

УДК 591.1(595.792)

РОЛЬ ЭНДОГЕННЫХ ФАКТОРОВ В ИНДУКЦИИ ДИАПАУЗЫ У *TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

© 2002 г. Н. Д. Войнович, Т. Я. Умарова, Т. С. Кац, С. Я. Резник

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

Поступила в редакцию 21.12.2000 г.

Экспериментальное исследование 11 последовательных поколений лабораторной линии партеногенетического паразитоида-яйцеда *Trichogramma embryophagum* выявило чередующиеся периоды увеличения и снижения доли диапаузирующего потомства. Длительность этих периодов не ограничивается жизнью самок одного поколения, что создает впечатление единого процесса, “перетекающего” от одного поколения к другому. Обнаружена также достоверная зависимость доли диапаузирующего потомства от возраста материнских особей: как правило, она снижается на протяжении первых 10–12 дней жизни самки, а затем начинает расти.

Регуляция сезонного развития – одна из фундаментальных проблем современной энтомологии. К настоящему времени на примере множества видов насекомых исследована роль фотопериодического, температурного и других факторов окружающей среды в регуляции развития и размножения насекомых (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Tauber et al., 1986; Заславский, 1984, 1996). Что же касается эндогенных факторов (возрастные изменения, различия между поколениями), то их роль в регуляции сезонного развития гораздо менее изучена.

Влияние возраста самки на диапаузу потомства – одно из наиболее известных проявлений эндогенной регуляции сезонного развития насекомых (см. обзор: Mousseau, Dingle, 1991; а также Ерлыкова, 1997, 1999; Виноградова, Резник, 2000). В последнее время все большее внимание исследователей привлекает также и изменчивость доли диапаузирующих особей, наблюдаемая в ряду последовательных поколений насекомых. Эта изменчивость, как правило, имеет циклический характер и, вероятно, не связана ни с наследственными изменениями, ни с прямым влиянием окружающей среды (Гейспиц, Симоненко, 1970; Гейспиц и др., 1974; Симоненко, 1978; Виноградова, Богданова, 1980; Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990; Vinogradova, Reznik, 2000).

Большинство исследователей объясняют эндогенную регуляцию диапаузы и других явлений, относящихся к сезонному чередованию размножения и покоя, так называемым “материнским влиянием”. В общем виде это влияние сводится к тому, что собственная реакция насекомых на окружающую среду модифицируется условиями, в которых проходило развитие одного или даже нескольких предшествующих поколений (см. обзор:

Виноградова, 1973; Mousseau, Dingle, 1991). Очевидно, материнское влияние осуществляется с помощью механизма, воздействующего на физиологическое состояние потомства. Зависимость доли диапаузирующего потомства от возраста самки и спонтанные изменения, наблюдаемые в последовательных поколениях, вполне могут быть результатами деятельности этого же механизма.

Объект нашего исследования, *Trichogramma embryophagum* Htg. относится к роду паразитоидов-яйцеедов, широко используемых для биологической борьбы с вредителями. Практическая важность трихограмм, легкость разведения и удобство использования в качестве модельных объектов обусловили обилие научных работ, посвященных этим насекомым (см. обзоры: Wajnberg, Hassan, 1994; Smith, 1996). Специфика регуляции сезонной циклики трихограмм заключается в том, что необходимым условием индукции предкуколичной диапаузы является низкая температура, при которой происходит развитие личинок диапаузирующего поколения, в то время как фотопериодические условия оказывают относительно слабое модифицирующее влияние на эту “тепловую температурную реакцию” (Масленникова, 1959; Bonnemaison, 1972; Laing, Corrigan, 1995). Кроме того, у большинства исследованных видов трихограмм фотопериодические условия развития материнских особей способны заметно модифицировать собственную реакцию личинок, особенно в том случае, если последние развиваются в околороговых условиях (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987). Наличие ярко выраженного материнского влияния в сочетании с крайне быстрым развитием (при 20°C развитие от яйца до имаго длится около

18 дней) делает трихограмму весьма удобной для исследования роли эндогенных факторов в индукции предкулочной диапаузы. Более того, исследуемый вид *T. embryophagum* размножается партеногенетически, что позволяет работать с максимально генетически однородным материалом.

Данная работа содержит результаты экспериментального исследования роли эндогенных факторов (возраста самки и различий между последовательными поколениями) в индукции диапаузы у изосамочной партеногенетической лабораторной линии паразитоида-яйцеда *T. embryophagum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *T. embryophagum*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли. Специально для данного опыта от основной линии была начата новая изосамочная линия.

Методика разведения зерновой моли была стандартной, размер яиц был практически постоянен на всем протяжении опыта. Заражение яиц зерновой моли и развитие изосамочной линии трихограммы происходило в константных условиях при длине дня 18 ч и температуре 20°C. При такой температуре и длине дня диапауза индуцируется только у небольшой части потомства трихограммы. Однако для исследований был выбран именно данный режим, так как при таких условиях на протяжении последних лет поддерживалась основная лабораторная линия (при наличии материнского эффекта изменение условий разведения способно оказать действие на несколько последующих поколений).

Для опыта из свежевylетевших самок каждого поколения изосамочной линии случайным образом отбирали 50 особей (остальные особи использовались для массового заражения яиц зерновой моли и получения следующего поколения линии). Подопытных особей поодиночке помещали в пробирки, в каждой из которых находилась полоска плотной бумаги с 50–60 яйцами зерновой моли (число яиц определяли приблизительно, по площади, занятой ими на бумаге). Каждые два дня порцию яиц заменяли на свежую, а зараженные яйца переносили в низкотемпературную камеру (15°C, темнота). При этой температуре вылет имаго трихограммы завершается через два месяца после заражения. По истечении этого срока все зараженные яйца вскрывали и определяли число вылетевших трихограмм и число живых диапаузирующих предкулолок (особи, погибшие на разных стадиях развития, в расчет не принимались). Данные по каждой двухдневной порции зараженных яиц суммировали и определяли долю диапаузирующих особей. Длительность жизни большинства самок не превышала 18–20 дней, по

истечении 18 дней наблюдение за данным поколением прекращали.

Таким образом, в ходе опыта были сделаны стандартные выборки из 11 последовательных поколений *T. embryophagum*, каждой из них с интервалом в два дня предоставляли возможность заразить 9 порций яиц хозяина, в которых впоследствии был определен процент диапаузирующих предкулолок трихограммы (в общей сложности 17153 яйца зерновой моли, зараженных 550 самками паразитоида).

Для дисперсионного и корреляционного анализа изменчивости, наблюдаемой в ряду последовательных поколений, были использованы квадратные корни процентов диапаузирующих особей. Как и следовало ожидать, обработка результатов опыта выявила значительные различия между долей диапаузирующих особей в последовательных поколениях. Поэтому чтобы исключить "фактор поколения" и выявить только влияние возраста самок на индукцию диапаузы у потомства, данные о доле диапаузирующих предкулолок были преобразованы еще раз. В ходе этого преобразования квадратные корни исходных процентных величин были заменены их относительным отклонением от среднего для данного поколения:

$$Y_i = (\sqrt{X_i} - (\sqrt{X})_{\text{cp}}) / (\sqrt{X})_{\text{cp}},$$

где Y_i – преобразованная величина; $\sqrt{X_i}$ – корень квадратный из исходной величины; $(\sqrt{X})_{\text{cp}}$ – среднее значение корня квадратного из всех величин данной выборки.

Эти преобразованные величины были использованы для дисперсионного анализа и для вычисления уравнений линейной регрессии между возрастом самки и долей диапаузирующего потомства. Трансформация и статистическая обработка материала были осуществлены с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Практически все самки исследуемой линии *T. embryophagum* приступают к заражению яиц зерновой моли в течение первых двух суток. Отказ или длительная задержка заражения, выявленные у многих линий других видов рода *Trichogramma* (Резник, 1995; Reznik et al., 1998) в данном случае не обнаружены. Как это свойственно и другим трихограммам (Bai, Smith, 1993; Miura, Kobayashi, 1995; Wang, Smith, 1996; Olson, Andow, 1998), самки *T. embryophagum* откладывают большую часть яиц в течение первых двух дней (5–10 яиц/самку/день). После первых 3–5 дней жизни самок наблюдается постепенное снижение суммарного количества откладываемых яиц до 2–3 яиц/самку/день. Тем не менее, несмотря на

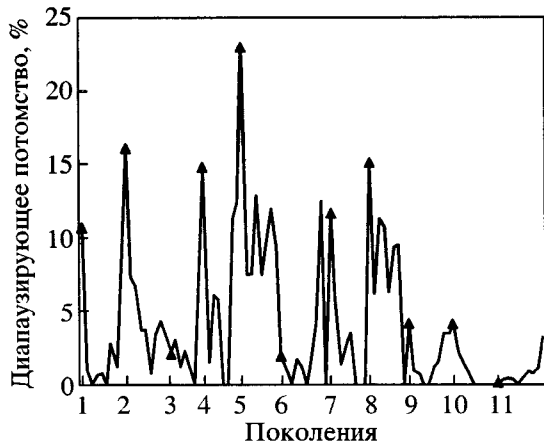


Рис. 1. Динамика доли диапазирующего потомства в лабораторной линии *Trichogramma embryophagum*. Представлена доля диапазирующего потомства (%) в порции яиц, отложенных самками за два дня (не менее 50 яиц), треугольниками обозначены результаты, относящиеся к первым двум дням жизни самок каждого поколения.

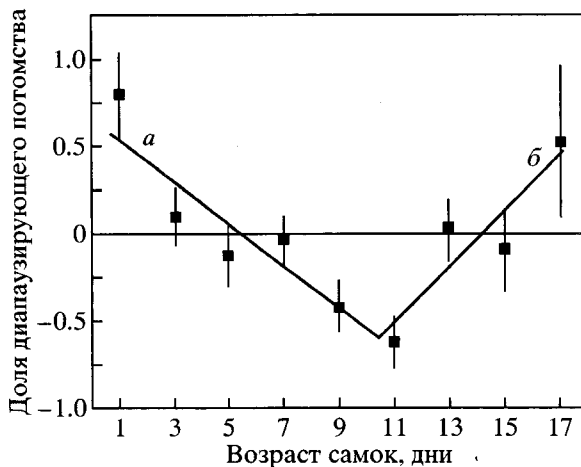


Рис. 2. Влияние возраста самок *Trichogramma embryophagum* на долю диапазирующего потомства (отклонение от среднего по поколению, см. Материал и методику). Представлены средние и ошибки средних ($n = 11$), линии соответствуют уравнениям регрессии: а) $y = 0.68 - 0.12x$, $r = -0.60$, $n = 66$, $p < 0.001$; б) $y = -2.29 + 0.16x$, $r = 0.45$, $n = 38$, $p < 0.01$.

снижение интенсивности яйцекладки и естественную смертность самок, вплоть до 16–18 дней, общее количество яиц, отложенных за два дня, обычно составляет не менее 50.

Дисперсионный анализ результатов опыта показал, что процент диапазирующих особей достоверно зависит как от поколения ($F = 6.2$, $p < 0.001$), так и от возраста самок ($F = 2.4$, $p = 0.02$). Из рис. 1, где представлены нетрансформированные данные, видно, что большинство пиков приурочено к первым дням откладки яиц (этот вопрос будет по-

дробно рассмотрен ниже). Кроме того, на графике отчетливо видны чередующиеся периоды быстрого роста и постепенного снижения доли диапазирующего потомства, причем длительность этих периодов не ограничивается жизнью самок одного поколения. Так, хорошо видно, что снижение доли диапазирующих особей, начавшееся во втором поколении, продолжается в третьем, начавшееся в пятом поколении, продолжается в шестом, а начавшееся в восьмом – продолжается в девятом. Статистический анализ данных свидетельствует о том же: если линейный коэффициент корреляции Пирсона между долями диапазирующих особей в порциях яиц, последовательно откладываемых самками одного поколения, составляет 0.50 ($n = 86$, $p < 0.001$), то корреляция между последней порцией яиц предыдущего поколения и первой порцией яиц последующего поколения равна 0.59 ($n = 10$, $p = 0.05$). Создается впечатление единого процесса, “перетекающего” от одного поколения к другому. Интересно, что практически к тому же выводу мы пришли ранее при изучении другого биологического показателя (доли особей, приступающих к заражению хозяина на протяжении первых 48 ч жизни) у других линий трихограммы (Резник и др., 1996).

Периоды нарастания и спада тенденции к диапаузе были ранее отмечены у разных видов насекомых, например у совок *Barathra brassicae* L. и *Acronycta rumicis* L. (Гейспиц и др., 1974; Симоненко, 1978), у мухи *Drosophila phalerata* Meig. (Гейспиц, Симоненко, 1970; Гейспиц и др., 1974), у мясных мух *Boettcherisca septentrionalis* Rohd. и *Calliphora vicina* R.-D. (Виноградова, Богданова, 1980; Vinogradova, Reznik, 2000), а также у паутиных клещей (Гейспиц, Симоненко, 1970; Гейспиц и др., 1974).

Что же касается трихограммы, то эндогенные изменения тенденции к диапаузе были ранее обнаружены в последовательных поколениях лабораторной линии другого вида, *T. evanescens* Westw. (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990), однако в этих работах отсутствовали данные по возрастной изменчивости. Наша работа может рассматриваться как продолжение этих исследований, включающее также и возрастную изменчивость.

Выше уже упоминалось, что, несмотря на очевидные различия между последовательными поколениями, дисперсионный анализ всей совокупности данных выявил достоверную зависимость доли диапазирующего потомства от возраста материнских особей ($F = 2.4$, $p = 0.02$). Если же использовать для обработки отклонения от среднего по поколению (см. Материал и методику), то результат оказывается еще более значимым: $F = 4.9$, $p < 0.001$. Из рис. 2 хорошо видно, что тенденция к диапаузе потомства снижается на протяжении

первых 10–12 дней жизни самки, а затем начинает расти, практически достигая исходного уровня.

В большинстве предшествующих исследований увеличение возраста самок приводило к росту тенденции к диапаузе у потомства, реже — к снижению или хаотическим изменениям (см. обзоры: Виноградова, 1973; Mousseau, Dingle, 1991). В некоторых случаях выявлена зависимость возрастной динамики процента диапаузирующего потомства от фотопериодических условий жизни материнских особей (Saunders, 1987; Виноградова, Резник, 2000).

Наиболее близки к нашим результатам данные, полученные для гороховой тли *Acyrtosiphon pisum*, у которой на протяжении жизни живородящей самки также наблюдается весьма сложная динамика отрождения яйцекладущих и живородящих особей (Ерлыкова, 1997, 1999). Интересно, что у гороховой тли в обоих исследованных клонах при околопороговых фотопериодах доля самок-овипар (которые могут рассматриваться как проявление тенденции к диапаузе, ибо они откладывают диапаузирующие яйца) максимальна именно в середине репродуктивного периода.

Итак, в результате экспериментального исследования роли эндогенных факторов в индукции диапаузы впервые для трихограмм описана зависимость доли диапаузирующего потомства от возраста яйцекладущей самки. Кроме того, эксперименты подтвердили существование значительной изменчивости доли диапаузирующего потомства в ряду последовательных поколений и выявили некоторое сходство между этой изменчивостью и ранее описанными колебаниями доли самок, заражающих яйца зерновой моли.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 98-04-49684).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е.Б., 1973. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Докл. на 23-м ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. С. 39–66.
- Виноградова Е.Б., Богданова Т.П., 1980. Эндогенные циклические изменения тенденции к диапаузе в непрерывной культуре мясных мух, развивающихся в константных условиях // Энтومол. обозр. Т. 59. Вып. 1. С. 26–38.
- Виноградова Е.Б., Резник С.Я., 2000. Влияние возраста самок на личиночную диапаузу потомства у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтومол. обозр. Т. 79. Вып. 2. С. 296–302.
- Гейсниц К.Ф., Симоненко Н.П., 1970. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig.

(Diptera, Drosophilidae) // Энтومол. обозр. Т. 49. Вып. 1. С. 83–96.

- Гейсниц К.Ф., Глиняная Е.И., Сапожникова Ф.Д., Симоненко Н.П., 1974. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в регуляции сезонных изменений фотопериодической реакции членистоногих // Энтومол. обозр. Т. 53. Вып. 3. С. 523–534.
- Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. 243 с.
- Ерлыкова Н.Н., 1997. Особенности фотопериодической реакции бессамцового клона гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae) // Энтومол. обозр. Т. 76. Вып. 3. С. 497–507. – 1999. Влияние фотопериодических условий и возраста самки на состав потомства гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae) из Поволжья // Энтومол. обозр. Т. 78. Вып. 2. С. 275–286.
- Заславский В.А., 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 180 с. (Труды ЗИН АН СССР, Т. 120). – 1996. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтومол. обозр. Т. 75. Вып. 27. С. 233–243.
- Заславский В.А., Умарова Т.Я., 1981. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтومол. обозр. Т. 60. Вып. 4. С. 721–731.
- Май Фу Кви, Заславский В.А., 1983. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma eu-proctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 11. С. 1676–1680.
- Масленникова В.А., 1959. К вопросу о зимовке и диапаузе трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) // Вестник Ленинградского гос. ун-та. № 3. С. 91–96.
- Резник С.Я., 1995. Внутривидовая изменчивость специфичности заражения насекомых-паразитов на примере трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтومол. обозр. Т. 74. Вып. 3. С. 507–515.
- Резник С.Я., Войнович Н.Д., Умарова Т.Я., 1996. Экспериментальное исследование динамики доли заражающих самок и их плодовитости в ряду поколений трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 3. С. 375–382.
- Симоненко Н.П., 1978. Особенности сезонных изменений в развитии капустной совки *Baratra brassicae* L. при ее круглогодичном лабораторном разведении // Энтومол. обозр. Т. 57. Вып. 3. С. 473–480.
- Сорокина А.П., Масленникова В.А., 1986. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестник Ленинградского гос. ун-та. Сер. 3. Вып. 1. С. 9–14. – 1987. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтومол. обозр. Т. 66. Вып. 4. С. 689–699.
- Тыщенко В.П., 1977. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтومол. об-ва. Т. 59. С. 1–155.
- Bai B., Smith, S.M., 1993. Effect of host availability on reproduction and survival of the parasitoid wasp *Tri-*

- chogramma minutum* // Ecol. Entomol. V. 18. № 4. P. 279–286.
- Bonnemaison L., 1972. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Bull. Soc. Entomol. France. V. 77. № 5–6. P. 122–132.
- Laing J.E., Corrigan J.E., 1995. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod // Canad. Entomol. V. 127, № 1. P. 103–110.
- Miura K., Kobayashi, M., 1995. Reproductive properties of *Trichogramma chilonis* females on diamondback moth eggs // Appl. Entomol. Zool. V. 30. № 3. P. 393–400.
- Mousseau T.A., Dingle H., 1991. Maternal effects in insect life histories // Ann. Rev. Entomol. V. 36. P. 511–534.
- Olson D.M., Andow, D.A., 1998. Larval crowding and adult nutrition effects on longevity and fecundity of female *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Environ. Entomol. V. 27. № 2. P. 508–514.
- Reznik S.Ya., Voinovich N.D., Umarova T.Ya., 1998. Egg retention in the presence of a host in *Trichogramma* females // J. Appl. Entomol. V. 122. № 9–10. P. 555–559
- Saunders D.S., 1987. Maternal influence on the incidence and duration of larval diapause in *Calliphora vicina* // Physiol. Entomol. V. 12. № 3. P. 331–338.
- Smith S.M., 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Ann. Rev. Entomol. V. 41. P. 375–406.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S., 1986. Seasonal Adaptations of Insects. N.-Y., Oxford: Oxford University Press. 411 p.
- Vinogradova E.B., Reznik S.Ya., 2000. Endogenous changes of the tendency to larval diapause in laboratory generation sequences of the blow fly, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) // Int. J. Dipterol. Res. V. 11. № 1. P. 3–8.
- Wajnberg E., Hassan S.A. (eds.), 1994. Biological control with egg parasitoids. Wallingford, UK: CAB International. 286 p.
- Wang Z., Smith S.M., 1996. Phenotypic differences between thelytokous and arrhenotokous *Trichogramma minutum* from *Zeiraphera canadensis* // Entomol. Exp. Appl. V. 78. № 3. P. 315–323.
- Zaslavski V.A., Umarova T.Ya., 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga V. 35. № 1. P. 23–29.

THE ROLE OF ENDOGENIC FACTORS IN DIAPAUSE INDUCTION IN *TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

N. D. Voinovich, T. Ya. Umarova, R. S. Kats, S. Ya. Reznik

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg 199034, Russia

Eleven successive generations of an isofemale laboratory strain of the parthenogenetic egg parasitoid *Trichogramma embryophagum* were studied experimentally. Some alternating periods of increasing and decreasing the percentage of diapausing progeny were revealed. The duration of these periods was not limited by the lifetime of generation. The endogenic processes affecting the diapause are suggested to pass from one generation to another. The probability of the prepupal diapause in progeny significantly depends on the age of maternal individuals. The percentage of the progeny diapause decreased during for the first 10–12 days of *Trichogramma embryophagum* female life and then increased.