

УДК 591.5 (595.792)

© Н. Д. Войнович, С. Я. Резник и Н. П. Вагина

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ «СПОНТАННОЙ» ДИНАМИКИ ТЕНДЕНЦИИ
К ДИАПАУЗЕ В РЯДУ ПОКОЛЕНИЙ *TRICHOGRAMMA TELENGAI*
SOR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**[N. D. VOINOVICH, S. Ya. REZNIK a. N. P. VAGHINA. VARIATIONS
IN THE «SPONTANEOUS» DYNAMICS OF THE TENDENCY TO DIAPAUSE AMONG GENERATIONS
OF *TRICHOGRAMMA TELENGAI* SOR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)]

Факторы окружающей среды, прямо или через материнское влияние регулирующие диапаузу у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae), изучены весьма подробно. Хорошо известно, что основным сигнальным фактором, непосредственно индуцирующим предкулолочную зимнюю диапаузу трихограмм, является температура, причем термочувствительность свойственна эмбрионам и личинкам диапаузирующего поколения (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, 1987; Сорокина, Масленникова, 1987; Reznik et al., 2008; Сорокина, 2010). При околопороговых температурах тенденция к диапаузе зависит от длины дня, воспринимаемой куколками и имаго материнского и предшествующих ему поколений (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, Масленникова, 1986; Laing, Corrigan, 1995; Резник, Кац, 2004; Иванов, Резник, 2008; Reznik et al., 2011a, 2011b, 2012; Вагина и др., 2012). Определенную роль в регуляции диапаузы играют также температура во время развития материнского поколения и ряд других второстепенных факторов (Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Резник, 2011). Такое взаимодействие прямых и опосредованных материнским влиянием фототермических реакций свойственно многим видам насекомых (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004), и в частности представителям разных семейств перепончатокрылых паразитоидов (Ryan, 1965; Saunders, 1966; Griffiths, 1969; Eskafi, Legner, 1974; Anderson, Kaya, 1974; Brodeur, McNeil, 1989; Kenis, 1997; Polgár, Hardie, 2000; Milonas, Savopoulou-Soultani, 2000; Li et al., 2008). В естественных условиях эта иерархия регуляторных механизмов обеспечивает насекомым своевременную индукцию зимней диапаузы, скоординированную как с астрономическим временем года (фотопериодическая реакция), так и со спецификой погоды данного сезона (температурная реакция).

Однако лабораторные исследования, проведенные с разными видами трихограмм, показали, что и при постоянных температуре и длине дня доля диапаузирующих особей значительно варьирует в последовательных поколениях лабораторных линий (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Войнович и др., 2003; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013). Эти «эндогенные», или

«спонтанные» изменения не имеют определенного тренда (т. е. не могут быть объяснены отбором), но и не следуют каким-либо четким ритмам. Обычно они беспорядочны или проявляются в виде чередования периодов с большей и меньшей тенденцией к диапаузе, причем размах этих изменений нередко превышает эффект контролируемых факторов внешней среды (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990). Более того, специальные исследования показали, что не только доля диапаузирующих особей, но и другие важные биологические параметры трихограмм (плодовитость, средняя продолжительность жизни, доля заражающих самок) варьируют в последовательных поколениях лабораторных линий (Заславский, Май Фу Кви, 1982; Сорокина, 1983; Сорокина, Двали, 1985; 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 цепочках поколений разных насекомых и клещей, содержащихся в константных лабораторных условиях, особенно у тех видов, у которых индукция диапаузы, как и у трихограмм, в значительной степени определяется материнским влиянием (Гейспец, Симоненко, 1970; Гейспец и др., 1974, 1978; Виноградова, Богданова, 1980; Заславский, 1984; Кипятков, Шендерова, 1990; Виноградова, 1991; Разумова, 1995; Ермакова, Ефимов, 1995). Следует, впрочем, заметить, что «константные условия» в большинстве исследований сводились к поддержанию более или менее постоянных температуры и длины светового дня. Поэтому, хотя авторы и называют исследуемые процессы «эндогенными», не исключено, что определенную роль в их индукции играют какие-либо (в том числе и пока не выявленные) внешние факторы.

Каковы бы ни были причины, вызывающие изменчивость в ряду поколений, ее внешнее проявление возможно только в том случае, если ход эндогенных процессов (или реакция на неконтролируемые внешние факторы) совпадает у всех или по крайней мере у подавляющего большинства особей лабораторной линии. Однако сходство реакций или, точнее, наличие общего тренда отнюдь не исключает возможность индивидуальной (наследуемой или модификационной) изменчивости. Практически все упомянутые выше исследования были проведены с использованием одной лабораторной линии или нескольких линий, культивируемых в разных фототермических условиях (Гейспец и др., 1974, 1978; Заславский, Умарова, 1981), в то время как для выявления межлинейных различий необходимо культивирование нескольких линий в одинаковых условиях. Такое исследование и было проведено нами с набором линий *Trichogramma telengai* Sor., партеногенетической формы *T. embryophagum* Htg., описанной Сорокиной (1987) как отдельный вид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная популяция *T. telengai*, происходящая от особей, собранных в Московской обл., и на протяжении более чем 10 лет разводимая на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. при длине светового дня 18 ч и температуре 20 °С. Для проведения опыта примерно из 2000 особей одного поколения были случайным образом выбраны 6 самок, которые стали основательницами 6 линий, называемых в дальнейшем клонами (напомним, что исследуемая лабораторная популяция является партеногенетической). Из первого поколения потомства этих самок-основательниц были выбраны по 4 самки, ставшие основательницами субклонов. Таким образом, начиная со второго поколения опыта, каждый из 6 клонов включал 4 субклона. Все 24 субклона разводились отдельно (каждый субклон в одной пробирке) все в тех же константных условиях (длина дня 18 ч, температура 20 °С) на протяжении еще трех поколений, пока численность каждого субклона не достигла 300—500 особей, после чего были начаты тесты на тенденцию к диапаузе.

Для этого в пробирку с только что вылетевшими самками каждого субклона на 2 ч помещали блок из 9 карточек, на каждую из которых было наклеено 200—300 яиц зерновой моли. После этого блоки карточек извлекали, тщательно удаляли с них всех самок, карточки разделяли и помещали в термостатированные камеры с длиной дня 12 ч и температурами 13, 14 и 15 °С (по 3 карточки в каждый режим), а в пробирки помещали для заражения новые карточки, на каждую из которых было наклеено около 1000 яиц зерновой моли. Эти карточки после заражения хозяев оставляли в прежнем режиме (длина дня 18 ч, температура 20 °С), и развившихся трихограмм использовали в качестве следующего поколения данного субклона.

Таким образом, в ходе опыта были получены выборки потомства 5 последовательных поколений каждого из 24 субклонов, причем каждая выборка состояла из 3 групп, развивавшихся при разных температурах (по 3 карточки на группу). После завершения вылета активно (без диапаузы) развивавшейся фракции потомства, т. е. через 40—60 дней в зависимости от температуры, все зараженные яйца зерновой моли были вскрыты. При этом отдельно на каждой карточке подсчитывали число особей, развивавшихся без диапаузы (имаго, значительно реже — мертвые или живые куколки), и число диапаузирующих особей (живые предкуколки). Особи, погибшие на стадии личинки или предкуколки, не учитывались.

Единицей статистической обработки результатов опыта была одна карточка с особями дочернего поколения (всего 1080 карточек, более 100 000 особей). Доли диапаузирующих особей перед дисперсионным анализом были подвергнуты нормализующей трансформации (арксинус квадратного корня) или ранжированию (Ллойд, Ледерман, 1989). Для попарного сравнения трансформированных величин применяли критерий Тьюки. Коэффициенты корреляции также были трансформированы перед дисперсионным анализом, причем сохранялся знак корреляции. На рисунках и в тексте приведены медианы и квартили процентов или нетрансформированные средние арифметические, средние отклонения и ошибки средних для других показателей. Все подсчеты производили с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Трехфакторный дисперсионный анализ всей совокупности данных ($n = 1080$) показал, что решающую роль в определении доли диапаузирующего потомства играет температура, при которой развивались личинки ($df = 2$, $F = 5022.3$, $p < 0.001$); различия между поколениями были сильными ($df = 4$, $F = 108.7$, $p < 0.001$), а различия между клонами — относительно слабыми, хотя статистически вполне достоверными ($df = 5$, $F = 3.1$, $p = 0.009$). Весьма важным для дальнейшего анализа было отсутствие достоверного взаимодействия между факторами «клон» и «температура» ($df = 10$, $F = 1.0$, $p = 0.433$). Более того, взаимодействие всех трех факторов (поколения, клона и температуры) также было очень слабым, на грани достоверности ($df = 40$, $F = 1.4$, $p = 0.044$). Применительно к условиям данного опыта эти результаты означали, что, хотя доля диапаузирующего потомства зависела в первую очередь от температуры, при которой оно развивалось, характер различия между потомством разных поколений и разных клонов от температуры практически не зависел. Представлялось целесообразным исключить «фактор температуры» из дальнейшей обработки данных, поэтому доли диапаузирующего потомства были ранжированы для каждой температуры отдельно.

При двухфакторном дисперсионном анализе ранжированных данных наиболее существенными оказались различия между поколениями ($df = 4$, $F = 170.8$, $p < 0.001$), различия между клонами остались такими же, как и для неранжированных данных ($df = 5$, $F = 3.1$, $p = 0.009$), а вот взаимодействие между факторами «клон» и «поколение» ($df = 20$, $F = 5.7$, $p < 0.001$) было даже более значительным, чем различия между клонами. Иначе говоря, динамика изменений доли диапаузирующего потомства в ряду поколе-

ний разных клонов различалась сильнее, чем средние для всех исследованных поколений каждого клона.

Действительно, если рассматривать совокупность всех 5 поколений, различия между клонами по средней доле диапаузирующего потомства недостоверны как по данным, относящимся к каждой из трех использованных температур, так и по усредненным ранжированным данным (рис. 1). Впрочем, динамика средней ранжированной доли диапаузирующих особей в ряду поколений (рис. 2) также сходна у всех исследованных клонов, за исключением клона *c*. Если исключить этот клон из двухфакторного дисперсионного анализа ($n = 900$), то различия между поколениями ($df = 4$, $F = 178.2$, $p < 0.001$) и между клонами ($df = 4$, $F = 4.0$, $p < 0.001$) останутся примерно такими же, как при вышеприведенном анализе всей совокупности ранжированных данных, а вот взаимодействие между этими факторами окажется недостоверным ($df = 16$, $F = 1.2$, $p = 0.221$). Специфика клона *c* обнаруживается и при корреляционном анализе изменений в ряду поколений. Средний коэффициент корреляции ранжированной доли диапаузирующих особей между клоном *c* и другими клонами составил (здесь и далее приведены средние арифметические и ошибки средних) 0.51 ± 0.05 , а между всеми другими клонами (за исключением клона *c*) корреляция была намного более сильной: 0.97 ± 0.05 , дисперсионный анализ выявил высокую достоверность этих различий ($n = 15$, $df = 1$, $F = 186.4$, $p < 0.001$).

Что же касается данных по отдельным поколениям, то однофакторный дисперсионный анализ ($n = 216$) выявил достоверное влияние «фактора клона» на долю диапаузирующего потомства во всех поколениях, кроме второго (здесь и далее порядковые номера поколений отсчитываются не с начала опыта, а с начала учетов доли диапаузирующего потомства). Заметим, что попарное сравнение с помощью критерия Тьюки показало, что в 14 случаях из 15 достоверными ($p < 0.05$) были различия между клоном *c* и другими клонами, и только один раз (в четвертом поколении) обнаружены достоверные различия между клонами *b* и *e* (рис. 2).

Сравнение субклонов показало, что, как и при сравнении клонов, различия между средними ранжированными значениями долей диапаузирующих особей недостоверны (рис. 3). Зато в каком-либо одном поколении различия между субклонами одного клона нередко были высоко достоверными. Причем и здесь была видна гетерогенность данных: если в клонах *a*, *b* и *f* достоверных различий между субклонами не обнаружено, то в клоне *d*, например, влияние «фактора субклона» было, как показал однофакторный дисперсионный анализ, достоверно в 4 из 5 исследованных поколений (рис. 4). В целом динамика изменений тенденции к диапаузе в разных субклонах одного клона была сходна, но степень этого сходства, которую можно оценить по среднему коэффициенту корреляции между субклонами, достоверно ($n = 36$, $df = 5$, $F = 2.9$, $p = 0.030$) зависела от клона. Как видно на рис. 5, в субклонах клонов *a* и *f* динамика доли диапаузирующего потомства практически совпадает (средний коэффициент корреляции превышает 0.9), в то время как относительно субклонов клона *d*, например, можно говорить лишь о некоторой общей тенденции (коэффициент корреляции около 0.7). Интересно, что примерно такой же (0.71 ± 0.02) оказалась и средняя корреляция между субклонами разных клонов, а средняя корреляция между субклонами одного и того же клона была несколько выше (0.83 ± 0.02); дисперсионный анализ трансформированных данных подтвердил достоверность этих различий ($n = 276$, $df = 1$, $F = 5.7$, $p = 0.018$).

Средний коэффициент вариации субклонов по доле диапаузирующего потомства (показатель внутриклоновой изменчивости) был практически одинаков как для каждого из 6 исследованных клонов ($n = 30$, $df = 5$, $F = 0.3$, $p = 0.893$), так и для совокупности данных по всем клонам (рис. 5).

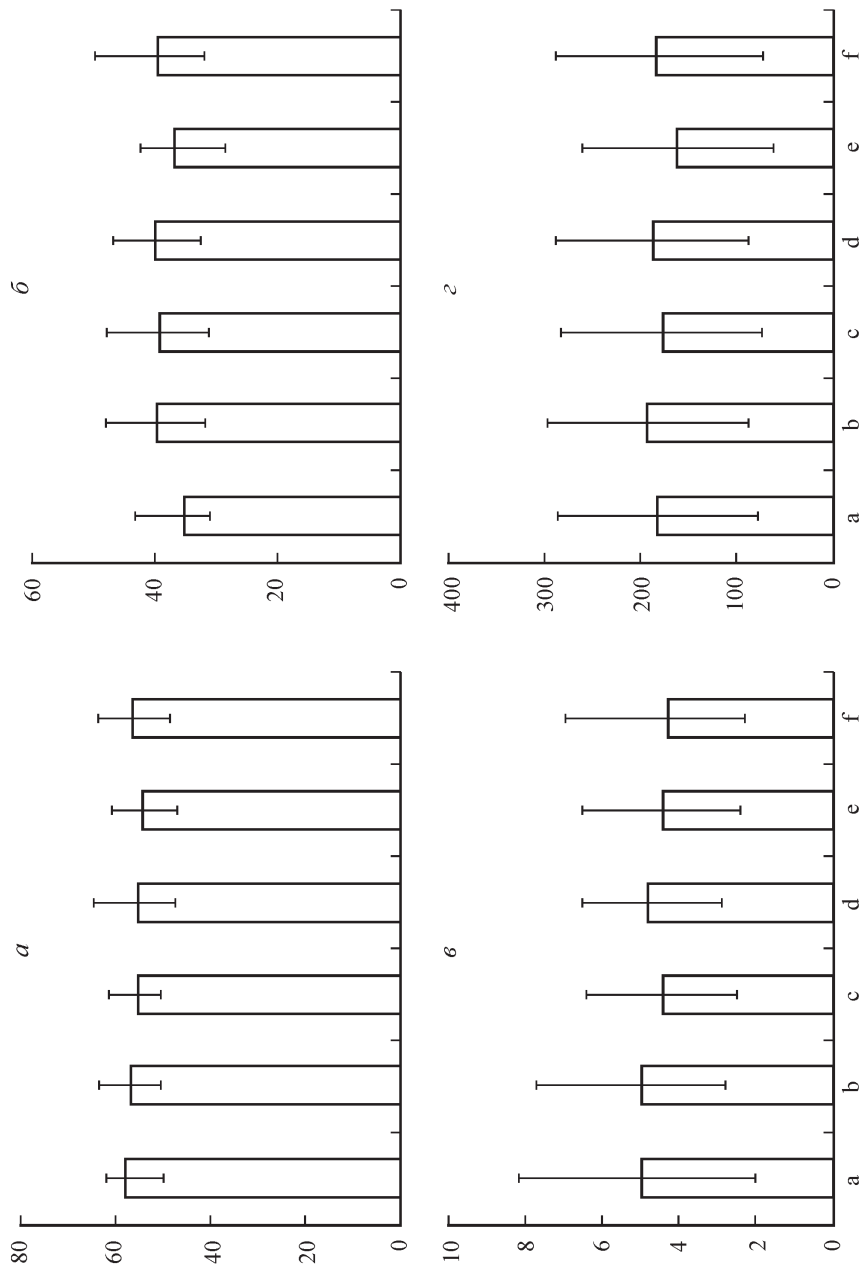


Рис. 1. Средние доли диапаузирующих особей в потомстве шести клонов *Trichogramma telengai* Sor. По оси абсцисс — клоны; по оси ординат: а—в — процентные доли (медианы и квартили) потомства, диапаузирующего при разных температурах: а — 13 °С, б — 14 °С, в — 15 °С; г — средняя для трех температур ранжированная доля диапаузирующего потомства (средние арифметические и средние отклонения).

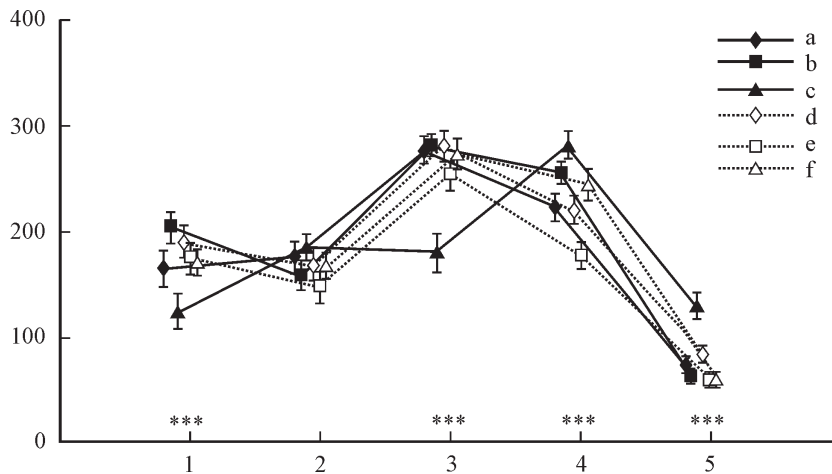


Рис. 2. Динамика средней доли диапаузирующего потомства в 5 поколениях шести клонов *Trichogramma telengai* Sor.

По оси абсцисс — поколения (здесь и далее порядковые номера поколений отсчитываются не с начала опыта, а с начала учета доли диапаузирующего потомства); по оси ординат — средняя ранжированная доля диапаузирующего потомства (средние арифметические и ошибки средних). Разные графики соответствуют разным клонам, звездочки над значениями по оси абсцисс обозначают достоверные ($p < 0.001$) различия между клонами в данном поколении.

Заметим, что по данным дисперсионного анализа этот показатель достоверно менялся от поколения к поколению ($n = 30$, $df = 4$, $F = 9.3$, $p < 0.001$), но какого-либо определенного тренда в этих изменениях не было: корреляция между порядковым номером поколения и коэффициентом вариации практически отсутствует (коэффициент корреляции Спирмена $r = 0.03$, $n = 30$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Если рассматривать выявленную в ходе опыта динамику доли диапаузирующего потомства *T. telengai* по совокупности данных для 6 клонов, то наши данные близки к тем, которые были получены ранее для разных видов рода *Trichogramma* (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Сорокина, 1987; Zaslavski, Umarova, 1990; Войнович и др., 2003; Reznik et al., 2012; Voinovich et al., 2013). Однако сопоставление данных по от-

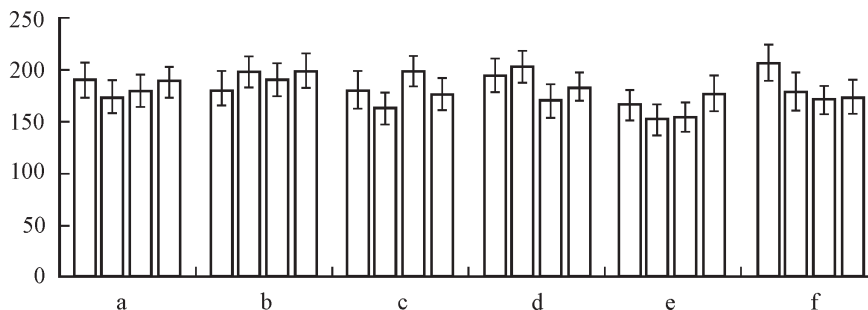


Рис. 3. Средние доли диапаузирующих особей в потомстве 24 субклонов шести клонов *Trichogramma telengai* Sor.

По оси абсцисс — клоны (приведены данные по 4 субклонам каждого клона); по оси ординат — средняя ранжированная доля диапаузирующего потомства (средние арифметические и ошибки средних).

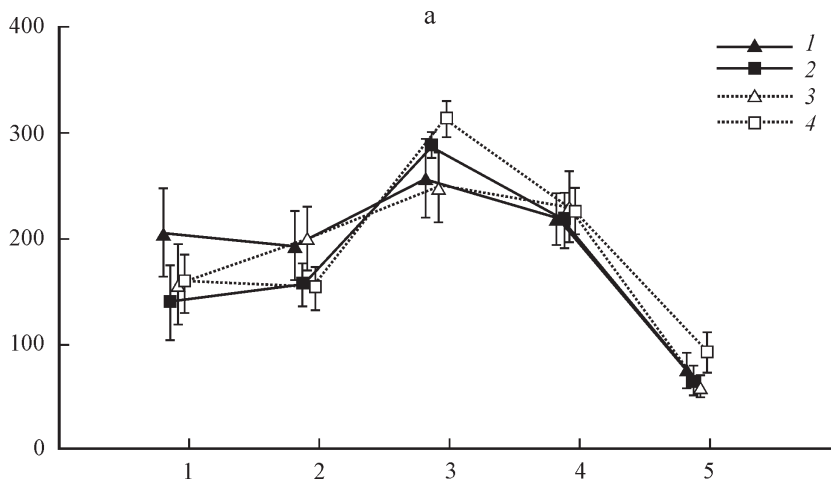


Рис. 4. Динамика средней доли диапаузирующего потомства в 5 поколениях 24 субклонов *Trichogramma telengai* Sor.

По оси абсцисс — поколения; по оси ординат — средняя ранжированная доля диапаузирующего потомства (средние арифметические и ошибки средних). На графиках а–f изображены данные по 4 субклонам соответствующих клонов, звездочки над значениями по оси абсцисс обозначают достоверные (* — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$) различия между субклонами одного клона в данном поколении.

дельным клоном (рис. 2) показывает, что эта равнодействующая складывается из далеко не идентичных, нередко даже разнонаправленных процессов. Хотя изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях разных клонов коррелировали друг с другом, динамика доли диапаузирующих особей в потомстве самок из клона с существенно отличалась от таковой у других клонов, разводимых в тех же условиях. Более того, различия (хотя и не всегда достоверные) отмечены и между субклонами одного клона, происходящими от одной самки лабораторной популяции (рис. 4). Заметим, что в обоих случаях речь идет именно о различиях в динамике, так как средние доли диапаузирующего потомства разных клонов (рис. 1), так же как и разных субклонов одного клона (рис. 3), различаются недостоверно.

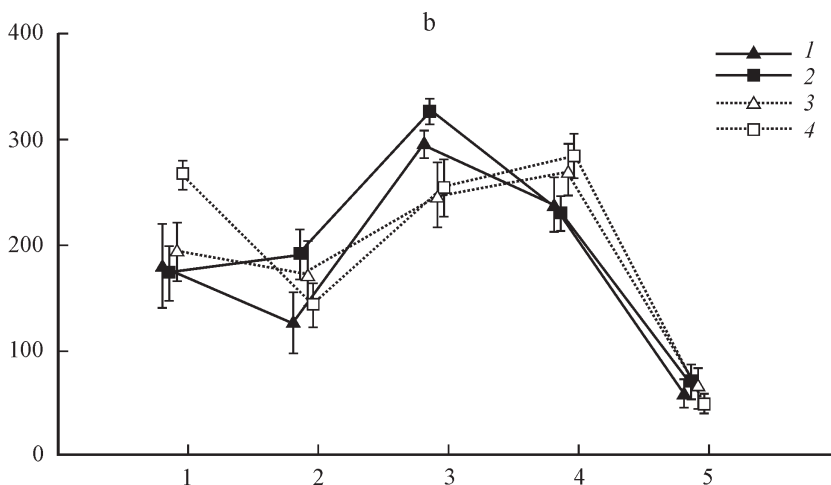


Рис. 4 (продолжение).

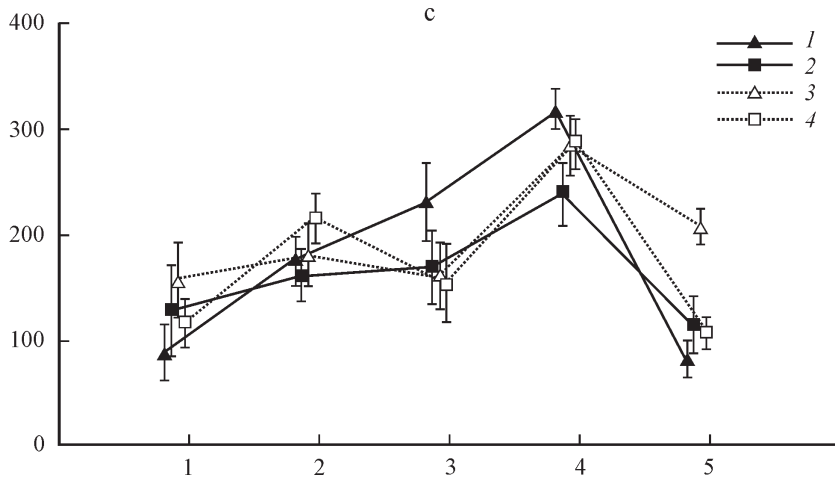


Рис. 4 (продолжение).

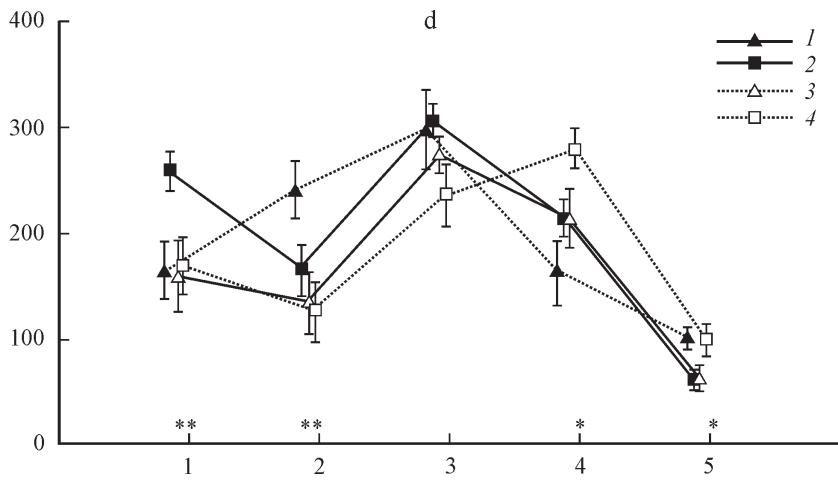


Рис. 4 (продолжение).

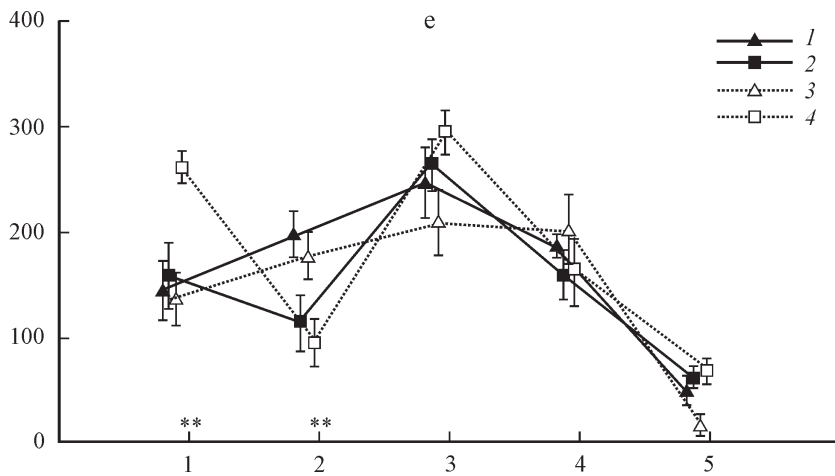


Рис. 4 (продолжение).

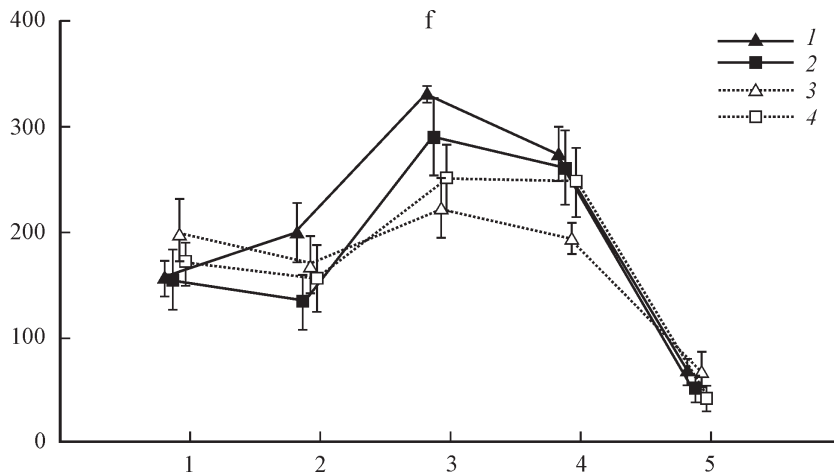


Рис. 4 (продолжение).

Впрочем, динамика тенденции к диапаузе в разных клонах хотя и не строго согласована, но и не хаотична: коэффициенты корреляции между процессами, происходящими в разных субклонах и клонах (рис. 5), всегда положительны, за счет чего, по-видимому, и достигается наблюдаемая совокупная динамика доли диапаузирующего потомства в последовательных поколениях лабораторных линий. Достоверные отклонения от «общего тренда» представляют собой скорее исключение, чем правило: из 6 исследованных клонов они отмечены только для клона с. Существенные (в 4 поколениях из 5) различия между субклонами также отмечены только в одном клоне — в клоне d.

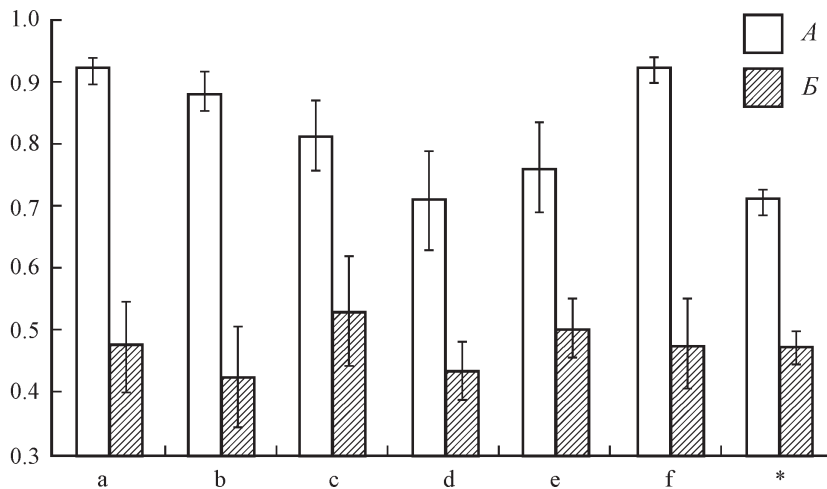


Рис. 5. Средние коэффициенты корреляции и вариации доли диапаузирующего потомства в ряду поколений субклонов *Trichogramma telengai* Sor.

По оси абсцисс — клоны; по оси ординат: А — средние коэффициенты корреляции между динамикой доли диапаузирующего потомства в ряду поколений субклонов данного клона, В — средние коэффициенты вариации доли диапаузирующего потомства между субклонами в каждом поколении данного клона (средние арифметические и ошибки средних). Звездочкой по оси абсцисс обозначены: А — средний коэффициент корреляции между субклонами разных клонов, В — средний коэффициент вариации доли диапаузирующего потомства для совокупности данных по субклонам всех клонов.

Как сходство, так и различие динамики доли диапаузирующего потомства у исследованных клонов *T. telengai* могут объясняться самыми разными причинами. В первом приближении вероятность индукции предкулолочной диапаузы зависит у трихограмм от 3 групп факторов: 1) наследуемых характеристик данной особи и материнской самки, 2) факторов, влияющих на материнское поколение (главным из них является фотопериод), и 3) факторов, влияющих на дочернее (диапаузирующее) поколение (главный из них — температура).

Прежде всего анализ результатов нашего исследования показал, что температура во время развития дочернего поколения не входит в число факторов, детерминирующих различия между поколениями одного клона в тенденции к диапаузе. Личинки, развивавшиеся при разных температурах, находились в разных климатических камерах. При этом, хотя средняя доля диапаузирующих предкулолок при 15 °С была почти на порядок меньше, чем при 13 °С (рис. 1), многофакторный дисперсионный анализ показал, что динамика доли диапаузирующих особей в ряду поколений практически одинакова при разных температурах. Поэтому, хотя эмбрионы и личинки трихограмм весьма чувствительны даже к небольшим и относительно кратковременным изменениям температуры (Reznik et al., 2008), случайные отклонения от заданного температурного режима не могут быть единственной причиной изменений доли диапаузирующих особей в ряду поколений: совпадение таких отклонений в 3 разных камерах весьма мало вероятно. Длина дня поддается гораздо более жесткому контролю, чем температура, и никаких сбоев режима за время проведения этого опыта не происходило.

Есть еще один важный внешний фактор, одинаково действовавший как на материнских самок, так и на их потомство, развивавшееся при разных температурах: это «качество» (в частности — размер) яиц хозяина. Известно, что, например, изменчивость плодовитости самок трихограмм в ряду поколений в значительной степени определяется именно этим фактором (Заславский, Май Фу Кви, 1982; Резник и др., 1996). Трихограммы и другие паразитоиды-яйцееды относятся к так называемым идиобионтам, жизненный цикл которых не в столь значительной степени, как у паразитоидов-койнобионтов, зависит от физиологического состояния хозяина (Tauber et al., 1986; Тобиас, 2004; Саулич, Волкович, 2004). Однако тенденция к диапаузе может зависеть от хозяина и у трихограмм (Bonnemaison, 1972; Масленникова, Сорокина, 1986; Voivin, 1994; Laing, Corrigan, 1995). Кроме того, доля диапаузирующих особей может снижаться при перезаражении, когда в одном яйце зерновой моли развиваются две или даже несколько личинок паразитоида, а тенденция к перезаражению, в свою очередь, зависит от активности и плодовитости материнских самок и косвенно — от качества хозяев, в которых они развивались (Bonnemaison, 1972; Заславский, Май Фу Кви, 1982; Резник и др., 1996). Непостоянство качества хозяина в нашем опыте могло быть одной из причин, вызывающих изменения доли диапаузирующих особей в ряду поколений, но не могло быть причиной межклоновой и внутриклоновой изменчивости по этому признаку, так как особи из разных субклонов получали несколько тысяч яиц зерновой моли, случайным образом выбранных из десятков тысяч, отложенных в течение 1—2 дней.

Впрочем, и все остальные неконтролируемые внешние факторы, которые гипотетически могли бы прямо или косвенно повлиять на тенденцию к диапаузе (температура и освещенность помещения, в котором находились термостатированные боксы, атмосферное давление, магнитные поля и т. п.), также более или менее одинаково влияли на всех особей, участвующих в опыте. Поэтому внешние факторы могли бы вызвать изменчивость в ряду поколений, но не межклоновые различия, которые, насколько можно судить по результатам нашего опыта, по крайней мере частично вызываются

эндогенными, а не экзогенными факторами. Последнее предположение подкрепляется, в частности, тем фактом, что корреляция изменений доли диапаузирующего потомства была достоверно сильнее между субклонами одного клона, происходящими от одной самки, чем между субклонами разных клонов, происходящими от разных самок (рис. 5). Более того, межкლოновая изменчивость явно неоднородна: как правило, одна или несколько выборок выделяются из общей массы, как например клон с (рис. 2) или субклоны клонов d и e (рис. 4). Напомним, что субклоны различаются не силой тенденции к диапаузе, как таковой (она, как видно на рис. 1 и 3, у разных клонов и субклонов примерно одинакова), а именно ее динамикой в ряду поколений, что выражается в различной силе корреляции между субклонами и между клонами (рис. 5). Различия эти, судя по имеющимся данным, могут возникать за время развития одного поколения (достоверно различаются даже субклоны, происходящие от одной самки), но, вероятно, так же быстро затухают или по крайней мере не накапливаются (коэффициент вариации между субклонами не возрастает по мере смены поколений). Отсутствием накопления различий в ряду поколений лабораторной линии можно объяснить и тот факт, что средний коэффициент корреляции между изменениями доли диапаузирующего потомства, определенный для субклонов, относящихся к одному клону, хоть и статистически достоверно, но все-таки лишь немного превышает средний коэффициент корреляции между субклонами, происходящими от разных самок (рис. 5). Изменчивость такого рода, вероятно, основана на эпигенетических механизмах, которые играют важную роль в передаче потомству материнского и пра-материнского влияния на диапаузу трихограмм (Reznik et al., 2012). На общность механизмов, лежащих в основе материнского влияния и спонтанных или индуцированных процессов, протекающих в последовательных поколениях насекомых, ранее неоднократно указывал В. А. Заславский (Заславский, 1978; Заславский, Умарова, 1981; Заславский, Май Фу Кви, 1982; Заславский, 1984). Выяснение же роли «спонтанных и индуцированных», или «эндогенных и экзогенных» компонентов в выявленной нами изменчивости, несомненно, требует проведения дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. Хотя изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях в разных партеногенетических клонах *T. telengai* коррелировали, динамика доли диапаузирующих особей в потомстве самок одного из клонов существенно отличалась от таковой у других клонов, разводимых в тех же условиях. Более того, различная динамика тенденции к диапаузе отмечена и в последовательных поколениях субклонов одного клона, происходящих от одной самки лабораторной популяции.

2. Эта межкლოновая изменчивость по крайней мере частично вызывается эндогенными, а не экзогенными факторами. Различия между клонами могут возникать на протяжении одного поколения, но быстро затухают или во всяком случае не накапливаются со сменой поколений. Изменчивость такого рода, вероятно, основана на эпигенетических механизмах, которые играют важную роль в осуществлении материнского влияния на диапаузу.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Т. Я. Умаровой и А. Н. Овчинникову (ЗИН).

Работа выполнена при 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. Фотопериодические реакции куколки и имаго, определяющие материнское влияние на диапаузу потомства двух видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2012. Т. 91, вып. 8. С. 967—974.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб., 1991. 255 с.
- Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. Эндогенные циклические изменения тенденции к диапаузе в непрерывной культуре мясных мух (Diptera), развивающихся в константных условиях // Энтотомол. обозр. 1980. Т. 59, вып. 1. С. 26—38.
- Войнович Н. Д., Умарова Т. Я., Кац Т. С., Резник С. Я. Изменчивость фотопериодической реакции *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтотомол. обозр. 2003. Т. 82, вып. 2. С. 264—269.
- Гейсниц К. Ф., Глиняная Е. И., Дубынина Т. С., Квитко Н. В., Пиджакова Т. В., Разумова П. П., Сапожникова Ф. Д., Симоненко Н. П., Таранец М. Н. Годичный эндогенный ритм изменений фотопериодической реакции членистоногих и его связь с экзогенными факторами // Энтотомол. обозр. 1978. Т. 57, вып. 4. С. 731—745.
- Гейсниц К. Ф., Глиняная Е. И., Сапожникова Ф. Д., Симоненко Н. П. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в регуляции сезонных изменений фотопериодической реакции членистоногих // Энтотомол. обозр. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 523—534.
- Гейсниц К. Ф., Симоненко Н. П. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig. (Diptera, Drosophilidae) // Энтотомол. обозр. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 83—96.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Наука, 1961. 243 с.
- Ермакова Н. Н., Ефимов В. М. Циклические изменения состояния лабораторной популяции лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*, Insecta) // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56, вып. 3. С. 380—390.
- Заславский В. А. Индуктивные и спонтанные процессы в фотопериодизме насекомых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 69. С. 5—61.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 1984. 184 с.
- Заславский В. А., Май Фу Кви. Экспериментальное исследование некоторых факторов, влияющих на плодовитость *Trichogramma Westw.* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтотомол. обозр. 1982. Т. 61, вып. 4. С. 724—736.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтотомол. обозр. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 721—731.
- Иванов М. Ф., Резник С. Я. Фотопериодическая регуляция диапаузы потомства у *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): динамика чувствительности к фотопериоду в ходе преимагинального развития материнских особей // Энтотомол. обозр. 2008. Т. 87, вып. 2. С. 255—264.
- Кипятков В. Е., Шендерова С. С. Эндогенный ритм репродуктивной активности цариц рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 5. С. 40—52.
- Ллойд Э., Ледерман В. Справочник по прикладной статистике. Т. 1. М.: Финансы и статистика, 1989. 510 с.
- 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., Сорокина А. П. Влияние физиологии хозяина на диапаузу и интенсивность заражения *Trichogramma sacosociae* March., *T. evanes-*

- cens Westw. и *T. embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Инф. бюл. ВПС МОББ. 1986. Т. 14. С. 33—38.
- Разумова А. П. Годичные ритмы у географических популяций боярышничкового клеща *Tetranychus crataegi* Hirst (Acarina, Tetranychidae) // Энтомол. обзор. 1995. Т. 74, вып. 1. С. 227—233.
- Резник С. Я. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2011. Т. 47, вып. 6. С. 434—443.
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. О прямом влиянии фотопериода на диапаузу *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, вып. 5. С. 568—572.
- Резник С. Я., Войнович Н. Д., Умарова Т. Я. Экспериментальное исследование динамики доли заражающих самок и их плодовитости в ряду поколений трихограммы (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 375—382.
- Резник С. Я., Кац Т. С. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обзор. 2004. Т. 83, вып. 4. С. 776—785.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 275 с.
- Сорокина А. П. Конкуренция *Trichogramma evanescens* Westw. и *Trichogramma euproctidis* Gir. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) при массовом разведении // Энтомол. обзор. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 252—258.
- Сорокина А. П. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомол. обзор. 1987. Т. 66, вып. 1. С. 32—46.
- Сорокина А. П. Фототермические реакции, контролируемые диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области // Вестн. защ. раст. 2010. № 3. С. 51—54.
- Сорокина А. П., Двали Н. К. Биологические особенности *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Грузии // Бюл. ВИЗР. 1985. № 61. С. 10—15.
- Сорокина А. П., Масленникова В. А. Особенности фототермических реакций некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Вестн. Ленинград. 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. обзор. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 689—699.
- Тобias В. И. Паразитические насекомые — энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Тр. Рус. энтомол. общ-ва. 2004. Т. 75, вып. 2. С. 1—148.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтомол. общ-ва. 1977. Т. 59. С. 1—155.
- Чернышев В. Б., Гринберг Ш. М., Зотов В. А., Лебедев М. И., Афонина В. М. Адаптация культуры *Trichogramma evanescens* Westw. после изменения температурного режима // Тез. докл. 1-й Всес. конф. по промышл. развед. насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 55—56.
- Anderson J. F., Кауа Н. К. Diapause induction by photoperiod and temperature in the elm spanworm egg parasitoid, *Ooencyrtus* sp. // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1974. Vol. 67, N 6. P. 845—849.
- Boivin G. Overwintering strategies of egg parasitoids // Biological control with egg parasitoids. Wallingford, 1994. P. 219—244.
- Bonnemaison L. Diapause et superparasitisme chez *Trichogramma evanescens* Westwood (Hym. Trichogrammatidae) // Bull. Soc. Entomol. France. 1972. Vol. 77, N 5—6. P. 122—132.
- Brodeur J., McNeil J. N. Biotic and abiotic factors involved in diapause induction of the parasitoid, *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae) // J. Insect Physiol. 1989. Vol. 35, N 12. P. 969—974.
- Denlinger D. L. Regulation of diapause // Annu. Rev. Entomol. 2002. Vol. 47. P. 93—122.
- Eskafi F. M., Legner E. Fecundity, development, and diapause in *Hexacola* sp. near *websteri*, a parasite of *Hippelates* eye gnats // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1974. Vol. 67, N 5. P. 769—777.

- Griffiths K. J. Development and diapause in *Pleolophus basizonus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Canad. Entomol.* 1969. Vol. 101, N 9. P. 907—914.
- Hoffmann M. P., Ode P. R., Walker D. L., Gardner J., Nouhuys S. van, Shelton A. M. Performance of *Trichogramma ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on factitious hosts, including the target host, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) // *Biol. Contr.* 2001. Vol. 21, N 1. P. 1—10.
- Kenis M. Biology of *Coeloides sordidator* (Hymenoptera: Braconidae), a possible candidate for introduction against *Pissodes strobi* (Coleoptera: Curculionidae) in North America // *Biocon. Sci. Techn.* 1997. Vol. 7, N 1. P. 153—164.
- 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.
- Li Wen Xiang, Li Jian Cheng, Coudron T. A., Lu Zi Yun, Pan Wen Liang, Liu Xiao Xia, Zhang Qing Wen. Role of photoperiod and temperature in diapause induction of endoparasitoid wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 2008. Vol. 101, N 3. P. 613—618.
- Milonas P. G., Savopoulou-Soultani M. Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae): role of photoperiod and temperature // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 2000. Vol. 93, N 3. P. 512—518.
- Polgár L. A., Hardie J. Diapause induction in aphid parasitoids // *Entomol. Exp. Appl.* 2000. Vol. 97, N 1. P. 21—27.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. Diapause induction in *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of thermosensitivity // *J. Appl. Entomol.* 2008. Vol. 132, N 6. P. 502—509.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity // *J. Appl. Entomol.* 2011a. Vol. 135, N 6. P. 438—445.
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Vaghina N. P. Maternal regulation of *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) diapause: Photoperiodic sensitivity of adult females // *Biol. Contr.* 2011b. Vol. 57, N 2. P. 158—162.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. Multigenerational maternal effect on diapause induction in *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Biocon. Sci. Techn.* 2012. Vol. 22, N 4. P. 429—445.
- Ryan R. B. Maternal influence on diapause in a parasitic insect *Coeloides brunneri* Vier. (Hymenoptera: Braconidae) // *J. Insect Physiol.* 1965. Vol. 11, N 10. P. 1331—1336.
- Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin. II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis* // *J. Insect Physiol.* 1966. Vol. 12, N 5. P. 569—581.
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. *Insect Clocks*. Amsterdam, 2002. 560 p.
- Schmuck R., Mager H., Künast Ch., Bock K.-D., Strock-Weyhermüller S. Variability in the reproductive performance of beneficial insects in standard laboratory toxicity assays — Implications for hazard classification of pesticides // *Ann. Appl. Biol.* 1996. Vol. 128, N 3. P. 437—451.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York, 1986. 411 p.
- Voinovich N. D., Reznik S. Ya., Vaghina N. P. Comparative analysis of maternal and grand-maternal photoperiodic responses of *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Europ. J. Entomol.* 2013. Vol. 110, N 3. P. 451—460.
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species // *Entomophaga*. 1990. Vol. 35, N 1. P. 23—29.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
E-mail: reznik1952@mail.ru

Поступила 3 V 2013.

SUMMARY

Variations in the tendency to diapause were investigated in 5 sequential generations of 6 parthenogenetic clones of *Trichogramma telengai* Sor. reared under constant laboratory conditions (temperature of 20 °C and day length of 18 h). 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 clones were positively correlated, the dynamics of the proportion of diapausing progeny in one of the studied clones was significantly different from that in the other clones reared at the same conditions. Moreover, the differences among subclones originated from the same female were also revealed. The analysis of the results suggests that the interclonal variations in the proportion of diapausing progeny were at least partly caused by endogenous factors. The differences between clones can arise during the development of one generation but can also damp very fast or, at least, they are not accumulated over generations. These variations are probably based on the same epigenetic mechanisms that form the basis of the maternal effect on the progeny diapause in *Trichogramma* species.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ «СПОНТАННОЙ» ДИНАМИКИ ТЕНДЕНЦИИ К ДИАПАУЗЕ В РЯДУ ПОКОЛЕНИЙ TRICHOGRAMMA TELENGAI SOR. (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE). Войнович Н. Д., Резник С. Я. и Вагина Н. П. Энтومол. обзор., 2013, том 92, вып. 3.

В лабораторных условиях была исследована изменчивость тенденции к диапаузе в 5 последовательных поколениях 6 партеногенетических клонов *Trichogramma telengai* Sor., развивающихся в константных условиях (температура 20 °С, длина дня 18 ч). Тенденцию к диапаузе оценивали по доле потомства, диапаузирующего при температурах 13, 14 и 15 °С. Хотя изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях разных клонов были скоррелированы, динамика доли диапаузирующих особей в потомстве самок одного из клонов существенно отличалась от таковой у других клонов, разводимых в тех же условиях. Более того, были отмечены различия между субклонами одного клона, происходящими от одной самки лабораторной популяции. Анализ результатов опыта показал, что межклональная изменчивость динамики доли диапаузирующего потомства вызывается, по крайней мере частично, эндогенными факторами. Различия между клонами могут возникать на протяжении одного поколения, но быстро затухают или, во всяком случае, не накапливаются со сменой поколений. Изменчивость такого рода, вероятно, базируется на тех же эпигенетических механизмах, которые играют важную роль в осуществлении материнского влияния на диапаузу трихограмм. Ил. 5.

Ключевые слова: трихограмма, диапауза, изменчивость, эндогенные факторы.