

УДК 591.5 (595.792)

© С. Я. Резник, Н. Д. Войнович и С. Г. Карпова

**СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ЗАРАЖЕНИЯ ЯИЦ
ЗЕРНОВОЙ МОЛИ SITOTROGA CEREALELLA OLIV.
(LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE)
САМКАМИ ПАРАЗИТОИДА-ЯЙЦЕЕДА
TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM SUG. ET SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**

[S. Ya. REZNIK, N. D. VOINOVICH a. S. G. KARPOVA.

DAILY RHYTHMS IN PARASITIZATION OF THE ANGOUMOIS GRAIN MOTH
SITOTROGA CEREALELLA OLIV. (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) EGGS BY THE EGG PARASITOID
TRICHOGRAMMA PRINCIPIMUM SUG. ET SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES]

Все известные формы активности насекомых подвержены изменениям во времени, представляющим собой совокупность трендов (направленных изменений, связанных с развитием, созреванием и т. п.) и циклов (в первую очередь — суточных ритмов). Выявление циклических составляющих временной динамики различных форм активности чрезвычайно важно, в частности для разработки методов прогноза и контроля поведения насекомых.

Многочисленные виды рода *Trichogramma* — превосходные модели для изучения суточных ритмов. Кроме того, исследования особенностей поведения и, в частности, яйцекладки этих паразитоидов имеют большое практическое значение, так как трихограммы широко применяются для биологического контроля чешуекрылых — вредителей сельского и лесного хозяйства (Smith, 1996). Суточные ритмы активности заражения следует учитывать при планировании и осуществлении массового разведения и выпуска трихограмм, в особенности при их применении в условиях искусственного освещения (в теплицах) или в темноте (в зернохранилищах и т. п.).

Мы исследовали суточные ритмы заражения хозяев самками *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Характерная особенность исследуемой линии этого вида — задержка начала заражения яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), длящаяся до 10—12 дней. Особи, задерживающие заражение, имеют в яичниках достаточное количество зрелых яиц, готовых к откладке. Самка, начавшая заражение, обычно продолжает его и после предоставления менее пригодных хозяев, и после изменения условий окружающей среды. Поэтому переход от задержки яйцекладки к заражению практически необратим, подобно реактивации после репродуктивной диапаузы (Reznik et al., 1997, 2001, 2003).

Таким образом, динамика интенсивности заражения хозяев самками *T. principium* — совокупность двух разных процессов. Первый из них — начало заражения — происходит, как правило, один раз в жизни самки, и

поэтому его динамика может быть исследована только у группы насекомых. Второй процесс — динамика интенсивности откладки яиц самкой, которая уже начала заражение. Этот процесс может быть индивидуально прослежен у каждой самки.

Задержка заражения была отмечена у разных видов рода *Trichogramma* (Дегтярев и др., 1988; Fleury, Bouletreau, 1993; Резник, 1995; Monje et al., 1999) и у других паразитоидов-яйцеедов (Ruberson et al., 1988). Однако ни в одном из этих исследований не изучался суточный ритм вероятности заражения первого хозяина, хотя некоторые данные (Резник и др., 2001) позволяют предполагать, что этот процесс вполне может подчиняться циркадным ритмам. Известно, что у многих исследованных видов насекомых различные этапы развития, происходящие один раз в жизни, такие как выход личинки из яйца или вылет имаго из куколки, приурочены к строго определенному времени суток (Чернышев, 1996; Saunders, 2002). В частности, и у *T. principium* был отмечен четкий суточный ритм вылета имаго (Заславский и др., 1999; Карпова, Reznik, 2002; Карпова, 2006).

Что касается циклической динамики интенсивности откладки яиц заражающими самками, то в естественных условиях заражение происходит преимущественно в светлое время суток, а у ряда видов рода *Trichogramma* циркадные ритмы яйцекладки были выявлены и в лабораторных условиях (Булеза, 1985; Афонина и др., 1986; Tavares, Voegelé, 1991; Pompanon et al., 1993, 1999).

Целью данного исследования был подробный анализ динамики интенсивности яйцекладки (заражения хозяев) и, в частности, разделение трендов и циклических изменений. Для выявления роли циркадных ритмов динамика интенсивности заражения была исследована при фотопериоде, при постоянном свете и при сдвиге фотопериода преждевременным выключением света.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты были проведены с лабораторной линией *T. principium*, происходящей от самок, выведенных из яиц совок, собранных в Чимкентской обл. (Казахстан), и затем культивируемой на протяжении более 100 поколений на яйцах зерновой моли в константных лабораторных условиях. Все особи, использовавшиеся в экспериментах, развивались при 20° и фотопериоде С : Т = 16 : 8. Вылетающим имаго *T. principium* в течение 6 ч была предоставлена возможность спаривания в большой (100 × 30 мм) пробирке, где находилось несколько сотен насекомых. Затем самок поодиночке отсаживали в маленькие (40 × 5 мм) пробирки и случайным образом распределяли по разным режимам эксперимента. В качестве подкормки самкам предоставляли каплю 50%-ного водного раствора меда. Стандартные порции яиц хозяина (50—60 яиц зерновой моли, наклеенных на полоску плотной бумаги нетоксичным водорастворимым клеем) предоставляли каждой самке на протяжении стандартной экспозиции (8 ч) согласно схеме данного варианта опыта. Если яйца зерновой моли предоставляются в избытке, самки *T. principium* обычно откладывают по одному яйцу в каждое яйцо хозяина. Поэтому после завершения развития личинок паразитоида число зараженных (потемневших) яиц хозяина принималось за приблизительное количество яиц, отложенных трихограммой. Число яиц, отложенных за время каждой экспозиции хозяина, учитывалось для каждой самки отдельно.

Самки *T. principium* обычно задерживают начало заражения, экспозицию. Поэтому во время которой был заражен первый хозяин, также регистрировали для каждой самки отдельно и при определении средней плодовитости учитывали только самок, уже начавших заражение. Таким образом, для каждой повторности каждого варианта каждого опыта были определены следующие параметры: 1) кумулятивная доля самок, заразивших хотя бы одного хозяина на протяжении всего опыта, 2) доля самок, начавших заражение во время каждой экспозиции опыта, и 3) средняя плодовитость заражающих самок во время каждой экспозиции опыта.

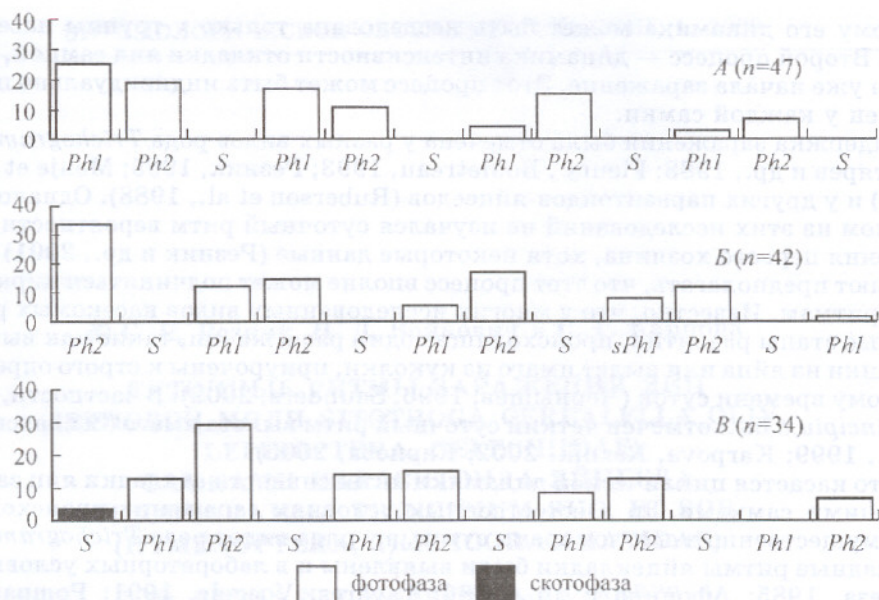


Рис. 1. Суточный ритм начала заражения яиц зерновой моли самками *Trichogramma principium* в условиях фотопериода.

По оси абсцисс — фазы фотопериода: Ph1 — первая половина фотофазы, Ph2 — вторая половина фотофазы, S — скотофаза. По оси ординат — процентные доли самок, начавших заражение во время данной фазы фотопериода. А, Б, В — варианты первого опыта, различающиеся временем первого контакта с хозяином. Приведены проценты, рассчитанные для суммы всех повторностей, n — размер выборки (число заражавших самок в данном варианте опыта).

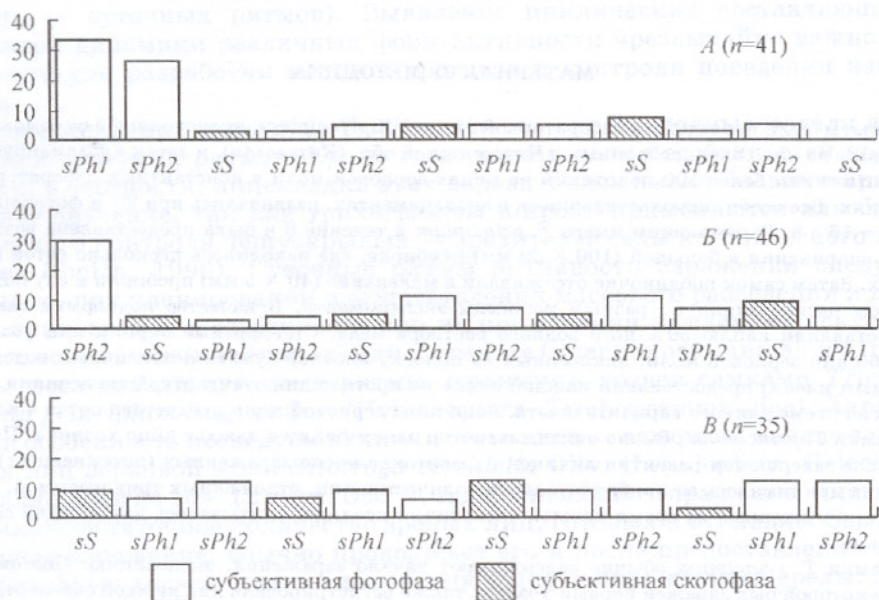


Рис. 2. Суточный ритм начала заражения яиц зерновой моли самками *Trichogramma principium* при постоянном свете, включенном с момента первого контакта с хозяином.

По оси абсцисс — субъективное время самок, соответствующее фотопериоду, при котором они развивались: sPh1 — первая половина субъективной фотофазы, sPh2 — вторая половина субъективной фотофазы, sS — субъективная скотофаза. А, Б, В — варианты второго опыта, различающиеся временем первого контакта с хозяином. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Всего были проведены 3 эксперимента. Первый эксперимент включал 3 варианта (рис. 1). В варианте 1, А начало первой экспозиции яиц хозяина приходилась на начало фотофазы (на момент включения света) и затем на протяжении 4 дней каждые 8 ч (в середине фотофазы, в конце фотофазы и т. д.) полоску бумаги с яйцами хозяина у каждой самки заменяли на новую. Таким образом, каждой самке было последовательно предоставлено для заражения 12 одинаковых порций яиц хозяина (на 8 часов каждая). В вариантах 1, Б и 1, В самкам первый раз предоставляли возможность заражения в середине и в конце фотофазы (соответственно, через 8 и через 16 ч после включения света), а затем смену карточек с яйцами хозяина осуществляли так же, как и в варианте 1, А.

Второй эксперимент также включал 3 варианта, различающихся временем первого контакта с хозяином, но после этого момента всех самок содержали в условиях постоянного освещения. 12 одинаковых порций яиц хозяина было предоставлено для заражения так же, как и в первом опыте, причем время начала и завершения каждой экспозиции определялось «субъективным временем» самок, соответствующим ходу фотопериода, в котором они развивались (рис. 2).

Первый и второй опыт были осуществлены в 6 повторностях с использованием последовательных поколений лабораторной линии. Каждая повторность включала 96 самок *T. princi-pium* (по 16 на каждый из 3 вариантов 2 опытов).

Третий опыт был осуществлен по той же схеме, что и первый, но в середине второй фотофазы свет был преждевременно выключен и очередная (т. е. 4-я, 5-я или 6-я в зависимости от варианта) порция яиц хозяина была предоставлена для заражения в темноте, после чего опыт был прекращен. Всего было проведено 10 повторностей этого опыта, каждая включала 60 самок (по 20 на вариант).

Процентные доли яйцекладущих самок, начавших заражение во время каждой экспозиции, сравнивались с помощью непараметрического теста Краскелла—Уоллеса и коэффициента корреляции Спирмена, а для усреднения процентов использовались медианы и квартили (в качестве единицы учета рассматривалась повторность опыта), однако на рисунках приведены проценты, рассчитанные для суммированных данных всех повторностей. Кумулятивная доля заражающих самок заметно варьировала даже в последовательных поколениях лабораторной линии, что было и ранее отмечено у трихограмм разными авторами (Резник и др., 1996; Hoffmann et al., 2001). Поэтому для сравнения разных экспериментов и вариантов одного опыта кумулятивные доли заражающих самок были ранжированы в пределах каждой повторности (каждого поколения лабораторной линии), и затем эти ранги были использованы для дисперсионного анализа. Для усреднения были использованы медианы и квартили, рассчитанные для всей совокупности нетрансформированных данных.

Плодовитость (число яиц, отложенных заражающей самкой во время данной экспозиции) также не была распределена нормально. Поэтому перед статистической обработкой данные по плодовитости были заменены рангами и только после этого проанализированы с помощью дисперсионного анализа и теста Тьюки. Для представления результатов на рисунках использовали медианы и квартили. Предварительная обработка данных не выявила достоверных различий между повторностями по средней плодовитости. Поэтому перед окончательной статистической обработкой данные всех повторностей были объединены. Вся статистическая обработка результатов была проведена с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

НАЧАЛО ЗАРАЖЕНИЯ

Во всех вариантах первого опыта ясно видны ритмические изменения (рис. 1). Независимо от циркадного времени первого контакта с хозяином, практически все самки начали заражение во время фотофазы, эта закономерность достоверно ($p < 0.01$, тест Краскелла—Уоллеса) прослеживается во всех вариантах опыта. Различия между долями самок, начавших заражение во время первой и второй половины фотофазы, не столь заметны. Судя по суммированным данным всех повторностей трех вариантов опыта (приведены медианы и квартили), 8 % (2—15) и 14 % (11—18) яйцекладущих самок начали заражение во время соответственно первой и второй половины фотофазы, достоверность этих различий невелика ($p = 0.04$, тест Краскелла—Уоллеса).

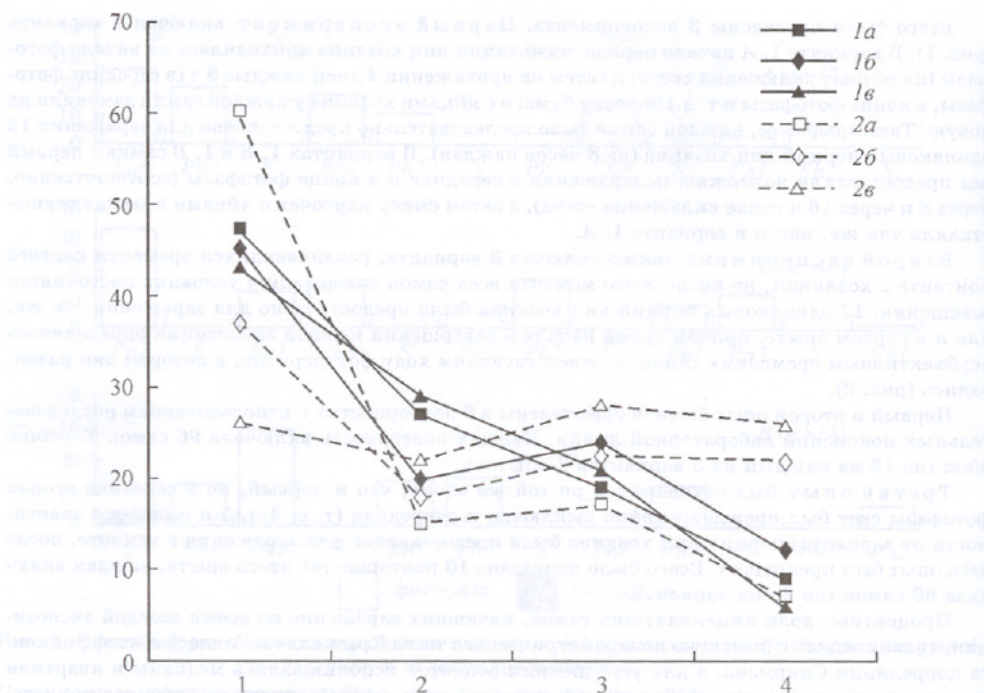


Рис. 3. Динамика начала заражения яиц зерновой моли самками *Trichogramma principium*. По оси абсцисс — время (дни с момента первого контакта с хозяином). По оси ординат — процентные доли самок, начавших заражение во время данного дня. Графики 1а—2в соответствуют вариантам первого и второго опытов (см. рис. 1 и 2).

Во втором опыте (при постоянном освещении) начало заражения в целом было аритмичным (рис. 2). Различия между долями самок, начавших заражение во время первой половины субъективной фотофазы, второй половины субъективной фотофазы, и субъективной скотофазы недостоверны ($p > 0.2$) во всех вариантах. Однако во всех вариантах этого опыта во время первой субъективной скотофазы, несмотря на круглосуточное освещение, наблюдалось заметное ингибирование начала заражения. В частности, первый контакт с хозяином, приходящийся на «субъективную ночь», стимулировал заражение у 10 % самок (вариант 2, В), в то время как в первую и вторую половину «субъективного дня» (варианты 2, А и 2, Б) заражение начали соответственно 35 и 30 % самок.

В третьем опыте, когда свет был выключен в середине второй фотофазы, эта «преждевременная ночь» полностью блокировала индукцию заражения. Ни одна из самок, использованных в этом опыте, не начала заражение во время преждевременной скотофазы, в то время как в первом опыте, который может служить контролем к третьему, во вторую половину второй фотофазы начали заражение 10—15 % самок. Различия между опытами по этому показателю достоверно ($p < 0.05$) во всех вариантах. Заметим, что различие между соответствующими вариантами первого и третьего опытов по кумулятивной доле самок, начавших заражение до середины второй фотофазы (20—30 % самок в зависимости от варианта), недостоверно ($p > 0.1$, тест Краскелла—Уоллеса).

Как видно из рис. 1 и 2, в большинстве вариантов доля самок, начавших заражение в течение данного дня эксперимента, была максимальна в начале опыта и затем постепенно снижалась. В трех вариантах первого опы-

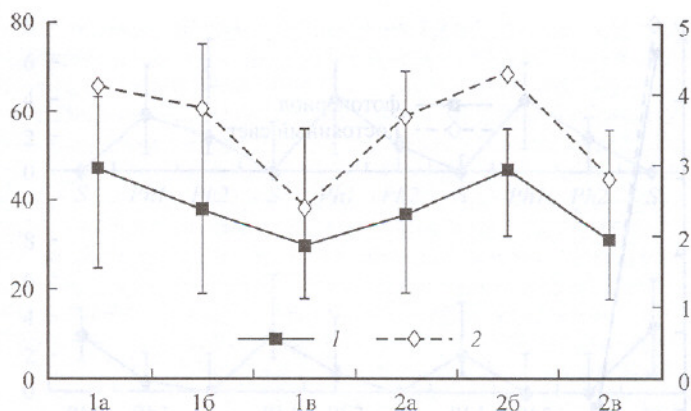


Рис. 4. Кумулятивные доли заражающих самок *Trichogramma principium*.

По оси абсцисс — варианты первого и второго опытов (см. рис. 1 и 2). По осям ординат: 1 (левая ось) — нетрансформированные процентные доли (медианы и квартили), 2 (правая ось) — ранжированные данные (средние).

та (рис. 3) характер этой зависимости был практически одинаков, коэффициенты корреляции Спирмена были почти равны: $r = -0.46$, $r = -0.41$ и $r = -0.42$ в вариантах 1А, 1Б, и 1В соответственно (во всех трех случаях $n = 24$, $p < 0.05$). В варианте 2А корреляция также была достоверно отрицательной ($r = -0.40$, $n = 24$, $p < 0.05$). Однако в вариантах 2, Б и В зависимость от времени практически отсутствовала ($r = 0.07$ и $r = 0.06$ соответственно).

Итоговые кумулятивные доли самок, начавших заражение во время 12 экспозиций, были проанализированы для совокупности данных всех вариантов первого и второго опытов. Как упоминалось выше, доли заражающих самок сначала были ранжированы в каждой из 6 повторностей, а затем обработаны с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Первым фактором были условия эксперимента (фотопериод или постоянный свет), а вторым фактором — фаза фотопериода, во время которой произошел первый контакт с хозяином (т. е. варианты А, Б или В). Несмотря на чрезвычайно высокую изменчивость, результаты оказались довольно четкими (рис. 4): ранжированная процентная доля заражающих самок была практически одинакова при фотопериоде и в условиях постоянного света ($p = 0.94$), но резко ($p = 0.007$) снижалась, если первый контакт с хозяином приходился на скотофазу (реальную или субъективную). По совокупным данным двух опытов 44 % (25—66) и 34 % (18—56) самок *T. principium* начали заражение яиц зерновой моли в течение 4 дней после первого контакта с ними, приходящегося соответственно на первую или вторую половину фотофазы и на скотофазу. Этот эффект не зависел от того, была ли скотофаза реальной или субъективной (при постоянном свете).

ПЛОДОВИТОСТЬ ЗАРАЖАЮЩИХ САМОК

И при фотопериоде (первый опыт), и при постоянном свете (второй опыт) средняя плодовитость (число яиц, отложенных заражающими самками на протяжении 8-часовой экспозиции) была наибольшей во время той экспозиции, когда было начато заражение (рис. 5). Затем средняя плодовитость резко снижалась, достигая минимума во время 3—5-й экспозиций (считая с момента начала заражения), а к 6-й и 7-й экспозициям снова увеличивалась: коэффициент корреляции Спирмена, определенный для интервала

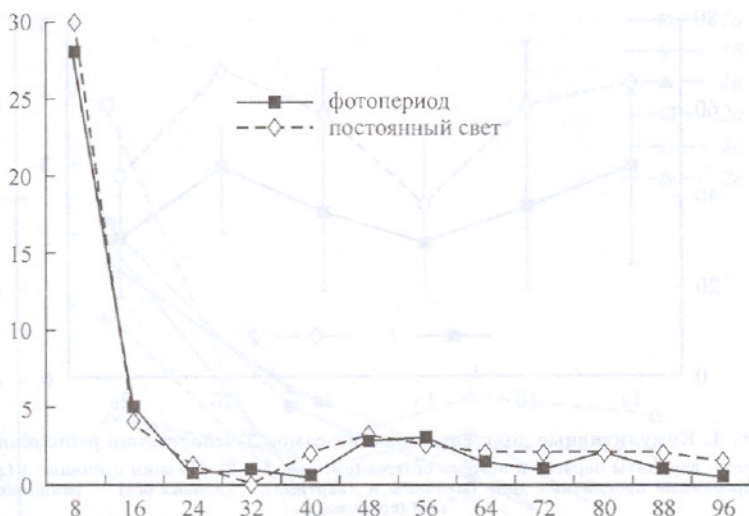


Рис. 5. Динамика плодовитости (числа зараженных яиц зерновой моли) самок *Trichogramma principium*.

По оси абсциссе — время (часы с момента начала заражения). По оси ординат — средняя плодовитость самок при фотопериоде (первый опыт) и при постоянном свете (второй опыт).

между 3-й и 7-й экспозициями, был достоверно положителен: $r = 0.23$ ($n = 441$, $p < 0.001$) и $r = 0.40$ ($n = 352$, $p < 0.001$) в первом и во втором опыте соответственно. Затем в интервале между 7-й и последней (12-й) экспозициями снова наблюдалось снижение плодовитости: $r = -0.24$ ($n = 328$, $p < 0.001$) и $r = -0.23$ ($n = 258$, $p < 0.001$). Однако оба тренда пренебрежимо малы по сравнению с резким снижением плодовитости, происходящим после первых двух экспозиций (рис. 5). По сумме двух опытов самки *T. principium* в среднем отложили во время 1-й, 2-й и последующих экспозиций, считая с момента начала заражения, 29 (19—35), 4 (0—10) и 2 (0—3) яйца/самку/экспозицию (здесь и далее приведены медианы и квартили). Поэтому при анализе суточного ритма плодовитости данные по первым двум экспозициям (с момента начала заражения) были исключены из рассмотрения, анализ был начат со второго дня опыта.

В первом опыте суточный ритм интенсивности заражения был очевиден (рис. 6). Двухфакторный дисперсионный анализ ранжированных данных выявил достоверную ($p < 0.001$) зависимость числа отложенных яиц от фазы фотопериода, но не от варианта первого опыта ($p = 0.89$). Средняя плодовитость заражающих самок во время первой и второй половины фотофазы и во время скотофазы составила 3 (1—6), 1 (0—3) и 0 (0—1) яйца/самку/экспозицию соответственно. Различия между тремя фазами фотопериода достоверны ($p < 0.001$) по тесту Тьюки, проведенному с ранжированными данными.

При обработке всей совокупности данных второго опыта также была выявлена достоверная ($p < 0.01$) зависимость плодовитости от фазы субъективного циркадного времени, но характер зависимости был совсем иным: 1.0 (0.0—3.0), 1.0 (0.0—2.5) и 3.0 (1.0—5.0) яйца/самку/экспозицию во время первой и второй половины субъективной фотофазы и во время субъективной скотофазы соответственно. Пики плодовитости, приходящиеся на «субъективные скотофазы», хорошо видны на рис. 7 (левая половина графиков). Однако судя по правой половине этих графиков, с 3-го дня, проведенного при постоянном свете, плодовитость практически не зависела от субъективного времени ($p = 0.64$).

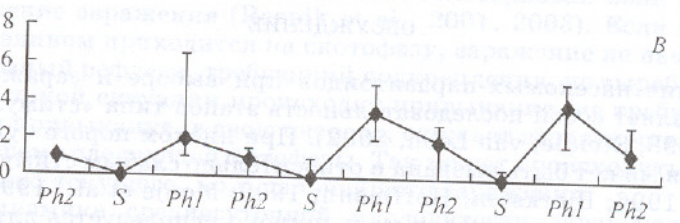
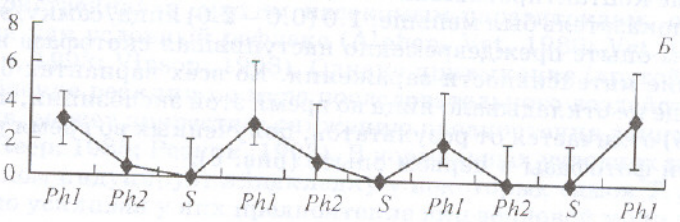
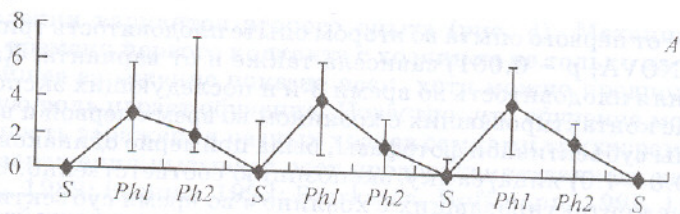
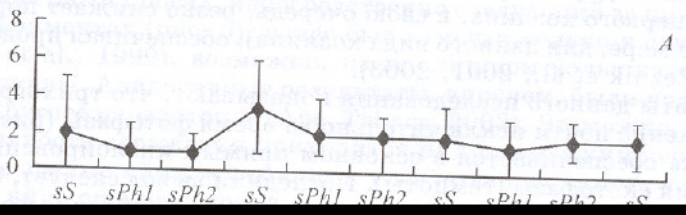


Рис. 6. Суточный ритм плодовитости самок *Trichogramma principium* при фотопериоде. По оси ординат — плодовитость заражающих самок (медианы и квартили). Остальные обозначения, как на рис. 1.



В отличие от первого опыта во втором опыте плодовитость трихограмм достоверно (ANOVA, $p = 0.001$) зависела также и от варианта. Как видно из рис. 7, средняя плодовитость во время 3-й и последующих экспозиций у самок, впервые контактировавших с хозяином во время первой и во время второй половины субъективной фотофазы, была примерно одинакова: 2.0 (0.0—3.0) и 2.0 (0.0—4.0) яйца/самку/экспозицию соответственно. Однако у самок, впервые контактировавших с хозяином во время субъективной скотофазы, этот показатель был меньше: 1.0 (0.0—2.0) яйца/самку/экспозицию.

В третьем опыте преждевременно наступившая скотофаза вызвала резкое снижение интенсивности заражения. Во всех вариантах большинство самок вообще не откладывало яйца во время этой экспозиции, что достоверно ($p < 0.05$) отличается от результатов, полученных во время второй половины второй фотофазы в первом опыте (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Поведение насекомых-паразитовидов при выборе и заражении хозяина представляет собой последовательность этапов типа «стимул—реакция» (Vinson, 1998; Steidle, van Loon, 2002). При низком пороге чувствительности реакция может быть вызвана и относительно слабым стимулом. Известно (Smith, 1996; Bjorksten, Hoffmann, 1998; Monje et al., 1999; Hoffmann et al., 2001), что хотя зерновая моль широко используется для разведения разных видов трихограмм, она является относительно низкокачественным лабораторным хозяином, близким к порогу приемлемости для заражения. Поэтому суточная динамика вероятности заражения первого хозяина может рассматриваться как внешнее проявление ритмов активности, мотивации к заражению, чувствительности к стимулам, связанным с хозяином, или каких-либо других факторов, влияющих на порог реакции. При этом заражение первого хозяина, в свою очередь, резко снижает порог реакции (по крайней мере, для данного вида хозяина), обеспечивая продолжение заражения (Reznik et al., 2001, 2003).

Результаты данного исследования показывают, что трихограммы начинают заражение почти исключительно во время фотофазы (рис. 1), причем эта ритмика обеспечивается в основном прямым ингибированием заражения во время скотофазы (темноты). Последний вывод следует, в частности, из того, что преждевременное выключение света в середине фотофазы полностью ингибирует заражение. Однако результаты опыта, проведенного при круглосуточном освещении, свидетельствуют о наличии эндогенных циркадных ритмов, влияющих на индукцию заражения. Так, например, во втором опыте заражение во время первой субъективной скотофазы было ингибировано, несмотря на круглосуточное освещение (рис. 2). Однако в дальнейшем заражение стало аритмичным, следовательно, эндогенный компонент наблюдаемого ритма относительно нестабилен и слаб.

В обоих опытах (рис. 1 и 2) вероятность начала заражения была максимальна во время первых 8 ч контакта с хозяином. Возможно, у некоторых самок порог реакции изначально достаточно низок для заражения яиц зерновой моли, и именно эти самки начинают заражение при первом же контакте с данным видом хозяина. Следует отметить, что единственный случай начала заражения во время скотофазы был отмечен именно при первом контакте с хозяином (рис. 1, В).

Кумулятивная доля заражающих самок в варианте 1, В первого опыта значительно ниже, чем в вариантах 1, А и 1, Б (рис. 4). По-видимому, первый контакт с хозяином, приходящийся на скотофазу, ингибирует не только текущее, но и последующее заражение. Тот же вывод можно сделать

из сопоставления вариантов второго опыта (рис. 4). Механизм влияния циркадного времени первого контакта с хозяином не только на текущее, но и на дальнейшее заражение пока не ясен, хотя можно предположить, что определенную роль играет обучение. Известно, что обучение может влиять на селективность заражения разных хозяев самками трихограмм. Как правило, опыт заражения вызывает рост предпочтения данного вида хозяина (Kaiser et al., 1989; Резник, 1993; Bjorksten, Hoffmann, 1995, 1998). Такая реакция, свойственная и другим насекомым-паразитоидам, обычно рассматривается как условный рефлекс (Alphen, Vet, 1986; Groenewold, 1990; Резник, 1993; Vinson, 1998). Однако привыкание (другой тип обучения — ослабление реакции по мере последовательного воздействия стимула), напротив, может привести к снижению предпочтения данного хозяина (Eisenstein, Reep, 1985; Резник, 1993). В нормальных условиях первый контакт с хозяином индуцирует яйцекладку у некоторых самок *T. principium*, одновременно усиливая у них предпочтение яиц зерновой моли и обеспечивая продолжение заражения (Reznik et al., 2001, 2003). Если же первый контакт с хозяином приходится на скотофазу, заражение не начинается, и поэтому условный рефлекс, требующий подкрепления, не вырабатывается. Возможно, в такой ситуации происходит привыкание, не требующее подкрепления, а привыкание, в свою очередь, снижает вероятность начала заражения во время следующей фотофазы. Так может происходить ингибирование не только текущего, но и дальнейшего заражения.

Общая динамика среднесуточной плодовитости заражающих самок *T. principium*, выявленная в данной работе (рис. 5), согласуется с ранее опубликованными данными (Reznik et al., 2001). Другие виды трихограмм также откладывают до 40—60 % общего количества яиц за первый день яйцекладки (Fleury, Bouletreau, 1993; Olson, Andow, 1998; Park et al., 1999; Zhang et al., 2001). Во всех этих исследованиях плодовитость была максимальной в первый день заражения и потом постепенно снижалась. Небольшой, но достоверный провал, непосредственно следующий за пиком в обоих наших экспериментах (рис. 5), ранее был отмечен только в одной из этих работ (Park et al., 1999), возможно, из-за слишком больших интервалов временной шкалы. Аналогичные результаты, впрочем, были недавно получены и для другого паразитоида (Abe, Tahara, 2003). Возможно, этот минимум интенсивности заражения приходится на тот короткий период времени, когда все зрелые яйца, имеющиеся у вылетевших самок, уже отложены, а новые яйца еще не созрели.

Что же касается ритма интенсивности заражения, выявленного у самок *T. principium* при фотопериоде (рис. 6), он сходен с ритмом, отмеченным у других трихограмм (Афонина и др., 1986; Pomranon et al., 1993, 1999), хотя ряд видов продолжает заражение и во время скотофазы (Булеза, 1985; Tavares, Voegele, 1991). При постоянном свете заражение быстро становится аритмичным (рис. 7), если не считать пика плодовитости, проходящегося на субъективную скотофазу второго дня. Следует отметить, что этот пик приходится на данную экспозицию во всех вариантах второго опыта и, следовательно, его положение не зависит от субъективного времени первого контакта с хозяином. По сравнению с максимумом плодовитости при фотопериоде он сдвинут на более поздние часы (ср. рис. 6 и 7). Такие спонтанные и смещенные по фазе пики активности, наблюдающиеся после переноса в условия постоянного освещения, обычны у насекомых и, как предполагается, обусловлены эндогенными ритмами (Saunders, 2002). Закономерно предположить, что в регуляции суточной динамики яйцекладки трихограммы также участвуют эндогенные ритмические процессы. В то же время, очевидно, проявление ритма существенно зависит от внешних факторов: темнота оказывает прямое (экзогенное) ингибирующее влияние.

Эндогенная природа ритмов яйцекладки была строго доказана для многих видов насекомых (см. обзоры: Чернышев, 1996; Saunders, 2002). У одного из хорошо исследованных модельных видов, *Drosophila melanogaster* Mg. (Diptera, Drosophilidae), и вылет из пупария, и двигательная активность, и яйцекладка подчинены четким ритмам, находящимся под жестким эндогенным контролем (Sheeba et al., 2001). У *T. principium*, напротив, ритмы начала заражения и последующей яйцекладки весьма нестабильны и легко модифицируются прямым влиянием окружающей среды. Значительная роль прямого экзогенного влияния света и температуры выявлена и в регуляции ритма вылета имаго трихограмм (Заславский и др., 1999; Карпова, Reznik, 2002; Карпова, 2006). Возможно, в естественных условиях эта лабильность ритмов позволяет паразитоидам использовать благоприятные условия независимо от времени дня, что особенно важно для мельчайших наездников с короткой продолжительностью жизни.

У других исследованных видов насекомых стабильность ритмов яйцекладки различна. Например, самки злаковой галлицы *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) (Diptera, Cecidomyiidae) способны непосредственно реагировать на условия окружающей среды: как правило, они откладывают яйца в сумерках, но при облачности яйцекладка начинается раньше (Pivnick, Labbe, 1993). Гораздо более стабилен ритм яйцекладки мясных мух (Diptera, Calliphoridae): яйца откладываются только днем, а ночью яйцекладка не наблюдается ни при искусственном освещении, ни при свете полной луны (Tessmer et al., 1995).

ВЫВОДЫ

1. Наблюдаемая динамика интенсивности заражения хозяев самками *T. principium* представляет собой совокупность аритмических возрастных изменений (рост кумулятивной доли заражающих самок и снижение их средней плодовитости) и суточных ритмов (и начало заражения, и его продолжение происходят, как правило, во время фотофазы).

2. Специальные опыты выявили эндогенную составляющую суточных ритмов, но она весьма нестабильна: при круглосуточном освещении эндогенный ритм не сохраняется дольше одного цикла, а темнота может непосредственно ингибировать заражение. По-видимому, основную роль в регуляции исследованных ритмов играют экзогенные факторы.

3. «Циркадное время» первого контакта с хозяином может оказывать и долговременное влияние. Если первый контакт с хозяином приходится на темновую фазу (у особей, находящихся при фотопериоде) или на время, соответствующее темновой фазе при предшествующем фотопериоде (у особей, перенесенных на постоянный свет), итоговая кумулятивная доля заражающих самок снижается.

4. Лабильность временной динамики паразитирования позволяет трихограмме немедленно адаптироваться к любым свето-темновым режимам, хотя постоянная темнота может негативно сказаться на интенсивности заражения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Булеза В. В. Механизмы поиска и выбора хозяина у яйцеедов (Hymenoptera, Scelionidae) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 9. С. 1309—1317.

- Дегтярев Б. Г., Цыбульская Г. Н., Янишевская Л. В., Кошевская Н. Н., Дульгерова В. А., Конверская В. П. Проблемы массового разведения трихограммы и ее хозяев // Трихограмма в защите растений. М.: Агропромиздат, 1988. С. 13—22.
- Заславский В. А., Зиновьева К. Б., Умарова Т. Я., Резник С. Я. Взаимодействие циркадианного ритма, синхронизированного фото- и термопериодом, и прямого действия света и температуры в определении динамики отрождения имаго двух видов трихограммы // Энтомолог. обозр. 1999. Т. 78, вып. 1. С. 3—14.
- Карпова С. Г. Роль внутренних и внешних факторов в регуляции синхронного вылета *Trichogramma embryophagum* Hartig и *T. principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 2006. Т. 85, вып. 2. С. 265—281.
- 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., Войнович Н. Д., Умарова Т. Я. Экспериментальное исследование динамики доли заражающих самок и их плодовитости в ряду поколений трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 375—382.
- Резник С. Я., Войнович Н. Д., Умарова Т. Я. Сравнительный анализ поведения заражающих и «задерживающих яйцекладку» самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомолог. обозр. 2001. Т. 80, вып. 3. С. 545—555.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Abe Y., Tahara M. Daily progeny production and thermal influence on development and adult longevity of the leaf miner parasitoid, *Gronotoma micromorpha* (Hym., Eucolilidae) // J. Appl. Ent. 2003. Vol. 127. P. 477—480.
- Alphen J. J. M. van, Vet L. E. M. An evolutionary approach to host finding and selection // Insect parasitoids. London: Academic Press: 1986. P. 23—61.
- Bjorksten T. A., Hoffmann A. A. Effects 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. Persistence of experience effects in the parasitoid *Trichogramma nr. brassicae* // Ecol. Ent. 1998. Vol. 23, N 2. P. 110—117.
- Ejzenstein E. M., Reep R. L. Behavioral and cellular studies of learning and memory in insects // Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Oxford, 1985. Vol. 9. P. 513—547.
- 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.
- Hoffmann M. P., Ode P. R., Walker D. L., Gardner J., Nouhuys S. van, Shelton A. M. Performance of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on factitious hosts, including the target host, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) // Biol. Contr. 2001. Vol. 21, N 1. P. 1—10.
- Kajser 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.
- Karpova S. G., Reznik S. Ya. Interaction of exogenous factors (light and temperature) in their influence on the daily pattern of adult eclosion in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Europ. J. Ent. 2002. Vol. 99, N 4. P. 427—436.
- 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., 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.
- Orphanides G. M., Gonzalez D. Importance of light in the biology of *Trichogramma pretiosum* // Ann. Ent. Soc. Amer. 1970. Vol. 63, N 6. P. 1734—1740.
- Park Y.-K., Lee H.-P., Lee K.-S., Han M.-W., Lee J. O. Effect of photoperiod on oviposition and emergence of egg parasitoid, *Trichogramma dendrolimi* Mtsumura (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Korean. J. Appl. Ent. 1999. Vol. 38, N 2. P. 93—99.
- Pivnick K. A., Labbe E. Daily patterns of activity of females of the orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) (Diptera: Cecidomyiidae) // Can. Ent. 1993. Vol. 125, N 4. P. 725—736.
- Pompanon F., Fouillet P., Allemand R., Bouletreau M. Temporal organization of locomotor activity in *Trichogramma* species (Hym. Trichogrammatidae): variability and relation to efficiency of parasitism // Bull. Soc. Zool. France. 1993. Vol. 118, N 2. P. 141—148.
- Pompanon F., Fouillet P., Bouletreau M. Physiological and genetic factors as sources of variation in locomotion and activity rhythm in a parasitoid wasp (*Trichogramma brassicae*) // Physiol. Ent. 1999. Vol. 24, N 4. P. 346—357.

- 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., 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.
- Ruberson J. R., Tauber M. J., Tauber C. A. Reproductive biology of two biotypes of *Edovum putleri*, a parasitoid of Colorado potato beetle eggs // Ent. Exp. Appl. 1988. Vol. 46, N 3. P. 211—219.
- Saunders D. S. Insect clocks // Amsterdam: Elsevier, 2002. 560 p.
- Sheeba V., Chandrashekar M. K., Joshi A., Sharma V. K. A case for multiple oscillators controlling different circadian rhythms in *Drosophila melanogaster* // J. Insect Physiol. 2001. Vol. 47, N 10. P. 1217—1225.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Ann. Rev. Ent. 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Steidle J. L. M., van Loon J. J. A. Chemoecology of parasitoid and predator oviposition behaviour // Chemoecology of insect eggs and egg deposition. Berlin: Blackwell Publ., 2002. P. 291—317.
- Tavares J., Voegelé J. Influence of the phototropism over the egg laying rhythm and emergence of three *Trichogramma* species (Hym., Trichogrammatidae) // Redia. 1991. Vol. 74, N 3 (App.). P. 309—314.
- Tessmer J. W., Meek C. L., Wright V. L. Circadian patterns of oviposition by necrophilous flies (Diptera: Calliphoridae) in southern Louisiana // Southwest. Ent. 1995. Vol. 20, N 4. P. 439—445.
- Vet L. E. M., Groenewold A. W. Semiochemicals and learning in parasitoids // J. Chem. Ecol. 1990. Vol. 16, N 11. P. 3119—3135.
- Vinson S. B. The general host selection behavior by parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species // Biological Control. 1998. Vol. 11, N 1. P. 79—96.
- Zhang W. Q., Agamy E., Hassan S. A. Life-table characteristics of four candidate species of the genus *Trichogramma* to control the diamondback moth *Plutella xylostella* (L.) // Zeit. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz. 2001. Bd 108, N 4. S. 413—418.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург. Поступила 6 III 2007.

SUMMARY

Laboratory experiments conducted at $L : D = 16 : 8$ have shown that the observed temporal pattern of parasitization of the Angoumois grain moth, *Sitotroga cerealella*, eggs by *Trichogramma principium* females represents a result of arrhythmic age-related trends and circadian rhythms. Most of females delayed parasitization. The daily number of females starting to parasitize was maximal at the first day of contact with the host and then gradually declined. Practically all of females started parasitization during photophase. Moreover, when the first contact with the host fell on scotophase, the total cumulative percentage of females that started parasitization during 4 days of the experiment significantly decreased. Oviposition activities of parasitizing females also occurred mainly during photophase. However, under constant light, these circadian rhythms were damped out after one cycle. In addition, anticipatory period of darkness during photophase directly inhibited parasitization. This suggests that the observed rhythms can be easily modified by the direct environmental influence. In natural conditions, such a flexible oviposition rhythm may be of advantage for these parasitoids enabling them to use any opportunity for reproduction. In biocontrol practice, the lability of parasitization rhythms may enable *Trichogramma* females to adapt immediately to any new light—dark regimes, although darkness may have negative effects on their efficiency.