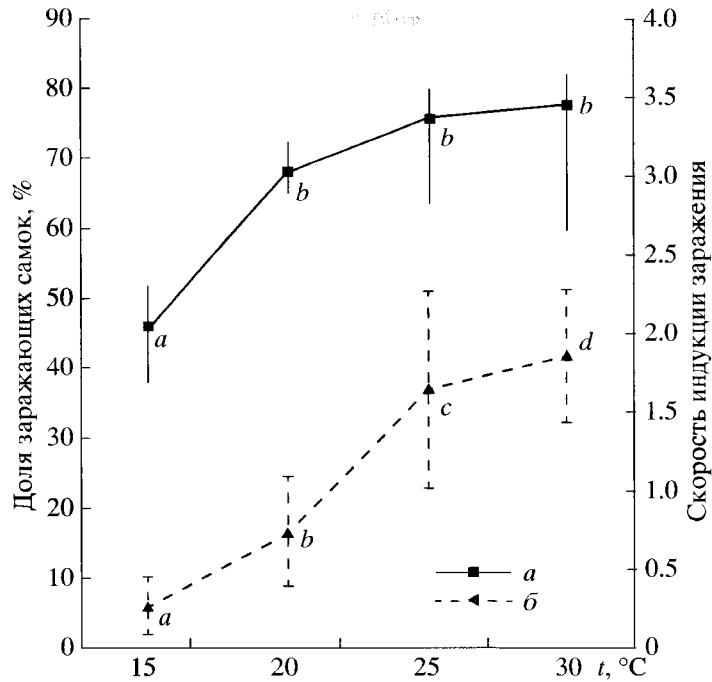
зерновой моли (карточки с яйцами заменяли после 2-го дня). Варианты опыта различались температурой: 15° в первом варианте и 25° во втором. В третьем варианте самок содержали 1 день при 25° и затем 3 дня при 15°, карточки заменяли одновременно со сменой температуры. В четвертом варианте температурный режим был тот же, что и в третьем (1 день при 25° и 3 дня при 15°), но яйца зерновой моли предоставляли только на протяжении первого дня, поэтому к концу второй смены заражающие самки в выборке отсутствовали (данный вариант служил негативным контролем). Подкормка медом производилась постоянно во всех вариантах всех опытов. Вскрытие самок во всех вариантах осуществили одновременно – в конце четвертого дня опыта.

Предварительная обработка результатов первого опыта показала, что различия в плодовитости яйцекладущих самок и времени задержки заражения между повторностями одного и того же варианта недостоверны. Поэтому перед окончательным анализом данные всех повторностей по этому показателю были объединены. Доля яйцекладущих самок менялась гораздо сильнее (см. также Резник и др., 1996) и была отдельно определена для каждой повторности первого опыта. Для учета доли заражающих самок определяли медианы и квартили, для плодовитости, времени задержки и скорости индукции заражения – средние арифметические и средние отклонения. Для попарного сравнения вариантов применяли критерий Колмогорова–Смирнова, для описания зависимости от температуры – регрессионный анализ. Все вычисления проводили с помощью программы SYSTAT 10.2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Скорость индукции заражения при разных температурах

В первом опыте процент яйцекладущих самок (рис. 1) был практически одинаков при 25° и 30°, недостоверно ( $p = 0.3$ ) ниже при 20° и достоверно ( $p < 0.05$ ) ниже при 15°C. Однако время, предшествующее началу яйцекладки, с ростом температуры резко снижается:  $6.5 \pm 4.5$ ,  $2.1 \pm 1.7$ ,  $0.9 \pm 0.8$  и  $0.6 \pm 0.5$  дня при 15, 20, 25 и 30°, соответственно (здесь и далее в тексте приведены средние и средние отклонения), различия между 25° и 30°C достоверны с  $p = 0.04$ , между всеми остальными температурными режимами – с  $p < 0.001$ . Скорость индукции “состояния заражения” (величина, обратная длительности периода, предшествующего началу откладки яиц), естественно, также оказалась достоверно различной при всех исследованных температурах. График (рис. 1) позволяет предполагать линейную зависимость с порогом 12–13°C. Регрессионный анализ совокупности дан-



**Рис. 1.** Влияние температуры на долю самок *Trichogramma principium*, начавших заражение яиц зерновой моли, и на скорость индукции заражения. По оси абсцисс – температура, по осям ординат: *a* – доля заражающих самок, % (левая ось ординат, на график нанесены медианы и квартили); *b* – скорость индукции заражения (правая ось ординат, на график нанесены средние и средние отклонения). Значения, помеченные вдоль одного графика разными латинскими буквами, достоверно ( $p < 0.05$ ) различаются по критерию Колмогорова–Смирнова.

ных по всем самкам подтвердил достоверность линейной регрессии  $Y = 0.113X - 1.42$  ( $r = 0.79$ ,  $n = 595$ ,  $p < 0.001$ ). Попытка построения парабол второй и третьей степени не привела к значительному росту коэффициента корреляции ( $r = 0.79$  и  $r = 0.81$ , соответственно): по-видимому, в исследованном интервале температур линейная регрессия вполне адекватна.

Среднее число яиц, отложенных самками на протяжении всего опыта, при 15° составило  $36.3 \pm 18.9$  и было достоверно ( $p < 0.001$ ) ниже, чем при температурах 20, 25 и 30°С ( $50.1 \pm 24.1$ ,  $52.3 \pm 23.3$  и  $49.3 \pm 24.5$ , соответственно). Различия по плодовитости между тремя последними режимами были недостоверны ( $p > 0.5$ ).

### Стабильность состояния заражения

Первые два варианта второго опыта (рис. 2а и 2б) показали: при 15°С почти половина самок характеризуется относительно высоким (более 15) числом зрелых яиц в яйцеводах, а при 25° такие самки отсутствуют. Критерий Колмогорова–Смирнова подтвердил высокую ( $p < 0.001$ ) достоверность различий между распределениями. Как упоминалось выше (см. Материал и методы) распределение самок по числу зрелых яиц позволяет приблизительно определить долю заражающих

особей. Судя по числу зрелых яиц в яйцеводах, на пятый день опыта при 15° от заражения отказывалось около 50% самок, а при 25° заражали все вскрытые особи. Собственно стабильность состояния заражения оценивалась в третьем варианте: яйца зерновой моли предоставлялись подопытным особям в течение одного дня при 25° и затем еще три дня – при 15°. Хорошо видно (рис. 2в), что в этом варианте доля особей с большим количеством зрелых яиц (т.е. самок, отказывающихся от заражения) много меньше ( $p < 0.001$ ), чем при постоянной температуре 15°. Доля заражающих особей, косвенно определенная на основании распределения самок по числу яиц, готовых к откладке, составила в третьем варианте более 80%. В четвертом варианте опыта самки, начавшие откладку яиц, вынужденно прекратили ее из-за отсутствия яиц хозяина. Как и следовало ожидать, это вызвало резкий рост числа яиц, готовых к откладке (рис. 2г).

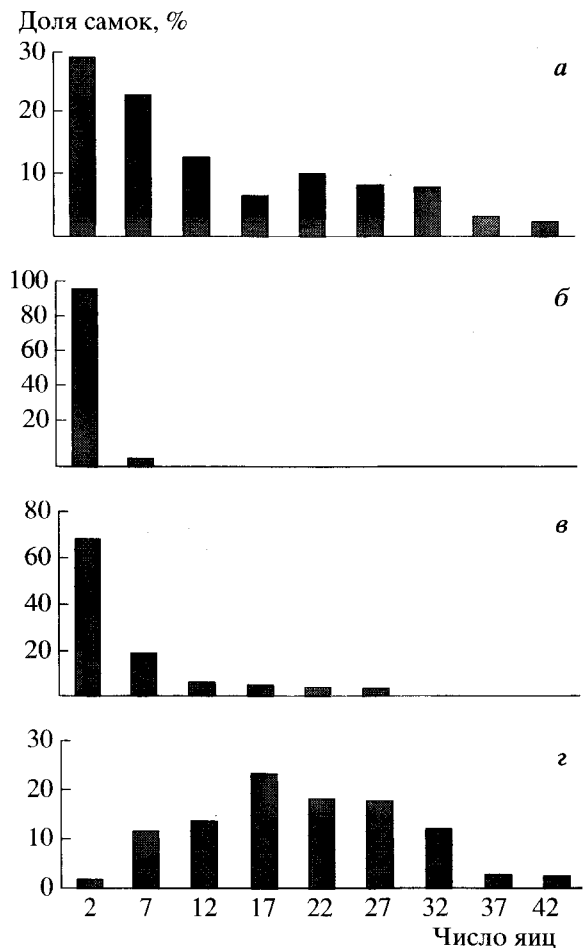
### ОБСУЖДЕНИЕ

Первый и второй опыты убедительно показали, что скорость индукции заражения растет с температурой. Различия в доле заражающих самок между первым и вторым опытами объясняются тем, что при индивидуальной отсадке на карточке было 50–60 яиц зерновой моли, а при

массовом заражении – несколько тысяч. Ранее (Резник, Умарова, 1989) нами было показано, что большее количество хозяев служит более сильным стимулом к откладке яиц.

Линейная зависимость скорости развития от температуры (в определенных температурных пределах) типична для насекомых (Honěk, Kocourek, 1990; Lactin et al., 1995; Чернышев, 1996). Однако, насколько нам известно, такая зависимость никогда ранее не была описана для скорости индукции заражения. У паразитоидов неоднократно исследовалась корреляция между температурой и числом зараженных хозяев, разные авторы ранее выявили влияние температуры на заражение хозяев самками трихограмм (Сорокина, 1978; Заславский, Кви, 1982; Атамирзаева, 1991; Pavlik, 1992; Scott et al., 1997; Wang, Ferro, 1998). Однако в нашем случае **итоговый процент** яйцекладущих самок был почти не зависим от температуры в пределах зоны оптимума и достоверно снижался лишь при 15°, в то время как различия в **скорости индукции** были достоверны между всеми исследованными режимами (рис. 1). Речь идет именно об изменениях в поведении, а не об ускорении оогенеза, так как самки разных видов рода *Trichogramma* вылетают из яйца хозяина, уже имея значительный (около 15–20 штук) запас яиц, готовых к откладке (Bower, Stern, 1966; Reznik et al., 1998; Takada et al., 2000).

В втором опыте оценивалась также стабильность состояния заражения, индуцированного высокой температурой. В третьем варианте, когда яйца зерновой моли предоставлялись подопытным особям в течение одного дня при 25° и затем еще три дня – при 15°, доля заражающих особей к моменту вскрытия составила около 80%, а в первом варианте (четыре дня при 15°) – около 50% (рис. 2а и 2в). Очевидно, у большинства самок заражение, начатое при 25°, продолжается и после снижения температуры. Впрочем, различия между графиками, соответствующими второму и третьему вариантам опыта (рис. 2б и 2в) также достоверны ( $p < 0.01$ ). Следовательно, при снижении температуры некоторые самки все-таки прекращают откладку яиц (или задерживают ее начало). Что же касается четвертого варианта этого опыта, то, как уже упоминалось, в рамках данного исследования он выступает в роли “негативного контроля” – именно такая картина наблюдалась бы, если бы все самки третьего варианта при снижении температуры прекратили откладку яиц (рис. 2в и 2г). Приблизительно определенная доля заражающих особей в этом варианте – 3%, что вполне объяснимо приблизительно используемого метода (фактически заражающие самки отсутствовали).



**Рис. 2.** Влияние температуры и наличия хозяина на процентное распределение самок *Trichogramma principium* в соответствии с числом зрелых яиц в яйцниках. По оси абсцисс – число яиц (средние для классов, шт.), по оси ординат – доля самок (%). Варианты опыта (в скобках приведены объемы выборок): а – 15° постоянно ( $n = 220$ ), б – 25° постоянно ( $n = 198$ ), в – один день при 25° и три дня при 15° ( $n = 347$ ), г – один день при 25° и три дня при 15° и отсутствии хозяина ( $n = 211$ ).

Итак, длительность задержки заражения яиц зерновой моли самками *T. principium* существенно снижается с ростом температуры, причем заражение, индуцированное высокой температурой, как правило, продолжается и при ее снижении. Применительно к использованию трихограмм в биологической борьбе с насекомыми-вредителями, эти результаты позволяют предполагать, что, хотя самки трихограмм вылетают уже готовыми к откладке яиц, достаточно длительный период времени может предшествовать началу заражения менее предпочитаемых хозяев. Продолжительность этого периода может зависеть как от средней температуры, так и от характера ее динамики.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адашкевич Б.П., Умарова Т.М., 1985. Особенности развития *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) в лабораторных условиях // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 9. С. 1413–1417.
- Атамирзаева Т.М., 1991. Биологические особенности *Trichogramma sugonjaevi* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) в лабораторных условиях // Трихограмма (биология, разведение, применение). Тез. Докл. III Всес. Совещания по трихограмме. Кишинев. С. 5–6.
- Викторов Г.А., 1976. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука. 152 с.
- Заславский В.А., Май Фу Кви, 1982. Экспериментальное исследование некоторых факторов, влияющих на плодовитость *Trichogramma Westw.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обзор. Т. 61. Вып. 4. С. 724–736.
- Резник С.Я., 1995. Внутривидовая изменчивость специфичности заражения насекомых-паразитоидов на примере трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обзор. Т. 74. Вып. 3. С. 507–515.
- Резник С.Я., Умарова Т.Я., 1985. Реакция самок *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) на сроки развития яиц хозяина // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 5. С. 709–714. – 1989. Влияние плотности популяции хозяина на интенсивность заражения самок *Trichogramma* // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 12. С. 30–37.
- Резник С.Я., Войнович Н.Д., Умарова Т.Я., 1996. Экспериментальное исследование динамики доли заражающих самок и их плодовитости в ряду поколений трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 3: С. 375–382. – 2001. Сравнительный анализ поведения заражающих и “задерживающих яйцекладку” самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обзор. Т. 80. Вып. 3. С. 545–555.
- Сорокина А.П., 1978. Новые данные по систематике и биологии рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 9. С. 1442–1444.
- Чернышев В.Б., 1996. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Bower W.R., Stern V.M., 1966. Effect of temperature on the production of males and sexual mosaics in uniparental race of *Trichogramma semifumatum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // An. Entomol. Soc. Amer. V. 59. № 4. P. 823–824.
- Honda J.Y., Luck R.F., 2000. Age and suitability of *Amorbia cuneana* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Sabulodes aegrotata* (Lepidoptera: Geometridae) eggs for *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Biol. Contr. V. 18. № 1. P. 79–85.
- Honěk A., Kocourek F., 1990. Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants // Zool. Jb. Syst. V. 117. S. 401–439.
- Lactin D.J., Holliday N.J., Johnson D.L., Craigen R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods // Environ. Entomol. V. 24. № 1. P. 68–75.
- Mansfield S., Mills N.J., 2002. Host egg characteristics, physiological host range, and parasitism following inundative releases of *Trichogramma platneri* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in walnut orchards // Environ. Entomol. V. 31. № 4. P. 723–731.
- Papaj D.R., 1993. Automatic behavior and the evolution of instinct: lessons from learning in parasitoids / Eds. Papaj D.R., Lewis W.J. Insect learning. N.Y.: Chapman and Hall. P. 243–272.
- Pavlik J., 1992. The effect of temperature on parasitization activity in *Trichogramma* spp. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Zool. Jahrbuch. Allgemeine Zool. Physiol. V. 96. № 3. S. 417–425.
- Reznik S.Ya., Umarova T.Ya., Voinovich N.D., 1997. The influence of previous host age on current host acceptance in *Trichogramma* // Entomol. Exp. Appl. V. 82. № 2. P. 153–157. – 1998. Egg retention in the presence of a host in *Trichogramma* females. // J. Appl. Entomol. V. 122. № 9–10. P. 555–559. – 2001. Long-term egg retention and parasitization in *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Ibid. V. 125. № 4. P. 169–175.
- Roitberg B.D., 1993. Towards a general theory of host acceptance by aphid parasitoids // Europ. J. Entomol. V. 90. № 4. P. 369–376.
- Scott M., Berrigan D., Hoffmann A.A., 1997. Costs and benefits of acclimation to elevated temperature in *Trichogramma carverae* // Entomol. Exp. Appl. V. 85. № 3. P. 211–219.
- Smith S.M., 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Ann. Rev. Entomol. V. 41. P. 375–406.
- Takada Y., Kawamura S., Tanaka T., 2000. Biological characteristics: growth and development of the egg parasitoid *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on the cabbage armyworm *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) // Appl. Entomol. Zool. V. 35. № 3. P. 369–379.
- Veenstra K.H., Byrne D.N., 1998. The effects of physiological factors and host plant experience on the ovipositional activity of the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* // Entomol. Exp. Appl. V. 89. № 1. P. 15–23.
- Vinson S.B., 1985. The behavior of parasitoids / Eds. Kerkut G.A., Gilbert L.I. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Oxford: Pergamon Press. V. 9. P. 417–469.
- Wang B., Ferro D.N., 1998. Functional responses of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) under laboratory and field conditions // Environ. Entomol. V. 27. № 3. P. 752–758.

**THE INFLUENCE OF TEMPERATURE ON INDUCTION OF PARASITIZING  
IN *TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM* (HYMENOPTERA,  
TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES****S. Ya. Reznik, N. P. Vagina***Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia*

The effects of temperature on the induction and stability of infestation of eggs in the less preferable factitious host by *Trichogramma principium* females, *Sitotroga cerealella*, were studied in laboratory. The final percentage of parasitizing females at 15°C was significantly lower than at 20, 25, and 30°C (48, 72, 79, and 80%, correspondingly). At constant temperatures of 15, 20, 25, and 30°C, the mean duration of the pre-oviposition period was 6.5, 2.1, 0.9, and 0.6 days, respectively. The rate of the induction of parasitizing (or the duration of the pre-oviposition period) was almost linearly dependent on temperature. In most of females, parasitization induced by high temperature continued after the decrease in temperature. That is why, females parasitize more often at a low temperature (15°C), when they were pre-exposed to higher temperature (25°C). These results suggest that although females emerge with mature eggs, a rather prolonged pre-oviposition period may precede the parasitization of eggs in less preferable hosts. The duration of this pre-oviposition period may depend on temperature.