

УДК 574.24(595.792)

ИЗМЕНЕНИЯ ТЕНДЕНЦИИ К ДИАПАУЗЕ В ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ ЛАБОРАТОРНЫХ ЛИНИЙ ТРИХОГРАММ (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE): ЭНДОГЕННЫЕ ИЛИ ЭКЗОГЕННЫЕ?

© 2015 г. С. Я. Резник, Н. П. Вагина, Н. Д. Войнович

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия

e-mail: reznik1952@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2014 г.

Изменчивость тенденции к диапаузе в последовательных поколениях лабораторных линий, разводимых в постоянных условиях, была обнаружена у многих видов насекомых и клещей, но экспериментальная оценка важности эндогенного и экзогенного компонентов этой изменчивости, насколько известно, не проводилась. Мы провели такое исследование с 12 последовательными поколениями лабораторных линий *Trichogramma telengai* Sor. и *T. principium* Sug. et Sor. Тенденцию к диапаузе оценивали по доле потомства, диапаузирующего при температурах 13, 14 и 15°C. Изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях разных линий одного вида были тесно скоррелированы, но межвидовая корреляция также была весьма значительной, что практически исключает эндогенные (видоспецифичные) факторы в качестве основной причины наблюдаемых изменений. Данные, полученные при различных фото-термических условиях содержания исследуемых линий и их потомства, также коррелировали, свидетельствуя о том, что случайные отклонения температуры и длины дня от заданных установок не являются существенной причиной изменений доли диапаузирующих особей. По-видимому, наблюдаемые различия в тенденции к диапаузе между поколениями исследованных видов трихограмм определяются преимущественно влиянием каких-то неконтролируемых внешних факторов. Это не исключает возможность участия эндогенных процессов, но свидетельствует о необходимости критического пересмотра всей имеющейся информации о “спонтанной” динамике тенденции к диапаузе в последовательных поколениях лабораторных линий насекомых и клещей.

Ключевые слова: диапауза, изменчивость, эндогенные факторы, фотопериод, температура, *Trichogramma*

DOI: 10.7868/S0044513415040133

Многочисленные виды рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) широко используются для биологической борьбы с вредными насекомыми и, кроме того, представляют собой удобные объекты для лабораторных исследований. Поэтому факторы окружающей среды, влияющие на индукцию диапаузы, изучены у этих мельчайших паразитоидов-яйцеедов весьма подробно. Известно, что низкая температура во время развития эмбрионов и личинок данного поколения – основной фактор, индуцирующий зимнюю диапаузу стадии предкуколки трихограмм, а при околопороговых температурах доля диапаузирующих особей зависит от длины дня и – в меньшей степени – от температуры, воспринимаемой куколками и имаго материнского и предшествующих ему поколений (Заславский, Умарова, 1981; Сорокина, Масленникова, 1986, 1987;

Сорокина, 1987, 2010; Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995; Резник, Кац, 2004; Reznik et al., 2008; Резник, 2011). Такое взаимодействие прямых и опосредованных материнским влиянием фототермических реакций свойственно также и ряду других видов насекомых (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004).

Однако и при разведении лабораторных линий разных видов трихограмм в условиях постоянной температуры и длины дня доля диапаузирующего потомства значительно варьирует, причем размах этих изменений нередко превышает обнаруживаемый в опытах эффект воздействия контролируемых факторов внешней среды (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Соро-

кина, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Войнович и др., 2003, 2013; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013). Более того, длительные наблюдения показали, что не только доля диапаузирующих особей, но и другие важные биологические параметры трихограмм (плодовитость, продолжительность жизни, доля заражающих самок) также варьируют в последовательных поколениях лабораторных линий, разводимых в постоянных условиях (Заславский, Май Фу Кви, 1982; Сорокина, 1983; Чернышев и др., 1986; Резник и др., 1996; Schmuck et al., 1996; Hoffmann et al., 2001). Аналогичные изменения доли диапаузирующих особей и других показателей репродуктивной активности были отмечены в рядах последовательных поколений некоторых других видов насекомых и клещей, содержащихся в константных лабораторных условиях (Разумова, 1967; Гейспец, Симоненко, 1970; Гейспец и др., 1974, 1978; Виноградова, Богданова, 1980; Кипятков, Шендерова, 1990; Виноградова, 1991; Разумова, 1995). Эти данные вошли в монографии и учебники (Заславский, 1984; Виноградова, 1991; Чернышев, 1996; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). Следует, впрочем, заметить, что “константные условия” в большинстве вышеупомянутых исследований сводились к поддержанию постоянной температуры и длины светового дня. Поэтому, как предполагал, например, В.Б. Чернышев (1996), хотя авторы и называли исследуемые процессы “эндогенными”, не исключено, что определенную роль в их индукции играли какие-либо внешние факторы. Однако специальная экспериментальная оценка относительной важности “эндогенного и экзогенного компонентов” динамики тенденции к диапаузе в лабораторных линиях насекомых и клещей, насколько нам известно, ни разу не проводилась. Более того, практически во всех упомянутых выше исследованиях была использована одна или (реже) несколько линий одного вида, причем смена поколений в этих линиях не была синхронной, в то время как для выявления эндогенного и экзогенного компонентов изменчивости необходимо сравнение синхронно развивающихся линий разных видов.

Такое исследование и было проведено нами на двух видах трихограмм: *Trichogramma telengai* Sor. и *T. principium* Sug. et Sor. Прямые, материнские и пра-материнские фото-термические реакции, регулирующие диапаузу, ранее были детально изучены у обоих видов (Сорокина, 1987; Войнович и др., 2003; Резник, Кац, 2004; Reznik et al., 2008, 2011, 2011a; Резник и др., 2011; Вагина и др., 2012; Reznik et al., 2012). Известно, в частности, что пра-материнское влияние на диапаузу потомства, которое, по мнению Заславского (1984) лежит в основе эндогенных процессов в последовательных поколениях, у *T. principium* выражено отно-

сительно сильно, а у *T. telengai* – очень слабо (Voinovich et al., 2013).

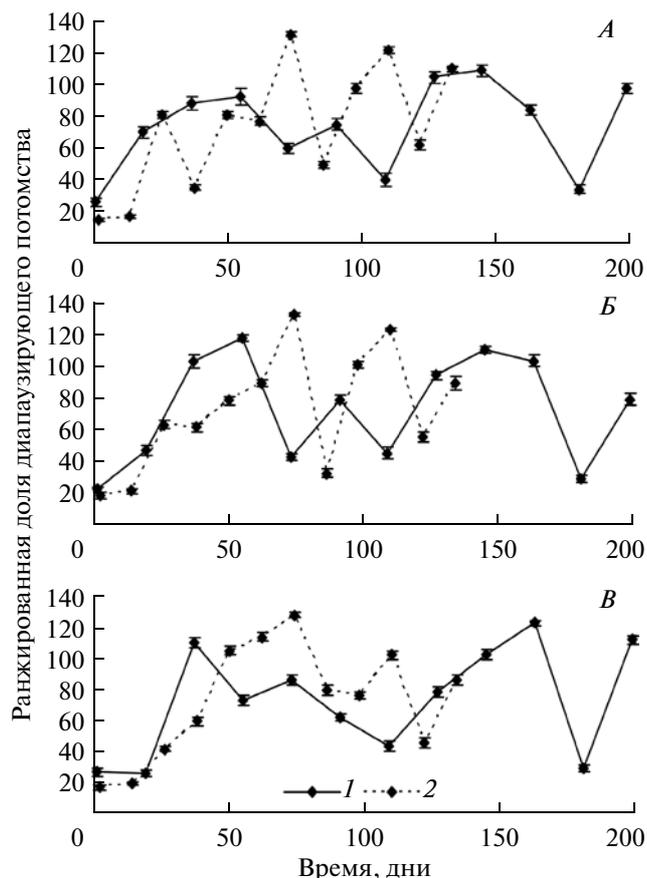
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе были использованы лабораторная линия *T. telengai*, происходящая от особей, собранных в Московской обл., и лабораторная линия *T. principium*, происходящая от особей, собранных в Чимкентской обл. Казахстана. Обе линии происходили от особей, собранных более 20 лет тому назад, и до опыта их на протяжении десятков поколений разводили на яйцах зерновой моли (*Sitotroga cerealella* Oliv.) при длине светового дня 18 ч и температуре 20°C.

В начале опыта были случайным образом выбраны 2 самки каждого из 2 видов, которые стали основательницами четырех линий. Яйца зерновой моли, зараженные самками-основательницами *T. telengai*, были случайным образом распределены между двумя фотопериодическими режимами (длины дня 12 и 18 ч при температуре 20°C), а потомство самок-основательниц двух линий *T. principium* развивалось при той же температуре, но только в условиях короткого дня (12 ч). Таким образом, всего в опыте участвовали 4 линии *T. telengai*, различающиеся самками-основательницами и фотопериодическими режимами разведения, и 2 линии *T. principium*, различающиеся самками-основательницами. При 20°C преимагинальное развитие *T. telengai* длится 18–19 дней, а *T. principium* – 19–20 дней. Поэтому для синхронизации вылета двух видов яйца зерновой моли, зараженные самками *T. principium*, сразу после потемнения (трихограммы в этот момент находились на стадии предкуколки) 3 дня инкубировали при той же длине дня (12 ч), но при температуре 25°C, после чего развитие продолжалось при 20°C.

По этой методике все 6 линий разводили на протяжении 3 поколений, пока численность каждой линии не достигла более чем 1000 особей, после чего был начат собственно опыт. Для этого вылетевшим имаго каждой линии на 4 ч предоставили для заражения 8 карточек с яйцами зерновой моли (около 500 яиц на каждой карточке), после чего карточки разделили, положили в отдельные пробирки и поровну распределили по двум температурным режимам (20 и 25°C), причем длина дня оставалась той же, при которой ранее поддерживали данную линию. Таким образом, каждую линию разделили на 8 сублиний, в дальнейшем поддерживаемых в двух разных температурах, а в общей сложности в опыте участвовали 32 сублинии *T. telengai* и 16 сублиний *T. principium*.

В каждой из этих 48 сублиний на протяжении 12 поколений оценивали тенденцию потомства к диапаузе. Для этого в пробирку с вылетевшими имаго через 4 ч после включения света в камере



Динамика доли диапаузирующего потомства в 12 последовательных поколениях лабораторных линий *Trichogramma telengai* и *Trichogramma principium*, разводимых при разных фототермических условиях. Приведены средние ранжированные доли диапаузирующего потомства в каждом поколении (чем выше ранг, тем больше доля диапаузирующего потомства) и ошибки среднего. Данные по двум линиям одного вида и по трем температурным режимам развития потомства ранжированы отдельно и затем объединены ($n = 72$). Отсчет времени (в днях) начат с момента вылета первого поколения каждой линии. А – линии *T. telengai*, содержащиеся в условиях короткого дня (12 ч); Б – линии *T. telengai*, содержащиеся в условиях длинного дня (18 ч), В – линии *T. principium*, содержащиеся в условиях короткого дня (12 ч). 1 – линии, содержащиеся при температуре 20°C; 2 – линии, содержащиеся при температуре 25°C.

помещали блок из 9 карточек, на каждую из которых было наклеено около 100 яиц зерновой моли. После 2 ч заражения, всегда проходившего при температуре 25°C, эти блоки карточек (потомство для теста на диапаузу) извлекали из пробирок и помещали туда новые карточки, содержащие около 500 яиц зерновой моли на каждой (потомство для следующего поколения линии). Карточки с потомством, используемым в качестве следующего поколения, инкубировали в тех же фототермических условиях, что и предыдущие поколения данной сублинии. Карточки, используемые для

теста на диапаузу, разделяли и распределяли по трем температурным режимам: 13, 14 и 15°C, длина дня (12 ч) во всех режимах развития потомства была одинакова. Через 40–60 дней (в зависимости от температуры) зараженные яйца зерновой моли на каждой тестовой карточке были вскрыты по стандартной методике (Войнович и др., 2003; Резник и др., 2011; Reznik et al., 2011, 2011a, 2012) для подсчета активно развивавшихся (куколки и имаго) и диапаузирующих (предкуколки) особей. Долю диапаузирующих особей определяли для каждой тестовой карточки отдельно.

Как уже упоминалось, при 20°C развитие одного поколения *T. telengai* и *T. principium* (у второго вида – при 3-дневном подогреве до 25°C) длится 18–19 дней, таким образом, развитие 12 поколений заняло более 200 дней. При постоянной температуре 25°C преимагинальное развитие обоих видов длится около 12 дней, поэтому развитие 12 поколений заняло 145 дней (рисунок). В общей сложности за это время было получено 3456 тестовых карточек с потомством *T. telengai* и 1728 карточек с потомством *T. principium*, на которых было вскрыто, соответственно, 308809 и 154411 зараженных яиц зерновой моли.

Для оценки влияния контролируемых внешних факторов был применен дисперсионный анализ, единицей которого была карточка с трихogramмами дочернего поколения, перед анализом проценты диапаузирующих особей были трансформированы по формуле $Y = \arcsin \sqrt{x/100}$. В табл. 1 и в тексте приведены нетрансформированные процентные доли (медианы и квартили), на рисунке – ранги (данные по двум линиям одного вида и по трем температурным режимам развития потомства были ранжированы отдельно и затем объединены для вычисления среднего ранга тенденции к диапаузе в каждом поколении).

Для оценки относительной важности экзогенных и эндогенных факторов была вычислена корреляция между изменениями в ряду последовательных поколений разных сублиний. В качестве единицы для этого метода статистической обработки была использована средняя доля особей данной сублинии данного вида, диапаузивавших в данном поколении при данном сочетании контролируемых внешних факторов. Каждая сублиния была представлена четырьмя пробирками, причем из каждой пробирки в каждую из трех температур, использованных для теста на диапаузу, помещали три карточки, поэтому минимальными единицами корреляционного анализа были средние для 12 карточек. Так как распределение анализируемых величин (процентов) не было нормальным, применялся ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Сравнивались попарно данные по нескольким сублиниям и (или) нескольким режимам, поэтому в результате каждого

Таблица 1. Влияние внешних факторов на долю диапаузирующих особей *Trichogramma telengai* и *Trichogramma principium*

Вид	Длина дня, ч	Температура, °С		Медиана доли диапаузирующих особей для совокупности всех поколений, %	Изменчивость средней доли диапаузирующих особей в ряду поколений	
		материнское поколение	дочернее поколение		минимум и максимум средних для отдельных поколений, %	критерий Фишера, F ($n = 288, df = 11, P < 0.001$)
<i>Trichogramma telengai</i>	12	20	13	99.0	97.4–99.6	7.4
			14	89.3	75.7–95.0	45.6
			15	70.5	32.5–85.6	48.1
		25	13	97.1	78.2–99.8	81.6
			14	73.1	29.8–94.9	152.6
			15	35.9	4.4–87.1	260.1
	18	20	13	93.9	79.7–98.6	51.7
			14	32.6	14.9–56.6	71.9
			15	13.0	2.8–27.0	66.3
		25	13	81.5	45.2–95.2	175.4
			14	18.3	5.6–38.7	128.2
			15	3.3	0.2–18.4	100.5
<i>T. principium</i>	12	20	13	95.2	36.4–98.4	267.7
			14	51.0	23.9–78.2	112.9
			15	21.4	4.8–47.6	172.1
		25	13	88.7	35.3–96.3	222.3
			14	15.8	3.5–30.0	101.0
			15	3.8	0.3–14.7	122.4

сравнения была получена матрица коэффициентов корреляции, для усреднения которых были использованы медианы и квартили, а для сравнения – тест знаков и тест Краскела–Уоллиса. Все вычисления проводили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из табл. 1, наши данные хорошо согласуются с результатами предшествующих исследований, проведенных с обоими видами трихограмм: доля диапаузирующих предкуколок растет со снижением температуры, при которой развивались личинки (Сорокина, 1987; Reznik et al., 2008; Вагина и др., 2012; Reznik et al., 2012) и с укорочением фотопериода, действовавшего на материнское поколение (Сорокина, 1987; Резник, Кац, 2004; Reznik et al., 2011, 2011a; Вагина и др., 2012), а рост температуры, при которой развивались самки, приводит к некоторому снижению доли диапаузирующего потомства (Vaghina et al., 2013). Различия между поколениями, досто-

верные при всех сочетаниях контролируемых внешних факторов, как и следовало ожидать, усиливались в околопороговых режимах, когда средняя доля диапаузирующих особей приближалась к 50%, причем в ряде случаев, как это было отмечено ранее (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990), превышали по размаху эффекты влияния фотопериода и температуры.

Многофакторный дисперсионный анализ всей совокупности трансформированных данных по *T. telengai* (табл. 2) показал, что решающее влияние оказывают температурные условия развития данного поколения и фотопериодические условия развития материнского поколения, а эффект температуры, влиявшей на материнское поколение, относительно невелик. Невелики, но статистически достоверны также различия между двумя линиями, происходящими от разных самок-основательниц, и различия между поколениями. Достоверны, хотя и менее сильны, эффекты взаимодействия “фактора поколения” с остальными факторами. При этом температурные условия развития материнского поколения, которые сами

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа факторов, влияющих на долю диапаузирующих особей *Trichogramma telengai*

Фактор (взаимодействующие факторы) и число степеней свободы	Коэффициент Фишера, <i>F</i>	Достоверность влияния
Температурные условия развития данного поколения (df = 2)	27782.4	$P < 0.001$
Фотопериодические условия развития материнского поколения (df = 1)	26260.6	$P < 0.001$
Температурные условия развития материнского поколения (df = 1)	5768.6	$P < 0.001$
Различия между линиями (df = 1)	62.2	$P < 0.001$
Различия между поколениями (df = 11)	578.5	$P < 0.001$
Температурные условия развития данного поколения * различия между поколениями (df = 22)	21.7	$P < 0.001$
Фотопериодические условия развития материнского поколения * различия между поколениями (df = 11)	25.2	$P < 0.001$
Температурные условия развития материнского поколения * различия между поколениями (df = 11)	411.4	$P < 0.001$
Различия между линиями * различия между поколениями (df = 11)	5.0	$P < 0.001$

Примечание. Приведены арксин-трансформированные данные, $n = 3456$.

* Взаимодействие двух факторов.

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа факторов, влияющих на долю диапаузирующих особей *Trichogramma principium*

Фактор (взаимодействующие факторы) и число степеней свободы	Коэффициент Фишера, <i>F</i>	Достоверность влияния
Температурные условия развития данного поколения (df = 2)	29110.2	$P < 0.001$
Температурные условия развития материнского поколения (df = 1)	7812.3	$P < 0.001$
Различия между линиями (df = 1)	10.9	$P < 0.001$
Различия между поколениями (df = 11)	661.3	$P < 0.001$
Температурные условия развития данного поколения * различия между поколениями (df = 22)	86.6	$P < 0.001$
Температурные условия развития материнского поколения * различия между поколениями (df = 11)	179.6	$P < 0.001$
Различия между линиями * различия между поколениями (df = 11)	4.0	$P < 0.001$

Примечание. Приведены арксин-трансформированные данные, $n = 1728$.

* Взаимодействие двух факторов.

по себе влияют на индукцию диапаузы намного слабее, чем температурные условия развития потомства, с “фактором поколения”, напротив, взаимодействуют намного сильнее. Более того, сила этого взаимодействия сравнима по величине с влиянием самого “фактора поколения” (табл. 2).

Дисперсионный анализ данных по *T. principium* (табл. 3) дал сходные результаты: различия между поколениями были гораздо сильнее различий между линиями, а температурные условия развития материнского поколения на долю диапаузирующих особей влияли слабее, но с “фактором поколения” взаимодействовали сильнее, чем

температурные условия развития данного поколения. Можно было бы предположить, что температура, влияющая на детерминацию материнского влияния, опосредованно влияет и на ход эндогенных процессов в последовательных поколениях. Однако фотопериод, влияющий на индукцию диапаузы потомства сильнее, чем температура, взаимодействует с “фактором поколения” относительно слабо (табл. 2). Скорее всего, сильное влияние температуры на динамику доли диапаузирующего потомства у обоих видов обусловлено тем, что поколения линий, содержащихся при разных температурах, не синхронны (рисунок) и

поэтому на них по-разному влияют какие-то неконтролируемые и меняющиеся во времени внешние факторы.

К этому же выводу приводят и результаты корреляционного анализа. Разрабатывая схему опыта, мы исходили из того, что наблюдаемые изменения доли диапаузирующих особей в последовательных поколениях лабораторных линий трихограмм могут быть вызваны самыми разными причинами, которые в первом приближении могут быть разделены на четыре группы: (1) эндогенные изменения, (2) влияние контролируемых внешних факторов (отклонение от заданных установок), (3) влияние неконтролируемых внешних факторов и (4) неслучайность выборок и другие погрешности измерения.

Сначала были определены средние коэффициенты корреляции между данными, полученными (при равных прочих условиях) для двух линий одного вида трихограмм. Они составили 0.96 (0.93–0.98, $n = 24$) у *T. telengai* и 0.93 (0.92–0.97, $n = 6$) у *T. principium* (здесь и далее приводятся медиана, квартили и число коэффициентов корреляции в матрице). Такая тесная корреляция между двумя независимыми выборками свидетельствует о том, что колебания доли диапаузирующих особей в ряду поколений — объективный факт, а не результат неслучайности выборок или других погрешностей определения доли диапаузирующих особей. Аналогичные данные были получены нами и ранее при сравнении нескольких линий *T. telengai* (Войнович и др., 2013).

Однако попарное межвидовое сравнение динамики доли диапаузирующих особей в ряду поколений разных видов трихограмм также выявило положительную корреляцию: 0.73 (0.67–0.77, $n = 24$). Хотя эти межвидовые корреляции достоверно ($P < 0.001$) слабее внутривидовых, они весьма значительны, что практически исключает эндогенные факторы, по крайней мере, в качестве основной причины наблюдаемых изменений: случайное совпадение эндогенных процессов в последовательных поколениях двух разных видов, многие годы разводимых в постоянных условиях, весьма маловероятно. Следовательно, значительную роль в детерминации наблюдаемых изменений тенденции к диапаузе играют экзогенные факторы.

Хотя средняя доля диапаузирующих предкулол при 15°C была почти на порядок меньше, чем при 13°C (табл. 1), корреляция между данными тестов на тенденцию к диапаузе, проведенных с потомством одних и тех же самок при температурах 13, 14 и 15°C была сильной и у *T. telengai*: 0.82 (0.62–0.91, $n = 24$) и у *T. principium*: 0.79 (0.73–0.84, $n = 12$). Личинки, развивавшиеся при разных температурах, находились в разных климатических камерах. Следовательно, хотя эмбрионы и личинки трихограмм весьма чувствительны даже

к небольшим и относительно кратковременным снижениям температуры (Reznik et al., 2008; Войнович и др., 2013), случайные отклонения от заданных установок во время развития дочернего поколения не являются причиной изменений доли диапаузирующих особей в ряду поколений: совпадение таких отклонений в трех разных камерах также весьма маловероятно.

Такая тесная корреляция вкупе с относительно слабым взаимодействием факторов “температурные условия развития данного поколения” и “различия между поколениями” (табл. 2 и 3) позволила объединить данные, полученные при использовании различных температурных режимов развития дочернего поколения. Для этого они были ранжированы (отдельно для каждого температурного режима). Кроме того, также учитывая очень сильную попарную корреляцию и слабое взаимодействие с “фактором поколения”, при этой обработке были объединены данные по линиям одного вида, поддерживаемым в одних и тех же фото-термических режимах. Как видно на рисунке, ход изученных нами изменений тенденции к диапаузе в последовательных поколениях весьма схож с результатами предшествующих исследований, проведенных с разными видами трихограмм (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990). Однако большие объемы исследованных выборок (как по числу поколений и линий, так и по числу фотопериодических и температурных режимов) позволяют пересмотреть некоторые из выводов, сделанных нашими предшественниками.

В частности, корреляция динамики доли диапаузирующего потомства между линиями *T. telengai*, содержащимися при одной температуре, но в разных фотопериодах, оказалась весьма существенной: 0.83 (0.77–0.93, $n = 12$), хотя и была достоверно ($P = 0.006$) слабее, чем между линиями, которые происходят от разных самок, но содержатся в одном фотопериоде: 0.96 (0.93–0.98, $n = 12$). Тесная корреляция между линиями, содержащимися при разной длине дня (т.е. в разных камерах), свидетельствует о том, что случайные сбои фотопериодических или температурных режимов содержания линий трихограмм не могли быть существенной причиной изменений доли диапаузирующего потомства. Кроме того, слабость влияния длины дня на динамику доли диапаузирующего потомства — еще один довод против эндогенной природы процесса, так как материнский эффект, предположительно лежащий в основе трансгенерационной передачи изменений тенденции к диапаузе, весьма чувствителен к фотопериоду (Гейспич и др., 1978; Заславский, 1984; Zaslavski, Umarova, 1990; Виноградова, 1991; Reznik et al., 2012; Войнович et al., 2013). В предшествующем исследовании (Заславский, Умарова, 1981) корреляция между линиями, содержащимися при разных фотопериодах, не была обнаружена, возможно, из-

за недостаточного объема выборки (судя по рис. 3 цитированной работы, были проанализированы данные только по 6 синхронным поколениям).

Весьма интересными оказались результаты сравнения линий, развивавшихся при разных температурах. Корреляция между поколениями с одинаковым порядковым номером — благодаря различиям в температуре и, соответственно, в скорости развития они были не синхронными (рисунок) — была очень слабой: 0.12 (0.04–0.45, $n = 12$) для *T. telengai* и 0.27 (0.22–0.48, $n = 6$) для *T. principium*, хотя и несомненно положительной (больше нуля по критерию знаков с $P < 0.05$ у обоих видов). Годовые ритмы тенденции к диапаузе, совпадающие у линий, содержащихся при разных температурах, были описаны для клеща *Tetranychus crataegi* Hirst (Гейспиц и др., 1978), но, как справедливо отметил Чернышев (1996), именно сохранение четкого годового ритма на протяжении нескольких лет разведения в постоянных условиях позволяет предположить, что этот ритм был — прямо или опосредованно — индуцирован какими-то внешними факторами.

Некоторые авторы (Виноградова, Богданова, 1980; Заславский, Умарова, 1981; Заславский, 1984; Виноградова, 1991) наблюдали в лабораторных культурах насекомых не ритмические, а циклические процессы, т.е. чередование разновеликих периодов, которые охватывали несколько поколений и характеризовались большей или меньшей выраженностью тенденции к диапаузе. Однако в наших опытах автокорреляция с лагом, равным 1 (т.е. корреляция между двумя последовательными поколениями), была очень слабой: средняя величина для всех линий и всех фототермических режимов составила 0.07 (квартили –0.08 и 0.30, $n = 36$), что по критерию знаков недостоверно ($P = 0.23$) отличается от нуля. Следовательно, наблюдаемые нами изменения в последовательных поколениях были практически хаотичны (рисунок).

При этом мы ни в коей мере не подвергаем сомнению саму возможность существования эндогенных циклов. Например, многолетние эксперименты с теми же видами трихограмм, что были использованы в данном исследовании (Резник и др., 1996), выявили периоды увеличения и уменьшения доли самок, заражающих яйца зерновой моли (коэффициент автокорреляции с лагом 1 был достоверно положительным). Более того, динамика доли заражающих самок была скоррелирована в последовательных поколениях линий одного вида, но не коррелировала при сравнении линий разных видов трихограмм, и, следовательно, могла быть в значительной степени детерминирована видоспецифичными эндогенными процессами. При этом средняя плодовитость яйцекладущих самок (как и тенденция к диапаузе в данном исследовании) коррелировала и при

внутривидовом и при межвидовом сравнении и, очевидно, в значительной степени зависела от влияния внешних факторов.

Итак, проведенные нами опыты показали, что наблюдаемая динамика доли диапаузирующих особей в последовательных поколениях лабораторных линий трихограмм, разводимых в постоянных фото-термических условиях, определяется преимущественно влиянием каких-то неконтролируемых внешних факторов, хотя наличие эндогенных процессов, конечно, не может быть полностью исключено. Что же касается вышеупомянутых внешних факторов, то одним из них может быть, например, непостоянство качества яиц хозяина, детерминирующее изменения плодовитости самок (Заславский, Май Фу Кви, 1982; Резник и др., 1996), но способное повлиять и на тенденцию к диапаузе (Масленникова, Сорокина, 1986; Boivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995). Учитывая ранее высказанные (Чернышев, 1996) сомнения в эндогенности околгодовых ритмов тенденции к диапаузе, можно прийти к заключению о необходимости критического пересмотра всей имеющейся информации о “спонтанных” изменениях доли диапаузирующих особей в последовательных поколениях лабораторных культур насекомых и клещей.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Т.Я. Умаровой (ЗИН РАН).

Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН “Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вагина Н.П., Резник С.Я., Войнович Н.Д., 2012. Фотопериодические реакции куколки и имаго, определяющие материнское влияние на диапаузу потомства двух видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 967–974.
- Виноградова Е.Б., 1991. Диапауза мух и ее регуляция. СПб: Наука. 256 с.
- Виноградова Е.Б., Богданова Т.П., 1980. Эндогенные циклические изменения тенденции к диапаузе в непрерывной культуре мясных мух (Diptera), развивающихся в константных условиях // Энтомологическое обозрение. Т. 59. № 1. С. 26–38.
- Войнович Н.Д., Резник С.Я., Вагина Н.П., 2013. Изменчивость “спонтанной” динамики тенденции к диапаузе в ряду поколений *Trichogramma telengai* Sor. // Энтомологическое обозрение. Т. 92. № 3. С. 465–479.
- Войнович Н.Д., Умарова Т.Я., Кац Т.С., Резник С.Я., 2003. Изменчивость фотопериодической реакции

- Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 82. № 2. С. 264–269.
- Гейсниц К.Ф., Глиняная Е.И., Дубынина Т.С., Квитко Н.В., Пиджакова Т.В., и др., 1978. Годичный эндогенный ритм изменений фотопериодической реакции членистоногих и его связь с экзогенными факторами // Энтомологическое обозрение. Т. 57. № 4. С. 731–745.
- 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 // Энтомологическое обозрение. Т. 53. № 3. С. 523–534.
- Гейсниц К.Ф., Симоненко Н.П., 1970. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig. (Diptera, Drosophilidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 49. № 1. С. 83–96.
- Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. 243 с.
- Заславский В.А., 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 180 с.
- Заславский В.А., Май Фу Кви, 1982. Экспериментальное исследование некоторых факторов, влияющих на плодовитость *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 61. № 4. С. 724–736.
- Заславский В.А., Умарова Т.Я., 1981. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 60. № 4. С. 721–731.
- Киятков В.Е., Шендерова С.С., 1990. Эндогенный ритм репродуктивной активности цариц рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) // Зоологический журнал. Т. 69. № 5. С. 40–52.
- Май Фу Кви, Заславский В.А., 1983. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 62. № 11. С. 1676–1680.
- Масленникова В.А., Сорокина А.П., 1986. Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma sacociae* March., *T. evanescens* Westw. и *T. embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Информационный бюллетень Восточнопалеарктической секции Международной организации по биологической борьбе с вредными животными и растениями. Т. 14. С. 33–38.
- Разумова А.П., 1967. Изменчивость фотопериодической реакции в ряду последовательных поколений у паутиных клещей (Acarina) // Энтомологическое обозрение. Т. 46. № 2. С. 268–272.
- Разумова А.П., 1995. Годичные ритмы у географических популяций боярышникового клеща *Tetranychus strataegi* Hirst (Acarina, Tetranychidae) из Средней Азии // Энтомологическое обозрение. Т. 74. № 1. С. 227–233.
- Резник С.Я., 2011. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 47. № 6. С. 434–443.
- 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) // Зоологический журнал. Т. 75. № 3. С. 375–382.
- Резник С.Я., Войнович Н.Д., Умарова Т.Я., 2011. О прямом влиянии фотопериода на диапаузу *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 5. С. 568–572.
- Резник С.Я., Кац Т.С., 2004. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug et Sor (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 83. № 4. С. 776–785.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А., 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб: Изд-во СПбГУ. 275 с.
- Сорокина А.П., 1983. Конкуренция *Trichogramma evanescens* Westw. и *Trichogramma euproctidis* Gir. при массовом разведении // Энтомологическое обозрение. Т. 62. № 2. С. 252–258.
- Сорокина А.П., 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 66. № 1. С. 32–46.
- Сорокина А.П., 2010. Фототермические реакции, контролирующие диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области // Вестник защиты растений. № 3. С. 51–54.
- Сорокина А.П., Масленникова В.А., 1986. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестник Ленинградского государственного университета. Сер. 3. № 1. С. 9–14.
- Сорокина А.П., Масленникова В.А., 1987. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 66. № 4. С. 689–699.
- Тыщенко В.П., 1977. Физиология фотопериодизма насекомых // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 59. С. 1–155.
- Чернышев В.Б., 1996. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Чернышев В.Б., Гринберг Ш.М., Зотов В.А., Лебедев М.И., Афонина В.М., 1986. Адаптация культуры *Trichogramma evanescens* Westw. после изменения температурного режима // Тезисы докладов 1-й Всесоюзной конференции по промышленному разведению насекомых. М.: Изд-во МГУ. С. 55–56.
- Boivin G., 1994. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wallingford, UK: CAB International. P. 219–244.
- Denlinger D.L., 2002. Regulation of diapause // Annual Review of Entomology. V. 47. P. 93–122.
- Hoffmann M.P., Ode P.R., Walker D.L., Gardner J., Nouhuys S. van, Shelton A.M., 2001. Performance of Tri-

- chogramma ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on factitious hosts, including the target host, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) // *Biological Control*. V. 21. № 1. P. 1–10.
- 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 // *The Canadian Entomologist*. V. 127. № 1. P. 103–110.
- 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*. V. 132. № 6. P. 502–509.
- Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D., 2011. Maternal regulation of *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) diapause: Photoperiodic sensitivity of adult females // *Biological Control*. V. 57. № 2. P. 158–162.
- Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D., 2011a. Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity // *Journal of Applied Entomology*. V. 135. № 6. P. 438–445.
- Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D., 2012. Multi-generational maternal effect on diapause induction in *Trichogramma* species // *Biocontrol Science and Technology*. V. 22. № 4. P. 429–445.
- Saunders D.S., Steel C.G.H., Vafopoulou X., Lewis R.D., 2002. *Insect clocks*. Amsterdam: Elsevier. 560 p.
- Schmuck R., Mager H., Künast Ch., Bock K.-D., Strock-Weyhermüller S., 1996. Variability in the reproductive performance of beneficial insects in standard laboratory toxicity assays – Implications for hazard classification of pesticides // *Annals of Applied Biology*. V. 128. № 3. P. 437–451.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S., 1986. *Seasonal adaptations of insects*. N.Y.: Oxford University Press. 411 p.
- Vaghina N.P., Voinovich N.D., Reznik S.Ya., 2013. Maternal thermal and photoperiodic effects on the progeny diapause in *Trichogramma telengai* Sorokina (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Entomological Science* (published online DOI: 10.1111/ens.12045).
- Voinovich N.D., Vaghina N.P., Reznik S.Ya., 2013. Comparative analysis of maternal and grand-maternal photoperiodic responses of *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *European Journal of Entomology*. V. 110. № 3. P. 451–460.
- Zaslavski V.A., Umarova T.Ya., 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // *Entomophaga*. V. 35. № 1. P. 23–29.

VARIATIONS IN THE TENDENCY TO DIAPAUSE AMONG SUCCESSIVE GENERATIONS OF LABORATORY STRAINS OF *TRICHOGRAMMA* SPECIES (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE): ENDOGENOUS OR EXOGENOUS?

S. Ya. Reznik, N. P. Vaghina, N. D. Voinovich

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

e-mail: reznik1952@mail.ru

Variations in the tendency to diapause among successive generations of laboratory strains reared under constant conditions were reported for many insects and mites. However, as far as it is known, the relative importance of the endogenous and exogenous components of this variability has not been investigated experimentally. A study with 12 successive generations of laboratory strains of *Trichogramma telengai* Sor. and *T. principium* Sug. et Sor was carried out. A total of 12 strains originated from different females and/or reared under different photo-thermal conditions (at 20 and 25°C and day length of 12 and 18 h) were investigated. The tendency to diapause was estimated by the proportion of the progeny, which diapaused at temperatures of 13, 14 and 15°C. Although the variations in the tendency to diapause in sequential generations of different strains of the same species were positively correlated, the correlation between different species was also very strong suggesting that endogenous (species-specific) factors are not the main reason for the observed changes. The data obtained for different photo-thermal conditions of incubation of the studied strains and of their progeny also correlated suggesting that occasional changes in temperature or day length are not the reason for the changes in the proportion of diapausing progeny. Evidently, the differences in the tendency to diapause among generations of the studied *Trichogramma* species were caused mainly by some uncontrolled environmental factors. This in no way excludes the possible role of the endogenous processes, but suggests the necessity for a critical analysis of the available data on the “spontaneous” dynamics in the tendency to diapause among successive generations of laboratory strains of insects and mites.

Keywords: diapause, variation, endogenous factors, photoperiod, temperature, *Trichogramma*