

УДК 591.3 (595.792)

**ВЛИЯНИЕ ТЕРМОПЕРИОДА НА ИНДУКЦИЮ ДИАПАУЗЫ
ПОТОМСТВА *TRICHOGRAMMA TELENGAI* SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE):
КОРРЕКЦИЯ, НО НЕ ЗАМЕНА ФОТОПЕРИОДА**

© 2023 г. Н. Д. Войнович, * С. Я. Резник **

Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: nataliavoinovitch@hotmail.com,

**e-mail: reznik1952@mail.ru (автор, ответственный за переписку)

Поступила в редакцию 04.01. 2023 г.

После доработки 9.01.2023 г.

Принята к публикации 9.01.2023 г.

В лабораторных условиях было исследовано влияние постоянных температур (15, 20, 25 и 30 °С) и термопериодов (ежесуточного чередования периодов высокой (25 или 30 °С) и низкой (15 или 20 °С) температуры) на материнскую индукцию диапаузы потомства у самок паразитоида-яйцеида *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Каждое сочетание температур тестировали в двух вариантах: «короткодневном» (длительность периодов высокой и низкой температур – 12 ч) и «длиннодневном» (длительность периода высокой температуры – 18 ч, низкой – 6 ч). Кроме того, тестировали постоянные температуры, равные средним для всех термопериодов. Опыты показали, что термопериоды и постоянные температуры существенно влияют на индукцию диапаузы потомства *T. telengai* как во взаимодействии с различными фотопериодами, так и в условиях постоянной темноты. Однако в качестве сигнального фактора, несущего информацию о длине дня (и тем самым о времени года), термопериоды трихограммами, по-видимому, не воспринимаются.

Ключевые слова: диапауза, температура, термопериод, *Trichogramma telengai*, Trichogrammatidae.

DOI: 10.31857/S036714452301001X, **EDN:** RMYUXH

Фотопериод (длина светового дня) и температура – основные абиотические факторы, регулирующие факультативную диапаузу насекомых. При этом главная роль обычно принадлежит фотопериоду, как индикатору астрономического времени года, а температура позволяет вносить поправку на специфику данного сезона (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Saunders, 2014, 2020; Denlinger, 2022). Однако в ряде случаев термопериод (суточный ритм температуры) не только взаимодействует с фотопериодом, но и замещает его, выступая – судя по некоторым данным – в роли своеобразного датчика информации о длине дня. Так, например, опыты, проведенные

с разными видами чешуекрылых, показали, что «короткодневные» температурные циклы (равная длительность периодов высокой и низкой температуры) индуцируют диапаузу чаще, чем «длиннодневные» (периоды тепла длительнее периодов холода) (Горышин, Козлова, 1967). Термопериодические реакции были обнаружены и у представителей других отрядов насекомых (Beck, 1983; Saunders et al., 2002), причем у паразитоида *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera, Pteromalidae) выявлена материнская термопериодическая реакция: диапаузировао потомство самок, содержащихся при короткодневных, но не при длиннодневных термопериодах (Saunders, 1973).

Виды рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) – мельчайшие паразитоиды-яйцееды, естественные враги многих чешуекрылых вредителей сельского и лесного хозяйства, широко использующиеся для биологической защиты растений (Smith, 1996; Сорокина, 2011). Факультативная зимняя предкуколочная диапауза трихограмм регулируется температурой во время развития личинок, но при околопоговых температурах доля диапазирующих особей существенно зависит от фотопериодических и температурных условий развития материнского поколения (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Резник, 2011). К настоящему времени у трихограмм изучено взаимодействие материнских и праматеринских фотопериодических реакций с постоянными и переменными температурами (Voinovich et al., 2013, 2015; Vaghina et al., 2014; Reznik et al., 2020), однако попытки обнаружить термопериодическую реакцию при отсутствии фотопериода, насколько нам известно, ранее не предпринимались; влияние постоянных температур в условиях полной темноты также не было исследовано.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе была использована партеногенетическая лабораторная линия *Trichogramma telengai* Sor., основные фототермические реакции которой ранее были детально исследованы (Voinovich et al., 2013, 2015; Vaghina et al., 2014; Reznik et al., 2020). На протяжении многих лет эту лабораторную линию разводили на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Oliv.) (Lepidoptera, Gelechiidae) при константных лабораторных условиях: температура 20 °С, фотопериод С : Т = 18 : 6 (здесь и далее приводится продолжительность светлого и темного периодов в часах).

В начале каждой повторности каждого опыта яйца зерновой моли, прикрепленные клеем ПВА на картонные карточки (около 500 яиц на каждую), предоставляли на 24 ч для заражения самкам лабораторной линии. Сразу после этого карточки с зараженными яйцами (материнское поколение) 12 дней инкубировали при фотопериоде С : Т = 18 : 6 и температуре 20 °С. После этого карточки, помещенные в отдельные пробирки, распределяли по различным режимам опыта. Время распределения по режимам было выбрано на основе наших предшествующих исследований, показавших, что фототермическая реакция, влияющая на диапаузу потомства, проявляется у трихограмм только на стадии куколки (Reznik et al., 2011; Reznik, Voinovich, 2016).

Целью первого опыта было исследование реакции самок *T. telengai* на постоянные температуры в сочетании с отсутствием фотопериода (темнотой). Для этого пробирки с развивающимися самками материнского поколения заворачивали в плотную черную бумагу и помещали в соответствующие термостатированные камеры. Кроме того, в каждый режим помещали одну «сигнальную» пробирку, которую не заворачивали в бумагу и использовали только для определения дня массового вылета имаго (предварительные опыты показали, что он не зависит от наличия или отсутствия фотопериода). В день массового вылета имаго материнского поколения пробирки разворачивали и в каждую помещали для заражения карточку со свежими яйцами зерновой моли. Заражение длилось 2 ч, после чего карточки с зараженными яйцами (дочернее поколение) переносили в условия, умеренно способствующие индукции диапаузы (темнота, тем-

пература 14 °С). Через 30 дней после заражения карточки с трихограммами дочернего поколения для ускорения развития и вылета активно развивающихся (не диапаузирующих) особей перенесли в камеры с температурой 20 °С и фотопериодом С : Т = 18 : 6. Еще через 15–20 дней (после вылета активно развивавшихся особей) все зараженные яйца вскрывали для определения числа не диапаузирующего (имаго и куколки) и диапаузирующего (предкуколки) потомства. Число вылетевших имаго оценивали по числу пустых зараженных яиц с летными отверстиями. Личинок, погибших на разных стадиях развития, не учитывали. Всего в первом опыте использовали 4 режима: 15, 20, 25 и 30 °С; было проведено 8 повторностей этого опыта; в общей сложности было вскрыто 1839 диапаузирующих и 7967 не диапаузирующих особей.

Во втором опыте исследовали влияние различных термопериодов, представляющих собой чередование термофаз (периодов высокой температуры, в данном опыте – 25 или 30 °С) и криофаз (периодов низкой температуры, в данном опыте – 15 или 20 °С). Каждое сочетание температур тестировали в двух вариантах: «короткодневном» (длительность термофазы и криофазы – 12 ч) и «длиннодневном» (длительность термофазы – 18 ч, криофазы – 6 ч). Кроме того, одновременно с каждым термопериодом тестировали эффект постоянной температуры, равной средней для данного термопериода. Всего второй опыт включал 12 вариантов: 6 термопериодов и 6 соответствующих им константных температур (табл. 1); каждый вариант был проведен в 16 повторностях, в общей сложности было вскрыто 4636 диапаузирующих и 56059 не диапаузирующих особей дочернего поколения.

Для обработки результатов опыта использовали регрессионный анализ, для попарного сравнения вариантов – непараметрический критерий Краскела–Уоллиса, в качестве описательной статистики – медианы и квартили. Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Регрессионный анализ результатов первого опыта показал, что доля диапаузирующего потомства самок, созревающих в условиях полной темноты, достоверно снижается с ростом температуры (рис. 1). Характер этой зависимости близок к влиянию температуры на материнскую (Vaghina et al., 2014) и праматеринскую (Reznik et al., 2020) фотопериодические реакции *T. telengai*. Сравнение данных настоящего исследования с результатами этих работ показывает, что постоянная темнота индуцирует диапаузу

Таблица 1. Характеристики термопериодов, использованных в опытах

Обозначение термопериода	Термофаза		Криофаза		Средняя температура (°С)
	Температура (°С)	Длительность (ч)	Температура (°С)	Длительность (ч)	
30(18) : 20(6)	30	18	20	6	27.5
30(12) : 20(12)	30	12	20	12	25
30(18) : 15(6)	30	18	15	6	26.25
30(12) : 15(12)	30	12	15	12	22.5
25(18) : 15(6)	25	18	15	6	22.5
25(12) : 15(12)	25	12	15	12	20

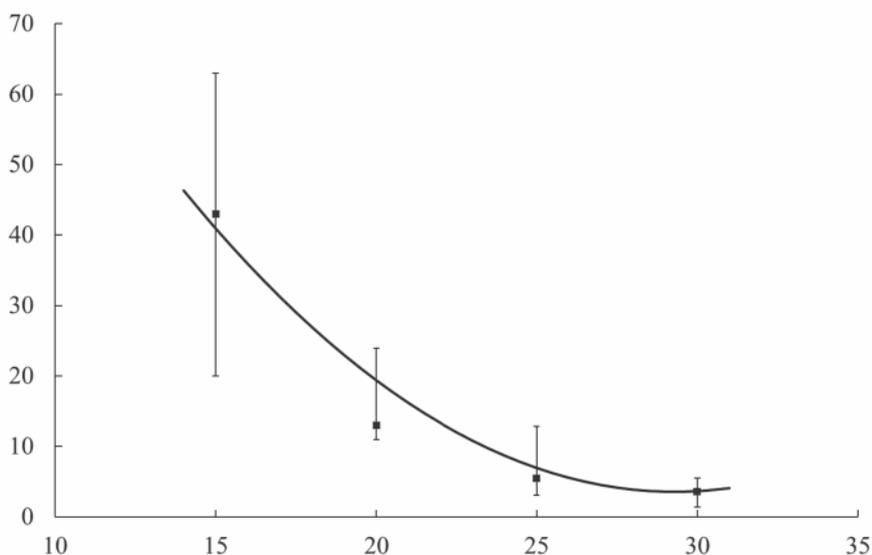
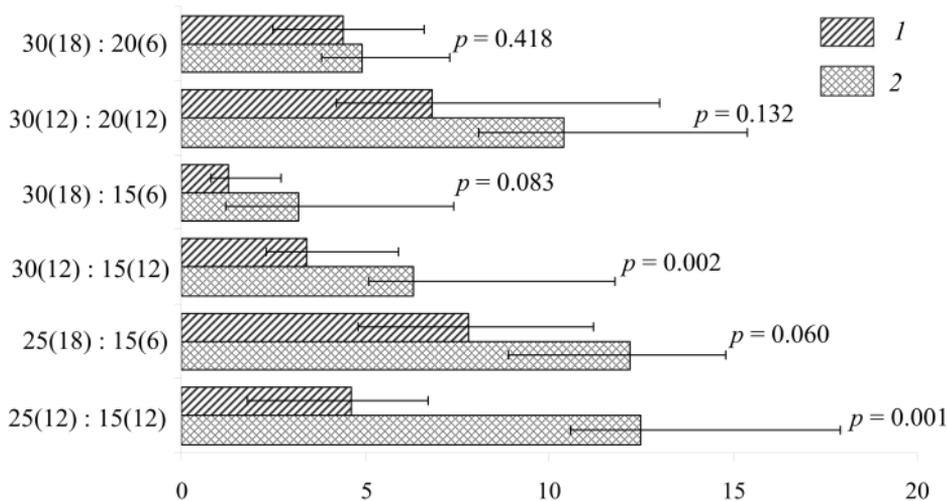


Рис. 1. Влияние постоянных температур на долю диапаузирующего потомства самок *Trichogramma telengai* Sor.

По горизонтальной оси – температура (°C); по вертикальной оси – доля диапаузирующего потомства (%), медианы и квантили, n = 8). Линия соответствует уравнению регрессии $y = 0.182x^2 - 10.67x + 160$ ($r = 0.88$, $n = 32$).

потомства заметно слабее, чем короткий день (С : Т = 12 : 12), хотя и несколько сильнее, чем длинный день (С : Т = 18 : 6). Аналогичные результаты были ранее получены и для ряда других видов насекомых: темнота или ультракороткие фотопериоды индуцируют диапаузу слабее, чем «сильные» короткие фотопериоды, обычно соответствующие длинам дня во время индукции диапаузы данного вида в естественных условиях (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). В целом результаты первого опыта свидетельствуют о том, что ранее описанная для ряда видов трихограмм (Заславский, Умарова, 1981; Zaslavski, Umarova, 1990; Резник, 2011) температурная коррекция материнской фотопериодической реакции проявляется также и в условиях постоянной темноты.

Второй опыт дал гораздо менее четкие результаты. В целом термопериод индуцирует диапаузу у меньшей доли потомства, чем соответствующая ему постоянная температура, хотя эти различия статистически достоверны далеко не во всех вариантах опыта (рис. 2). Судя по результатам предшествующих исследований, термопериод ингибирует индукцию диапаузы и у ряда других видов насекомых (Claret, Carton, 1980; Delava et al., 2016; Takano et al., 2021). Однако опыты, также проведенные в условиях постоянной темноты, показали, что почти все гусеницы кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera, Crambidae), развивающиеся при чередовании периодов высокой и низкой температуры, диапаузируют, в то время как при развитии в различных постоянных температурах диапауза почти не наблюдается (Beck, 1982).



По горизонтальной оси – доля диапазирующего потомства (%), медианы и квартили, n = 16).

1 – терморитмы, 2 – соответствующие им средние постоянные температуры. Слева от гистограммы – обозначения терморитмов (расшифровка обозначений – в табл. 1), справа – достоверность различий между данными для терморитма и соответствующей ему средней постоянной температуры по непараметрическому критерию Краскала–Уоллиса.

Аналогичные результаты были получены в опытах с гусеницами хлопковой моли *Pectinophora gossypiella* (Saunders) (Lepidoptera, Gelechiidae) (Menaker, Gross, 1965).

В контексте данного исследования следует заметить, что короткодневные термопериоды индуцируют диапаузу *T. telengai* не сильнее, а даже несколько слабее, чем длиннодневные. Так, например, достоверное снижение доли диапазирующего потомства при сравнении со средней для данного термопериода температурой наблюдается только у двух короткодневных термопериодов: 30(12) : 15(12) и 25(12) : 15(12), в то время как у соответствующих им длиннодневных термопериодов 30(18) : 15(6) и 25(18) : 15(6) эти различия не достоверны (см. табл. 1, рис. 2). Этим *T. telengai* резко отличается, например, от *Nasonia vitripennis*, материнская термопериодическая реакция которого имеет четко выраженный пороговый характер: в условиях постоянной темноты форма кривой температурной реакции близка к форме кривой фотопериодической реакции при постоянных температурах (Saunders, 1973). Исследование влияния термопериодов и постоянных температур на индукцию диапаузы у некоторых видов чешуекрылых: мятной медведицы *Spilosoma menthastri* (Esper) (Lepidoptera, Arctiidae), щавелевой совки *Acrionicta rumicis* L. (Lepidoptera, Noctuidae) и капустной белянки *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae) также показало, что короткодневные термопериоды индуцируют диапаузу сильнее, чем длиннодневные, примерно равные им по средним температурам (Горышин, Козлова, 1967). Впрочем, у многих видов насекомых какого-либо особого влияния короткодневных термопериодов на индукцию диапаузы не обнаружено: они производят примерно тот же или меньший эффект, чем

соответствующие им постоянные температуры (Claret, Carton, 1980; Rock, 1983; Saunders, 1984; Numata et al., 1993; Takano et al., 2021).

Приспособительное значение термопериодических реакций не ясно. Способность измерять длину дня и ночи по длительности термо- и криофазы могла бы быть адаптивной для скрытоживущих видов, не способных воспринимать фотопериод. Однако все вышеперечисленные примеры термопериодических реакций относятся к открытоживущим насекомым, сезонные циклы которых обычно регулируются фотопериодическими реакциями, в то время как эффект термопериодов обнаруживается только в специальных опытах. Возможно, термопериодические реакции – не более чем побочные эффекты, обусловленные физиологическими особенностями механизмов фотопериодических реакций.

Подводя итоги данной работы, можно заключить, что термопериоды, как и постоянные температуры, существенно влияют на материнскую фотопериодическую реакцию *T. telengai* как во взаимодействии с различными фотопериодами, так и в условиях постоянной темноты. Однако в качестве сигнального фактора, несущего информацию о длине дня (и тем самым об астрономическом времени года) термопериоды трихограммами, по-видимому, не воспринимаются.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена в рамках темы государственного задания № 122031100272-3 «Систематика, морфология, экофизиология и эволюция насекомых».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горышин Н. И., Козлова Р. Н. 1967. Термопериодизм как фактор в развитии насекомых. Журнал общей биологии **28** (3): 278–288.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 с.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Заславский В. А., Умарова Т. Я. 1981. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **60** (4): 721–731.
- Май Фу Кви, Заславский В. А. 1983. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Зоологический журнал **62** (11): 1676–1680.
- Резник С. Я. 2011. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 434–443.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17047001>
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 276 с.
- Сорокина А. П. 2011. Применение трихограммы: прошлое и настоящее. Защита и карантин растений **10**: 9–12.
<https://cyberleninka.ru/article/n/primenenie-trihogrammy-proshloe-i-nastoyashee>
- Beck S. D. 1982. Thermoperiodic induction of larval diapause in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. Journal of Insect Physiology **28** (3): 273–277.
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90087-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90087-7)
- Beck S. D. 1983. Insect thermoperiodism. Annual Review of Entomology **28** (1): 91–108.
<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.en.28.010183.000515>

- Boivin G. 1994. Overwintering strategies of egg parasitoids. In: E. Wajnberg, S. A. Hassan (eds). *Biological Control with Egg Parasitoids*. Wallingford, UK: CAB International, p. 219–244.
- Claret J., Carton Y. 1980. Diapause in a tropical species, *Cothonaspis boulandi* (Parasitic Hymenoptera). *Oecologia* **45** (1): 32–34.
<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00346703>
- Danks H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *The Canadian Entomologist* **139** (1): 1–44.
<https://doi.org/10.4039/n06-048>
- Delava E., Fleury F., Gibert P. 2016. Effects of daily fluctuating temperatures on the *Drosophila–Leptopilina boulandi* parasitoid association. *Journal of Thermal Biology* **60**: 95–102.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.06.012>
- Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. *Annual Review of Entomology* **47**: 93–122.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137>
- Denlinger D. L. 2022. *Insect Diapause*. Cambridge: Cambridge University Press, 454 p.
- Menaker M., Gross G. 1965. Effect of fluctuating temperature on diapause induction in the pink bollworm. *Journal of Insect Physiology* **11** (7): 911–914.
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(65\)90194-0](https://doi.org/10.1016/0022-1910(65)90194-0)
- Numata H., Saulich A. H., Volkovich T. A. 1993. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions. *Zoological Science* **10** (3): 521–527.
<https://dl.ndl.go.jp/info:ndljp/pid/10860643>
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P., Voinovich N. D. 2011. Maternal influence on diapause induction in *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of photosensitivity. *Journal of Applied Entomology* **135** (6): 438–445.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01563.x>
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D. 2016. Diapause induction in *Trichogramma telengai*: the dynamics of maternal thermosensitivity. *Physiological Entomology* **41** (4): 335–343.
<https://doi.org/10.1111/phen.12149>
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Samartsev K. G. 2020. Grandmaternal temperature effect on diapause induction in *Trichogramma telengai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Insect Physiology* **124**: 104072.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2020.104072>
- Rock G. C. 1983. Thermoperiodic effects on the regulation of larval diapause in the tufted apple budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology* **12** (5): 1500–1503.
<https://doi.org/10.1093/ee/12.5.1500>
- Saunders D. S. 1973. Thermoperiodic control of diapause in an insect: theory of internal coincidence. *Science* **181** (4097): 358–360. <https://doi.org/10.1126/science.181.4097.358>
- Saunders D. S. 1984. Photoperiodic time measurement in *Sarcophaga argyrostoma*: an attempt to use daily temperature cycles to distinguish external from internal coincidence. *Journal of Comparative Physiology A* **154** (6): 789–794. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00610679>
- Saunders D. S. 2014. Insect photoperiodism: effects of temperature on the induction of insect diapause and diverse roles for the circadian system in the photoperiodic response. *Entomological Science* **17** (1): 25–40.
<https://doi.org/10.1111/ens.12059>
- Saunders D. S. 2020. Insect photoperiodism: Seasonal development on a revolving planet. *European Journal of Entomology* **117** (1): 328–342.
<https://doi.org/10.14411/eje.2020.038>
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Smith S. M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* **41**: 375–406.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.002111>
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York: Oxford University Press, 411 p.
- Takano Y., Goto S. G., Gotoh T. 2021. Diapause induction in *Eotetranychus smithi* (Acari: Tetranychidae): effect of average temperature, but not of thermoperiod. *Physiological Entomology* **46** (1): 8–15.
<https://doi.org/10.1111/phen.12335>
- Vaghina N. P., Voinovich N. D., Reznik S. Ya. 2014. Maternal thermal and photoperiodic effects on the progeny diapause in *Trichogramma telengai* Sorokina (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Entomological Science* **17** (2): 198–206.
<https://doi.org/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* **110** (3): 451–460.

- Voinovich N. D., Reznik S. Y., Vaghina N. P. 2015. Maternal thermal effect on diapause in *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology* **139** (10): 783–790.
<https://doi.org/10.1111/jen.12214>
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. *Entomophaga* **35** (1): 23–29.
<https://doi.org/10.1007/BF02374297>

THERMOPERIODIC EFFECT ON THE INDUCTION OF PROGENY DIAPAUSE
IN *TRICHOGRAMMA TELENGAI* SOR. (HYMENOPTERA,
TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES: CORRECTION
BUT NOT REPLACEMENT OF PHOTOPERIOD

N. D. Voinovich, S. Ya. Reznik

Key words: diapause, temperature, thermoperiod, *Trichogramma telengai*, Trichogrammatidae.

S U M M A R Y

Influence of constant temperatures (15, 20, 25 and 30 °C) and thermoperiods (daily alternation of high (25 or 30 °C) and low (15 or 20 °C) temperature periods) on the maternal induction of progeny diapause was studied in females of the egg parasitoid *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) under laboratory conditions. Two variants of each thermoperiod were tested: “short-day” (both thermophase and cryophase durations were 12 h) and “long-day” (thermophase and cryophase durations were 18 and 6 h, correspondingly). In addition, constant temperatures equal to the means of all thermoperiods were tested. The experiments showed that thermoperiods as well as constant temperatures have a substantial impact on the maternal photoperiodic response both in the interaction with various photoperiods and under constant darkness. However, *T. telengai* are evidently not able to perceive thermoperiods as a source of information on day length (and thereby on time of year).