УДК 591.3 (595.792)

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНДУКЦИИ ДИАПАУЗЫ ПОТОМСТВА У САМОК *TRICHOGRAMMA TELENGAI* SOR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

© 2019 г. С. Я. Резник*, Н. Д. Войнович

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: reznik1952@mail.ru

Поступила в редакцию 22.01.2019 г.
После доработки 24.01.2019 г.
Принята к публикации 24.01.2019 г.

В лабораторных условиях исследована индивидуальная изменчивость самок партеногенетической лабораторной линии *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) по доле диапаузирующего потомства. Материнское поколение развивалось при температуре 20 °C и длине дня 12, 16 и 18 ч. Потомство инкубировали при низкой температуре (6, 9, 12 или 15 °C) в течение 15 или 30 дней. Индивидуальная изменчивость оказалась статистически достоверной в большинстве вариантов опыта, включая и те случаи, когда средняя доля диапаузирующего потомства была близка к 90 %. Распределение самок по доле диапаузирующего потомства было унимодальным, а в тех случаях, когда средняя доля диапаузирующего потомства составляла около 50 %, – близким к нормальному, т. е. индивидуальная изменчивость была не качественной, а количественной (градуальной). Корреляция между долями диапаузирующих особей в потомстве, произведенном одной и той же самкой во время последовательного заражения разных порций яиц зерновой моли, была достоверно положительной. Следовательно, изменчивость тенденции к диапаузе (по крайней мере отчасти) определяется индивидуальными особенностями трихограмм. Индивидуальная изменчивость самок по доле диапаузирующего потомства должна учитываться при разработке методов лабораторного исследования и массового разведения трихограмм.

Ключевые слова: диапауза, изменчивость, температура, фотопериод, *Trichogramma telengai.*

DOI: 10.1134/S0367144519010015

Диапауза – одна из важнейших эколого-физиологических адаптаций, необходимая для синхронизации циклов активности многих видов насекомых с сезонной динамикой факторов окружающей среды (Tauber et al., 1986; Danks, 2007). Эта реакция упреждающая, она индуцируется еще до наступления периода неблагоприятных условий сигнальными факторами: фотопериодом (длиной светового дня), температурой и др. (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Saunders et al., 2002; Denlinger, 2002; Саулич, Волкович, 2004; Saunders, 2010). Фотопериодические и температурные реакции, осуществляющие индукцию диапаузы и тем самым обеспечивающие переживание неблагоприятных периодов, постоянно контролируются и корректируются естествен-

ным отбором не только на видовом, но и на внутривидовом (популяционном) уровне. У большинства исследованных в этом отношении широко распространенных видов насекомых выявлена более или менее значительная межпопуляционная изменчивость фотопериодических и температурных реакций, позволяющая адаптироваться к особенностям климата в разных частях ареала. Иногда обнаруживается также и значительная индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость, служащая обязательной предпосылкой микро- и макроэволюции сезонных адаптаций (Tauber et al., 1986; Саулич, 1999; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Danks, 2007; Saunders, 2010; Goto, Numata, 2014). Все случаи изменчивости различных параметров сезонно-циклических реакций (как и других признаков) можно по внешним проявлениям разделить на две категории: дискретная (полиморфизм) и градуальная изменчивость (Саулич, Волкович, 2004).

Количественный анализ индивидуальной изменчивости различных параметров температурных и фотопериодических реакций, контролирующих индукцию диапаузы, осложняется тем, что конечная реакция носит качественный характер: диапауза либо индуцируется, либо нет. Для сравнения выборок (в том числе и для семейного анализа) можно использовать, например, долю особей, диапаузирующих при каких-либо определенных условиях, но для сравнения отдельных насекомых этот способ неприменим. Заметим, что изменчивость количественных фотопериодических и температурных реакций (влияние на скорость развития, размер, плодовитость и т. п.) может исследоваться теми же методами, что и изменчивость количественных морфологических признаков. Это же относится и к количественным параметрам диапаузы (длительность, интенсивность метаболизма, рост устойчивости к экстремальным условиям среды и т. п.), но не к индукции диапаузы как таковой. В этом отношении особенно интересно так называемое «материнское влияние», при котором тенденция к диапаузе определяется факторами, действовавшими на одно или даже несколько предшествующих поколений (Заславский, 1984; Mousseau, Dingle, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). Сравнение материнских особей по доле диапаузирующего потомства отличается от «классического» семейного анализа тем, что сравниваемые выборки могут различаться не только генетически, но и по силе материнского влияния, индуцирующего или ингибирующего диапаузу потомства.

Специальные исследования, посвященные индивидуальной изменчивости самок по характеру материнского влияния на диапаузу или сезонный полиморфизм потомства, были проведены на нескольких модельных видах насекомых (Lees ,1959; Saunders, 1965; Виноградова, Резник, 2000). Сильное материнское влияние обнаружено и у многих видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Эти мельчайшие паразитоиды-яйцееды – естественные враги многих чешуекрылых вредителей сельского и лесного хозяйства, широко использующиеся для биологической защиты растений (Smith, 1996; Сорокина, 2011). Кроме того, трихограммы оказались весьма удобными модельными объектами для изучения механизмов регуляции диапаузы. Известно, что факультативная зимняя предкуколочная диапауза трихограмм, обитающих в условиях умеренного климата, регулируется прежде всего температурой, но при околопороговых температурах доля диапаузирующего потомства существенно зависит от фотопериодических условий развития материнского и (в ряде случаев) предшествующего ему поколений (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Резник, 2011).

Сравнительные исследования выявили межпопуляционную изменчивость температурных и фотопериодических реакций трихограмм. Как и следовало ожидать, особи из северных популяций обычно проявляют бóльшую тенденцию к диапаузе (Сорокина, 1987; Сорокина, Масленникова, 1987; Сорокина, 2010). Кроме того, существенные изменения доли диапаузирующего потомства наблюдаются в последовательных поколениях лабораторных линий разных видов трихограмм (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Войнович и др., 2013; Резник и др., 2015). Однако количественный анализ индивидуальной изменчивости трихограмм по силе индукции диапаузы потомства (сравнение самок одного поколения, происходящих из одной лабораторной линии и развивавшихся в одних и тех же условиях), насколько нам известно, ранее не проводился. Мы исследовали изменчивость самок *Trichogramma telengai* Sor. по доле диапаузирующего потомства на фоне воздействия внешних сигнальных факторов (фотопериода и температуры).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе была использована партеногенетическая линия *T. telengai*, происходящая от особей, собранных в Московской обл., и на протяжении многих лет разводимая на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) при константных лабораторных условиях (температура 20 °C, длина дня 18 ч).

Целью первого опыта было выявление индивидуальной изменчивости самок *T. telengai* по доле диапаузирующего потомства при различной силе индукции диапаузы (т. е. при различных фотопериодических условиях развития материнского поколения и различных температурных условиях развития потомства) и определение характера этой изменчивости (дискретна она или градуальна). В начале каждой повторности опыта около 1000 яиц зерновой моли, наклеенных клеем ПВА на небольшие картонные карточки, предоставляли на 24 ч для заражения самкам лабораторной линии. Сразу после этого зараженные яйца переносили для развития трихограмм в один из двух фотопериодических режимов, различающихся длиной дня: 12 ч (C : T = 12 : 12) или 18 ч (C : T = 18 : 6). Температура в обоих режимах была одинаковой (20 °C). В день массового вылета имаго этого первого (материнского) поколения самок рассаживали по одной в маленькие пробирки и предоставляли им для заражения карточки с яйцами зерновой моли (около 50 яиц на самку). Заражение длилось 2 ч, после чего карточки распределяли между 8 режимами, различающимися температурой (6, 9, 12 или 15 °C) и длительностью холодовой экспозиции (15 или 30 дней). Длина дня во всех температурных режимах развития потомства была 12 ч. После завершения холодовой экспозиции все зараженные яйца содержали при температуре 20 °C до вылета имаго активной (не диапаузирующей) фракции потомства. После вылета имаго активной фракции все зараженные яйца вскрывали для определения числа активно развивавшегося (имаго и куколки) и диапаузирующего (предкуколки) потомства. Число вылетевших имаго оценивали по числу пустых зараженных яиц с летными отверстиями. Личинок, погибших на разных стадиях развития, при определении доли диапаузирующих особей не учитывали. В каждом из 16 вариантов этого опыта (сочетания двух фотопериодических режимов развития материнского поколения и восьми температурных режимов развития потомства) было исследовано потомство 50 самок, но для анализа результатов были использованы только те самки, у которых к моменту завершения опыта (вскрытия зараженных яиц) было не менее 5 выживших потомков. Объемы выборок приведены на рис. 1.

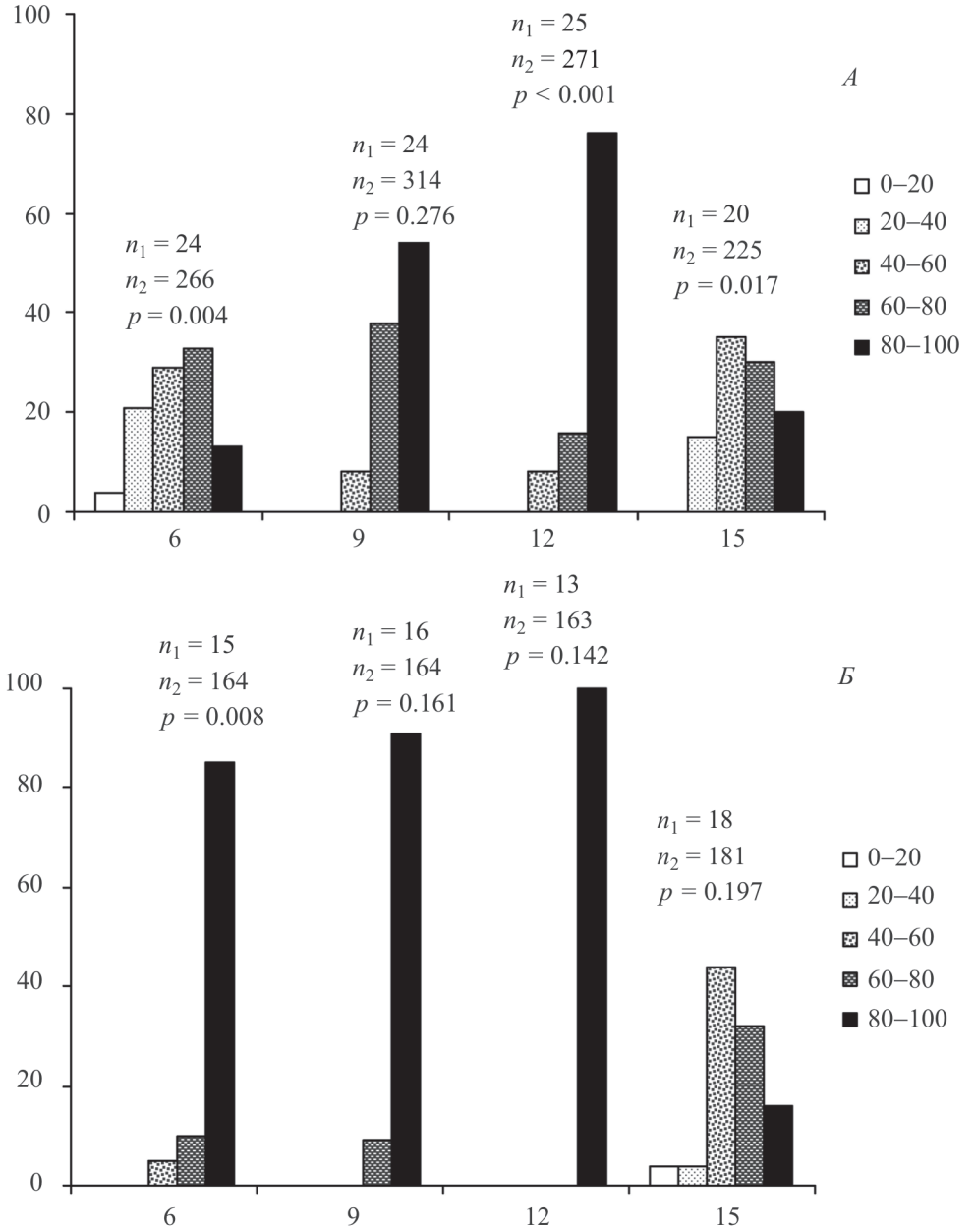

Рис. 1. Изменчивость доли диапаузирующего потомства самок *Trichogramma telengai* Sor. в зависимости от фотопериодических условий развития материнского поколения и температурных условий развития потомства (результаты первого опыта).

По горизонтальной оси – температура во время холодовой экспозиции потомства (°С). *По вертикальной оси* – процентное распределение самок по классам, различающимся по доле диапаузирующего потомства (границы классов указаны на рисунке). Длина дня во время развития материнского поколения: *А* и *Б* – 12 ч, *В* и *Г* – 18 ч. Длительность холодовой экспозиции потомства: *А*, *В* – 15 дней; *Б*, *Г* – 30 дней. Над каждой гистограммой указаны объемы выборок (n_1 – число самок, n_2 – число потомков) и достоверность неоднородности выборки (достоверность различий между самками), определенная с помощью теста хи-квадрат.

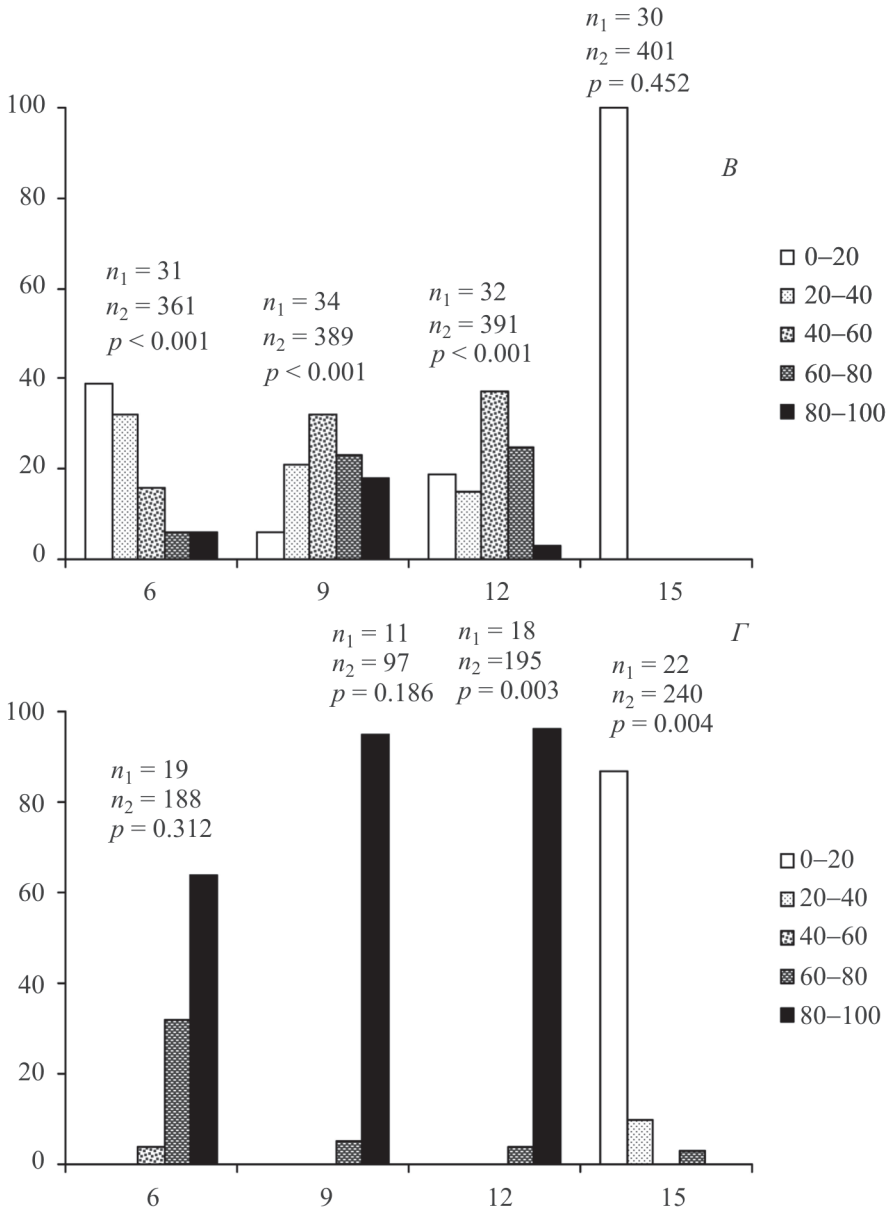

Рис. 1 (*продолжение*).

Целью второго опыта было получение ответа на вопрос: определяется изменчивость доли диапаузирующего потомства особенностями самок или случайными вариациями каких-либо параметров получаемых ими порций яиц зерновой моли? Кроме того, задачей опыта был анализ корреляции между тенденцией к диапаузе потомства и плодовитостью самок. В опыте были использованы самки, развивавшиеся при длине дня 12, 16 и 18 ч; их потомство во всех вариантах опыта развивалось при температуре

14 °C. В ходе опыта одной и той же самке последовательно предоставляли для заражения три порции из 40–50 яиц. Каждая экспозиция (заражение данной порции яиц) длилась 2 ч. В первом варианте опыта экспозиции следовали одна за другой, во втором варианте они были разделены двухдневными промежутками, во время которых самки получали углеводную подкормку (50%-ный водный раствор меда). В обоих вариантах опыта для каждой порции определяли число зараженных (потемневших) яиц хозяина и долю диапаузирующего потомства (по той же методике, что и в первом опыте). В общей сложности в первом варианте опыта было использовано 300, а во втором – 600 самок, но в обоих вариантах часть их них погибла до завершения опыта, а некоторые из выживших не заразили ни одного хозяина (особенно часто это наблюдалось во время второй и третьей экспозиций). Фактические объемы выборок указаны на рис. 2–5.

Статистическая обработка результатов включала дисперсионный анализ, перед которым процентные величины были ранжированы. Для оценки гетерогенности выборки (достоверности различий между отдельными самками) использовался тест хи-квадрат.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Многофакторный дисперсионный анализ ранжированных совокупных результатов первого опыта (n = 1334) показал, что доля диапаузирующих предкуколок *T. telengai* существенно зависела как от фотопериодических условий развития материнского поколения (критерий Фишера $F = 177.4$, достоверность влияния $p < 0.001$), так и от температуры ($F = 914.9$, $p < 0.001$) и длительности ($F = 146.5$, $p < 0.001$) холодовой экспозиции потомства, причем эффект попарного взаимодействия всех трех факторов также был высоко достоверным ($p < 0.001$), хотя и не таким сильным ($F < 50$).

Для анализа индивидуальной изменчивости по доле диапаузирующего потомства были использованы только самки, заразившие не менее 5 яиц хозяина (размеры выборок указаны на рис. 1). Индивидуальная изменчивость оказалась статистически достоверной в большинстве вариантов опыта, включая и те случаи, когда более 80 % самок относились к одному из классов, т. е. подавляющее большинство особей потомства развивались с диапаузой (например, рис. 1, *Г*, температура 12 °C) или без диапаузы (например, рис. 1, *Г*, температура 15 °C). С другой стороны, в некоторых случаях (рис. 1, *А*, температура 9 °C и рис. 1, *Б*, температура 15 °C) различия между самками были статистически недостоверны, хотя доля диапаузирующих особей среди совокупного потомства была далека и от 0, и от 100 %. Заметим, что распределение самок по классам во всех вариантах опыта было унимодальным, т. е. гетерогенность, даже если она была статистически достоверна, имела не качественный, а количественный характер. В тех же случаях, когда средняя доля диапаузирующего потомства составляла около 50 %, распределение самок по классам было близко к нормальному (рис. 1, *А*, температура 6 °C, и рис. 1, *В*, температуры 9 и 12 °C).

Дисперсионный анализ результатов второго опыта также показал, что доля диапаузирующего потомства в хозяевах, зараженных во время первой (n = 703, $F = 302.0$, $p < 0.001$), второй (n = 651, $F = 283.8$, $p < 0.001$) и третьей (n = 534, $F = 256.4$, $p < 0.001$) экспозиций, зависела от фотопериодических условий развития предшествующего поколения. Индивидуальная изменчивость, для анализа которой, как и в первом опыте, были использованы только самки, заразившие за время данной экспозиции не менее 5 яиц хозяина, также была весьма существенной (рис. 2). Заметим, что эта изменчивость проявлялась даже в тех вариантах опыта, когда совокупная доля диапаузирующе-

го потомства была близка к 90 % (рис. 2, *А*), но только в хозяевах, зараженных во время второй и третьей экспозиций и при наличии двухдневного интервала между ними. При развитии материнского поколения в условиях околопорогового (рис. 2, *Б*) и длинного (рис. 2, *В*) дня индивидуальная изменчивость имела больший размах, но по-прежнему оставалась унимодальной (оценивая характер распределения, следует принимать во внимание объем выборки).

Дальнейший анализ результатов второго опыта показал, что корреляция по доле диапаузирующего потомства между порциям яиц хозяина, зараженными одной и той же самкой во время трех последовательных экспозиций, в среднем была достоверно положительной: $r = 0.125 \pm 0.036$ (здесь и в дальнейшем приведены средние арифметические и их ошибки). На рис. 3 показаны коэффициенты корреляции между долями диапаузирующих особей в потомстве, произведенном одной и той же самкой во время трех последовательных экспозиций, подсчитанные отдельно для трех фотопериодических режимов развития материнских самок и для вариантов с наличием и отсутствием двухдневных интервалов между экспозициями. Видно, что большинство коэффициентов корреляции (и все достоверные коэффициенты) положительны. Что же касается влияния внешних факторов, то дисперсионный анализ ($n = 18$) показал, что интервалы времени между периодами заражения не влияли на силу корреляции ($F = 0.06$, $p = 0.806$): средние коэффициенты корреляции при двухдневном интервале между периодами заражения и при его отсутствии составили $r = 0.134 \pm 0.060$ и $r = 0.116 \pm 0.042$ соответственно. Влияние фотопериода также было недостоверным ($F = 0.20$, $p = 0.818$): при длинах дня 12, 16 и 18 ч средние коэффициенты корреляции составили, соответственно, $r = 0.093 \pm 0.055$, $r = 0.150 \pm 0.080$ и $r = 0.132 \pm 0.056$. Зато влияние порядкового номера экспозиции было на грани достоверности ($F = 3.59$, $p = 0.053$): корреляция между второй и третьей порциями ($r = 0.242 \pm 0.079$) была заметно сильнее, чем между первой и второй ($r = 0.079 \pm 0.045$) и первой и третьей ($r = 0.054 \pm 0.021$) порциями.

Плодовитость заражавших самок (точнее, число успешно зараженных ими хозяев) убывала со временем в обоих вариантах второго опыта, хотя двухдневный интервал между экспозициями несколько замедлял этот процесс (рис. 4). Корреляция между долей диапаузирующего потомства и плодовитостью самки в среднем была отрицательной ($r = -0.091 \pm 0.030$). На рис. 5 видно, что большинство коэффициентов корреляции (и все статистически достоверные коэффициенты) также отрицательны. При этом корреляция не зависела от наличия интервалов между периодами заражения ($F = 0.28$, $p = 0.605$): средние коэффициенты корреляции при наличии двухдневного интервала между периодами заражения и при его отсутствии составили, соответственно, $r = -0.107 \pm 0.041$ и $r = -0.075 \pm 0.044$. Влияние фотопериода также было недостоверным ($F = 0.50$, $p = 0.614$): при длинах дня 12, 16 и 18 ч средние коэффициенты корреляции составили $r = -0.131 \pm 0.046$, $r = -0.085 \pm 0.032$ и $r = -0.057 \pm 0.072$, соответственно. Статистически недостоверными ($F = 1.840$, $p = 0.193$) были и различия между экспозициями: средние коэффициенты корреляции между плодовитостью и долей диапаузирующего потомства, произведенного за время первой, второй и третьей экспозиций составили $r = -0.086 \pm 0.038$, $r = -0.160 \pm 0.062$ и $r = -0.028 \pm 0.044$, соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние внешних факторов на индукцию диапаузы, выявленное в наших опытах, ранее было неоднократно продемонстрировано как для *T. telengai* (Сорокина, Мас-

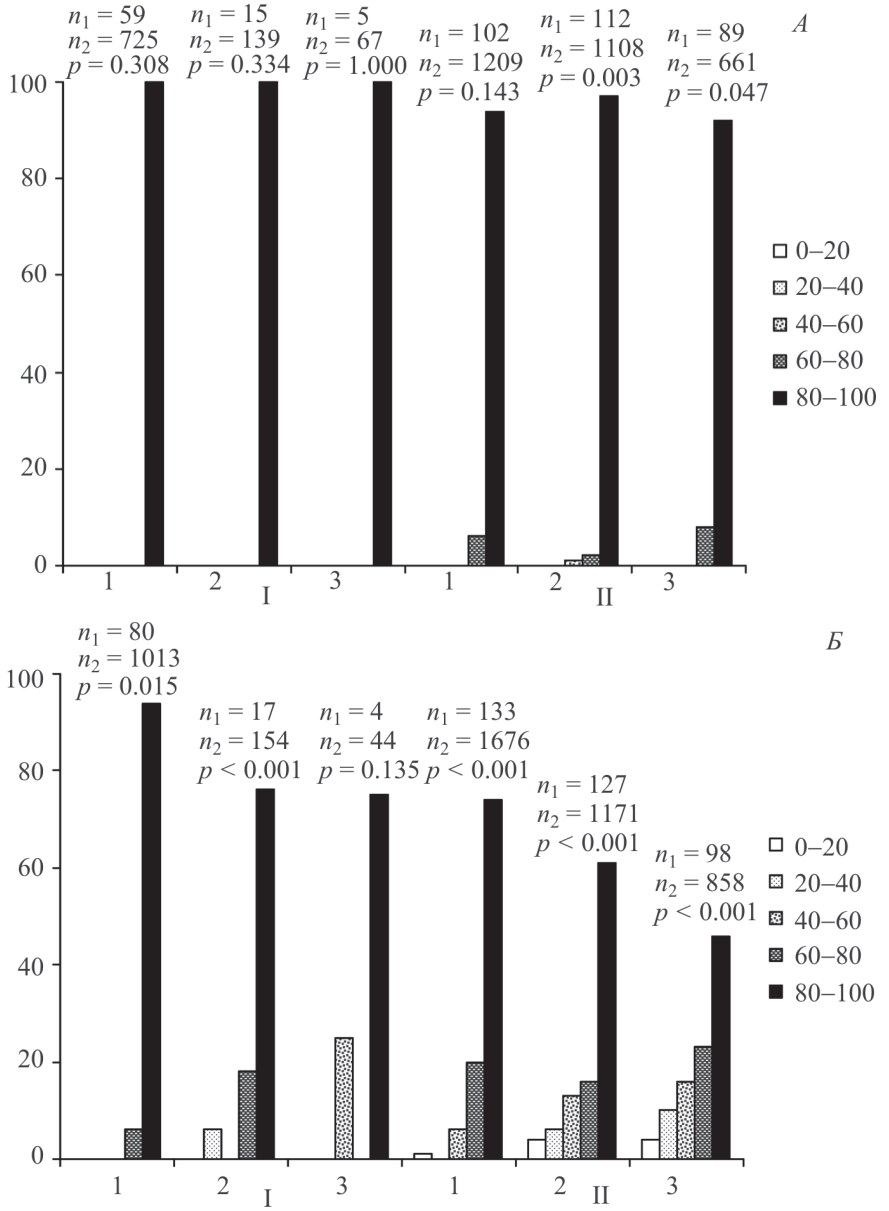

Рис. 2. Изменчивость доли диапаузирующего потомства в яйцах хозяина, зараженных самками *Trichogramma telengai* Sor. во время трех последовательных экспозиций в зависимости от фотопериодических условий развития материнского поколения и наличия временнóго интервала между экспозициями (результаты второго опыта).

По горизонтальной оси – порядковый номер экспозиции (периода заражения хозяев). *По вертикальной оси* – процентное распределение самок по классам, различающимся по доле диапаузирующего потомства (границы классов указаны на рисунке). I – заражение во время трех последовательных 2-часовых экспозиций в течение одного дня, II – заражение во время трех 2-часовых экспозиций, разделенных 2-дневными интервалами. Длина дня во время развития материнского поколения: *А* – 12 ч, *Б* – 16 ч, *В* – 18 ч. Над каждой гистограммой указаны объемы выборок (n_1 – число самок, n_2 – число потомков) и достоверность неоднородности выборки (достоверность различий между самками), определенная с помощью теста хи-квадрат.

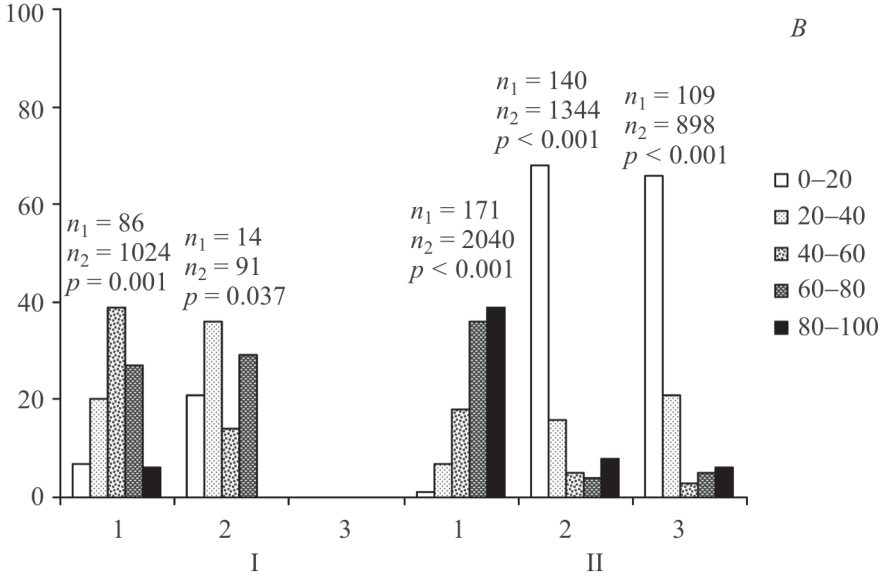

Рис. 2 (*продолжение*).

ленникова, 1986; Сорокина, 1987; Reznik et al., 2008, 2011; Vaghina et al., 2014), так и для многих других видов трихограмм (Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Резник, 2011). Хорошо известно, что материнская фотопериодическая реакция обеспечивает очень точную регуляцию: даже небольшое уменьшение длины дня, при которой развивались самки предшествующего поколения, приводит к соответствующему росту доли диапаузирующих предкуколок. Эти изменения в совокупных выборках могут быть объяснены двумя причинами: 1) при изменении фотопериода происходят соответствующие градуальные изменения в потомстве каждой самки или 2) реакция самок дискретна (т. е. они могут производить либо только активно развивающееся, либо только диапаузирующее потомство), но доля самок, производящих диапаузирующее потомство, градуально зависит от длины дня. Во всех цитированных выше работах долю диапаузирующих особей определяли в относительно больших выборках, включающих потомство десятков и сотен самок трихограмм, поэтому вопрос о характере реакции отдельных особей оставался открытым. Данное исследование свидетельствует от том, что реакция самок *T. telengai* градуальна: распределение отдельных особей по доле диапаузирующего потомства унимодально, зачастую близко к нормальному. Достоверной бимодальности распределения, которая могла бы свидетельствовать о дискретной изменчивости, не выявлено. При этом размах индивидуальной изменчивости относительно велик и обнаружена она в большинстве выборок, включая и те, в которых совокупная доля диапаузирующего потомства близка к 90 %.

Самки *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera, Pteromalidae), как правило, производят либо только активно развивающееся, либо только диапаузирующее потомство, т. е. их индивидуальная изменчивость по доле диапаузирующего потомства дискретна (Saunders, 1965). Живородящие самки тли *Megoura viciae* Buckt. (Homoptera, Aphididae) в условиях длинного дня производят таких же живородящих самок, а в условиях ко-

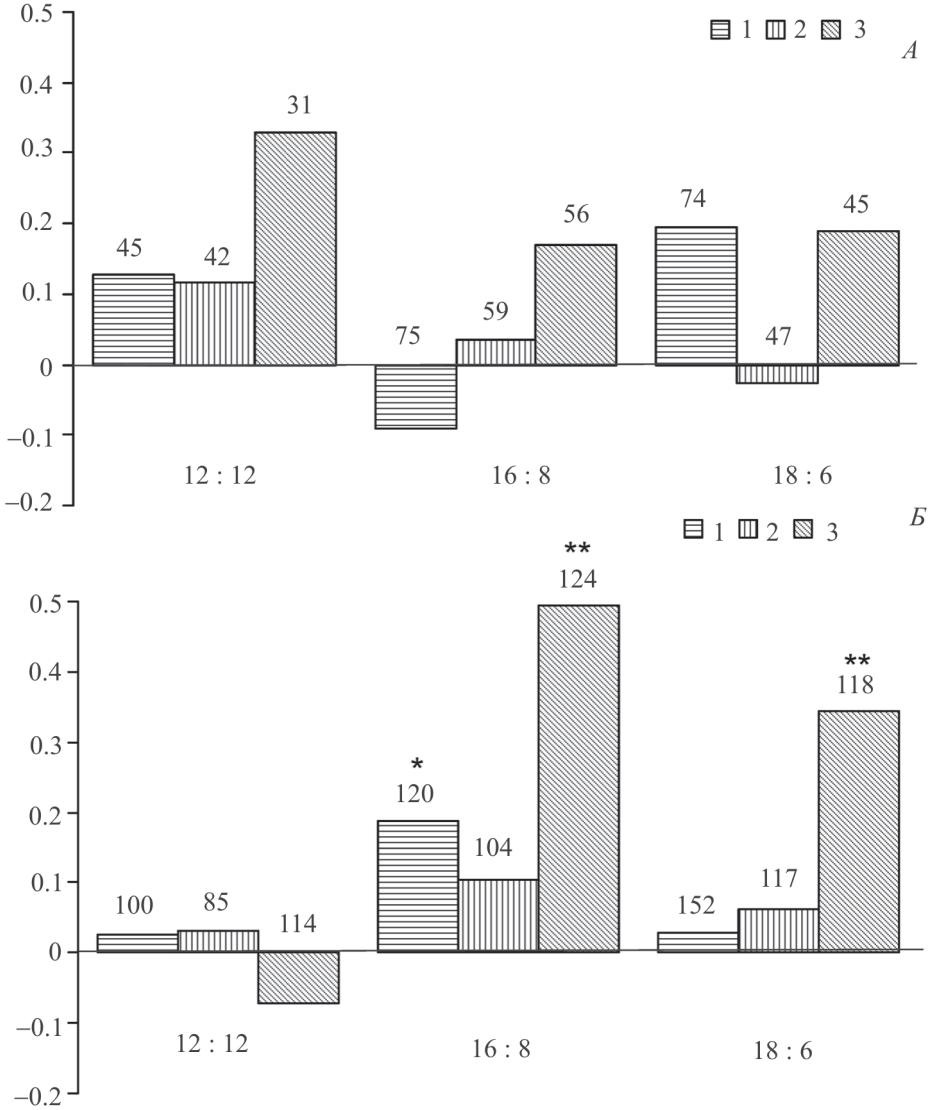

Рис. 3. Корреляция по доле диапаузирующего потомства между порциям яиц хозяина, зараженными одной и той же самкой *Trichogramma telengai* Sor. во время трех последовательных экспозиций в зависимости от фотопериодических условий развития материнского поколения и наличия временнóго интервала между экспозициями (результаты второго опыта).

Под горизонтальной осью – фотопериодические условия развития материнского поколения (С : Т). *По вертикальной оси* – коэффициент корреляции Спирмена по доле диапаузирующего потомства между двумя порциям яиц хозяина, зараженными одной и той же самкой. *1* – корреляция между первой и второй порциями, *2* – корреляция между первой и третьей порциями, *3* – корреляция между второй и третьей порциями. *А* – заражение во время трех последовательных 2-часовых экспозиций в течение одного дня, *Б* – заражение во время трех 2-часовых экспозиций, разделенных 2-дневными интервалами. Над столбцами гистограмм указаны объем выборки (число самок) и достоверность коэффициента корреляции: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

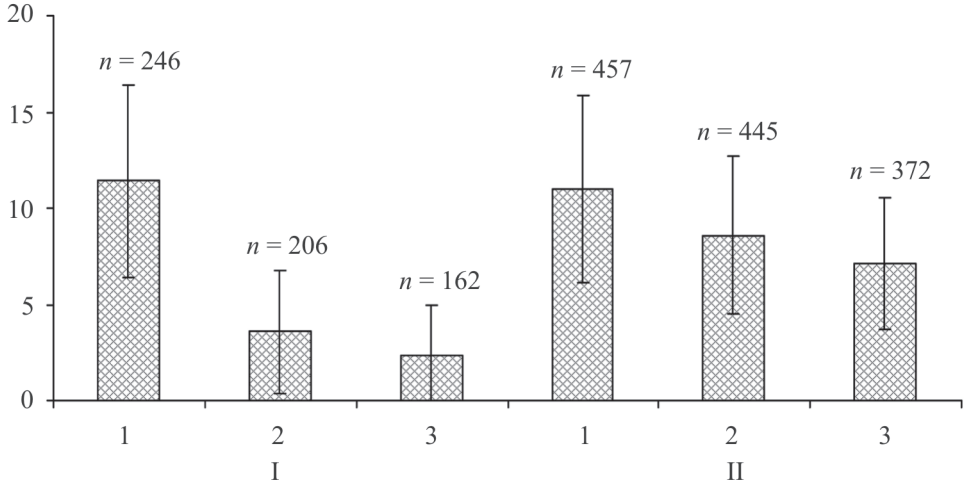

Рис. 4. Плодовитость (число зараженных яиц хозяина) заражавших самок *Trichogramma telengai* Sor. во время трех последовательных экспозиций в зависимости от наличия временно́го интервала между ними (результаты второго опыта).

По горизонтальной оси – порядковый номер экспозиции (периода заражения хозяев). *По вертикальной оси* – плодовитость самок (среднее арифметическое и среднее отклонение). I – заражение во время трех последовательных 2-часовых экспозиций в течение одного дня, II – заражение во время трех 2-часовых экспозиций, разделенных 2-дневными интервалами. Над каждым столбцом гистограммы указан объем выборки (число заражавших самок).

роткого дня – яйцекладущих самок и самцов, но при околопороговых фотопериодах (14–15 ч) почти все особи производят смешанное потомство (Lees, 1959), а самки синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) производят преимущественно смешанное потомство даже в условиях короткого (12–14 ч) и длинного (16–20 ч) дня (Виноградова, Резник, 2000).

Известно, что тенденция к диапаузе и многие другие биологические параметры видов рода *Trichogramma* могут в значительной степени зависеть от свойств хозяев, в которых они развивались (Масленникова, Сорокина, 1986; Tauber et al., 1986; Boivin, 1994). В частности, у трихограмм было обнаружено влияние непостоянства «качества» яиц хозяина на колебания доли диапаузирующих особей в последовательных поколениях лабораторных линий, развивающихся в константных фототермических условиях (Войнович и др., 2013; Резник и др., 2015). Однако положительная корреляция между долями диапаузирующих особей в потомстве, произведенном одной и той же самкой при последовательном заражении трех разных порций яиц зерновой моли, говорит о том, что отмеченная в наших опытах изменчивость тенденции к диапаузе (по крайней мере отчасти) определяется индивидуальными особенностями самих паразитоидов, а не их хозяев.

Опыты показали также, что корреляция по доле диапаузирующих особей между второй и третьей порциями зараженных яиц хозяина сильнее, чем между первой и второй и между первой и третьей порциями. Вероятно, различия между самками, влияющие

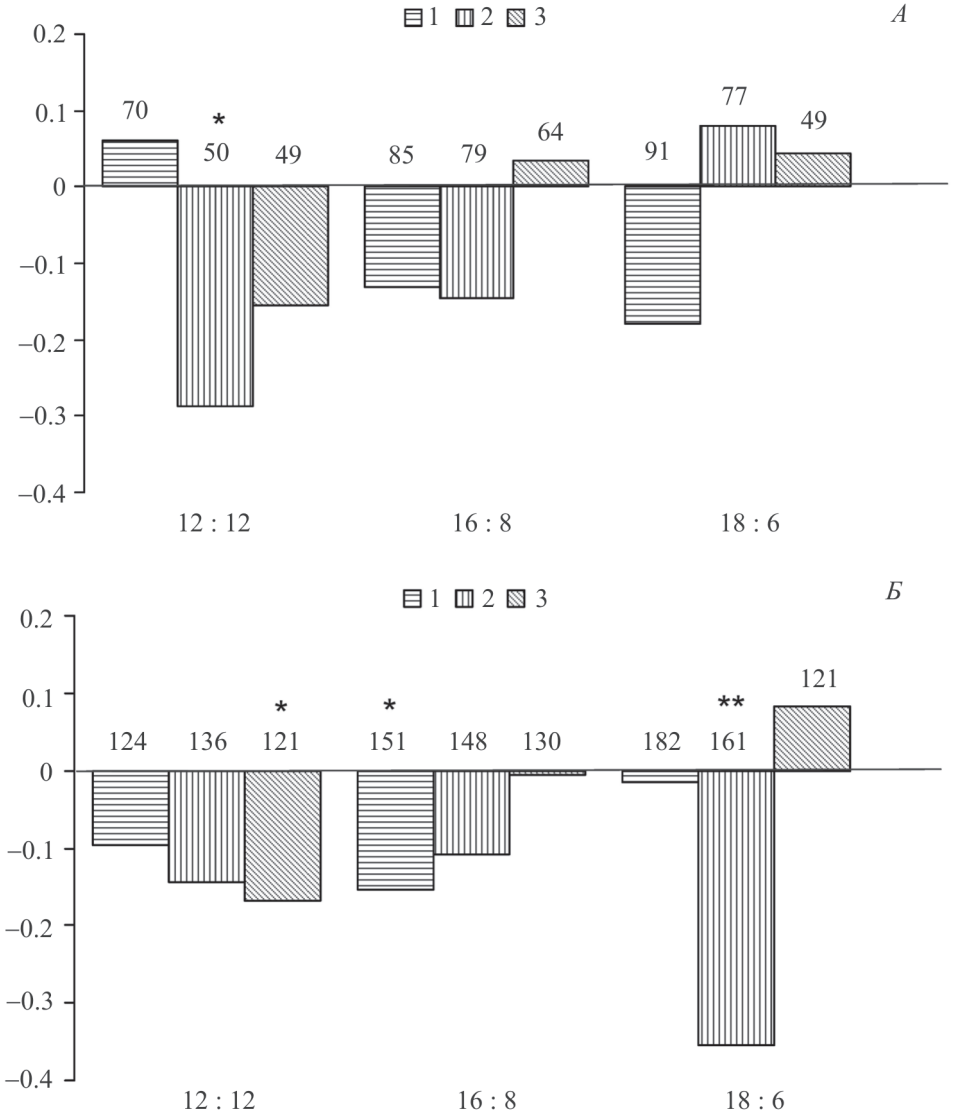

Рис. 5. Корреляция между долей диапаузирующего потомства и плодовитостью самки *Trichogramma telengai* Sor. в зависимости от порядкового номера экспозиции, фотопериодических условий развития материнского поколения и наличия временно́го интервала между экспозициями (результаты второго опыта).

Под горизонтальной осью – фотопериодические условия развития материнского поколения (С : Т). *По вертикальной оси* – коэффициент корреляции Спирмена между долей диапаузирующего потомства и плодовитостью самки. *1*– первая экспозиция, *2* – вторая экспозиция, *3* – третья экспозиция. *А* – заражение во время трех последовательных 2-часовых экспозиций в течение одного дня, *Б* – заражение во время трех 2-часовых экспозиций, разделенных 2-дневными интервалами. Над столбцами гистограмм указаны объем выборки (число самок) и достоверность коэффициента корреляции: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$.

на материнскую индукцию диапаузы, не наследуются, а приобретаются за время жизни имаго, хотя вполне возможно также, что генетически детерминированные индивидуальные различия увеличиваются с возрастом, который и сам по себе может влиять на долю диапаузирующего потомства (Виноградова, Резник, 2000).

Как уже упоминалось, изменчивость доли диапаузирующих особей среди потомства самок, развивающихся в одних и тех же условиях, может объясняться как различиями в силе материнской (в нашем случае – фотопериодической) индукции диапаузы, так и различиями в прямой (в нашем случае – температурной) реакции личинок, причем вполне вероятно и сочетание действия обоих факторов. Имеющиеся данные не позволяют однозначно выбрать между этими альтернативами, но достоверная корреляция между плодовитостью и долей диапаузирующего потомства свидетельствует о том, что наблюдаемая изменчивость хотя бы отчасти обусловлена особенностями самок. Механизм, лежащий в основе этой корреляции, пока неясен. Известно, что материнская регуляция диапаузы эмбрионов шелкопряда *Bombyx mori* L. (Lepidoptera, Bombycidae) обусловлена изменением содержания в яйце углеводов и других питательных веществ (Yamashita, 1996; Denlinger, 2002). Возможно, размер самки трихограммы, в значительной мере определяющий ее плодовитость, влияет также и на размер или химический состав откладываемых яиц. Как бы то ни было, индивидуальная изменчивость самок по силе индукции диапаузы потомства, несомненно, заслуживает дальнейшего специального изучения и, кроме того, должна учитываться при разработке методов лабораторного исследования и массового разведения трихограмм.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Т. Я. Умаровой (Зоологический институт РАН). Работа осуществлена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга», раздел программы «Динамика и прогнозирование состояния важнейших видов ресурсов», регистрационный номер АААА-А18-118042390186-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова Е. Б., Резник С. Я. 2000. Влияние возраста самок на личиночную диапаузу потомства у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphorodae). Энтомологическое обозрение **79** (2): 296–302.

Войнович Н. Д., Резник С. Я., Вагина Н. П. 2013. Изменчивость «спонтанной» динамики тенденции к диапаузе в ряду поколений *Trichogramma telengai* Sor. Энтомологическое обозрение **92** (3): 465–479.

Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ. 244 с.

Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 180 с.

Заславский В. А., Умарова Т. Я. 1981. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **60** (4): 721–731.

Май Фу Кви, Заславский В. А. 1983. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Зоологический журнал **62** (11): 1676–1680.

Масленникова В. А., Сорокина А. П. 1986. Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma cacoeciae* March., *T. evanescens* Westw. и *T. embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Информационный бюллетень ВПС МОББ **14**: 33–38.

Резник С. Я. 2011. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 434–443.

Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. 2015. Изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях лабораторных линий трихограмм (Hymenoptera, Trichogrammatidae): эндогенные или экзогенные? Зоологический журнал **94** (4): 446–454.

Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство СПбГУ, 248 с.

Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ. 276 с.
Сорокина А. П. 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n.(Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **66** (1): 32–46.
Сорокина А. П. 2010. Фототермические реакции, контролирующие диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области. Вестник защиты растений **3**: 51–54.
Сорокина А. П. 2011. Применение трихограммы: прошлое и настоящее. Защита и карантин растений **10**: 9–12.
Сорокина А. П., Масленникова В. А. 1986. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Вестник Ленинградского государственного университета. Сер. 3. **1**: 9–14.
Сорокина А. П., Масленникова В. А. 1987. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **66** (4): 689–699.
Boivin G. 1994. Overwintering strategies of egg parasitoids. In: E. Wajnberg, S. A. Hassan (eds). Biological Control with Egg Parasitoids. Vallingford, UK: CAB International, pp. 219–244.
Danks H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. The Canadian Entomologist **139** (1): 1–44.
Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology **47**: 93–122.
Goto S. G., Numata H. 2014. Insect photoperiodism. In: K. H. Hoffmann (ed.). Insect Molecular Biology and Ecology. Boca Raton, Florida, US: CRC Press, pp. 217–244.
Lees A. D. 1959. The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. – I: The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny. Journal of Insect Physiology **3** (1): 92–117.
Mousseau T. A., Dingle H. 1991. Maternal effects in insect life histories. Annual Review of Entomology **36**: 511–534.
Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. 2008. Diapause induction in *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of thermosensitivity. Journal of Applied Entomology **132** (6): 502–509.
Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. 2011. Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity. Journal of Applied Entomology **135** (6): 438–445.
Saunders D. S. 1965. Larval diapause of maternal origin: induction of diapause in *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). Journal of Experimental Biology **42** (3): 495–508.
Saunders D. S. 2010. Photoperiodism in insects: migration and diapause responses. In: R. J. Nelson, D. L. Denlinger, D. E. Somers (eds). Photoperiodism: the Biological Calendar. Oxford, USA: Oxford University Press, pp. 218–257.
Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. Insect Clocks. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
Smith S. M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. Annual Review of Entomology **41**: 375–406.
Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. New York: Oxford University Press, 411 p.
Vaghina N. P., Voinovich N. D., Reznik S. Ya. 2014. Maternal thermal and photoperiodic effects on the progeny diapause in *Trichogramma telengai* Sorokina (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Entomological Science. **17** (2): 198–206.
Yamashita O. 1996. Diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori:* structure, gene expression and function. Journal of Insect Physiology **42** (7): 669–679.
Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. Entomophaga **35** (1): 23–29.

INDIVIDUAL VARIATION IN PROGENY DIAPAUSE INDUCTION IN *TRICHOGRAMMA TELENGAI* SOR. FEMALES (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

S. Ya. Reznik, N. D. Voinovich

Key words: diapause, variation, temperature, photoperiod, *Trichogramma telengai*.

SUMMARY

Individual variations in the proportion of diapausing progeny of females from a laboratory parthernogenetic strain of *Trichogramma telengai* Sor. were investigated. The maternal generation

developed at a temperature of 20 °C and day length of 12, 16, and 18 ч. The progeny generation was incubated at the low temperature conditions (6, 9, 12, and 15 °C) during 15 or 30 days. Individual variations were statistically significant in most treatments of the experiment, including also the cases when the average proportion of diapausing progeny was close to 90 %. The distribution of females by the proportion of diapausing progeny was unimodal. When the average proportion of diapausing progeny was about 50 %, the distribution was close to normal, i. e. the individual variation was rather quantitative (gradual) than qualitative. The correlation in the proportion of diapausing individuals between the progenies produced by the same female during sequential parasitization of different portions of the grain moth eggs was significantly positive suggesting that the variability in the tendency to diapause was (at least partly) determined by individual characteristics of *Trichogramma* wasps. Individual variation of females in the proportion of diapausing progeny should be accounted for in the development of the methods for laboratory investigation and mass rearing of *Trichogramma* species.