

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник и Н. П. Вагина

**ВЛИЯНИЕ ПРЕДШЕСТВУЮЩЕГО ОПЫТА НА РЕАКЦИЮ САМОК
TRICHOGRAMMA BUESI VOEG. И T. PRINCIPIUM SUG. ET SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE) НА РАЗНЫЕ СТАДИИ
РАЗВИТИЯ ЯИЦ ХОЗЯИНА**

[S. Ya. REZNIK a. N. P. VAGHINA. EFFECT OF EXPERIENCE ON RESPONSE OF
TRICHOGRAMMA BUESI VOEG. AND T. PRINCIPIUM SUG. ET SOR. (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES TO DIFFERENT AGES OF HOST EGGS]

«Возраст» или, точнее, стадия развития яйца хозяина — один из важнейших факторов, определяющих специфичность заражения паразитоидов-яйцеедов рода *Trichogramma* Westw. Обычно процент заражающих самок, число зараженных яиц, доля завершивших развитие личинок и плодovitость вылетевших имаго падают по мере развития эмбриона хозяина, хотя иногда наблюдается и более сложная зависимость (Кочетова, 1969; Резник, Умарова, 1985; Pak, 1986; Schmidt, 1994; Reznik et al., 1997; Olson, 1998; Monje et al., 1999; Honda, Luck, 2000).

В ходе наших предшествующих исследований (Reznik et al., 1997), в частности, было показано, что приобретенный самками *Trichogramma principium* Sug. et Sor. опыт заражения свежих яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) увеличивает вероятность последующего заражения «старых» (развивавшихся в течение 5—6 дней при 20°) яиц того же хозяина. Ранее этот эффект не был обнаружен ни у одного вида трихограмм, более того, у подавляющего большинства ранее исследованных паразитоидов обнаруживается прямо противоположная зависимость: после заражения «хорошего» хозяина вероятность заражения «плохого» хозяина резко снижается (Vinson, 1985; Turlings et al., 1993; Резник, 1993).

В вышеупомянутых экспериментах нами был использован метод индивидуальной отсадки самок и прямой регистрации заражения, точный, но весьма трудоемкий. Данная работа содержит результаты продолжения исследований, выполненных на 2 видах: *T. principium* и *T. buesi* Voeg. с использованием метода массового заражения. Соответственно работа преследовала 2 основные цели: сравнить результаты, полученные двумя методами на одном и том же виде *T. principium* и провести аналогичные эксперименты на другом виде трихограммы с целью выяснить, не являются ли обнаруженные нами ранее эффекты уникальным свойством исследованного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты были проведены с лабораторными культурами *T. principium* и *T. buesi*, происходящими от самок, выведенных из яиц совок, собранных соответственно в Чимкентской обл. (Казахстан) и в Саратовской обл. (Россия), и на протяжении 15—20 лет разводимы-

ми на яйцах зерновой моли. Определение материала производилось Е. С. Сугоневым (Зоологический институт РАН) и А. П. Сорокиной (Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений), эталонные экземпляры исследованных линий хранятся в коллекции насекомых Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

Метод массового заражения, примененный в данной работе, основывается на том, что в яичниках заражающих самок обычно находится меньше яиц, чем у самок, отказывающихся от заражения (Чумакова, 1968; Pak et al., 1985; Pavlik, 1993; Volkoff, Daumal, 1994; Bai et al., 1995; Reznik et al., 1998, 2001). Хотя точность этого метода неабсолютна, он ранее применялся для изучения как трихограммы (Honda, Luck, 2000; Mansfield, Mills, 2002), так и других насекомых (например: Veenstra, Byrne, 1998). Предварительные исследования (Reznik et al., 1997) показали, что среднее число зрелых яиц у самок, заражающих старые яйца зерновой моли (9—10 яиц/самку в разных вариантах опыта), несколько выше, чем при заражении свежих яиц (3—4 яйца/самку), но в любом случае это намного меньше, чем у особей, отказывающихся от заражения (в среднем 20—27 яиц/самку). Исходя также из данных другой предыдущей работы, связанной с изучением *T. principium* (Reznik et al., 1998), в качестве порога можно выбрать уровень 15 яиц/самку. Эта граница хорошо заметна и в данном исследовании в тех случаях, когда особи, отказывающиеся от заражения, составляют около половины выборки и распределение становится бимодальным (рис. 2 и 3, варианты С, С — С, С — С).

Разведение лабораторных линий трихограммы и все эксперименты проводились при постоянных условиях: 20°, С : Т = 18 : 6. В ходе опытов определенную партию (несколько сотен) особей, вылетевших в течение одного дня, отсаживали в стеклянную пробирку (диаметр 3 см длина 10 см). Для подкормки имаго на стенку пробирки наносили тонкий мазок 50%-ного раствора меда. В соответствии со схемой опыта самкам предлагали для заражения яйца зерновой моли, наклеенные на полоску плотной бумаги (при соотношении численности паразитоида и хозяина около 1 : 20). В экспериментах были использованы «молодые» (срок хранения при 20° не более 1—2 дней) и «старые» (развивавшиеся 5—6 дней при той же температуре) яйца зерновой моли.

При последовательном предоставлении для заражения нескольких порций яиц хозяина смену карточек проводили синхронно во всех вариантах опыта. По завершении определенного периода опыта из исследуемой партии случайным образом выбирали группу самок, которых вскрывали, подсчитывали число зрелых яиц в яичниках и на основании полученного распределения приблизительно определяли долю заражающих самок. Конкретные схемы опытов и объемы выборки приведены ниже.

Основной способ представления результатов вскрытий — распределения самок по классам с разным числом зрелых яиц в яичниках (рис. 1—3). Учитывая далекое от нормального распределение, для усреднения использовались медианы и квартили, для определения достоверности различий — тест Колмогорова—Смирнова. Процент заражающих самок, как упоминалось выше, приблизительно определялся как суммарная доля особей в первых 3 классах (менее 15 яиц/самку). Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ПЕРВЫЙ ОПЫТ

В ходе первого опыта самки были лишены возможности заражения: им предоставляли только углеводную подкормку, но не яйца хозяина. На 1-й, 3-й, 4-й и 5-й дни опыта (*T. buesi*) и на 1-й, 3-й и 7-й дни (*T. principium*) часть самок вскрывали. Вскрытия, проведенные в 1-й день опыта (рис. 1, А и Г), показали, что яичники свежевывлетевших самок *T. principium* и *T. buesi* в среднем содержат соответственно 23 (19—28) и 24 (18—29) зрелых яиц (здесь и далее приведены медианы и квартили). Это примерно соответствует данным, полученным разными авторами для других видов рода *Trichogramma* — около 15 зрелых яиц в яичниках свежевывлетевших самок *T. cacoeciae* Marchal, около 20 яиц — *T. maidis* Pint. et Voeg., 30—40 яиц — *T. brassicae* Voeg. и *T. evenescens* Westw. (Чумакова, 1968; Pak et al., 1985; Volkoff, Daumal, 1994). Заметим, что у обоих видов свежевывлетевшие особи, имеющие менее 10 готовых к откладке яиц, составили не более 5 % выборки: практически все самки способны к интенсивному заражению уже

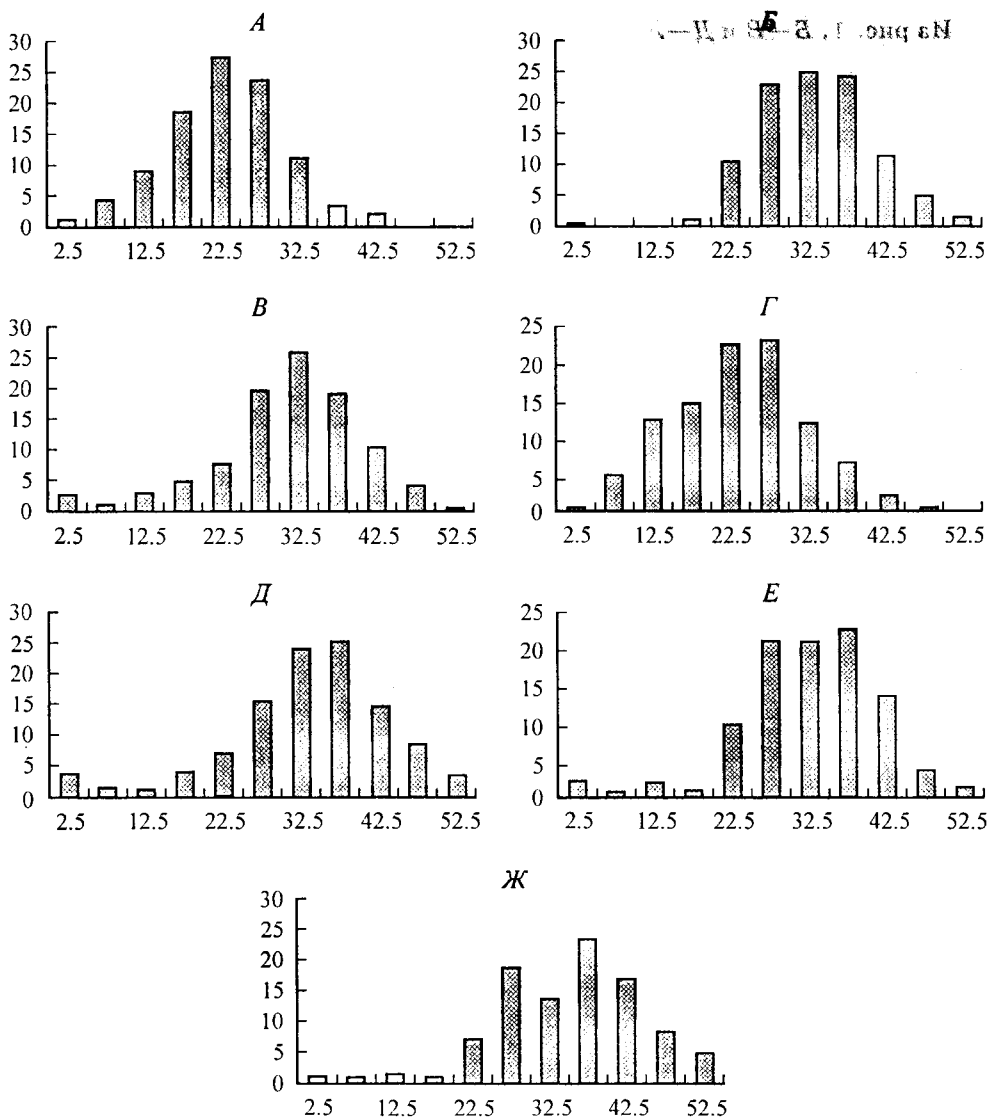


Рис. 1. Распределение самок трихограммы, лишенных возможности заражения, по числу зрелых яиц в яичниках.

По оси абсцисс — число яиц (средние для классов, шт.), по оси ординат — доля самок (%). Возраст самок (в скобках приведены размеры выборок): *Trichogramma principium*: А — свежевывлетевшие самки ($n = 539$), В — 3 дня ($n = 317$), В — 7 дней ($n = 206$); *T. buesi*: Г — свежевывлетевшие самки ($n = 307$), Д — 3 дня ($n = 278$), Е — 4 дня ($n = 269$), Ж — 5 дней ($n = 245$).

через несколько часов после вылета, что было неоднократно показано и для многих других видов рода (Теленга, Щепетильникова, 1949; Сорокина, 1983; Руснак, 1988; Takada et al., 2000). У самок, лишенных возможности заражения, к 3-му дню (рис. 1, В и Д) наблюдается достоверный ($p < 0.001$, тест Колмогорова—Смирнова) рост числа зрелых яиц до 34 (29—39) у *T. principium* и 34 (28—39) у *T. buesi*, в дальнейшем наблюдается стабилизация практически на том же уровне (рис. 1, В и Е—Ж). Рост числа зрелых яиц за 2 дня принудительного лишения хозяина был обнаружен и у *T. platneri* Nagarcatti (Hohmann et al., 1988).

Из рис. 1, Б—В и Д—Ж видно также, что несмотря на рост средних показателей, у некоторых самок, лишенных возможности заражения, число зрелых яиц меньше 15, хотя доля таких самок не превышает 5—7 % выборки. Известно (Raabe, 1986), что наличие созревших, но не отложенных яиц может ингибировать вителлогенез. По мнению ряда авторов (Flanders, 1942; Pak et al., 1985; Jervis, Kidd, 1986; Fleury, Bouletreau, 1993; Wang, Messing, 2003), число зрелых яиц в яичниках незаражающих самок паразитов определяется балансом 2 одновременно протекающих процессов: оогенеза и оосорбции. В таком случае логично допустить постепенное снижение числа зрелых яиц в яичниках самок с преобладанием оосорбции и рост — у особей с более интенсивным оогенезом.

ВТОРОЙ ОПЫТ

Trichogramma principium.

В ходе второго опыта самкам в определенной последовательности предоставляли «молодые» или «старые» яйца зерновой моли. В вариантах М и С (рис. 2) самки *T. principium* получали соответственно молодые или старые яйца на 48 часов, после чего (на 3-й день опыта) самок вскрывали и определяли число зрелых яиц в яичниках. В вариантах М → О и С → О период контакта с хозяином был тем же, но вскрытие производили только на 5-й день (на 3-й и 4-й дни самки были лишены хозяина). В вариантах М → М, М → С, С → С и С → М самки последовательно получали для заражения 2 порции яиц соответственно четырем возможным сочетаниям. Каждая порция предоставлялась для заражения на 48 ч, а вскрытия производили на 5-й день. Варианты М → М, М → С, С → С и С → М были проведены по той же схеме, но с 2-дневным интервалом между 2 порциями яиц (в это время самок кормили, но возможности заражения не предоставляли), вскрытие было произведено на 7-й день опыта.

Как видно из рис. 2 (варианты М и С), уже на 3-й день опыта характер распределения самок *T. principium* по числу яиц, готовых к откладке, явно зависел от возраста яиц зерновой моли, предоставленных им для заражения ($p < 0.001$). Как и следовало ожидать, доля заражающих особей, приблизительно определенная на основе этих распределений, при предоставлении молодых хозяев была вдвое больше, чем при предоставлении старых. Впрочем, двух дней оогенеза при отсутствии возможности заражения достаточно для того, чтобы различия в характере распределений сгладились, хотя и остались достоверными ($p < 0.01$) — медианы и квартили в вариантах М → О и С → О составили соответственно 19 (13—23) и 23 (18—29).

При последовательном предоставлении 2 порций хозяев характер реакции существовал зависел от их последовательности. Так, если варианты М → М и С → М практически не различимы, то в вариантах М → С и С → С существенное влияние оказывал возраст не только второй (непосредственно предшествующей вскрытию), но и первой порции яиц хозяина. После предоставления «старых» хозяев (вариант С) число яиц, готовых к откладке, — 19 (9—29), предоставление второй порции (вариант С → С) практически не меняет эти показатели. Однако если после 6-дневных яиц предоставляются свежие, гораздо более привлекательные для трихограммы (вариант С → М), число яиц, готовых к откладке, резко ($p < 0.001$) снижается до 4 (2—8.5), свидетельствуя о весьма высокой доле заражающих самок. Наибольший интерес представляют, конечно, данные варианта М → С, подтверждающие высокую стабильность «состояния заражения»: если «старые» хозяева предоставляются после «молодых», среднее количество зрелых яиц в яичниках самок достоверно ($p < 0.01$) возрастает от 6 (2—11) до

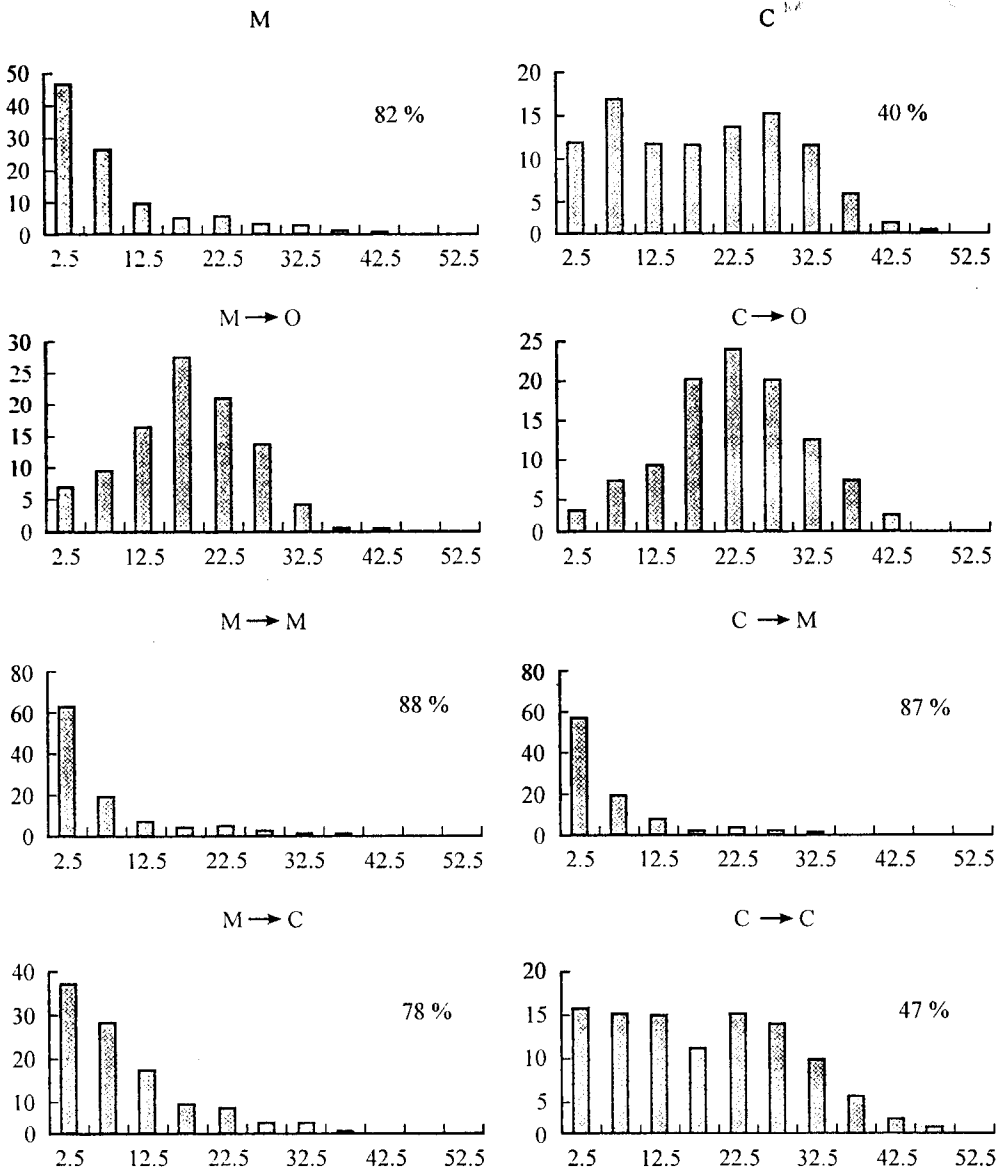


Рис. 2. Распределение самок *Trichogramma principium*, получавших для заражения «молодые» (свежеотложенные) и «старые» (развивавшиеся 6 дней при 20°) яйца зерновой моли, по числу зрелых яиц в яичниках.

В правом верхнем углу — приблизительно определенная доля заражающих самок на момент вскрытия. Остальные обозначения, как на рис. 1. Варианты опыта (в скобках приведены объемы выборок): М — 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 3-й день ($n = 783$); С — 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 3-й день ($n = 602$); М — О — 2 дня заражения «молодых» яиц, затем 2 дня без хозяина, вскрытие на 5-й день ($n = 200$); С — О — 2 дня заражения «старых» яиц, затем 2 дня без хозяина, вскрытие на 5-й день ($n = 154$); М — М — 2 смены по 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 416$); С — М — 2 дня заражения «старых» яиц, затем 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 351$); М — С — 2 дня заражения «молодых» яиц, затем 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 436$); С — С — 2 смены по 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 340$); М — — М — 2 смены по 2 дня заражения «молодых» яиц с 2-дневным интервалом между ними, вскрытие на 7-й день ($n = 332$); С — — М — 2 дня заражения «старых» яиц, затем 2 дня интервал и 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 7-й день ($n = 268$); М — — — С — 2 дня заражения «молодых» яиц, затем 2 дня интервал и 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 7-й день ($n = 203$); С — — С — 2 смены по 2 дня заражения «старых» яиц с 2-дневным интервалом между ними, вскрытие на 7-й день ($n = 159$).

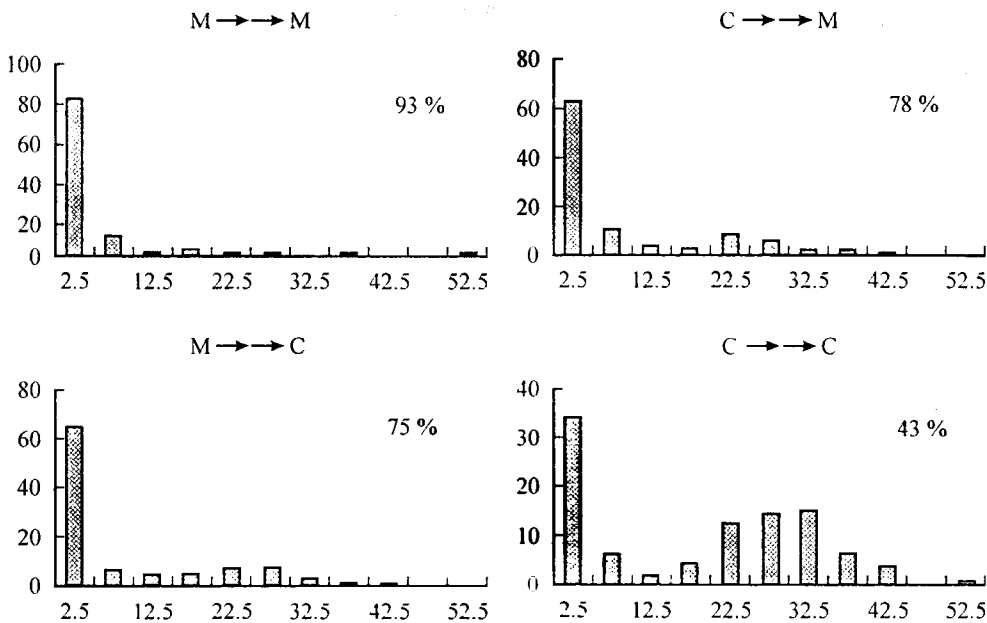


Рис. 2 (продолжение).

8 (4—13), но при этом различия между вариантами $M \rightarrow C$ и $C \rightarrow C$ также достоверны ($p < 0.001$) и гораздо более выражены: 8 (4—13) и 18 (9—27) соответственно (рис. 2). Таким образом, полностью подтверждается вывод, сделанный на основании опытов с индивидуальной отсадкой: опыт заражения свежееотложенных яиц зерновой моли резко увеличивает тенденцию к заражению менее предпочитаемых «старых» хозяев.

Эта же закономерность прослеживается и в следующем эксперименте, проведенном по той же схеме, но с 2-дневным интервалом между 2 порциями яиц, во время которого самок кормили, но возможности заражения не предоставляли. Как показали результаты вскрытия (рис. 2, варианты $M \rightarrow C$ и $C \rightarrow C$), и в данном случае 6-дневные яйца зерновой моли заражаются гораздо охотнее в том случае, если им предшествовали не такие же, а свежие яйца: приблизительно определенные доли заражающих самок составили соответственно около 75 и 40 %, числа яиц, готовых к откладке, — 4 (2—15) и 21 (3—31).

Следует также отметить и весьма характерные различия между данными настоящего исследования и результатами опытов, ранее проведенных с *T. principium* по методике индивидуального заражения. При массовом заражении доля заражающих самок составила более 80 % при предоставлении свежих и около 40 % — при предоставлении 6-дневных яиц (рис. 2). При индивидуальном заражении эти показатели составили в разных экспериментах соответственно около 40 и 20 % (Reznik et al., 1997). Причина этих различий, очевидно, в том, что воздействие большего количества хозяев (несколько тысяч при массовом заражении и несколько десятков — при индивидуальном) является гораздо более сильным стимулом к заражению, хотя число яиц зерновой моли, приходящееся на 1 самку, при массовом заражении не выше, чем при индивидуальном.

Trichogramma buesi.

Опыты, проведенные по той же схеме с *T. buesi*, дали практически те же результаты (рис. 3). И в данном случае доля заражающих особей зависит от

возраста яиц хозяина: тест Колмогорова—Смирнова выявил достоверные различия ($p < 0.001$) между вариантами М и С: число яиц, готовых к откладке, составило соответственно 9 (4—18) и 16 (7—26), но за 2 дня отсутствия возможности заражения эти различия почти нивелируются: 22 (17—27) и 24 (20—30) в вариантах М → О и С → О соответственно. Если «молодые» яйца предоставляются после «старых», самки охотно начинают заражение: различия между вариантами М → М и С → М недостоверны ($p = 0.66$), число яиц, готовых к откладке, — 4 (1—10) и 4 (2—12). Как и у *T. principium*, заражение, начатое под влиянием более предпочитаемых хозяев, продолжается и при предоставлении менее предпочитаемых: различия между вариантами С → С и М → С достоверны ($p = 0.001$): число яиц, готовых к откладке, — 17 (6—26) и 9 (3—24) соответственно. Впрочем, вариант М → С достоверно ($p < 0.001$) отличается также и от варианта М → М, т. е. некоторая доля самок, по-видимому, все-таки прекращает заражение или, по крайней мере, снижает его интенсивность. Те же различия наблюдались и в том случае, если между предоставлением 2 порций яиц хозяина самки в течение суток были лишены возможности заражения (рис. 3, варианты М →→ М, С →→ М, М →→ С и С →→ С).

И у *T. principium*, и у *T. buesi* самки, начавшие заражение свежих яиц зерновой моли, продолжают заражение и в том случае, если вторая из предоставленных порций содержит старые, обычно отвергаемые яйца. Эта «стабильность заражения» остается высокой, даже если между 2 периодами предоставления хозяина вставлен 1- или 2-дневный интервал лишения хозяина. Таким образом, у 2 видов рода *Trichogramma* опыт заражения более предпочитаемого хозяина увеличивает вероятность заражения менее предпочитаемых хозяев. Насколько нам известно, у всех ранее исследованных насекомых-паразитов либо опыт заражения не влиял на вероятность заражения других видов хозяев, либо контакт с более предпочитаемым хозяином приводил к росту доли самок, отказывающихся от менее предпочитаемых хозяев (Vinson, 1985; Kaiser et al., 1989; Turlings et al., 1993; Резник, 1993). Последнее, например, было убедительно продемонстрировано на примере выработки способов избегания перезаражения (Klomp et al., 1980; Alphen, Dijk, 1988).

Специальные исследования нередко выявляют у насекомых так называемое «перекрестное обучение»: опыт, приобретаемый под влиянием одного стимула, изменяет реакцию на другой стимул (Jaenike, 1983; Paraj et al., 1989; Barron, Corbet, 2000). Однако при этом контакт с «хорошим» хозяином, как правило, снижает приемлемость «плохого» (Paraj, Prokopy, 1989; Courtney et al., 1989; Резник, 1993), т. е. наблюдается реакция, противоположная той, которая была обнаружена нами. Впрочем, такая специфическая форма обучения как прайминг может привести к появлению реакции на непригодный субстрат после контакта с пригодным. Например, самки некоторых чешуекрылых после контакта с кормовым растением проявляют тенденцию к откладке яиц на некормовые растения (Traugnier, 1979; Thibout et al., 1985).

Однако анализ результатов многолетних экспериментальных исследований (Reznik et al., 1998, 2001) позволяет предположить, что переход к заражению (по крайней мере, отчасти) базируется не на какой-либо форме обучения, но на нейро-эндокринном механизме. Мгновенный («залповый») выброс гормонов в ответ на стимулы, поступающие от хозяина или от кормового субстрата и вызывающие резкие устойчивые изменения в поведении, по внешним проявлениям весьма сходен с эффектом сенситизации, «прайминга» или выработкой условного рефлекса (Barton Browne, 1993). Так, например, у самок мертвоеда *Nicrophorus orbicollis* Say уже через 10 мин после нахождения трупа животного наблюдается удвоение титра

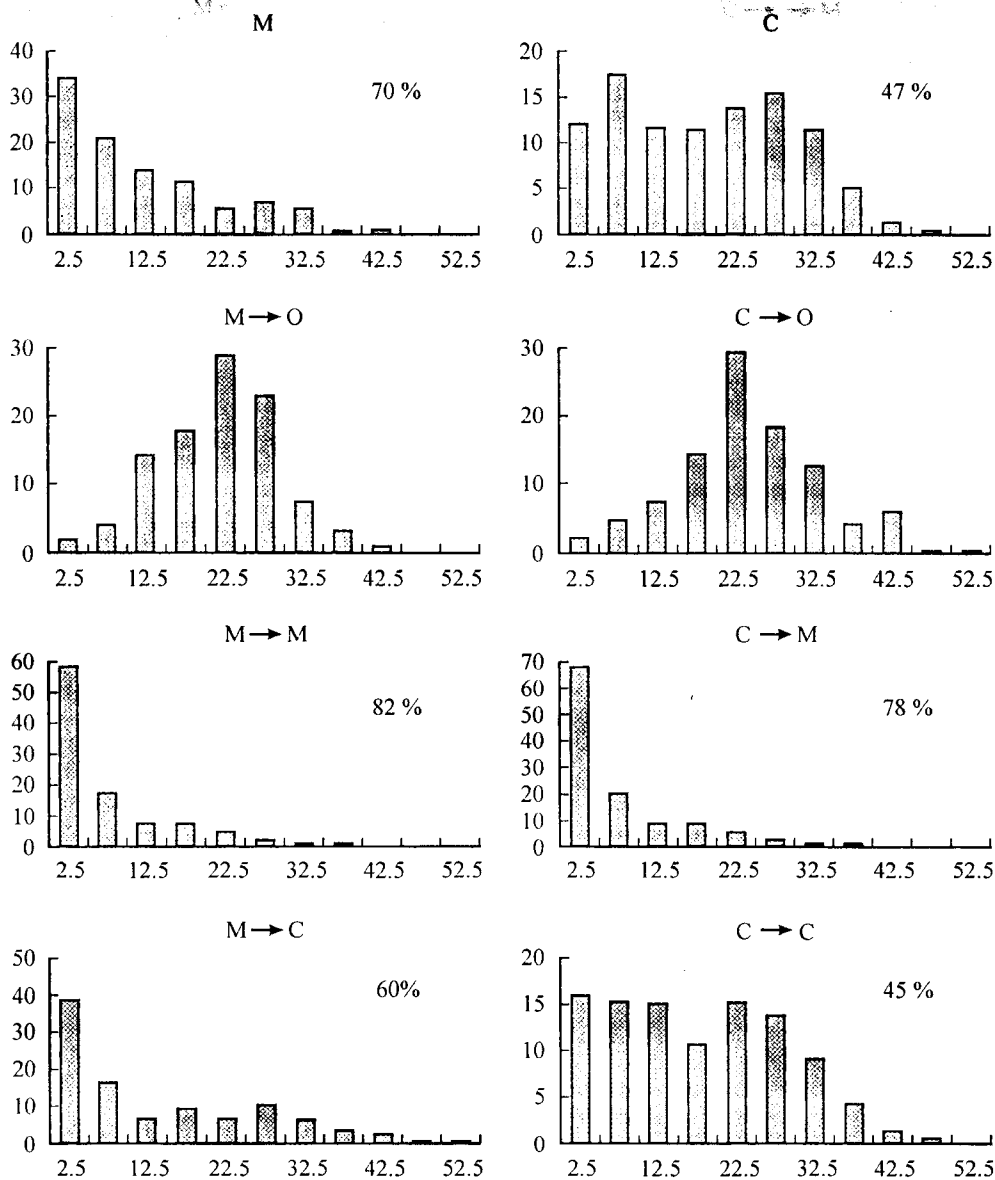


Рис. 3. Распределение самок *Trichogramma buesi*, получавших для заражения «молодые» (свежеотложенные) и «старые» (развивавшиеся 5 дней при 20°) яйца зерновой моли, по числу зрелых яиц в яичниках.

Обозначения, как на рис. 2. Варианты опыта (в скобках приведены объемы выборки): М — 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 3-й день ($n = 404$); С — 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 3-й день ($n = 377$); М — О — 2 дня заражения «молодых» яиц, затем 2 дня без хозяина, вскрытие на 5-й день ($n = 233$); С — О — 2 дня заражения «молодых» яиц, затем 2 дня без хозяина, вскрытие на 5-й день ($n = 230$); М — М — 2 смены по 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 316$); С — М — 2 дня заражения «старых» яиц, затем 2 дня заражения «молодых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 257$); М — С — 2 дня заражения «молодых» яиц, затем 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 311$); С — С — 2 смены по 2 дня заражения «старых» яиц, вскрытие на 5-й день ($n = 275$); М — М — 2 смены по 1 дню заражения «молодых» яиц с 1-дневным интервалом между ними, вскрытие на 4-й день ($n = 446$); С — М — 1 день заражения «старых» яиц, затем 1 день интервал и 1 день заражения «молодых» яиц, вскрытие на 4-й день ($n = 324$); М — С — 1 день заражения «молодых» яиц, затем 1 день интервал и 1 день заражения «старых» яиц, вскрытие на 4-й день ($n = 333$); С — С — 2 смены по 1 дню заражения «старых» яиц с однодневным интервалом между ними, вскрытие на 4-й день ($n = 383$).

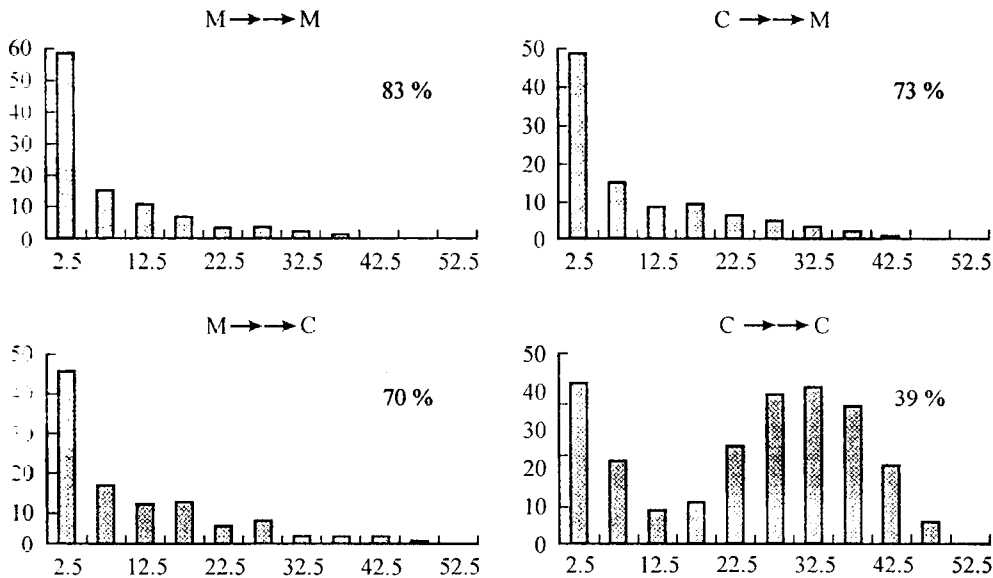


Рис. 3 (продолжение).

ювенильного гормона, что приводит не только к резкой интенсификации оогенеза, но и к соответствующим изменениям в поведении (Trumbo et al., 1995; Trumbo, 1997).

Вполне возможно, что вышеупомянутые механизмы, каковы бы они ни были, действуют не только в лабораторных, но и в естественных условиях, где вероятность последовательной встречи самки паразитоида с различными видами (или стадиями развития) хозяев весьма велика. В таком случае, хотя самки трихограмм вылетают с достаточно большим числом яиц, готовых к откладке, довольно длительный промежуток времени может предшествовать началу заражения малопредпочитаемого хозяина, причем длительность этого промежутка может зависеть также и от присутствия яиц других видов хозяев.

ВЫВОДЫ

1. Подтверждена возможность применения метода массового заражения для изучения реакции трихограмм (возможно, и других паразитоидов) на разных хозяев: опыты, проведенные с *T. principium* методами индивидуального и массового заражений, дали сходные результаты.

2. У самок *T. principium* и *T. buesi*, лишенных возможности заражения хозяина, наблюдается небольшой, но достоверный рост числа зрелых яиц с последующей стабилизацией.

3. Характер распределения самок *T. principium* и *T. buesi* по числу яиц, готовых к откладке, явно зависит от возраста яиц зерновой моли, предоставленных им для заражения. Доля заражающих особей, приблизительно определенная на основе этих распределений, при предоставлении свежих яиц была в полтора—два раза больше, чем при предоставлении старых (развивавшихся 6 дней при температуре 20°) яиц зерновой моли.

4. У обоих исследованных видов опыт заражения свежих яиц зерновой моли резко увеличивает тенденцию к заражению менее предпочитаемых «старых» яиц.

5. Вероятно, в естественных условиях началу заражения самками трихограммы яиц малопредпочитаемого хозяина также может предшествовать довольно длительный промежуток времени, причем длительность его может зависеть и от присутствия яиц других видов хозяев.

Работа поддержана грантом программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кочетова Н. И. Приспособления к паразитизму у некоторых яйцеедов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 12. С. 1816—1823.
- Резник С. Я. Обучение в пищевой специализации насекомых // Тр. ЗИН РАН. 1993. Т. 193. С. 5—72.
- Резник С. Я., Умарова Т. Я. Реакция самок *Trichogramma sacosociae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) на срок развития яиц хозяина // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 5, С. 709—714.
- Руснак А. Ф. Некоторые аспекты генетики и стратегии массового разведения трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Трихограмма в защите растений. М.: Агрпромиздат, 1988. С. 22—35.
- Сорокина А. П. Конкуренция *Trichogramma evanescens* Westw. и *Trichogramma euproctidis* Gir. при массовом разведении // Энтомол. обозр. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 252—258.
- 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.
- Чумакова В. М. Сравнительная анатомия и биология трихограммы обыкновенной — *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Тр. ВИЗР. 1968. Вып. 31. С. 164—182.
- Alphen J. J. M. van, Dijken M. J. van. Host discrimination: the learning hypothesis revisited // Coll. INRA. 1988. N 48. P. 35—36.
- Bai B., Cobanoğlu S., Smith S. M. Assessment of *Trichogramma* species for biological control of forest lepidopteran defoliators // Ent. Exp. Appl. 1995. Vol. 75, N 2. P. 135—143.
- Barron A. B., Corbet S. A. Behavioural induction in *Drosophila*: timing and specificity // Ent. Exp. Appl. 2000. Vol. 94, N 2. P. 159—171.
- Barton Browne L. Physiologically induced changes in resource-oriented behavior // Ann. Rev. Ent. 1993. Vol. 38. P. 1—25.
- Courtney S. P., Chen G. K., Gardner A. A general model for individual host selection // Oikos. 1989. Vol. 55, N 1. P. 55—65.
- Flanders S. E. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera // Ann. Ent. Soc. Amer. / 1942. Vol. 35, N 3. P. 251—266.
- Fleury F., Bouletreau M. Effect of temporary host deprivation on the reproductive potential of *Trichogramma brassicae* // Ent. Exp. Appl. 1993. Vol. 68, N 3. P. 203—210.
- Honda J. Y., Luck R. F. Age and suitability of *Amorbia cuneana* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Sabulodes aegrotata* (Lepidoptera: Geometridae) eggs for *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Biol. Contr. 2000. Vol. 18, N 1. P. 79—85.
- Hohmann C. L., Luck R. F., Oatman E. R., Platner G. R. Effects of host availability on the reproduction of *Trichogramma platneri* Nagarkatti (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Ann. Soc. Ent. Brasil. 1988. Vol. 17, N 1. P. 197—207.
- Jaenike J. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster* // Oecologia. 1983. Vol. 58, N 3. P. 320—325.
- Jervis M. A., Kidd N. A. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1986. Vol. 61, N 4. P. 395—434.
- Kaiser L., Pham-Delegue M. H., Bakchine E., Masson C. Olfactory responses of *Trichogramma maidis* Pint. et Voeg.: Effects of chemical cues and behavioral plasticity // J. Insect Behav. 1989. Vol. 2, N 5. P. 701—712.
- Klomp H., Teerink B. J., Wei Chun Ma. Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the egg parasite *Trichogramma embryophagum*: a matter of learning and forgetting // Neth. J. Zool. 1980. Vol. 30, N 2. P. 254—277.
- Mansfield S., Mills N. J. Host egg characteristics, physiological host range, and parasitism following inundative releases of *Trichogramma platneri* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in walnut orchards // Environ. Ent. 2002. Vol. 31, N 4. P. 723—731.
- Monje J. C., Zebitz C. P. W., Ohnesorge B. Host and host age preference of *Trichogramma galloi* and *T. pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on different hosts // J. Econom. Ent. 1999. Vol. 92, N 1. P. 97—103.

- Olson D. M. Oviposition and offspring survival within eggs of European corn borer: discrimination of the host embryo by female *Trichogramma nubilale* // *Ent. Exp. Appl.* 1998. Vol. 87, N 1. P. 79—84.
- Pak G. A. Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp. A review of the literature on host-age selection // *J. Appl. Ent.* 1986. Vol. 101, N 1. P. 55—64.
- Pak G. A., Van Halder I., Lindeboom R., Stroet J. J. C. Ovarian egg supply, female age and plant spacing as factors influencing searching activity in the egg parasite *Trichogramma* sp // *Med. Fac. Landbouwwet. Rijksunivers. Gent.* 1985. Vol. 50, N 2. P. 369—378.
- Papaj D. R., Prokopy R. J. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects // *Ann. Rev. Ent.* 1989. Vol. 34. P. 315—350.
- Papaj D. R., Opp S. B., Prokopy R. J., Wong T. T. Y. Cross-induction of fruit acceptance by the medfly *Ceratitis capitata*: The role of fruit size and chemistry // *J. Insect Behav.* 1989. Vol. 2, N 2. P. 241—254.
- Pavlik J. Variability in the host acceptance of European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae) in strains of the egg parasitoid *Trichogramma* spp. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *J. Appl. Ent.* 1993. Vol. 115, N 1. P. 77—84.
- Raabe M. Insect reproduction: regulation of successive steps // *Adv. Insect Physiol.* 1986. Vol. 19. P. 30—154.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. The influence of previous host age on current host acceptance in *Trichogramma* // *Ent. Exp. Appl.* 1997. Vol. 82, N 2. P. 153—157.
- Reznik S. Ya., 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.
- Schmidt J. M. Host recognition and acceptance by *Trichogramma* // *Biological control with egg parasitoids.* Wajnberg E., Hassan S. A. (eds). Wallingford, UK: CAB International, 1994. P. 165—199.
- 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.
- Thibout E., Auger J., Dokkouni M. Conservation à court terme de l'information chimique issue de la plante-hôte lors de la ponte chez la leigne de poireau // *Compt. Rend. Acad. Sci. Ser. 3.* 1985. Vol. 300, N 13. P. 489—492.
- Traynier R. M. M. Long term changes in the oviposition behavior of the cabbage butterfly, *Pieris rapae*, induced by contact with plants // *Physiol. Ent.* 1979. Vol. 4, N 1. P. 87—96.
- Trumbo S. T. Juvenile hormone-mediated reproduction in burying beetles: from behavior to physiology // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 1997. Vol. 35, N 4. P. 479—490.
- Trumbo S. T., Borst D. W., Robinson J. E. Rapid elevation of juvenile hormone titer behavioral assessment of the breeding resource by the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis* // *J. Insect Physiol.* 1995. Vol. 41, N 6. P. 535—543.
- Turlings T. C. J., Wäckers F. L., Vet L. E. M., Lewis W. J., Tumlinson J. H. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoides // *Insect learning.* Papaj D. R., Lewis A. C. (eds.). NY: Chapman & Hall, 1993. P. 51—78.
- Veenstra K. H., Byrne D. N. The effects of physiological factors and host plant experience on the ovipositional activity of the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* // *Ent. Exp. Appl.* 1998. Vol. 89, N 1. P. 15—23.
- Vinson S. B. The behavior of parasitoids // *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology.* Kerkut G. A., Gilbert L. I. (eds.). Oxford: Pergamon Press, 1985. Vol. 9. P. 417—469.
- Volkoff A. N., Daumal J. Ovarian cycle in immature and adult stages of *Trichogramma cacaeciae* and *T. brassicae* (Hym.: Trichogrammatidae) // *Entomophaga.* 1994. Vol. 39, N 3—4. P. 303—312.
- Wang X. G., Mesing R. H. Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera, Braconidae): to host-associated stimuli promote ovarian development? // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 2003. Vol. 96, N 4. P. 571—578.