

УДК 591.1(595.792)

© Н. Д. Войнович, Т. Я. Умарова,  
Т. С. Кац и С. Я. Резник**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ  
TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM HTG. (HYMENOPTERA,  
TRICHOGRAMMATIDAE)**[N. D. VOINOVICH, T. Ya. UMAROVA, T. S. KATS a. S. Ya. REZNIK. VARIATION  
OF THE PHOTOPERIODIC REACTION IN TRICHOGRAMMA EMBRYOPHAGUM HTG.  
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Экспериментальное исследование факторов, регулирующих сезонное развитие, — одно из важнейших направлений современной энтомологии (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Tauber et al., 1986; Заславский, 1984, 1996; Саулич, 1999). Изучение механизмов контроля диапаузы особенно важно для массового разведения насекомых, так как оно делает возможным накопление живого материала.

Паразитоиды-яйцееды из рода *Trichogramma* применяются для биологической борьбы с вредными чешуекрылыми во многих странах. Кроме того, благодаря легкости разведения и короткому жизненному циклу, трихограммы весьма удобны для использования в качестве модельных объектов (Smith, 1996).

Уже первые работы, посвященные регуляции сезонной циклики трихограмм (Масленникова, 1959; Vonnemaison, 1972), показали, что они диапаузируют на стадии предкуколки. Необходимым условием индукции диапаузы является низкая температура (проявляется тепловая температурная реакция). Фотопериодические условия, при которых происходит развитие личинок диапаузирующего поколения, или не влияют на индукцию диапаузы, или оказывают относительно слабое модифицирующее влияние на эту тепловую температурную реакцию. Так, например, у одного из наиболее распространенных и хорошо исследованных видов — *T. evanescens* Westw. — при температуре 10° (независимо от фотопериода) диапаузируют практически все предкуколки, в то время как при температуре 15° значительный процент диапаузы наблюдается только при коротком световом дне (Масленникова, 1959; Vonnemaison, 1972). Аналогичные реакции были выявлены и у других видов трихограммы (Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Boivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995).

Дальнейшие исследования убедительно продемонстрировали, что у многих видов рода *Trichogramma* проявляется так называемое «материнское влияние» (Виноградова, 1973; Заславский, 1984; Mousseau, Dingle, 1991), выражающееся в том, что фотопериодические условия развития особей материнского поколения способны заметно влиять на собственную реакцию личинок дочернего поколения, особенно в том случае, если последние развиваются в околопороговых условиях (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990).

Результатом влияния родителей на их потомство является значительная изменчивость тенденции к диапаузе в разных поколениях, обнаруженная в ходе экспериментального исследования факторов, регулирующих диапаузу у разных видов рода *Trichogramma* (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990). Изменчивость тенденции к диапаузе, наблюдаемая в цепочках последовательных поколений насекомых, в последнее время привлекает все большее внимание исследователей (Гейспец, Симоненко, 1970; Гейспец и др., 1974; Симоненко, 1978; Виноградова, Богданова, 1980; Vinogradova, Reznik, 2000). В большинстве этих работ динамика тенденции к диапаузе оценивалась на фоне одного-двух фотопериодов.

Что же касается объекта нашего исследования — партеногенетического вида *Trichogramma embryophagum* Htg., то у этого вида диапауза также индуцируется только у личинок, развивающихся при температуре 15° и ниже. При этом реакция на фотопериодические условия, при которых развивается материнское поколение, выражена особенно сильно, в то время как фотопериод, при котором происходит развитие самих личинок дочернего поколения, практически не влияет на их тенденцию к диапаузе (Масленникова, Сорокина, 1986; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987). Следует, однако, заметить, что и эти выводы были основаны на сравнении всего двух фотопериодов: «длинного дня» (16 ч) и «короткого дня» (10 ч).

Данное исследование было посвящено двум задачам: изучению влияния широкого спектра фотопериодов на долю диапаузирующего потомства *T. embryophagum* (построению кривой фотопериодической реакции) и оценке изменчивости фотопериодической реакции в ряду поколений.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *T. embryophagum*, до эксперимента на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли при длине дня 18 ч и температуре 20°. Для каждой повторности опыта из одной партии яиц зерновой моли выбирали 32 порции по 100—200 яиц каждая. Каждую порцию наклеивали на отдельную картонную карточку, и все карточки вместе на 24 ч предоставляли для заражения примерно 500—1000 самкам трихограммы, вылетевшим в течение 1—2 дней и принадлежащим к одному поколению основной линии. Затем 32 карточки (материнское поколение трихограммы) помещали в пробирки, случайным образом разделяли на 8 групп по 4 пробирки, и в дальнейшем каждая группа материнских особей развивалась в определенном фотопериодическом режиме. В опытах были использованы 24-часовые суточные циклы с фотофазами 3, 6, 9, 12, 15, 18 и 21 ч, а также круглосуточное освещение, температура во всех случаях была 20°. Примерно через сутки после начала вылета подопытных трихограмм (при 20° это соответствует 19—20 дням с момента заражения) в каждую пробирку на 24 ч помещали карточку с 200—300 яйцами зерновой моли. По истечении 24 ч все карточки со свежезараженными яйцами зерновой моли (дочернее поколение трихограммы) помещали в низкотемпературную камеру (15°, 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 предкуколок (особи, погибшие на разных стадиях развития, не учитывались). Данные по каждой карточке дочернего поколения рассматривались как одна повторность. Таким образом, в ходе опыта в 8 фотопериодах были исследованы 7 поколений *T. embryophagum*, в каждом поколении по 4 повторности на каждый из использованных фотопериодов, по 100—150 зараженных яиц на повторность (в общей сложности 29 413 яиц зерновой моли).

Перед статистической обработкой доли диапаузирующих особей для нормализации были преобразованы по формуле  $Y = 2 \cdot \arcsin(\sqrt{X})$  и затем использованы для двухфакторного дисперсионного анализа и сравнения средних значений (критерий Тьюки). Трансформация и статистическая обработка материала были осуществлены с помощью программы SYSTAT. На рисунке представлены исходные (нетрансформированные) данные.

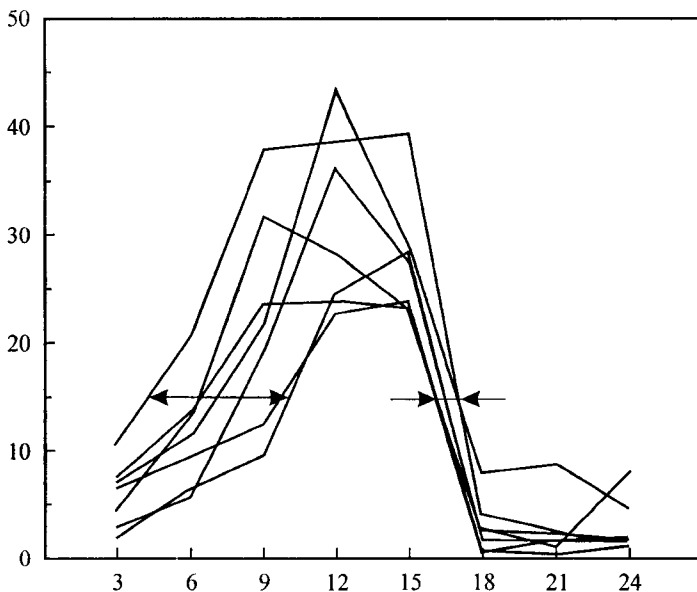
Дисперсионный анализ всей совокупности результатов опыта ( $n = 224$ ) показал, что процент диапаузирующих особей достоверно зависит как от фотопериода, при котором развивалось материнское поколение ( $F = 171.3$ ,  $p < 0.001$ ), так и от места исследуемого поколения в последовательности поколений лабораторной линии трихограммы ( $F = 18.9$ ,  $p < 0.001$ ). Из рисунка, где представлены данные для каждого из 7 исследованных поколений, видно, что *T. embryophagum* обладает длиннодневной фотопериодической реакцией с двумя порогами, варьирующими в области 3—9 ч (левый порог) и 15—18 ч (правый порог). Развитие особей материнского поколения при фотопериодах с длиной дня 9—15 ч наиболее благоприятно для индукции диапаузы у дочернего поколения, а длина дня более 18 ч (а в некоторых поколениях — и менее 6 ч) приводит к бездиапаузному развитию потомства. Этот вывод отчасти подкрепляется и ранее опубликованными данными, относящимися к тому же виду (Сорокина, Масленникова, 1986, 1987): если материнское поколение развивалось при длине дня 10 ч, то температура 15° индуцировала диапаузу у 10 % потомства, а если материнское поколение развивалось при 16-часовом дне, то диапаузирующие особи практически отсутствовали (другие фотопериоды в этой работе не исследовались). Большинство аналогичных экспериментов с другими видами рода *Trichogramma* (*T. evanescens* Westw., *T. cacoeciae* March., *T. pintoi* Voeg., *T. silvestre* Sor.) дали примерно такие же результаты (Сорокина, Масленникова, 1986, 1987).

Единственная работа, в которой материнское влияние трихограммы было изучено в широком спектре фотопериодов (Май Фу Кви, Заславский, 1983), выявила у *T. euproctidis* Gir. фотопериодическую кривую длиннодневного типа, сходную с той, которая была получена в нашем исследовании.

На рисунке видны также значительные различия между фотопериодическими кривыми, построенными по данным, относящимся к разным поколениям. Меняются как положение и высота «пика» диапаузы, так и значения пороговых фотопериодов (за пороговый в данной работе принимается фотопериод, индуцирующий диапаузу у половины особей, диапаузирующих при «пиковом» фотопериоде, т. е. при среднемаксимальной доле диапаузирующих особей 30 % пороговые фотопериоды примерно соответствуют 15 % диапаузы).

Хорошо видно, что разброс правого, «экологически значимого» порога (т. е. такого, который встречается в естественных условиях и может реально влиять на сезонную циклику) значительно меньше, чем разброс левого порога, соответствующего длинам дня, с которыми имаго трихограммы может встретиться только в эксперименте.

Лабильность левого порога и относительная стабильность правого (экологически значимого) неоднократно отмечались и ранее, но преимущественно в связи с влиянием температуры на конфигурацию фотопериодической кривой (Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Саулич, 1999). В наших исследованиях стабильность правого порога проявляется при постоянной температуре и выражается как меньшая подверженность спонтанной эндогенной изменчивости. Это позволяет рассматривать различия в лабильности левого и правого порогов фотопериодической кривой не только как специфику реакции на температуру, но и как проявление более общей закономерности, адаптивный смысл которой очевиден: именно правый, экологически значимый порог фотопериодической реакции находится под постоянным контролем стабилизирующего отбора, в то время как левый порог, проявляющийся только в эксперименте, является селективно нейт-



Зависимость доли диапаузирующего потомства от фотопериодических условий развития самок 7 поколений лабораторной линии *Trichogramma embryophagum*.

По оси абсцисс — фотопериод, действующий на самок (при температуре 20°); по оси ординат — доля потомства, диапаузирующего при температуре 15° (%). Линии соответствуют результатам, полученным для разных поколений, стрелки обозначают размах изменчивости левого и правого порогов фотопериодической кривой.

ральным (Данилевский, 1961; Заславский, 1984). Этими же причинами, вероятно, объясняются и различия в крутизне левой и правой частей фотопериодической кривой.

## ВЫВОДЫ

1. Исследования, проведенные в широком спектре фотопериодов, выявили у *T. embryophagum* длиннодневную фотопериодическую реакцию, осуществляемую посредством материнского влияния на индукцию предкулолочной диапаузы потомства. При использованных температурных режимах (материнское поколение развивалось при 20°, дочернее — при 15°) пороги фотопериодической кривой расположены в области 6—9 и 16—17 ч.

2. Сравнительный анализ фотопериодических реакций у 7 поколений лабораторной линии *T. embryophagum* выявил значительную эндогенную изменчивость, затрагивающую как высоту и положение пика фотопериодической кривой, так и положение порогов. Изменчивость правого (экологически значимого) порога оказалась гораздо меньшей, чем изменчивость левого порога, проявляющегося только в эксперименте. Причина этого, вероятно, заключается в том, что в естественных условиях правый порог находится под непрерывным контролем стабилизирующего отбора.

Работа была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант 98-04-49685).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Докл. на 23-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. Л., 1973. С. 39—66.
- Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. Эндогенные циклические изменения тенденции к диапаузе в непрерывной культуре мясных мух, развивающихся в константных условиях // Энтомол. обозр. 1980. Т. 59, вып. 1. С. 26—38.
- Гейспиц К. Ф., Симоненко Н. П. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig. (Diptera, Drosophilidae) // Энтомол. обозр. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 83—96.
- Гейспиц К. Ф., Глиняная Е. И., Сапожникова Ф. Д., Симоненко Н. П. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в регуляции сезонных изменений фотопериодической реакции членистоногих // Энтомол. обозр. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 523—534.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 1984. 180 с. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 120).
- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 27. С. 233—243.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.
- Май Фу Кви, Заславский В. А. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1676—1680.
- Масленникова В. А. К вопросу о зимовке и диапаузе трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) // Вест. Ленингр. гос. ун-та. 1959. Вып. 3. С. 91—96.
- Масленникова В. А., Сорокина А. П. Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma sacosociae* March., *T. evanescens* Westw., *T. embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Инф. бюл. ВПС МОББ. 1986. Т. 14. С. 33—38.
- Саулич А. Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. 247 с.
- Симоненко Н. П. Особенности сезонных изменений в развитии капустной совки *Barata brassicae* L. при ее круглогодичном лабораторном разведении // Энтомол. обозр. 1978. Т. 57, вып. 3. С. 473—480.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 1. С. 9—14.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обозр. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 689—699.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтомол. общ-ва. 1977. Т. 59. С. 1—155.
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wajnberg E., Hassan S. A. (eds.). Wallingford, UK: CAB International. 1994. P. 219—244.
- Bonnemaison L. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Bull. Soc. Ent. France. 1972. Т. 77. N 5—6. P. 122—132.
- Laing J. E., Corrigan J. E. Diapause induction and post-diapause emergence in *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae): the role of host species, temperature, and photoperiod // Canad. Ent. 1995. Vol. 127, N 1. P. 103—110.
- Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // Ann. Rev. Ent. 1991. Vol. 36. P. 511—534.
- Smith S. M. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use // Ann. Rev. Ent. 1996. Vol. 41. P. 375—406.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal adaptations of insects. New York, Oxford: Oxford University Press, 1986. 411 p.
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // Entomophaga. 1990. Vol. 35, N 1. P. 23—29.