



УДК 591.5 (595.792)

О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ИНДУКЦИЮ ЗАРАЖЕНИЯ ХОЗЯИНА САМКАМИ *TRICHOGRAMMA BUESI* VOEGELE (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE)

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

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: sreznik@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Лабораторные исследования показали, что самки паразитоида – яйцееда *Trichogramma buesi* – начинают заражение яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* при 25 °С быстрее, чем при 15 °С. Очевидно, высокая температура увеличивает активность поиска, обследования и заражения хозяев. Более того, большинство самок, начавших заражение при 25 °С, продолжили его и после снижения температуры до 15 °С. В отсутствие яиц хозяина или в темноте (когда трихограммы не начинают заражать) высокотемпературная экспозиция не влияет на дальнейшее заражение. Специальные опыты показали, что для стимуляции продолжения заражения при низкой температуре самка трихограммы должна заразить при высокой температуре хотя бы одно яйцо хозяина. Таким образом, для отдельной самки минимальная эффективная длительность высокотемпературной экспозиции равна нескольким минутам, необходимым для заражения одного хозяина. Время от предоставления хозяев до начала их заражения заметно варьирует даже у самок лабораторной линии, содержащихся в стандартных условиях, поэтому на популяционном уровне влияние высокой температуры на дальнейшее заражение растет с продолжительностью высокотемпературной экспозиции.

Ключевые слова: заражение, насекомые–паразитоиды, поведение, температура, *Trichogramma buesi*, Hymenoptera, Trichogrammatidae

ON THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE INDUCTION OF HOST PARASITIZATION BY *TRICHOGRAMMA BUESI* VOEGELE (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES

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

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: sreznik@zin.ru

ABSTRACT

Laboratory experiments demonstrated that females of the egg parasitoid *Trichogramma buesi* started parasitization of the Angoumois grain moth, *Sitotroga cerealella*, eggs at 25 °C faster than at 15 °C. Obviously, high temperature increases host search, inspection, and parasitization activity. Moreover, most of females that started to parasitize at 25 °C, continued parasitization at 15 °C. However, in the absence of host eggs or in the dark (when *Trichogramma* did not start to parasitize) high temperature did not influence further parasitization. Special experiments show that parasitization of at least one host is necessary to promote further parasitization at low temperature. Thus, the minimal effective time of exposure to high temperature in an individual female is equal to several minutes which are required to parasitize one host egg. However, the period of time from offering hosts to the beginning of parasitization vary considerably even among females of laboratory line kept under standard conditions, and, that is why, at the population level the effect on the further parasitization gradually increases with the duration of the exposure to high temperature.

Key words: parasitization, insect parasitoids, behavior, temperature, Hymenoptera, *Trichogramma buesi*, Trichogrammatidae

*Автор-корреспондент / Corresponding author.

ВВЕДЕНИЕ

Температура, один из важнейших факторов окружающей среды, влияет на самые разные аспекты жизнедеятельности насекомых. От температуры зависят интенсивность физиологических процессов, скорость роста и развития, активность проявления различных форм поведения (Ratte 1985; Honek and Kocourek 1990; Чернышев 1996; Lopatina et al. 2007; Irlich et al., 2009). Помимо витальных (прямых) эффектов, температура может оказывать также и сигнальное действие, участвуя в регуляции сезонных и суточных циклов активности насекомых (Данилевский 1961; Тыщенко 1977, 1980; Заславский 1984; Tauber et al. 1986; Saunders 2002; Саулич и Волкович 2004). Конечно, температура может оказывать одновременно и витальное, и сигнальное действие. Так, например, при снижении температуры развитие замедляется, и, кроме того, низкая температура может индуцировать диапаузу. Аналогично суточный терморитм может влиять на активность насекомого как непосредственно, так и опосредованно, являясь датчиком времени для циркадианных ритмов. Разграничение разных типов действия температуры нередко представляет собой методически весьма сложную задачу (см. Заславский и др. 1999; Karpova and Reznik 2002).

Объект нашего исследования, *Trichogramma buesi* Voegele, принадлежит к обширному роду насекомых – паразитоидов, которые не только широко используются в биологической борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства (Smith 1996), но также являются прекрасным модельным объектом для самых различных лабораторных и полевых исследований. Как было неоднократно показано для разных видов трихограмм (библ. см. Резник и др. 2001; Reznik et al. 2001, 2003, 2009), при предоставлении малопредпочитаемых хозяев многие самки задерживают начало заражения. Дальнейшие исследования (Резник и Вагина 2006; Reznik et al. 2009) показали, что при росте температуры средняя длительность периода задержки заражения снижается. Зависит от температуры и итоговая доля самок, приступивших к заражению яиц данного вида хозяина.

Заметим, что механизм этого эффекта остается неясным. Как уже упоминалось, активность самых разных форм поведения насекомых может увеличиваться с ростом температуры, но при ее

снижении обычно наблюдается возвращение к исходному уровню активности, а обнаруженный нами эффект стабилен: большинство самок, начавших заражение, уже не прекращают его (Резник и Вагина 2006). Такая стабильность эффекта типична для реакций, опосредованных нейроэндокринной системой насекомого, и позволяет предположить сигнальное действие температуры. С другой стороны, линейная зависимость скорости индукции заражения от температуры (Reznik et al. 2009), сходная с обычной для насекомых термолабильностью роста и развития, позволяет провести аналогии с морфогенезом, предположить существование «термолабильного этогенеза», определяющего, в частности, и момент начала заражения. Кроме того, высокая температура ускоряет старение насекомых, нередко сопровождающееся расширением специфичности питания и яйцекладки (Withers et al. 2000), а задержка заражения особенно часто отмечается именно при предоставлении малопредпочитаемых хозяев (Резник и др. 2001; Reznik et al. 2001, 2003). Очевидно, для уточнения механизма влияния температуры на заражение хозяев самками трихограмм необходимы дальнейшие исследования.

Данная работа была посвящена двум основным вопросам: каково минимальное время воздействия высокой температуры, необходимое для индукции заражения хозяина, и на каком этапе заражения, стимулированного высокой температурой, эффект становится стабильным, т. е. проявляется и при более низкой температуре?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе была использована лабораторная линия *T. buesi*, на протяжении многих поколений развивавшаяся в яйцах зерновой моли *S. cerealella* в константных условиях при длине светового дня 18 ч и температуре 20 °С. Для запуска каждой повторности каждого опыта несколько тысяч яиц зерновой моли, приклеенных к картонной карточке, на 2–4 ч предоставляли для заражения примерно 1000 имаго *T. buesi*. Известно (Резник и др. 1998), что в лабораторных условиях вылет имаго трихограмм происходит в течение первых часов после включения света. Когда начинался вылет потомства, все особи, вылетевшие в течение первого дня, уничтожались незадолго до включения света. Таким образом, на следующий

день через 4 ч после включения света пробирка содержала практически одновозрастных особей, которые и были использованы для проведения опытов. Всех подопытных самок поодиночке рассаживали в небольшие стеклянные пробирки, для подкормки на стенку пробирки наносили узкую полоску 50% раствора меда.

Все эксперименты были проведены при длине светового дня 12 ч и влажности около 75%. Опыты, результаты которых использованы в данной работе, состояли из двух этапов. Первый этап полностью или частично проходил при высокой температуре (25 °С), второй – при низкой (15 °С). Различия между опытами и между вариантами одного опыта состояли в длительности воздействия высокой температурой и в обстоятельствах, сопутствующих этому воздействию (описание методики отдельных опытов приведено ниже). Во время второго этапа всех опытов каждой самке на 48 ч предоставляли для заражения 50–60 яиц зерновой моли, наклеенных на полоску плотной бумаги. Затем карточку с яйцами помещали в условия, оптимальные для развития личинок *T. buesi* (25 °С). После завершения развития личинок трихограммы зараженные яйца темнеют. По наличию потемневших яиц зерновой моли и определяли долю самок, заражавших яйца зерновой моли в каждой повторности каждого варианта каждого опыта. Так как доля заражающих самок заметно варьирует в последовательных поколениях лабораторной линии даже в константных условиях (Резник и др. 1996), варианты одного опыта проводили с равным количеством самок одного поколения, распределение самок по вариантам было рандомизировано, а повторности одного опыта проводили с несколькими последовательными поколениями лабораторной линии.

Единицей статистической обработки была повторность данного варианта опыта, включавшая 25–50 особей (число и объем повторностей каждого опыта приведены ниже). На рисунках и в тексте для усреднения результатов использовали медианы и квартили. Перед дальнейшей статистической обработкой процентные доли ранжировали в пределах каждого опыта, ранги использовали для дисперсионного анализа и сравнения вариантов с помощью теста Тьюки. Кроме того, был использован критерий χ^2 в модификации Мантеля-Хенцеля. Все вычисления произведены с помощью программы Systat 10.2.

Первый опыт. В начале первого опыта всем самкам предоставляли для заражения карточку с 50–60 яйцами зерновой моли и сразу же помещали в соответствующий температурный режим: 25 °С для экспериментальных вариантов и 15 °С – для контрольных. Экспериментальные варианты первого опыта различались по времени пребывания самок при температуре 25 °С: 1, 2 или 4 ч. Сразу после высокотемпературной экспозиции карточку с яйцами хозяина заменяли на новую и самок переносили на 48 ч в температуру 15 °С. Таким образом, варианты опыта различались также и временем смены карточки. Соответственно, в первом опыте было три контрольных варианта. В каждом из них высокотемпературная экспозиция отсутствовала, самок переносили в 15 °С сразу после предоставления первой карточки с яйцами зерновой моли, но замена карточки на новую в трех контрольных вариантах происходила через 1, 2 и 4 ч после получения первой карточки. После замены карточки самок оставляли еще на 2 дня при температуре 15 °С. Первый опыт был осуществлен в 10 повторностях, в каждой из которых было по 25 самок на вариант.

Второй опыт. В начале второго опыта все самки также получали карточки с 50–60 яйцами хозяина. В двух экспериментальных вариантах трихограмм на протяжении 48 ч содержали при 15 °С, но дважды подвергали 4-часовому воздействию температуры 25 °С, причем в первом варианте высокотемпературные импульсы приходились на начало фотофазы (первые 4 ч после включения света), а во втором варианте – на начало скотофазы (первые 4 ч после выключения света). В двух контрольных вариантах самок содержали в течение 2 дней при постоянной температуре 15 °С или 25 °С. После этого карточки с яйцами хозяина заменяли на новые, и всех самок содержали 2 дня при температуре 15 °С. Второй опыт был осуществлен в 8 повторностях, в каждой из которых было по 25 самок на вариант.

Третий опыт. Первый день третьего опыта все самки проводили при температуре 25 °С. Различия между вариантами состояли в том, что в первом варианте самки получали стандартную карточку с 50–60 яйцами зерновой моли, во втором варианте на карточку были наклеены пустые хорионы, оставшиеся после выхода гусениц, а в третьем – чешуйки с крыльев и тела имаго. В четвертом, контрольном варианте в пробирку по-

мещали чистую карточку. Через 24 ч всем самкам давали новую карточку с яйцами хозяина и после этого содержали их 2 дня при температуре 15 °С. Третий опыт был проведен в 12 повторностях, в каждой – по 25 самок на вариант.

Четвертый опыт. В начале этого опыта всем самкам при 25 °С предоставляли для заражения карточку с яйцами зерновой моли. В отличие от предыдущих экспериментов за самками велось непрерывное наблюдение. Когда первая особь начинала обследовать яйца зерновой моли антеннами (обычно это предшествует заражению), то карточку с яйцами сразу же заменяли на новую, а пробирку с самкой на 2 суток помещали в условия с температурой 15 °С. Следующей самке, начавшей обследование, позволяли заразить одно яйцо хозяина и только затем заменяли карточку и помещали пробирку в условия с низкой температурой. Время переноса в низкую температуру (т.е. время обследования или заражения первого хозяина) регистрировали для каждой самки отдельно. Так, чередуя процедуры отбора самок, первый этап опыта продолжали около 6 ч (обычно к этому времени в высокой температуре оставалось менее половины исходного количества особей). После этого всем оставшимся самкам также давали новую карточку и помещали в условия с низкой температурой. Таким образом, вся исходная выборка была разделена на три группы: 1) самки, начавшие обследование и заразившие одно яйцо хозяина, 2) самки, начавшие обследование, но не заразившие ни одного хозяина, и 3) самки, не начавшие обследование хозяев. Принадлежность трихограмм к одной из этих групп определяли по результатам наблюдения за их поведением и затем подтверждали по карточкам, предоставленным самкам на первом этапе опыта (наличие одного зараженного яйца у самок из первой группы и отсутствие зараженных хозяев у самок из второй и третьей групп). Долю самок, заражавших яйца зерновой моли во время второго этапа опыта, определяли для каждой из трех групп отдельно. Всего было проведено 14 повторностей этого опыта, каждая включала 50 самок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первый опыт. В контрольных вариантах влияние длительности первой экспозиции при температуре 15 °С на долю самок, заражавших

яйца зерновой моли во время первого и второго этапов опыта, не было достоверным, поэтому для дальнейшего анализа результаты трех контрольных вариантов были объединены. Обработка всей совокупности данных показала, что доля самок *T. buesi*, начавших заражение яиц зерновой моли, нарастала по мере увеличения продолжительности экспозиции при температуре 25 °С (Рис. 1А). Более того, эта закономерность проявилась и во время второго этапа опыта, когда все самки находились в одинаковых условиях (Рис. 1В). Причина такого последствия – тенденция самок продолжать заражение даже после изменения условий внешней среды. Количественно эта тенденция может быть оценена как процент самок, продолживших при 15 °С заражение, начатое при 25 °С. В первом опыте этот показатель не зависел от продолжительности высокотемпературной экспозиции, составив по совокупности вариантов 92% (80–100%) – здесь и в дальнейшем приведены медианы и квартили. Для сравнения: среди особей, не заражавших при 25 °С, доля самок, начавших заражение при 15 °С, составила всего 14% (10–16%).

Второй опыт. Позиция высокотемпературного импульса в фотопериоде оказалась весьма важной для индукции заражения (Рис. 2). Если две 4-часовых экспозиции, приходящиеся на начало фотофазы, производили практически тот же эффект, что и двухдневное непрерывное пребывание при 25 °С, то такое же воздействие, оказываемое в темноте, по своим результатам не отличалось от варианта с постоянным пребыванием при 15 °С (Рис. 2А). Более того, доля самок, заражавших во время второго этапа опыта, в варианте с термофазой, приходящейся на скотофазу, была достоверно ниже, чем в низкотемпературном контроле (Рис. 2В). Как и в первом эксперименте, эффект оказался стабильным, причем доля особей, продолживших заражение, и во втором опыте не зависела от варианта, составив 80% (64–90%). Доля самок, начавших заражение во время второго этапа опыта, также не зависела от варианта, но была много ниже: 10% (0–23%).

Третий опыт. Результаты третьего опыта однозначны: доля особей, заражавших яйца зерновой моли при 15 °С, возрастала после высокотемпературного импульса только в том случае, если высокая температура действовала в присутствии нормальных яиц хозяина (Рис. 3). Пустые хорионы и чешуйки бабочек в этом отношении не отличались

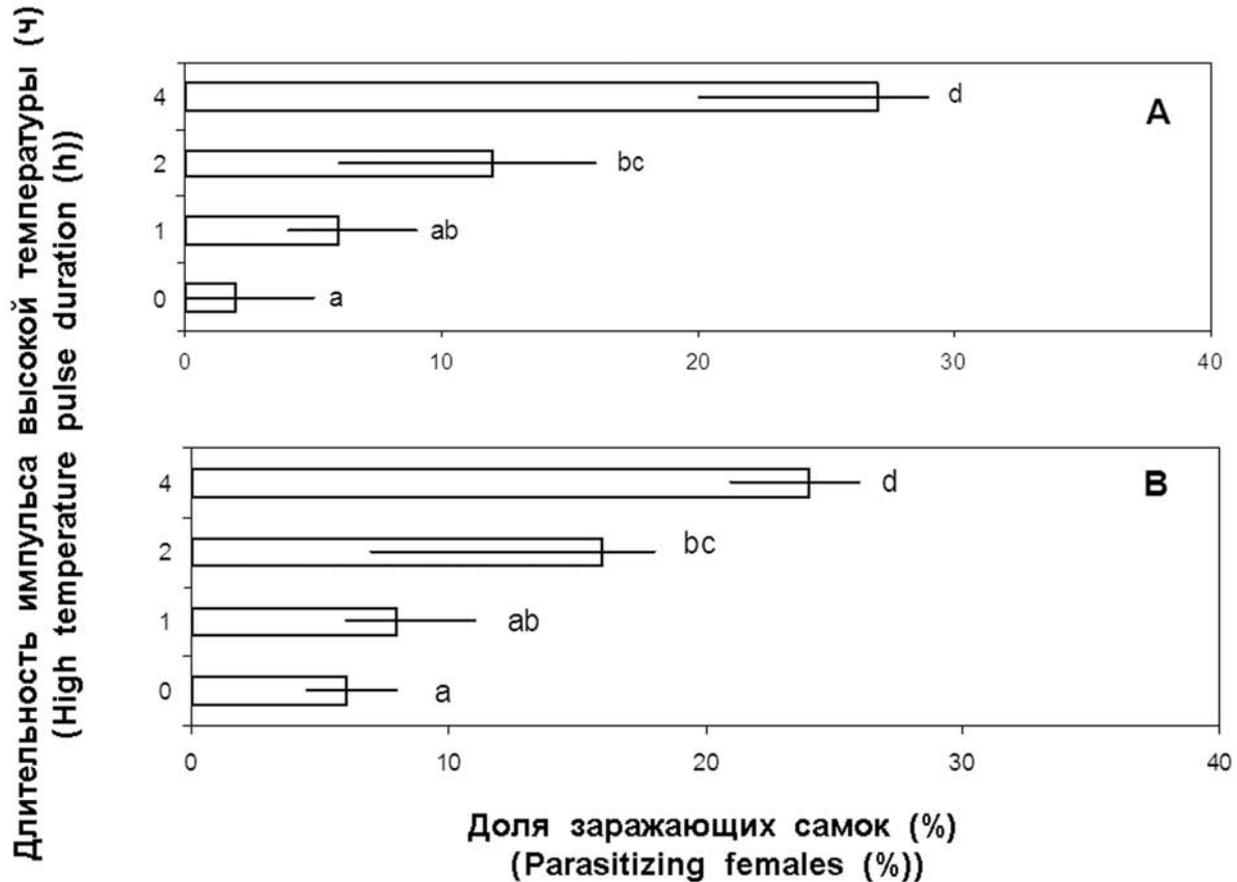


Рис. 1. Влияние длительности высокотемпературного импульса на заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma buesi*: А – доля самок, заражавших **во время** высокотемпературного импульса (при 25 °С); В – доля самок, заражавших при 15 °С в течение 48 ч **после** воздействия высокотемпературного импульса. Приведены медианы и квартили, разными буквами помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, перед тестом данные ранжированы).

Fig. 1. Influence of high temperature pulse duration on parasitization of the grain moth eggs by *Trichogramma buesi* females: А – the percentage of females that parasitized **during** the high temperature pulse (at 25 °С); В – the percentage of females that parasitized at constant temperature of 15 °С during 48 h **after** the high temperature pulse. Medians and quartiles are given, values with different letters are significantly different ($p < 0.05$, Tukey test of ranked data).

от контроля (чистых карточек). Напомним, что на Рис. 3 представлены только результаты второго этапа опыта, когда нормальные яйца зерновой моли были предоставлены для заражения всем самкам.

Четвертый опыт. Результаты последнего эксперимента (Рис. 4) уточнили данные предыдущего опыта: для индукции стабильного «состояния заражения» большинству самок было необходимо заразить хотя бы одно яйцо хозяина. Если процесс заражения, начатого при 25 °С, прерывался на стадии обследования яйца хозяина, то вероятность продолжения заражения при 15 °С резко снижа-

лась. Что же касается особей, не приступивших к обследованию хозяина за первые несколько часов пребывания при 25 °С, то они крайне редко начинали заражение при низкой температуре (Рис. 4).

Как было отмечено выше, наблюдение за поведением самок продолжалось около 6 часов, однако большая часть особей, приступивших к обследованию яиц хозяина, делала это на протяжении первых часов опыта (Рис. 5). Анализ результатов с помощью критерия Мантеля–Хенцеля показал, что доля особей, продолживших заражение, среди самок, заразивших первого хозяина во время

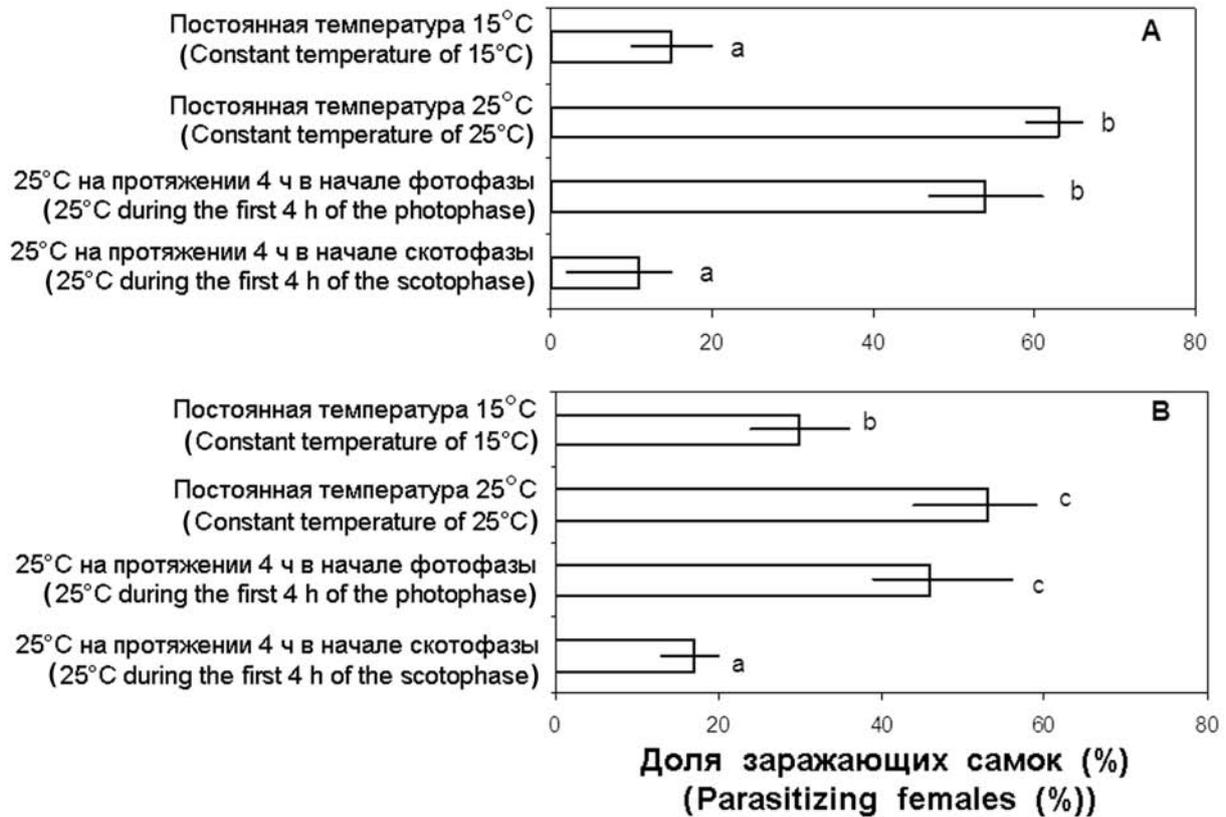


Рис. 2. Влияние термо- и фотопериода на заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma buesi*: А – доля самок, заражавших во время 48-часового воздействия указанного фототемпературного режима; В – доля самок, заражавших в течение 48 ч при постоянной температуре 15 °С после 48-часового воздействия указанного фототемпературного режима. Приведены медианы и квартили, разными буквами помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, перед тестом данные ранжированы).

Fig. 2. Influence of thermo- and photoperiod on parasitization of the grain moth eggs by *Trichogramma buesi* females: А – the percentage of females that parasitized during 48 h under the indicated photothermic conditions; В – the percentage of females that parasitized during 48 h at constant temperature of 15 °С after the 48 h – long influence of indicated photothermic conditions. Medians and quartiles are given, values with different letters are significantly different ($p < 0.05$, Tukey test of ranked data).

первого часа наблюдений, достоверно ($p = 0.005$) выше, чем среди самок, начавших заражение позднее (77% и 46% соответственно). Однако самки, начавшие заражать во время 2-го, 3-го и дальнейших часов опыта, по этому параметру не различались ($p = 0.67$). Аналогичная разница была выявлена и у тех самок, у которых заражение было прервано на стадии обследования: среди особей, начавших обследовать хозяина во время первого часа наблюдений, при низкой температуре заражали 17%, а среди остальных – только 9%, но эти различия оказались недостоверными ($p = 0.25$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Начиная обсуждение результатов, необходимо отметить, что свойственная насекомым, относящимся ко многим таксонам, задержка начала яйцекладки, обусловленная остановкой или замедлением оогенеза (Данилевский 1961; Тыщенко 1980; Заславский 1984; Ratte 1985; Tauber et al. 1986; Чернышев 1996; Саулич и Волкович 2004), не имеет к данному случаю никакого отношения. Самки *T. buesi*, как и большинство других видов рода *Trichogramma*, вылетают со значительным числом зрелых яиц, готовых к откладке, и при со-

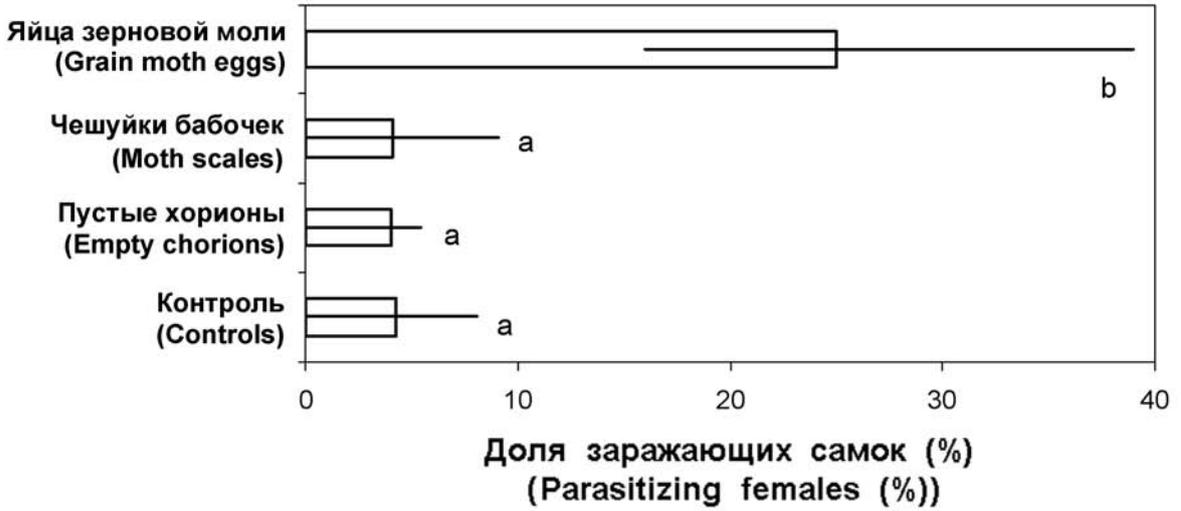


Рис. 3. Участие различных стимулов в температурной индукции заражения яиц зерновой моли самками *Trichogramma buesi*. Приведена доля самок (медианы и квартили), заражавших в течение 48 ч при 15 °С **после** 24-часового воздействия температуры 25 °С в сочетании с указанными стимулами. Разными буквами помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, перед тестом данные ранжированы).

Fig. 3. Involvement of various stimuli in the temperature induction of parasitization of the grain moth eggs by *Trichogramma buesi* females. The percentage of females (medians and quartiles) that parasitized during 48 h at 15 °C **after** the 24 h – long influence of indicated stimuli at 25 °C is given. Values with different letters are significantly different ($p < 0.05$, Tukey test of ranked data).

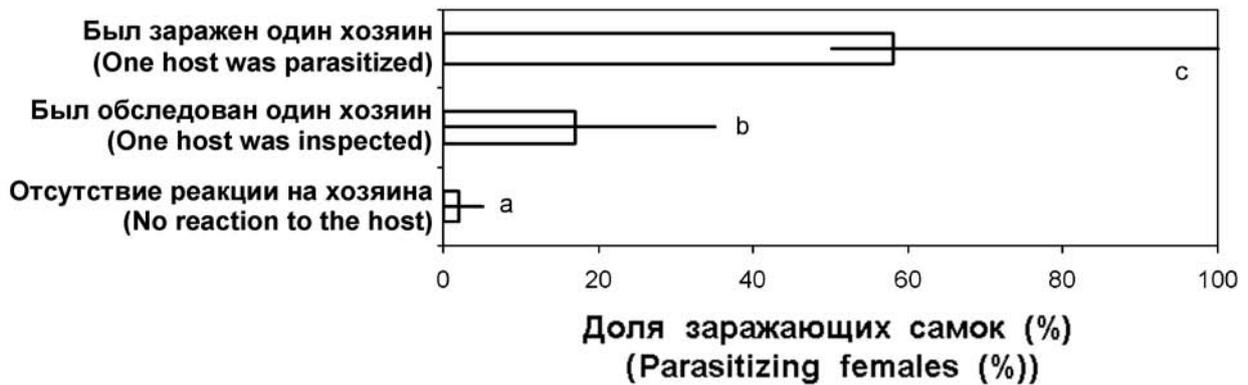


Рис. 4. Влияние предшествующего опыта на заражение яиц зерновой моли самками *Trichogramma buesi*. Приведены доли самок (медианы и квартили), заражавших в течение 48 ч при 15 °С, определенные для трех групп особей, различающихся опытом, приобретенным в ходе **предшествующего** контакта с хозяином при 25 °С. Разными буквами помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, перед тестом данные ранжированы).

Fig. 4. Influence of experience on parasitization of the grain moth eggs by *Trichogramma buesi* females. The percentage (medians and quartiles) of females that parasitized during 48 h at 15 °C was separately calculated for three groups of individuals differed in the experience acquired during **preceding** contact with the host at 25 °C. Values with different letters are significantly different ($p < 0.05$, Tukey test of ranked data).

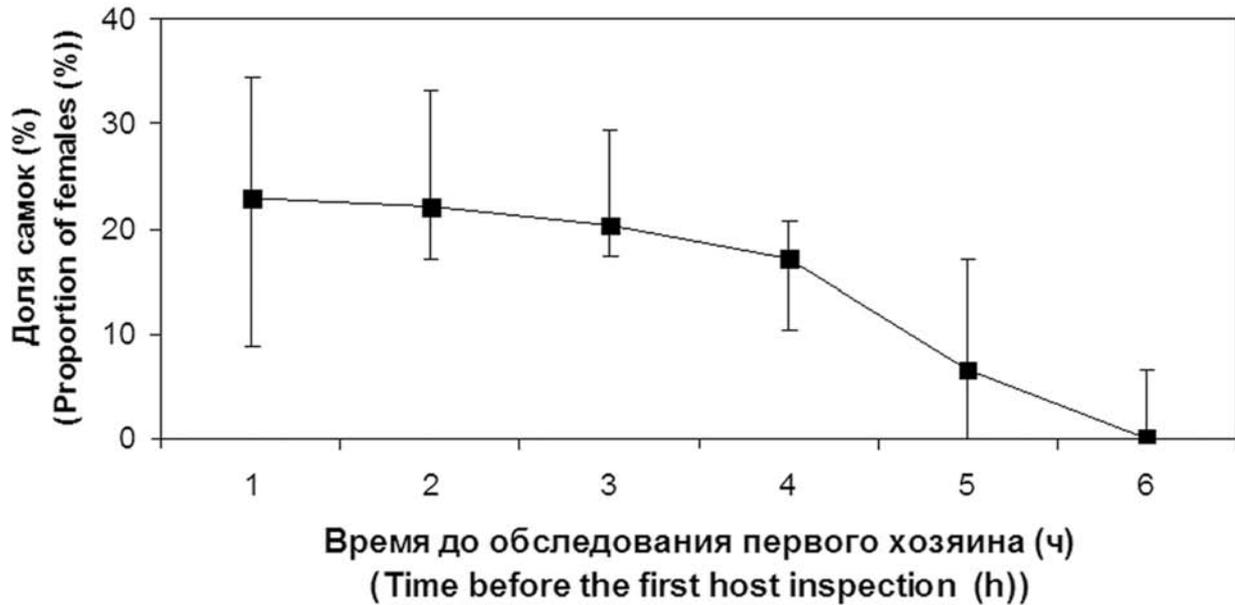


Рис. 5. Распределение самок *Trichogramma buesi* по времени от предоставления яиц зерновой моли до обследования первого из них при 25 °С. Приведены процентные доли самок (медианы и кватили). Самки, не обследовавшие ни одного яйца, в расчет не принимались.

Fig. 5. Distribution of *Trichogramma buesi* females over period of time from offering the grain moth eggs to inspection of the first egg at 25 °C. Percentages (medians and quartiles) of females are given. Females that did not inspect any egg were excluded from consideration.

четании ряда благоприятных факторов (высокая температура, предпочитаемый хозяин и т.п.) начинают заражение в течение первых часов после вылета (Reznik et al. 2001, 2003, 2009). У самок, задерживающих заражение, оно блокируется на стадии обнаружения и начала обследования хозяина (Резник и др. 2001). Следовательно, длительность периода, предшествующего началу заражения, определяется именно этогенезом (изменениями в поведении), а не оогенезом.

Впрочем, результаты данного исследования не укладываются также и в рамки гипотезы о «термоллабильном этогенезе» или «таймере» (см. Reznik et al. 2009): сама по себе высокотемпературная экспозиция не влияет на вероятность заражения после снижения температуры. Этот эффект проявляется только при освещении (Рис. 2) и только в присутствии хозяина (Рис. 3). Очевидно, в отсутствие яиц хозяина или в темноте, когда трихограммы не начинают заражать (Резник и др. 2009), высокотемпературная экспозиция не стимулирует дальнейшее заражение. Напротив, подъем тем-

пературы в темноте приводит к небольшому, но достоверному снижению доли самок, начавших заражение (Рис. 2В). Известно, что и сигнальное, и витальное действие температуры на развитие насекомых во многом зависит от фотопериода, на фоне которого оно осуществляется (Данилевский 1961; Тыщенко 1977, 1980; Заславский 1984; Tauber et al. 1986; Saunders 2002; Саулич и Волкович 2004; Lopatina et al. 2007). Однако в данном случае, как будет показано ниже, термолабильная индукция заражения, скорее всего, базируется на прямом влиянии температуры на активность насекомого.

Стимулирующее влияние высокой температуры на двигательную активность подробно исследовано у многих насекомых, в том числе и у трихограмм (Forsse et al. 1992; Fournier and Boivin 2000; Hansen 2000; Suverkropp et al. 2001). Доля заражающих самок также растет с температурой (Pak and van Heiningen 1985; Сорокина 1987; Pavlik 1992; Schmidt 1994; Carrière and Boivin 2001; Резник и Вагина 2006; Reznik et al. 2009). Неудивительно, что уже довольно давно была

выдвинута гипотеза о том, что отказ от заражения детерминирован низкой поисковой активностью (Pak and van Heiningen 1985). Однако в результате специальных исследований (Резник и др. 2001) было показано, что у самок *T. principium*, отказывающихся от заражения, двигательная активность не ниже, чем у заражающих, но обследование яиц хозяина не наблюдается, несмотря на случайные контакты, происходящие во время движения. Сходные наблюдения были ранее сделаны и другими авторами (Сорокина 1983; Pak and Jong 1987; Hohmann et al. 1988; Schmidt 1994; Bjorksten and Hoffmann 1998b; Monje et al. 1999): некоторые самки трихограмм пробегали по яйцам вполне пригодных хозяев, даже не останавливаясь для их обследования. Очевидно, последовательность поведенческих актов, приводящая к откладке яйца, у самок, «задерживающих заражение», прерывается именно на стадии перехода от случайного контакта к обследованию хозяина. Температура может влиять на вероятность этого перехода, изменяя восприятие стимулов, исходящих от потенциальных хозяев, и/или интенсивность реакций, вызываемых этими стимулами (Иванов 2000; Samietz et al. 2006; Kroder et al. 2007; Irlich et al. 2009). Впрочем, если допустить, что даже у самок, «готовых к заражению», вероятность перехода от контакта к обследованию высока, но не равна 100%, то вызванный повышением температуры рост двигательной активности, приводящий к увеличению числа случайных контактов с хозяином, также может способствовать началу заражения.

Однако прямым влиянием температуры исследуемое явление не исчерпывается: трихограммы продолжают заражение и после снижения температуры. Если в предыдущих исследованиях (Резник и Вагина 2006; Reznik et al. 2009) стабильная тенденция к заражению была индуцирована в результате постоянного или периодического влияния высокой температуры на протяжении 1–2 дней, то в данной работе стабильный эффект был достигнут за несколько часов. Как ясно из результатов последнего опыта, минимальная эффективная продолжительность высокотемпературной индукции равна времени заражения одного хозяина, так как именно заражение хотя бы одного хозяина обеспечивает стабильность эффекта.

Аналогичные результаты дали эксперименты, проведенные по другой схеме с другими видами трихограмм (Klomp et al. 1980; Scholz 1991; Nurin-

dah et al. 1999; Steidle et al. 2001): самки, уже успевшие заразить хотя бы одного хозяина, приступали к заражению следующих хозяев гораздо чаще, чем «неопытные». Рост вероятности заражения после «приобретения первого опыта», как правило, объяснялся различными формами обучения. Однако имеющиеся данные позволяют предположить, что стабильность состояния заражения у трихограмм (по крайней мере, частично) базируется на гормональном механизме.

Основным доводом в пользу этой гипотезы служит тот факт, что переход от задержки к заражению имеет характер «скачка» или «переключения» (Резник и др. 2001; Reznik et al. 2001, 2003). Реакция насекомых-паразитов на присутствие хозяев, пригодных для заражения, в значительной степени обусловлена экистероидными гормонами (Bodin et al. 2009). Скачкообразные изменения в поведении могут вызываться «залповым» выделением гормона, резко меняющего мотивацию к определенной форме поведения (Barton Browne 1993; Scott et al. 2001; Trumbo et al. 2004). Заметим, что именно динамика мотивации рассматривается в качестве причины задержки заражения непригодных хозяев: чем выше мотивация к откладке яиц, тем меньший стимул требуется для осуществления соответствующей реакции (Vet et al. 1990; Roitberg 1993; McGregor 1997; Withers et al. 2000; Städler 2002). Напротив, обучение, как правило, приводит к градуальным изменениям. Хотя в ряде случаев поведение паразитов меняется уже после заражения первого хозяина (Klomp et al. 1980; Scholz 1991; Steidle et al. 2001; Nurindah et al. 1999), эффект обычно постепенно усиливается по мере «накопления опыта» (Eisenstein and Reep 1985; Hansell 1985; Vet and Groenewold 1990; Turlings et al. 1993; Резник 1993; Vinson 1998).

Кроме того, изменения в поведении, вызванные обучением, обычно относительно кратковременны и без подкрепления затухают. Конечно, такая форма обучения, как импринтинг, индуцирует именно скачкообразные и стабильные изменения в поведении, но у насекомых подобные случаи чрезвычайно редки (Eisenstein and Reep 1985; Hansell 1985; Vet and Groenewold 1990; Turlings et al. 1993; Резник 1993; Vinson 1998). Например, увеличение вероятности заражения яиц зерновой моли, вызываемое обучением у самок *Trichogramma aff. brassicae*, сохраняется без подкрепления на протяжении 5 дней (Bjorksten and Hoffmann 1998a), но

проявляется всего лишь в некотором росте числа хозяев, зараженных за определенный промежуток времени, а в наших опытах заражающие самки качественно отличались от «отказывающихся».

Каков бы ни был механизм стабильности, ясно, что для индивидуальной самки минимальная продолжительность высокотемпературного импульса, необходимая для индукции стабильного «состояния заражения», фактически равна нескольким минутам, т.е. времени обследования и заражения одного хозяина. Однако на популяционном уровне по мере роста продолжительности высокотемпературной экспозиции эффект постепенно нарастает за счет того, что все большее количество самок приступает к заражению (Рис. 1 и 5). Возможные причины несинхронности начала заражения не исключают друг друга, а, напротив, скорее всего, действуют одновременно. Во-первых, поведение трихограмм при поиске, выборе и заражении яиц хозяина весьма изменчиво даже в пределах лабораторной линии (Резник 1995). Во-вторых, порции яиц хозяина, предоставляемые самкам, могли в определенной степени различаться как по числу, так и по пространственному расположению яиц, а обе эти характеристики влияют на индукцию заражения (Reznik and Umarova 1991; Voinovich et al. 1999). И, наконец, сам по себе стохастический характер исследуемого марковского процесса (контакт с хозяином, переход к его обследованию и т.п.) также предопределяет растянутость во времени даже при идеально выровненных условиях. В пользу значительной индивидуальной изменчивости самок трихограмм говорит, в частности, тот факт, что в четвертом опыте самки, начавшие заражение во время первого часа наблюдений при 25 °С, продолжали заражать при 15 °С значительно чаще, чем самки, начавшие заражение через 2–4 ч после предоставления хозяина. Таким образом, относительно более сильная тенденция к заражению яиц зерновой моли была зарегистрирована у одних и тех же особей на двух этапах опыта, проведенных при разных температурных условиях. Той же причиной, возможно, объясняется и некоторое увеличение доли самок, заражавших яйца зерновой моли при 15 °С, среди особей, обследовавших, но не заразивших при 25 °С.

Итак, судя по результатам данного исследования, термолабильность индукции заражения базируется на прямом влиянии температуры на

активность самок *T. buesi*, причем стабильность эффекта достигается успешным заражением хотя бы одного хозяина. Соответственно, минимальная эффективная длительность высокотемпературной индукции – время, необходимое для заражения одного яйца, хотя на популяционном уровне по мере роста продолжительности воздействия эффект нарастает. В целом можно представить себе следующую цепочку событий: высокая температура увеличивает активность поиска и усиливает реакцию самок на яйца зерновой моли, в результате чего паразитоиды через определенное время заражают первого хозяина (время до начала заражения зависит и от индивидуальных особенностей трихограммы). Приобретенный при этом опыт, в свою очередь, резко увеличивает вероятность заражения яиц зерновой моли при последующих предъявлениях, в том числе – и при более низкой температуре. Совокупным результатом становится стабильный эффект высокой температуры на вероятность заражения яиц малопредпочитаемого хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была осуществлена при частичной финансовой поддержке из средств программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» и государственного контракта «Уникальные фондовые коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН, рег. № 2-2.20)».

ЛИТЕРАТУРА

- Данилевский А.С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. 243 с.
- Заславский В.А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. 180 с.
- Заславский В.А., Зиновьева К.Б., Умарова Т.Я. и Резник С.Я. 1999. Взаимодействие циркадианного ритма, синхронизированного фото- и термопериодом и прямого действия света и температуры в определении динамики отрождения имаго двух видов трихограммы. *Энтомологическое обозрение*, 78: 3–14.
- Иванов В.П. 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. 279 с.
- Резник С.Я. 1993. Обучение в пищевой специализации насекомых. *Труды Зоологического института РАН*, 193: 5–72.

- Резник С.Я.** 1995. Внутривидовая изменчивость специфичности заражения насекомых-паразитовидов на примере трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Энтомологическое обозрение*, **74**: 507–515.
- Резник С.Я. и Вагина Н.П.** 2006. Влияние температуры на индукцию заражения у самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Зоологический журнал*, **85**: 48–53.
- Резник С.Я., Войнович Н.Д. и Умарова Т.Я.** 1996. Экспериментальное исследование динамики доли заражающих самок и их плодовитости в ряду поколений трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Зоологический журнал*, **75**: 375–382.
- Резник С.Я., Зиновьева К.Б., Умарова Т.Я. и Заславский В.А.** 1998. Зависимость ритма вылета имаго от фото- и термопериода у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Энтомологическое обозрение*, **77**: 17–25.
- Резник С.Я., Войнович Н.Д. и Умарова Т.Я.** 2001. Сравнительный анализ поведения заражающих и «задерживающих яйцекладку» самок *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Энтомологическое обозрение*, **80**: 545–555.
- Резник С.Я., Войнович Н.Д. и Карпова С.Г.** 2009. Суточные ритмы заражения яиц зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae) самками паразитоида-яйцеда *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Энтомологическое обозрение*, **88**: 16–28.
- Саулич А.Х. и Волкович Т.А.** 2004. Экология фотопериодизма насекомых. 275 с.
- Сорокина А.П.** 1983. Конкуренция *Trichogramma evanescens* Westw. и *Trichogramma euproctidis* Gir. при массовом разведении. *Энтомологическое обозрение*, **62**: 252–258.
- Сорокина А.П.** 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp.n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Энтомологическое обозрение*, **66**: 32–46.
- Тыщенко В.П.** 1977. Физиология фотопериодизма насекомых. *Труды Всесоюзного энтомологического общества*, **59**: 1–155.
- Тыщенко В.П.** 1980. Сигнальное и витальное действие экологических факторов. *Журнал общей биологии*, **41**: 655–677.
- Чернышев В.Б.** 1996. Экология насекомых. 304 с.
- Barton Browne L.** 1993. Physiologically induced changes in resource-oriented behavior. *Annual Review of Entomology*, **38**: 1–25.
- Bjorksten T.A. and Hoffmann A.A.** 1998a. Persistence of experience effects in the parasitoid *Trichogramma nr. brassicae*. *Ecological Entomology*, **23**: 110–117.
- Bjorksten T.A. and Hoffmann A.A.** 1998b. Separating the effects of experience, size, egg load, and genotype on host response in *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Insect Behavior*, **11**: 129–148.
- Bodin A., Jaloux B., Delbecq J.-P., Vannier F., Monge J.-P. and Mondy N.** 2009. Reproduction in a variable environment: How does *Eupelmus vuilleti*, a parasitoid wasp, adjust oogenesis to host availability? *Journal of Insect Physiology*, **55**: 643–648.
- Carrière Y. and Boivin G.** 2001. Constrains of the evolution of thermal sensitivity of foraging in *Trichogramma*: genetic trade-offs and plasticity in maternal selection. *American Naturalist*, **157**: 570–781.
- Eisenstein E.M. and Reep R.L.** 1985. Behavioral and cellular studies of learning and memory in insects. In: G.A. Kerkut and L.I. Gilbert (Eds.). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. **9**. Pergamon Press, New York: 513–547.
- Forsse E., Smith S.M. and Bouchier R.S.** 1992. Flight initiation in the egg parasitoid *Trichogramma minutum*: effects of ambient temperature, mates, food, and host eggs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **62**: 147–154.
- Fournier F. and Boivin G.** 2000. Comparative dispersal of *Trichogramma evanescens* and *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in relation to environmental conditions. *Environmental Entomology*, **29**: 55–63.
- Hansen L.S.** 2000. Development time and activity threshold of *Trichogramma turkestanica* on *Ephestia kuehniella* in relation to temperature. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **96**: 185–188.
- Hansell M.** 1985. Ethology. In: G.A. Kerkut and L.I. Gilbert (Eds.). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. **9**. Pergamon Press, New York: 3–93.
- Hohmann C.L., Luck R.F., Oatman E.R. and Platner G.R.** 1988. Oviposition behavior of *Trichogramma platneri* Nagarkatti. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, **17**: 185–195.
- Honek A. and Kocourek F.** 1990. Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, **117**: 401–439.
- Irlich U.M., Terblanche J.S., Blackburn T.M. and Chown S.L.** 2009. Insect rate-temperature relationships: environmental variation and the metabolic theory of ecology. *American Naturalist*, **174**: 819–835.
- Karpova S.G. and Reznik S.Ya.** 2002. Interaction of exogenous factors (light and temperature) in their influence on the daily pattern of adult eclosion in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *European Journal of Entomology*, **99**: 427–436.

- Klomp H., Teerink B.J. and Wei Chun Ma. 1980.** Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the egg parasite *Trichogramma embryophagum*: a matter of learning and forgetting. *Netherlands Journal of Zoology*, **30**: 254–277.
- Kroder S., Samietz J. and Dorn S. 2007.** Temperature affects interaction of visual and vibrational cues in parasitoid host location. *Journal of Comparative Physiology (A)*, **193**: 223–231.
- Lopatina E.B., Balashov S.V. and Kipyatkov V.E. 2007.** First demonstration of the influence of photoperiod on the thermal requirements for development in insects and in particular the linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *European Journal of Entomology*, **104**: 23–31.
- McGregor R. 1997.** Host-feeding and oviposition by parasitoids on hosts of different fitness value: influences of egg load and encounter rate. *Journal of Insect Behavior*, **10**: 451–462.
- Monje J.C., Zebitz C.P.W. and Ohnesorge B. 1999.** Host and host age preference of *Trichogramma galloi* and *T. pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on different hosts. *Journal of Economic Entomology*, **92**: 97–103.
- Nurindah, Cribb B.W. and Gordh G. 1999.** Experience acquisition by *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Australian Journal of Entomology*, **38**: 115–119.
- Pak G.A. and van Heiningen T.G. 1985.** Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp.: Adaptability to field temperature conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **38**: 3–13.
- Pak G.A. and de Jong E.J. 1987.** Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp.: host recognition. *Netherlands Journal of Zoology*, **32**: 137–166.
- Pavlik J. 1992.** The effect of temperature on parasitization activity in *Trichogramma* spp. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Zoologische Jahrbücher (Physiologie)*, **96**: 417–425.
- Ratte H.T. 1985.** Temperature and insect development. In K.H. Hoffmann (Ed.). *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Springer-Verlag, Berlin: 33–66.
- Reznik S.Ya. and Umarova T.Ya. 1991.** Host population density influence on host acceptance in *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **58**: 49–54.
- Reznik S.Ya., Voinovich N.D. and Umarova T.Ya. 2001.** Long-term egg retention and parasitization in *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology*, **125**: 169–175.
- Reznik S.Ya., Umarova T.Ya. and Voinovich N.D. 2003.** Egg retention in *Trichogramma* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Trichogrammatidae): learning or diapause? *Acta Societas Zoologicae Bohemicae*, **67**: 25–33.
- Reznik S.Ya., Voinovich N.D. and Umarova T.Ya. 2009.** Effect of temperature on the reproduction and development of *Trichogramma buesi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *European Journal of Entomology*, **106**: 535–544.
- Roitberg B.D. 1993.** Towards a general theory of host acceptance by aphid parasitoids. *European Journal of Entomology*, **90**: 369–376.
- Samietz J., Kroder S., Schneider D. and Dorn S. 2006.** Ambient temperature affects mechanosensory host location in a parasitic wasp. *Journal of Comparative Physiology (A)*, **192**: 151–157.
- Saunders D.S. 2002.** *Insect clocks*. Elsevier, Amsterdam, 560 p.
- Schmidt J.M. 1994.** Host recognition and acceptance by *Trichogramma*. In: E. Wajnberg and S.A. Hassan (Eds.). *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford: 165–199.
- Scholz B.C.G. 1991.** Evaluation and selection of native egg parasitoid for bollworm management in Australian cotton. *Les Colloques de l'INRA*, **56**: 235–238.
- Scott M.P., Trumbo S.T., Neese P.A., Bailey W.D. and Roe R.M. 2001.** Changes in biosynthesis and degradation of juvenile hormone during breeding by burying beetles: a reproductive or social role? *Journal of Insect Physiology*, **47**: 295–302.
- Smith S.M. 1996.** Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology*, **41**: 375–406.
- Städler E. 2002.** Plant chemical cues important for egg deposition by herbivorous insects. In: M. Hilker and T. Meiners (Eds.). *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell Publishing, Berlin: 171–204.
- Steidle J.L.M., Rees D. and Wright E.J. 2001.** Assessment of Australian *Trichogramma* species (Hymenoptera, Trichogrammatidae) as control agents of stored product moths. *Journal of Stored Products Research*, **37**: 263–275.
- Suverkropp B.P., Bigler F. and van Lenteren J.C. 2001.** Temperature influences walking speed and walking activity of *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology*, **125**: 303–307.
- Tauber M.J., Tauber C.A. and Masaki S. 1986.** *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, Oxford, 412 p.
- Trumbo S.T. and Robinson G.E. 2004.** Nutrition, hormones and life history in burying beetles. *Journal of Insect Physiology*, **50**: 383–391.
- Turlings T.C.J., Wäckers F.L., Vet L.E.M., Lewis W.J. and Tumlinson J.H. 1993.** Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: D.R. Papaj and A.C. Lewis (Eds.). *Insect learning: ecology and evolutionary perspectives*. Chapman & Hall, New York: 51–78.

- Vet L.E.M. and Groenewold A.W. 1990.** Semiochemicals and learning in parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, **16**: 3119–3135.
- Vet L.E.M., Lewis W.J., Papaj D.R. and van Lenteren J.C. 1990.** A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *Journal of Insect Behavior*, **3**: 471–490.
- Vinson S.B. 1998.** The general host selection behavior by parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biological Control*, **11**: 79–96.
- Voinovich N.D., Umarova T.Ya. and Reznik S.Ya. 1999.** Host spatial pattern influences induction of parasitization by *Trichogramma*. *European Journal of Entomology*, **96**: 369–373.
- Withers T.M., Barton-Browne L. and Stanley J. 2000.** How time-dependent processes can affect the outcome of assays. In: R. Van Driesche, T. Heard, A. McClay and R. Reardon (Eds.). Host specificity testing of exotic arthropod biological control agents: the biological basis for improvement in safety. USDA Forest Service, Morgantown, WV: 27–42.

Представлена 19 ноября 2009; принята 28 января 2010.