

УДК 591.5(595.792)

© С. Я. Резник, Н. Д. Войнович и Т. Я. Умарова

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ ЗАРАЖАЮЩИХ
И «ЗАДЕРЖИВАЮЩИХ ЯЙЦЕКЛАДКУ» САМОК
TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM SUG. ET SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**

[S. Ya. REZNIK, N. D. VOINOVICH a. T. Ya. UMAROVA.
COMPARATIVE BEHAVIORAL ANALYSIS OF FEMALES MANIFESTING OVIPOSITION
AND EGG RETENTION IN TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM SUG. ET SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Поведение, сопровождающее откладку яиц, — основной компонент активности насекомых-паразитов, определяющий специфичность паразитирования и, следовательно, роль данного вида паразитоида в экосистеме, а также его практическое значение. Поиск, выбор и заражение хозяина традиционно принято рассматривать как последовательность, состоящую из элементов типа «стимул—реакция» (Викторов, 1976; Vinson, 1985). Каждый паразитоид может быть охарактеризован набором необходимых ему стимулов, а каждый потенциальный хозяин — комбинацией положительных и отрицательных раздражителей, получаемых паразитоидом. Однако меньший позитивный стимул может вызвать реакцию при высокой мотивации, а снижение мотивации приводит к повышению порога реакции. Необходимым и достаточным мотивом для поиска, выбора и заражения хозяина считается наличие у самки паразитоида яиц, готовых к откладке, при этом избирательность заражения нередко рассматривается как стабильный видовой признак, свойственный всем без исключения особям данного вида. Однако в настоящее время все большее количество исследователей отказывается от «типологического» подхода к этологии, растет интерес к исследованию индивидуальной изменчивости поведения животных (Михеев, 1999). В частности, недавние исследования убедительно показали, что у большинства изученных видов насекомых-паразитов удается обнаружить внутривидовую изменчивость поиска, выбора и заражения хозяина (Alphen, Vet, 1986; Roitberg, 1993; Резник, 1993). Разные проявления внутривидовой изменчивости специфичности заражения были выявлены и у видов рода трихограмма, которые не только широко применяются как агенты биологической борьбы с различными вредителями сельского и лесного хозяйства, но также являются прекрасным объектом для лабораторных исследований (Wajnberg, Hassan, 1994; Smith, 1996). Многочисленные исследования выявили значительную наследуемую изменчивость поведения при заражении у разных видов и линий рода *Trichogramma*, роль ненаследуемых изменений в некоторых случаях также очень велика (Резник, 1995).

Данная работа посвящена одному из проявлений индивидуальной ненаследуемой изменчивости, неоднократно обнаруженной у разных видов

рода *Trichogramma*. Многие виды малопредпочитаемых лабораторных хозяев заражаются только некоторыми, иногда немногими самками, в то время как другие самки той же линии трихограммы задерживают откладку яиц на несколько дней или даже полностью отказываются от заражения (Сорокина, 1978, 1983; Заславский, Май Фу Кви, 1982; Smith, Hubbes, 1986; Hohmann et al., 1988; Fleury, Boulétreau, 1993; Pavlik, 1993; Losey, Calvin, 1995; Scott et al., 1997; Glenn et al., 1997; Song et al., 1997; Basso et al., 1998; Bjorksten, Hoffmann, 1995, 1998a, 1998b; Silva, 1999). Заметим, что предшествующие исследователи уделяли отказу от заражения на удивление мало внимания. Как правило, изучалась зависимость доли заражающих самок от температуры, влажности, фотопериода и других внешних факторов (Мейер, 1941; Сорокина, 1978; Заславский, Май Фу Кви, 1982; Сорокина, Двали, 1985; Касинская, 1988; Pavlik, 1991). Некоторые исследователи (Nagarkatti, Nagaraja, 1978) считали всех неяйцекладущих самок «стерильными», хотя вскрытия не производились. Более того, даже в некоторых относительно недавних работах (например: Hegazi, Khafagi, 1998) такие «самки, не откладывающие яиц», попросту исключались из дальнейшей обработки результатов.

На протяжении последних лет мы исследовали заражение самками разных видов трихограмм яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv., малопредпочитаемого (вблизи порога пригодности и приемлемости для заражения) лабораторного хозяина. Ожидалось, что этот метод позволит выявить малейшие изменения в поведении самок трихограммы, ибо околопороговая область создает лучшие условия для исследования изменчивости любых физиологических или поведенческих реакций. Наши исследования показали, что доля самок, отказывающихся от заражения, зависит не только от вида хозяина и от стадии развития его эмбриона, но также от числа яиц хозяина и от их распределения в пространстве (Резник, Умарова, 1985, 1989; Voinovich et al., 1999). Самки, отказывающиеся от заражения, имеют в яйчниках большое количество зрелых яиц. Среднее число яиц, отложенных на протяжении первых двух суток заражения, не зависит от того, было ли заражение задержано на несколько дней или началось вскоре после контакта с хозяином. Следовательно, отказ от заражения не связан со стерильностью самок или с недостаточной интенсивностью оогенеза, но должен рассматриваться скорее как задержка яйцекладки, «egg retention» (Reznik et al., 1997).

Наши предварительные наблюдения (Reznik, Umarova, 1991) показали, что самки, отказывающиеся от заражения, активно двигаются, иногда даже контактируют с хозяином, но последовательность реакций, в норме ведущая к заражению, обрывается на стадии обнаружения хозяина и перехода к его обследованию. Целью данной работы было более детальное сравнительное изучение поведения заражающих самок трихограммы и самок, находящихся в состоянии «задержки яйцекладки».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *Trichogramma principium* Sug. et Sor., до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли. Развитие трихограммы проходило в константных условиях (термостатированная комната) при длине дня 18 ч и температуре 20°. Наблюдения за поведением проводились при температуре 23—25°, использовались только молодые самки (возраст менее 1—2 дней), которым, однако, до начала опыта была предоставлена возможность спаривания. В начале каждой повторности опыта 40 самок *T. principium* поодиночке помещались в чашки Петри диаметром 3.8 см и высотой около 1 см. В тех случаях, когда это предусматривалось схемой опыта, на дне чашки Петри находилась искусственная «кладка яиц хозяина», состоящая из 50—60 яиц зерновой

моли, расположенных вплотную друг к другу. Каждый опыт длился два дня. В каждой повторности опыта самок случайным образом распределяли по четырем вариантам. В первом варианте яйца хозяина предоставлялись каждой самке в каждый из двух дней опыта, во втором варианте хозяин был предоставлен только на первый день, в третьем варианте — только на второй день, в четвертом варианте самки были лишены хозяина на протяжении всего опыта.

Каждый день опыта поведение самок регистрировали на протяжении 10 ч с момента включения света. При этом каждые 10 мин для каждой из 40 самок отмечали ее положение в чашке Петри (на крышке, на боковой стенке, на дне, на кладке яиц хозяина). Если на момент учета самка двигалась, это также отмечалось. Таким образом, в течение 10 ч для каждой самки было сделано 60 записей. По завершении 10 ч первого дня опыта всех самок пересаживали в новые чашки Петри, где они находились до второго дня опыта (на протяжении остатка «дня» и всей «ночи» самки могли питаться медом, но яйца хозяина им не предоставлялись). Во второй день опыта сразу же после включения света самок вновь пересаживали в новые чашки Петри, в часть из которых (согласно вариантам опыта) помещали «кладку» яиц хозяина. Во второй день опыта поведение регистрировали так же, как и в первый день. Когда развитие личинок трихограммы завершалось, число зараженных хозяев для каждой самки определяли по числу потемневших яиц зерновой моли. В результате первичной обработки результатов наблюдений и подсчета числа зараженных яиц зерновой моли каждая подопытная самка *T. principium* была охарактеризована следующим набором данных для каждого из двух дней опыта: привлечение яйцами хозяина (доля наблюдений, во время которых трихограмма находилась на «кладке» яиц хозяина, включая и те случаи, когда трихограмма находилась около «кладки», обследуя или заражая одно из яиц), двигательная активность (доля наблюдений, во время которых самка двигалась, движение или покой при нахождении на кладке яиц хозяина не учитывались), вертикальное распределение (процентное соотношение числа наблюдений, во время которых самка находилась на крышке и на дне чашки Петри, при этом время, проведенное на «кладке», не учитывалось) и число зараженных яиц зерновой моли.

Первичная обработка результатов опыта выявила значительные различия у самок между повторностями в двигательной активности и вертикальном распределении, что, вероятно, связано как с влиянием каких-то внешних факторов, так и с эндогенными процессами, протекающими в последовательных поколениях лабораторных линий трихограммы и затрудняющими ее изучение, как это неоднократно отмечалось ранее (Заславский, Умарова, 1981; Чернышев и др., 1986, 1989; Салманова и др., 1992; Резник и др., 1996; Schmuck et al., 1996). Поэтому для дальнейшего анализа данные о двигательной активности и вертикальном распределении были преобразованы. В ходе этого преобразования сначала (для уменьшения дисперсии) процентные величины были заменены их квадратными корнями, а затем (для исключения влияния фактора повторности) каждая величина была заменена ее относительным отклонением от среднего значения для данной повторности опыта. Эти преобразованные величины представлены на рис. 2 и 3, они же были использованы для сравнения средних значений [критерий Краскела—Уоллеса, для корреляционного анализа (коэффициент корреляции Спирмена) и для вычисления уравнений линейной регрессии]. Средняя доля времени, проведенного заражающими самками на «кладке» яиц хозяина, и число успешно зараженных ими яиц зерновой моли были весьма близки в разных повторностях опыта, поэтому на рис. 1 и 4 представлены исходные, нетрансформированные данные. Статистическая обработка результатов опыта была осуществлена с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как и следовало ожидать, наиболее заметные различия в поведении «заражающих» и «отказывающихся» самок были связаны с их реакцией на кладку яиц хозяина. Если заражающие самки ($n = 39$) провели в непосредственном контакте с яйцами хозяина около 50 % учетного времени первого дня опыта (разброс данных по отдельным самкам в разных вариантах опыта показан на рис. 1), то для самок, отказывающихся от заражения ($n = 49$) контакт с хозяином был отмечен в одном—двух наблюдениях из ста (в среднем — 1.6 ± 0.3 % времени).

Дальнейший анализ результатов опыта выявил достоверную положительную корреляцию между временем, проведенным яйцекладущей самкой в контакте с хозяином, и числом зараженных ею яиц, наблюдающуюся, однако, только в первый день заражения независимо от того,

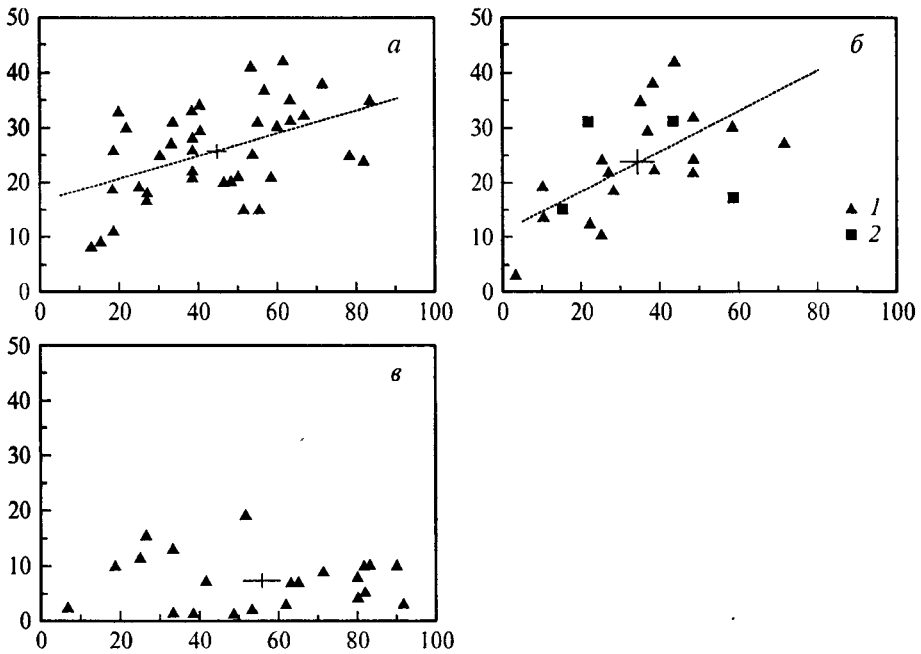


Рис. 1. Зависимость между числом зараженных яиц и временем, проведенным самками *Trichogramma principium* в контакте с хозяином. По оси абсцисс — время проведенное на «кладке» яиц зерновой моли (%), по оси ординат — число зараженных яиц. Каждая точка на графике соответствует данным по одной самке, крестом обозначены среднее и ошибка среднего, пунктирной линией — регрессия.

a — первый день опыта, самки получили яйца хозяина и начали заражение, уравнение регрессии: $y = 0.21x + 16.4$, $r = 0.49$, $n = 39$, $p < 0.01$; *б* — второй день опыта: 1 — самки получили яйца хозяина только на второй день и начали заражение, уравнение регрессии: $y = 0.37x + 10.9$, $r = 0.69$, $n = 18$, $p < 0.01$, 2 — самки получали яйца хозяина и в первый и во второй дни опыта, но начали заражение только во второй день, $n = 4$ (среднее значение и регрессия для этого варианта не обозначены); *в* — второй день опыта, самки начали заражение в первый день и продолжили во второй, $n = 22$, $r = 0.003$, $n. s.$

был ли первый день заражения первым (рис. 1, *a*) или вторым днем опыта (рис. 1, *б*). Заметим также, что средние данные по самкам, которые во время первого дня опыта были лишены хозяина, практически не отличаются от таковых для самок, которые во время первого дня опыта отказывались от заражения, но начали заражать во второй день (рис. 1, *б*). Что же касается второго дня заражения (рис. 1, *в*), то примерно при том же среднем времени, проведенном на «кладке» яиц хозяина, корреляция с числом зараженных хозяев отсутствует ($r = 0.003$), да и само число зараженных хозяев примерно вдвое меньше, чем в первый день заражения.

Резкое снижение количества ежедневно откладываемых яиц с увеличением возраста самки неоднократно отмечалось и предыдущими исследователями. У большинства видов рода *Trichogramma* при предоставлении неограниченного количества хозяев наибольшая интенсивность заражения наблюдается в самом начале яйцекладки. В среднем самки трихограммы за первые сутки откладывают около 50% общего количества яиц (Bai, Smith, 1993; Fleury a. Boulétreau, 1993; Miura, Kobayashi, 1995; Wang, Smith, 1996; Carrière, Boivin, 1997; Olson, Andow, 1998).

Гораздо более интересным представляется примерное равенство среднего числа яиц, отложенных в течение первых 10 ч яйцекладки у самок, которые получили хозяина вскоре после вылета и начали яйцекладку вскоре после предоставления хозяина, у самок, которые получили хозяина

на второй день опыта и вскоре после этого начали заражение, и у самок, которые получили хозяина вскоре после вылета, но отказывались от заражения на протяжении первого дня опыта (рис. 1). Во-первых, эти данные еще раз (но уже в другой шкале времени) подтверждают нашу ранее высказанную (Reznik et al., 1998) точку зрения о том, что различия между яйцекладущими самками и самками, задерживающими заражение, состоят именно в поведении, а не в интенсивности оогенеза. Во-вторых, хорошо видно, что задержка яйцекладки, которую самки трихограммы демонстрируют в присутствии прикладного, но не предпочитаемого хозяина, по своим последствиям не отличается от принудительного лишения хозяина на протяжении того же времени.

Интересным представляется и тот факт, что двукратное снижение интенсивности яйцекладки не привело к уменьшению действия, оказываемого на самок трихограммы яйцами хозяина (рис. 1, в). Ранее было показано, что число яиц, готовых к откладке, снижается вскоре после начала заражения и при вскрытии в яичниках яйцекладущих самок трихограммы обычно обнаруживается небольшое количество зрелых яиц (Pak et al., 1985; Pavlik, 1993; Bai et al., 1995; Reznik et al., 1997). Между тем именно число зрелых яиц в яичниках (egg load) рассматривается многими авторами как мера стимула к поиску и заражению хозяина, так как увеличение числа яиц, готовых к откладке, обычно приводит к увеличению интенсивности, а нередко и к снижению избирательности заражения (Pak et al., 1985; Collins, Dixon, 1986; Mangel, 1989; Völkl, Mackauer, 1990; Rosenheim, Rosen, 1991; Minkenberg et al., 1992; Barton Browne, 1993; Bjorksten, Hoffmann, 1998a). Напомним, что самки, отказывающиеся от заражения, как в первый, так и во второй день опыта находились в контакте с хозяином в среднем на протяжении 1—2 % учетного времени, что примерно соответствует соотношению площади искусственной «кладки» яиц и общей поверхности чашки Петри. Аналогичные наблюдения были сделаны и другими авторами (Hohmann et al., 1988; Pavlik, 1993): самки, отказывающиеся от заражения, ведут себя так, как будто «не замечают» хозяина, а заражающие самки, как правило, большую часть времени проводят на яйцах хозяина или вблизи них. Создается впечатление, что наличие или отсутствие реакции на яйца хозяина определяется не градуальной количественной реакцией (в этом случае можно было бы ожидать зависимости от числа яиц, готовых к откладке), а резким «переключением», переходом из состояния «отказа» в состояние «заражения».

Однако различия между заражающими самками и особями, находящимися в состоянии «задержки яйцекладки», не ограничиваются временем непосредственного контакта с хозяином. Из сравнения рис. 2, а и 2, б видно, что заражающие самки в течение первого дня опыта в среднем проводили больше времени в нижней половине чашки Петри, а самки, отказывающиеся от заражения, — в верхней (достоверность различий в вертикальном распределении $p < 0.001$ по критерию Краскела—Уоллиса). И у тех, и у других самок двигательная активность достоверно коррелировала с вертикальным распределением (рис. 2), но у заражающих самок эта корреляция положительная, а у «отказывающихся» — отрицательная. Аналогичные различия в поведении заражающих и «отказывающихся» самок выявлены и на протяжении второго дня опыта (ср. рис. 3, а и 3, б). Создается впечатление, что заражающие самки склонны проводить время в нижней половине чашки, а отказывающиеся — в верхней, но (из-за небольшого размера чашки Петри) при достаточно высокой двигательной активности эти различия нивелируются.

Более того, в первый день опыта было отмечено достоверное ($p = 0.002$) различие в средней двигательной активности между самками, отказыва-

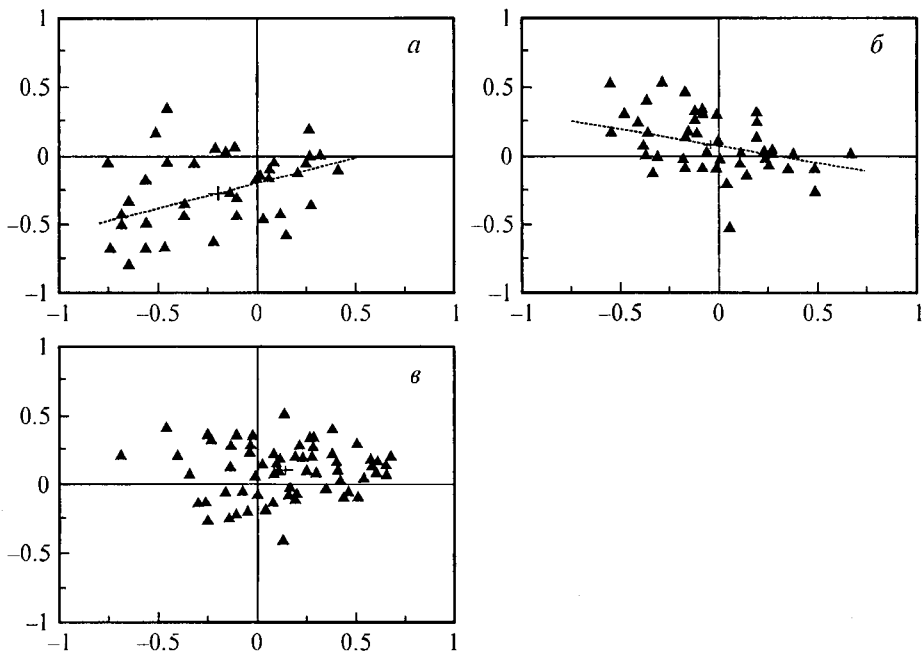


Рис. 2. Двигательная активность и вертикальное распределение самок *Trichogramma principit* (первый день опыта). По оси абсцисс — двигательная активность, по оси ординат — вертикальное распределение. Для обоих показателей приведено относительное отклонение от среднего значения по опыту (см. Материал и методику).

a — заражающие самки, уравнение регрессии: $y = 0.36x - 0.20$, $r = 0.40$, $n = 39$, $p = 0.01$; *б* — самки, отказывающиеся от заражения, уравнение регрессии: $y = -0.24x + 0.06$, $r = -0.39$, $n = 48$, $p < 0.01$; *в* — самки, лишённые хозяина во время первого дня опыта ($n = 64$). Обозначение исходных данных, среднего значения и регрессии, как на рис. 1.

ющимися от заражения, и особями, лишёнными хозяина (ср. рис. 2, б и 2, в). К тому же у самок, лишённых хозяина, практически отсутствовала ($r = 0.07$) корреляция между двигательной активностью и вертикальным распределением. Различия между самками, лишёнными хозяина, и самками, отказавшимися от заражения, свидетельствуют о том, что самки в состоянии «задержки яйцекладки», хотя и отказываются от заражения хозяина, тем не менее как-то реагируют на его присутствие.

Интересные результаты получены при сравнении двух групп самок, лишённых хозяина, во второй день опыта. Во время первого дня самкам из обеих групп был предоставлен хозяин, но одни (рис. 3, в) начали заражение, а другие (рис. 3, г) задержали откладку яиц. Как видно, во второй день опыта (при отсутствии хозяина) различия между этими группами практически исчезли: средние величины различаются недостоверно (двигательная активность заражавших самок чуть выше, чем отказывавшихся); корреляция между двигательной активностью и вертикальным распределением, хотя и осталась положительной ($r = 0.13$) у заражавших особей и отрицательной ($r = -0.22$) у отказывавшихся, при отсутствии хозяина резко ослабла и недостоверна в обеих группах. Эти данные еще раз свидетельствуют о том, что заражающие и «отказывающиеся» самки различаются именно по реакции на хозяина, а при отсутствии последнего эти различия не проявляются.

Особого внимания заслуживает уже упомянутый ранее большой размах изменчивости поведения отдельных самок *T. principium* по всем исследованным параметрам, особенно по двигательной активности и вертикаль-

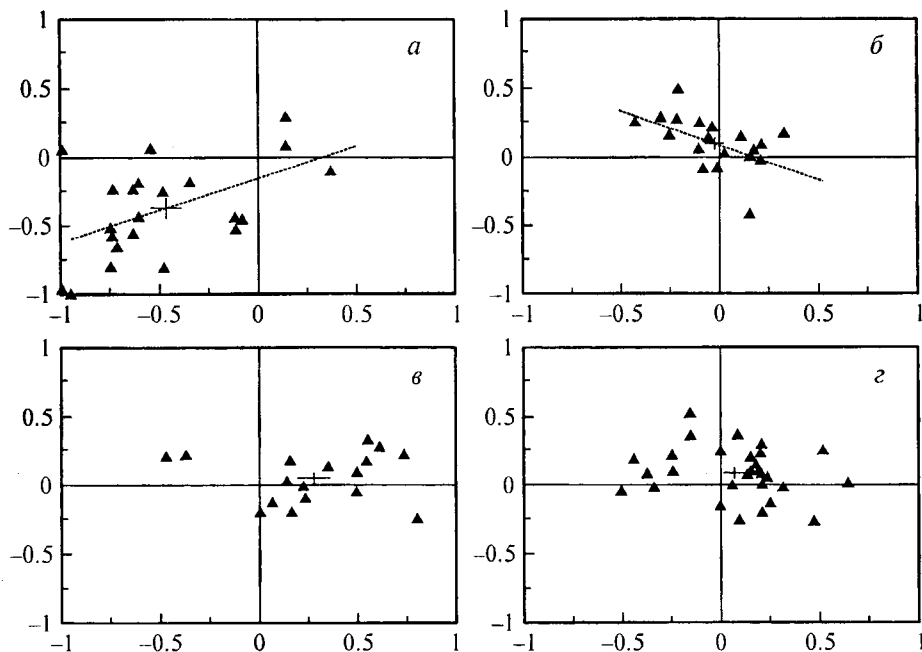


Рис. 3. Двигательная активность и вертикальное распределение самок *Trichogramma principium* (второй день опыта). Все условные обозначения, как на рис. 2.

а — заражающие самки, уравнение регрессии: $y = 0.46x - 0.16$, $r = 0.54$, $n = 23$, $p < 0.01$; б — самки, отказывающиеся от заражения, уравнение регрессии: $y = -0.49x + 0.09$, $r = -0.55$, $n = 18$, $p < 0.05$; в — самки, заражавшие в первый день и лишенные хозяина во время второго дня опыта ($n = 17$); г — самки, отказывающиеся от заражения в первый день и лишенные хозяина во время второго дня опыта ($n = 29$).

ному распределению (рис. 2 и 3). Естественно, возникает вопрос о характере этой изменчивости: эндогенна она или экзогенна? С целью ответа на этот вопрос все имеющиеся данные были подвергнуты специальному анализу для выявления корреляции между поведением одной и той же самки в первый и во второй дни опыта. Для устранения различий между вариантами и повторностями опыта анализ велся отдельно для каждого варианта каждой повторности и, конечно, отдельно для заражающих и для отказывающихся самок. В подавляющем большинстве случаев такое дробление материала привело к тому, что коэффициенты корреляции оказались недостоверными из-за малых размеров выборки. Поэтому были определены средние коэффициенты корреляции для всех выборок ($n = 28$). Они оказались достоверно отличными от нуля и для двигательной активности ($r = 0.3 \pm 0.09$), и для вертикального распределения ($r = 0.28 \pm 0.09$). Это позволяет предполагать, что разброс данных опыта в значительной мере обусловлен эндогенными, вероятно, наследственными различиями между особями.

Наблюдения, регулярно проводившиеся на протяжении большей части светового дня, позволили описать также и характер суточной ритмики исследуемых процессов. Для нашей работы наибольший интерес представляют изменения реакции на хозяина. Видно (рис. 4, а), что доля самок, контактирующих с хозяином в момент учета, резко возрастает на протяжении первых часов после включения света, а затем стабилизируется, несколько снижаясь во второй половине дня (естественно, при определении частоты контакта с хозяином самки, отказывающиеся от заражения, не учитывались). Эти данные примерно соответствуют данным в ранее опубликованных работах по суточной ритмике активности поиска и заражения

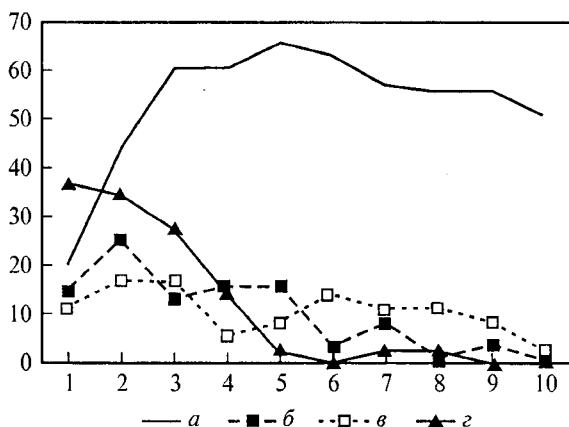


Рис. 4. Динамика интенсивности заражения и частоты «индукции заражения» у самок *Trichogramma principium* на протяжении первых 10 часов фотофазы. По оси абсцисс — время опыта (приведены средние данные за каждый час наблюдения), по оси ординат — частота проявления различных форм поведения самок.

a — интенсивность заражения (частота контакта с хозяином на протяжении второго дня опыта у самок, начавших заражение в первый день опыта, $n = 24$); *б* — заражение первого хозяина у самок, получивших доступ к хозяину и начавших заражение в первый день опыта (данные первого дня опыта, $n = 91$); *в* — заражение первого хозяина у самок, получивших доступ к хозяину и начавших заражение во второй день опыта (данные второго дня опыта, $n = 18$); *г* — заражение первого хозяина у самок, получивших доступ к хозяину и начавших заражение в первый день опыта (данные второго дня опыта, $n = 22$). Кривые *в* и *г* сглажены методом скользящего среднего значения (шаг = 2).

хозяина у разных видов трихограммы (Афони́на, Бильдушки́нова, 1983; Афони́на и др., 1984, 1986).

Иной характер имеет суточная ритмика процесса «индукции состояния заражения», отмечаемая по времени заражения первого хозяина. Хорошо видно, что и у самок, имевших доступ к хозяину в первый день опыта (рис. 4, *б*), и у тех, кто получил хозяина только во второй день (рис. 4, *в*), начало заражения чаще всего приходится на первую половину светового дня, затем происходит постепенное снижение частоты индукции заражения, хотя многие особи начинают откладывать яйца только через 7—8 ч после включения света, когда общая интенсивность яйцекладки уже уменьшается. У тех самок, для которых второй день опыта является также и вторым днем заражения (начали заражение в первый день и продолжали во второй), первый хозяин обычно заражается менее чем через 3—4 ч после включения света (рис. 4, *г*), т. е. гораздо раньше, чем у самок, впервые встретившихся с хозяином. Аналогичные данные были получены Тимоховым и Карцевым (1998): самки *T. evanescens*, уже заразившие или перезаразившие двух хозяев, гораздо чаще переходят от контакта к заражению, чем самки, еще не контактировавшие с хозяином.

Анализ данных по суточной ритмике индукции заражения позволяет прийти к нескольким интересным выводам. Во-первых, подтверждается само существование состояний «отказа» и «заражения», иначе трудно объяснить, почему самки, уже имеющие опыт заражения, начинают откладку яиц быстрее, чем самки того же возраста, еще не контактировавшие с хозяином (рис. 4, *в* и *г*), хотя последние, как было показано ранее (Pak et al., 1985; Pavlik, 1993; Bai et al., 1995; Reznik et al., 1997), имеют большее количество яиц, готовых к откладке, т. е., казалось бы, больший стимул к заражению. Во-вторых, хорошо видны различия между двумя процессами: заражения и индукции заражения. Если у самок, уже находящихся в «состоянии заражения», динамика заражения первого хозяина (рис. 4, *г*), как и следовало ожидать, примерно соответствует первой про-

изводной от общей интенсивности кладки (рис. 4, а), то процесс индукции «состояния заражения» (рис. 4, б и в) с динамикой общей интенсивности кладки связан слабо. В-третьих, ясно, что, каков бы ни был механизм «счетчика», или «таймера», индуцирующего заражение, он работает только в присутствии потенциального хозяина, иначе самки, получившие хозяина только на второй день опыта (рис. 4, в), начинали бы заражение гораздо раньше, чем молодые самки, которым хозяин был предоставлен в самом начале эксперимента (рис. 4, б).

Что же касается самих состояний «заражения» и «отказа» (или, точнее, «задержки яйцекладки»), внешним проявлениям которых посвящена данная работа, то их природа пока не ясна. Некоторые эксперименты позволили предположить, что начало заражения — не просто изменение в поведении самки, но переход в иное физиологическое состояние. Именно в этом, по-видимому, причина «стабильности заражения»: самка, начавшая заражать более предпочитаемого хозяина, продолжает заражение и при предоставлении менее предпочитаемого хозяина (Reznik et al., 1997). Более того, это «состояние заражения» оказалось стабильным даже в том варианте опыта, в котором два периода контакта с хозяином были разделены 6—8-дневным промежутком. Такая стабильность поведения, вероятно, базируется не на обучении (обычно нестойком и легко обратимом), но на более глубоких эндокринных механизмах (Reznik et al., 1998). В таком случае обнаруженное нами явление можно сопоставить с имагинальной репродуктивной диапаузой (но блокируется не оогенез, а яйцекладка). Однако если индукция диапаузы и последующая реактивация обычно не сводятся к прекращению и возобновлению размножения, но сопровождаются глубокими изменениями всего организма насекомого, то индукция состояния заражения, как показывает, в частности, и данная работа, затрагивает гораздо более узкий круг поведенческих реакций. Впрочем, подробное сравнение физиологических характеристик «заражающих» и «отказывающихся» самок трихограммы может составить предмет отдельного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонина В. М., Бильдушкинова Л. М. Суточные ритмы в поведении трихограммы // Матер. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., 1983. Т. 1. С. 79—80.
- Афонина В. М., Бильдушкинова Л. М., Чернышев В. Б. Миграционное поведение трихограммы // Ориентация насекомых и клещей. Томск, 1984. С. 50—52.
- Афонина В. М., Гринберг Ш. М., Чернышев В. Б., Гаврилица Л. Ф., Лебедев М. И., Шляхтич В. И. Суточные ритмы трихограммы // Тез. докл. 1-й Всес. конф. по промышл. развед. насекомых. М., 1986. С. 27—28.
- Викторов Г. А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976. 152 с.
- Заславский В. А., Май Фу Кви. Экспериментальное исследование некоторых факторов, влияющих на плодовитость *Trichogramma Westw.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 1982. Т. 61, вып. 4. С. 724—736.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens Westw.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.
- Касинская Л. В. Биологическая оценка популяций вида *Trichogramma pintoi Voeg.*, обитающих в СССР // Бюл. ВНИИЗР. 1988. Вып. 71. С. 15—18.
- Мейер Н. Ф. Трихограмма. М.; Л., 1941. 174 с.
- Михеев В. Н. Изменчивость поведения животных: физиологические, этологические и экологические аспекты // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119, № 3. С. 211—212.
- Резник С. Я. Обучение в пищевой специализации насекомых // Тр. ЗИН РАН. 1993. Т. 193. С. 5—72.
- Резник С. Я. Внутривидовая изменчивость специфичности заражения насекомых-паразитов на примере трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 1995. Т. 74, вып. 3. С. 507—515.

- Резник С. Я., Умарова Т. Я. Реакция самок *Trichogramma sacosociae* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) на сроки развития яиц хозяина // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 5. С. 709—714.
- Резник С. Я., Умарова Т. Я. Влияние плотности популяции хозяина на интенсивность заражения самок *Trichogramma* // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 12. С. 30—37.
- 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—381.
- Салманова Л. М., Чернышев В. Б., Олифер В. В., Гринберг Ш. М. Изменения трихограммы при ее лабораторном разведении (на примере *Trichogramma evanescens*: Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 10. С. 90—96.
- Сорокина А. П. Новые данные по систематике и биологии рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 9. С. 1442—1444.
- Сорокина А. П. Конкуренция *Trichogramma evanescens* Westw. и *Trichogramma euproctidis* Gir. при массовом разведении // Энтомолог. обзор. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 252—258.
- Сорокина А. П., Двали Н. К. Биологические особенности *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Грузии // Бюл. ВНИИЗР. 1985. № 61. С. 10—15.
- Тимохов А. В., Карцев В. М. Поведенческие аспекты выбора и заражения хозяев яйцевыми паразитами *Trissolcus grandis* Thom. и *Trichogramma evanescens* Westw. // Рук. деп. в ВИНТИ 21.10.98, № 3044—В98. 18 с.
- Чернышев В. Б., Гринберг Ш. М., Зотов В. А., Лебедев М. И., Афонина В. М. Адаптация культуры *Trichogramma evanescens* Westw. после изменения температурного режима // Тез. докл. 1-й Всес. конф. по промышл. развед. насекомых. М., 1986. С. 55—56.
- Чернышев В. Б., Зотов В. А., Афонина В. М. Попытка оптимизации светотемпературных условий содержания насекомых // Тез. докл. 2-й Всес. конф. по промышл. развед. насекомых. М., 1989. С. 27—28.
- Alphen J. J. M. van, Vet L. E. M. An evolutionary approach to host finding and selection // J. Waage, D. Greathead (eds). Insect parasitoids. London, 1986. P. 23—61.
- Bai B., Smith S. M. Effect of host availability on reproduction and survival of the parasitoid wasp *Trichogramma minutum* // Ecol. Ent. 1993. Vol. 18, N 4. P. 279—286.
- Bai B., Çobanoğlu 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.
- Barton Browne L. Physiologically induced changes in resource-oriented behavior. Ann. Rev. Ent. 1993. Vol. 38. P. 1—25.
- Basso C., Grille G., Pompanon F., Allemand R., Pintureau B. Comparacion de los caracteres biologicos y etologicos de *Trichogramma pretiosum* y de *T. exiguum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Revista Chilena Ent. 1998. Vol. 25. P. 45—53.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Effect of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma* // Ent. Exp. Appl. 1995. Vol. 76, N 1. P. 49—58.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Separating the effects of experience, size, egg load and genotype on host response in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // J. Insect Behav. 1998a. Vol. 11, N 1. P. 129—148.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Persistence of experience effects in the parasitoid *Trichogramma nr. brassicae* // Ecol. Ent. 1998b. Vol. 23, N 1. P. 110—117.
- Carrière Y., Boivin G. Evolution of thermal sensitivity of parasitization capacity in egg parasitoids // Evolution. 1997. Vol. 51, N 6. P. 2028—2032.
- Collins M. D., Dixon A. F. The effect of egg depletion on the foraging behaviour of an aphid parasitoid // J. Appl. Ent. 1986. Vol. 102, N 4. P. 342—352.
- Fleury F., Boulétreau M. Effect of temporary host deprivation on the reproductive potential of *Trichogramma brassicae* // Ent. Exp. Appl. 1993. Vol. 68, N 3. P. 203—210.
- Glenn D. C., Hercus M. J., Hoffmann A. A. Characterizing *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) species for biocontrol of light brown apple moth (Lepidoptera, Tortricidae) in grapevines in Australia // Ann. Ent. Soc. Amer. 1997. Vol. 90, N 2. P. 128—137.
- Hegazi E. M., Khafagi W. E. Studies on three species of *Trichogramma*: II. Reproductive potential of fed and unfed females // Egyptian J. Biol. Pest Control. 1998. Vol. 8, N 1. P. 13—18.
- Hohmann C. L., Luck R. F., Oatman E. R., Platner G. R. Oviposition behavior of *Trichogramma platneri* Nagarkatti // Ann. Soc. Ent. Brasil. 1988. Vol. 17, N 1. P. 185—195.
- Josey J. E., Calvin D. D. Quality assessment of four commercially available species of *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // J. Econom. Ent. 1995. Vol. 88, N 5. P. 1243—1250.
- Mangel M. Evolution of host selection in parasitoids: does the state of the parasitoid matter? // Amer. Natur. 1989. Vol. 133, N 5. P. 688—705.
- Minkenbergh O. P. J. M., Tatar M., Rosenheim J. A. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior // Oikos. 1992. Vol. 65, N 3. P. 134—142.

- Miura K., Kobayashi M. Reproductive properties of *Trichogramma chilonis* females on diamondback moth eggs // *Appl. Ent. Zool.* 1995. Vol. 30, N 3. P. 393—400.
- Nagarkatti S., Nagaraja H. Experimental comparison of laboratory reared vs. wild-type *Trichogramma confusum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). I. Fertility, fecundity and longevity // *Entomophaga.* 1978. Vol. 23, N 2. P. 129—136.
- Olson D. M., Andow D. A. Larval crowding and adult nutrition effects on longevity and fecundity of female *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Environ. Ent.* 1998. Vol. 27, N 2. P. 508—514.
- 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.
- Pavlik J. The ovipositional activity of *Trichogramma* spp. The effect of temperature // *Coll. INRA.* 1991. N 56. P. 85—87.
- 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.
- 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., 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.
- Roitberg B. D. Towards a general theory of host acceptance by aphid parasitoids // *Europ. J. Ent.* 1993. Vol. 90, N 4. P. 369—376.
- Rosenheim J. A., Rosen D. Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influences of egg load and experience // *J. Animal Ecol.* 1991. Vol. 60, N 3. P. 873—893.
- Schmuck R., Mager H., Künast Ch., Bock K.-D., Strock-Weyhermüller S. Variability in the reproductive performance of beneficial insects in standard laboratory toxicity assays — Implications for hazard classification of pesticides // *Ann. Appl. Biol.* 1996. Vol. 128, N 3. P. 437—451.
- Scott M., Berrigan D., Hoffmann A. A. Costs and benefits of acclimation to elevated temperature in *Trichogramma carverae* // *Ent. Exp. Appl.* 1997. Vol. 85, N 3. P. 211—219.
- Silva I. M. M. S. Identification and evaluation of *Trichogramma* parasitoids for biological pest control (Doctoral thesis). Wageningen, Netherlands, 1999. 151 p.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // *Ann. Rev. Ent.* 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Smith S. M., Hubbes M. Strains of the egg parasitoid *Trichogramma minutum* Riley. I/ Biochemical and biological characterization // *J. Appl. Ent.* 1986. Vol. 101, N 3. P. 223—239.
- Song S. J., Bouchier R. S., Smith S. M. Effect of host diet on acceptance of eastern spruce budworm eggs by *Trichogramma minutum* // *Ent. Exp. Appl.* 1997. Vol. 84, N 1. P. 41—47.
- 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.
- Voinovich N. D., Umarova T. Ya., Reznik S. Ya. Host spatial pattern influences induction of parasitization by *Trichogramma* // *Europ. J. Ent.* 1999. Vol. 96, N 4. P. 369—373.
- Völkl W., Mackauer M. Age-specific pattern of host discrimination by the aphid parasitoid *Ephedrus californicus* Baker (Hymenoptera: Aphididae) // *Canad. Ent.* 1990. Vol. 122, N 3—4. P. 349—361.
- Wajnberg E., Hassan S. A. Biological control with egg parasitoids. CAB International, Wallingford, UK. 1994. 286 p.
- Wang Z., Smith S. M. Phenotypic differences between thelytokous and arrhenotokous *Trichogramma minutum* from *Zeiraphera canadensis* // *Ent. Exp. Appl.* 1996. Vol. 78, N 3. P. 315—323.