



ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ДИАПАУЗЫ У ТРИХОГРАММ (Hymenoptera, Trichogrammatidae)

С. Я. Резник, А. Н. Овчинников, К. Г. Самарцев и Н. Д. Войнович

*Зоологический институт РАН,
Лаборатория экспериментальной энтомологии
и теоретических основ биометода*

Паразитоиды-яйцееды из рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) – естественные враги многих чешуекрылых вредителей сельского и лесного хозяйства, широко используемые для биологической защиты растений и являющиеся важным компонентом природных биоценозов. Кроме того, легко и быстро разводимые трихограммы оказались весьма удобными модельными объектами для самых различных исследований, в том числе и для изучения механизмов регуляции диапаузы.

Все исследованные виды рода *Trichogramma*, обитающие в умеренном климате, диапаузируют на стадии предкуколки. Эта факультативная диапауза регулируется, как и у большинства других насекомых, фотопериодом и температурой. При этом чувствительность к длине светового дня и к температуре, как к сигнальным факторам, индуцирующим предкуколичную диапаузу, свойственна всем стадиям развития от эмбриона до яйцекладущей самки. Более того, одна из существенных особенностей регуляции диапаузы у трихограмм заключается в том, что доля диапаузирующих особей зависит не только от условий развития данного поколения, но и от факторов, влияющих на самок одного или даже нескольких предшествующих поколений. Это так называемое «материнское влияние» известно и для ряда других видов насекомых. В естественных условиях взаимодействие различных форм и механизмов фототермической регуляции обеспечивает своевременную индукцию зимней диапаузы, скоординированную как с астрономическим временем года (фотопериодическая реакция), так и со спецификой данного сезона (температурная реакция).

У видов рода *Trichogramma* зимняя диапауза регулируется фотопериодом и температурой. Диапаузируют предкуколки. Основной фактор, детерминирующий диапаузу – температурный режим развития эмбрионов и личинок, но при околопороговых температурах доля диапаузирующего потомства существенно зависит от длины дня и температуры, при которых происходило развитие материнского поколения.

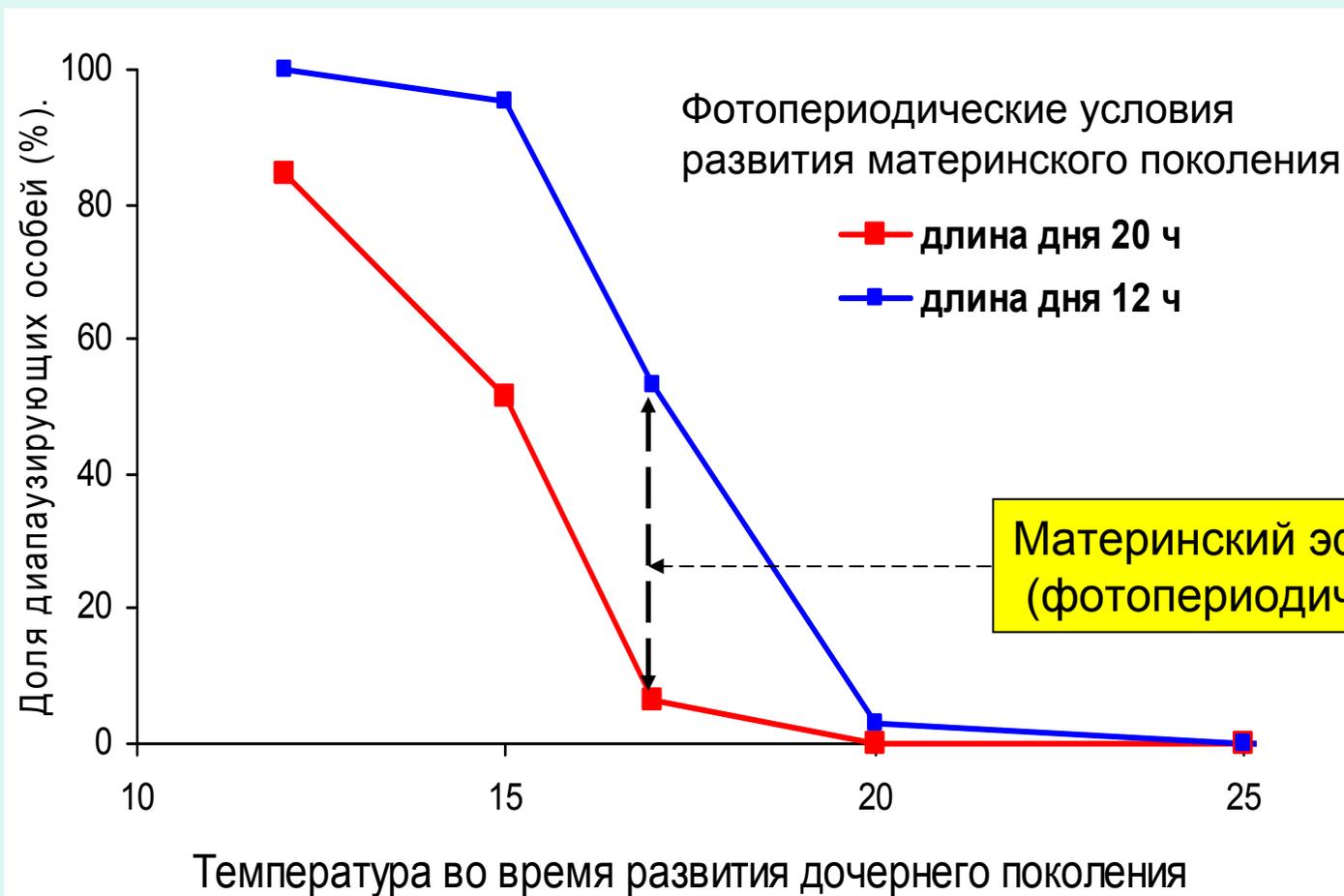
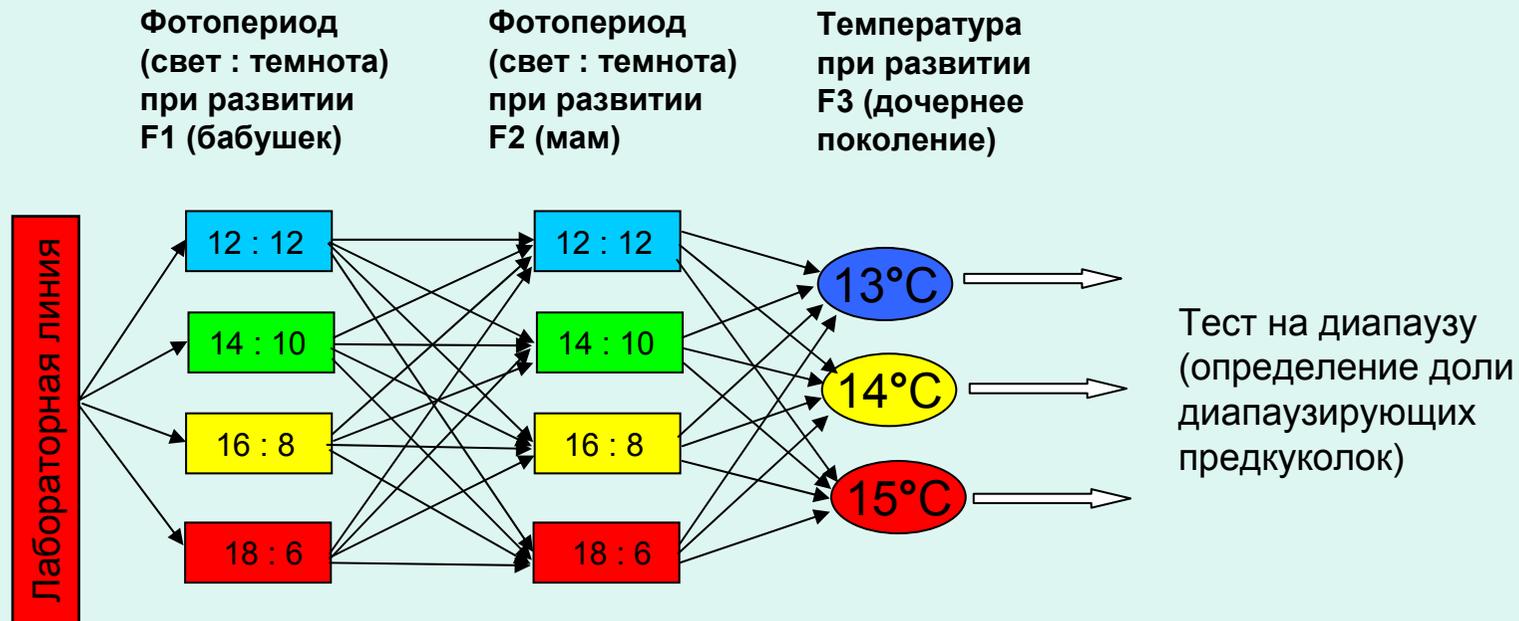


Схема опыта по выявлению влияния фотопериодических условий развития «мам» и «бабушек» и температурных условий развития потомства на индукцию диапаузы у разных видов рода *Trichogramma*



В ходе этого опыта три последовательных поколения шести видов рода *Trichogramma* развивались при различных сочетаниях условий.

Факторами опыта были:

- 1) Фотопериодические условия развития «бабушек» (первого, праматеринского поколения).
- 2) Фотопериодические условия развития «мам» (второго поколения).
- 3) Температурные условия развития «потомства» (третьего поколения).

Результирующим параметром опыта была доля диапаузирующих предкуколок третьего поколения.

Результаты опыта по выявлению влияния фотопериодических условий развития «мам» и «бабушек» и температурных условий развития потомства на индукцию диапаузы у разных видов рода *Trichogramma*

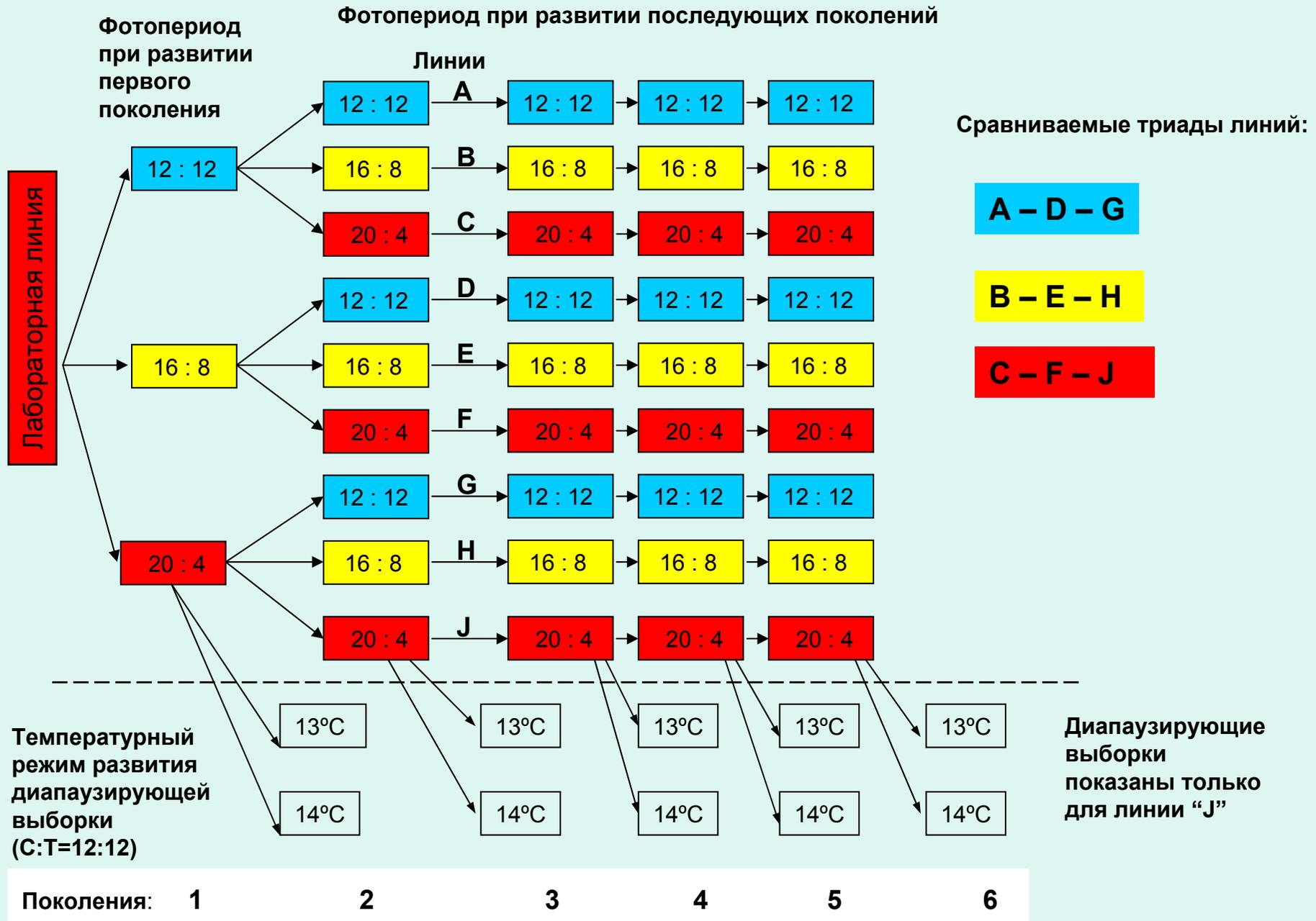
Трехфакторный дисперсионный анализ результатов опыта
(коэффициент Фишера и достоверность влияния)

	Температура (дочернее поколение)	Фотопериод (материнское поколение)	Фотопериод (пра-материнское поколение)
<i>T. buesi</i>	766.4***	7779.2***	765.0***
<i>T. embryophagum</i>	624.2***	209.2***	1.8
<i>T. evanescens</i>	6352.9***	1360.1***	57.7***
<i>T. piceum</i>	3019.7***	827.4***	23.1***
<i>T. principium</i>	1633.9***	7335.0***	377.7***
<i>T. telengai</i>	1596.5***	1943.4***	3.8**

** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

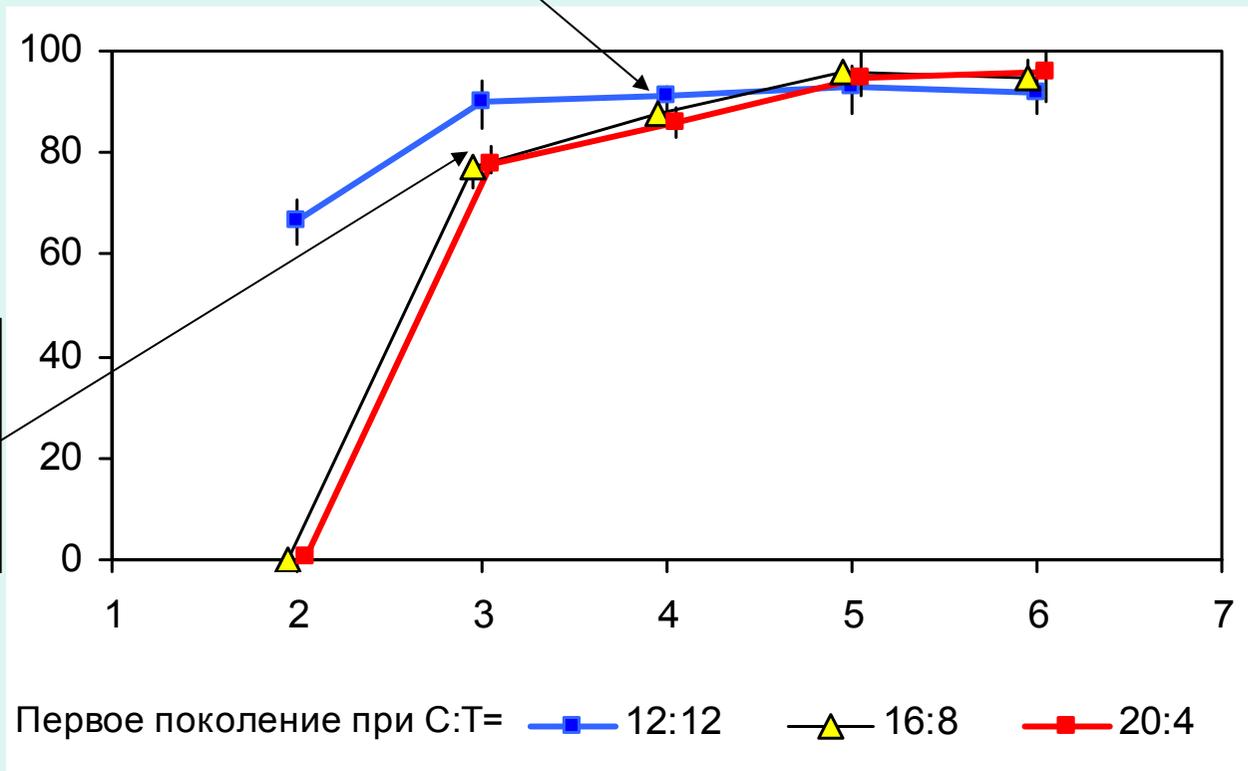
Как видно из результатов дисперсионного анализа, фотопериодические условия развития второго поколения («мам») и температурные условия развития третьего поколения («потомства») достоверно влияют на долю диапаузирующего потомства у всех исследованных видов рода *Trichogramma*, хотя относительная сила этого влияния (оцениваемая по величине коэффициента Фишера) у разных видов существенно различается. Влияние «бабушек» (праматеринского поколения) было относительно слабым, но статистически достоверным у 5 из 6 исследованных видов.

Схема опыта по определению продолжительности действия материнского эффекта



ANOVA:
F = 3.6,
df = 2, n = 54,
p=0.035

ANOVA:
F = 21.5,
df = 2, n = 54,
p<0.001

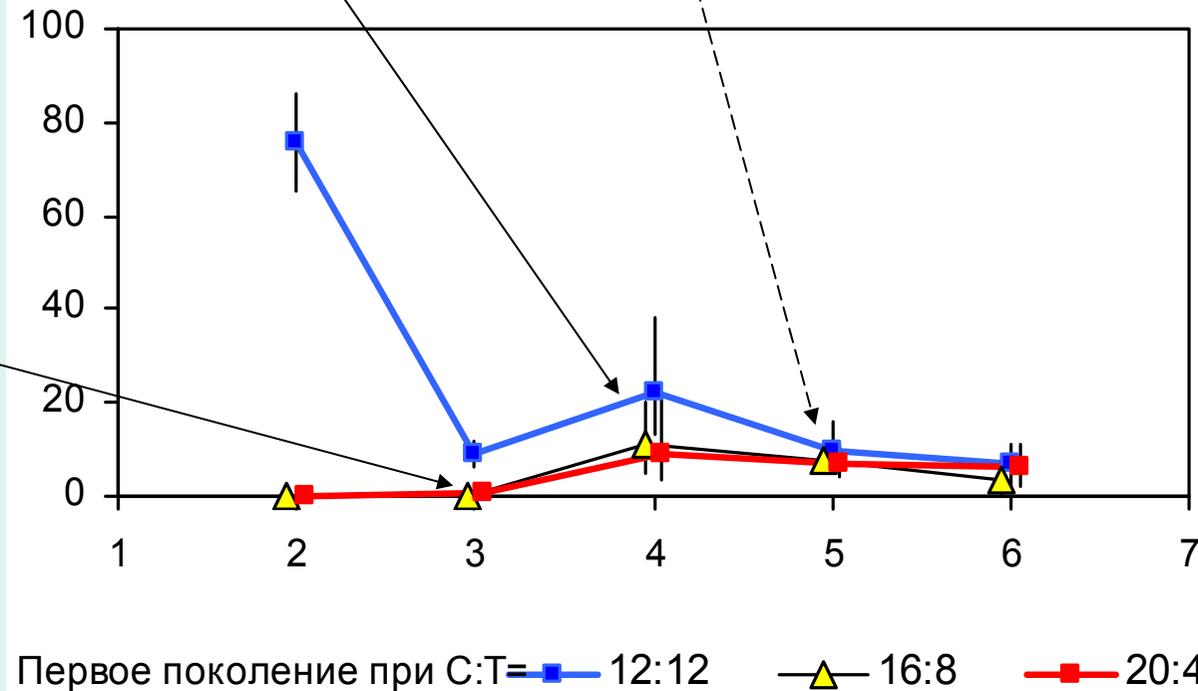


Результаты опыта: если самки 2-го и последующих поколений развиваются при коротком дне, а тестируемое потомство развивается при 14°C, то материнское влияние на диапаузу *T. buesi* хорошо заметно в третьем и статистически достоверно в четвертом поколении.

ANOVA:
F = 6.9,
df = 2, n = 54,
p=0.002

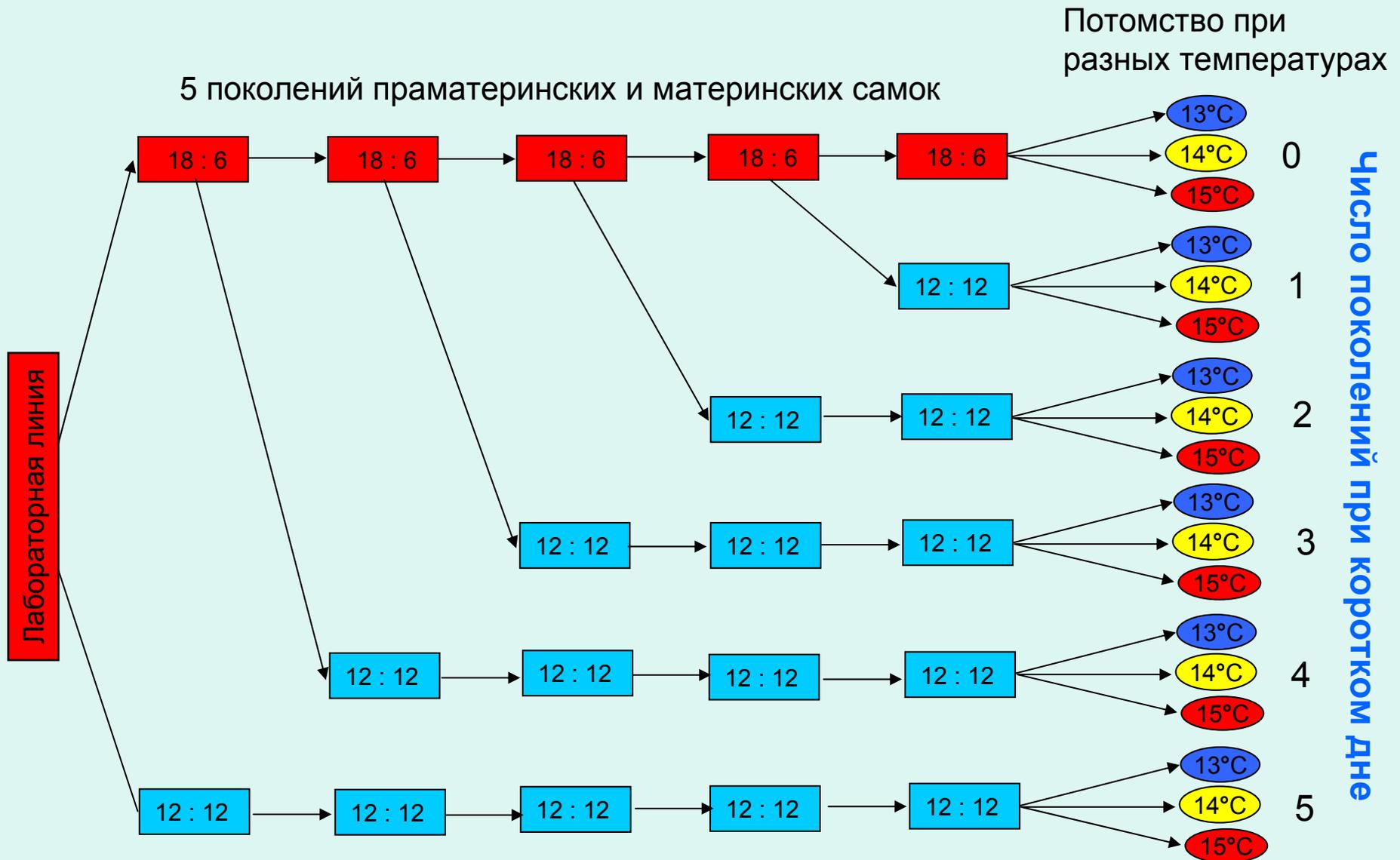
ANOVA:
F = 124.4,
df = 2, n = 54,
p<<0.001

ANOVA: F = 6.3,
df = 2, n = 54, p=0.003

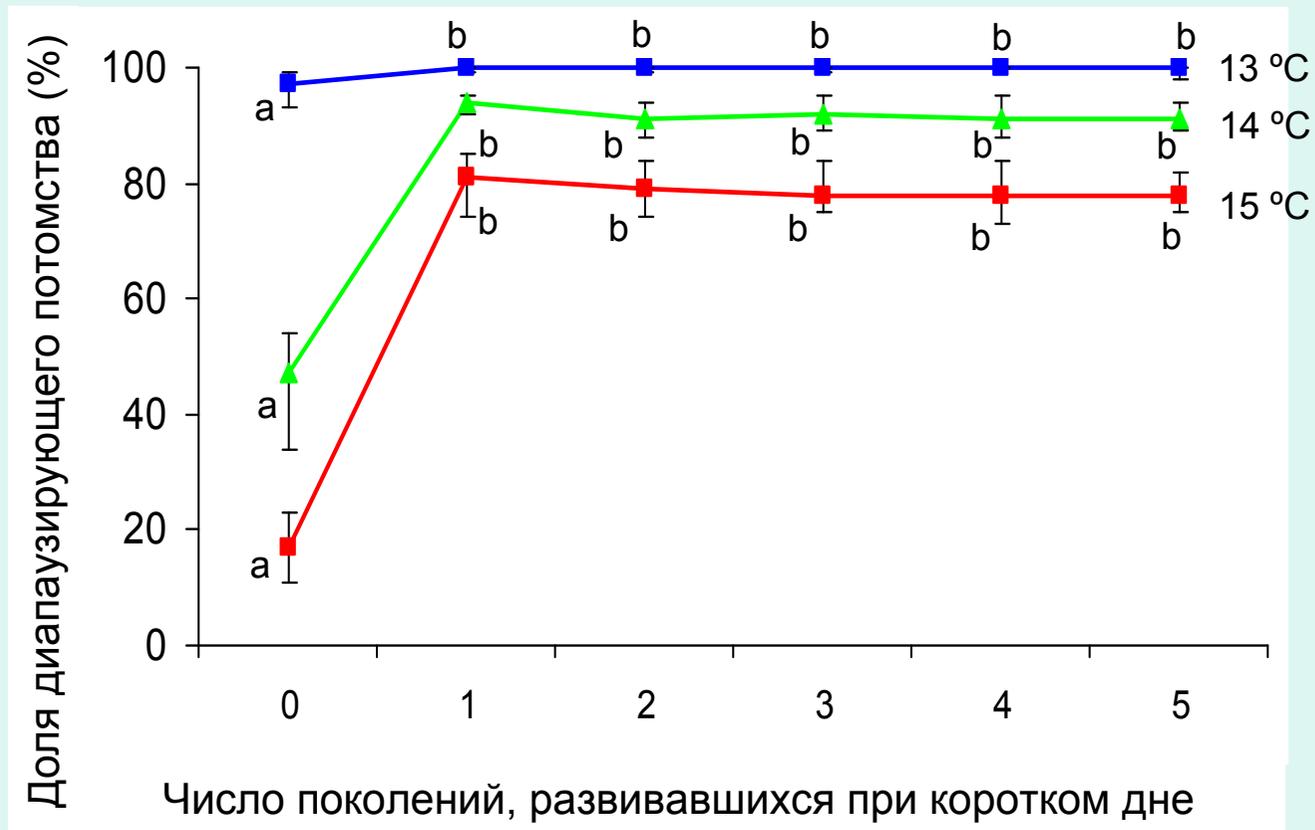


Результаты опыта: если материнские самки 2-го и последующих поколений *T. principium* развиваются при 16-часовом дне, а потомство – при 14°C, то слабое, но статистически достоверное прапрапраматеринское влияние на диапаузу прослеживается до 5-го поколения включительно.

**Схема опыта по выявлению кумулятивной
(накапливающейся в ряду последовательных поколений)
фотопериодической реакции**



Результаты опыта по выявлению кумулятивной фотопериодической реакции у *Trichogramma telengai*: эффект не накапливается



Результаты опыта по выявлению кумулятивной фотопериодической реакции у *Trichogramma principium*: эффект накапливается на протяжении 2 – 3 поколений

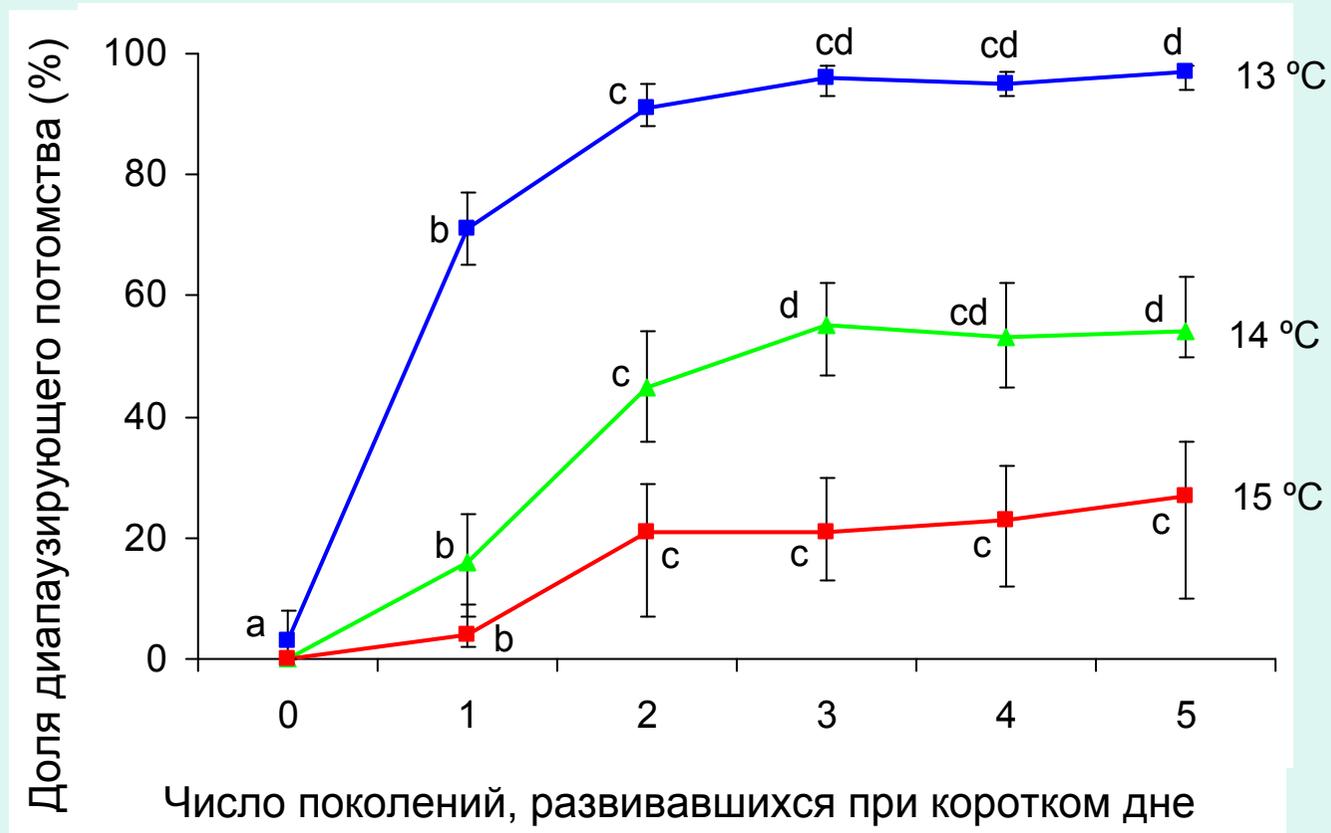
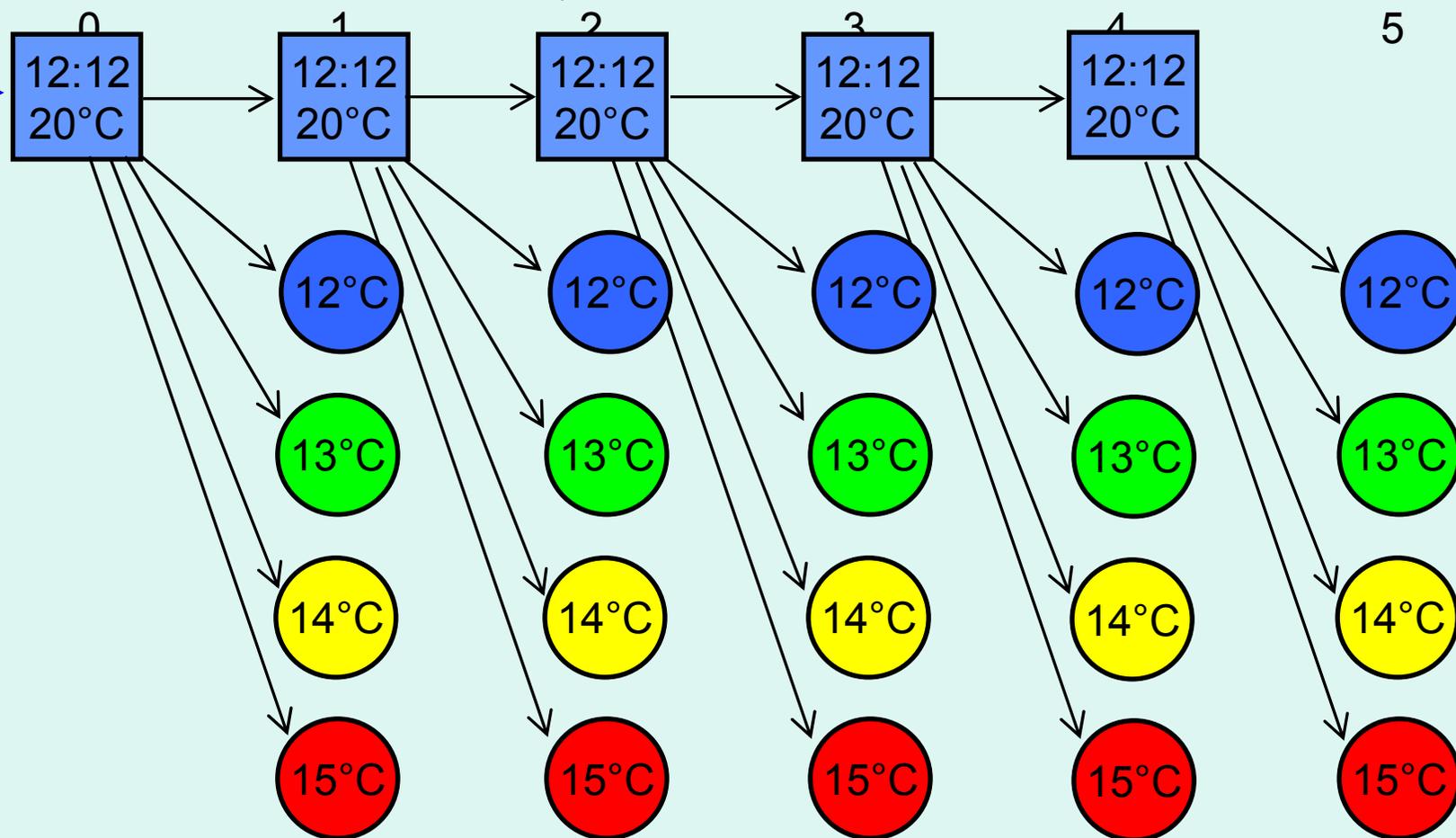
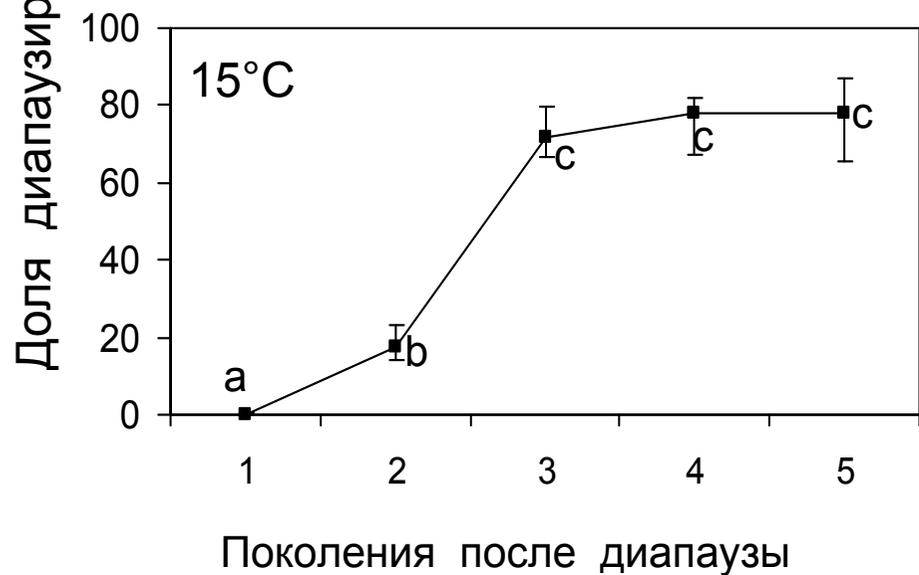
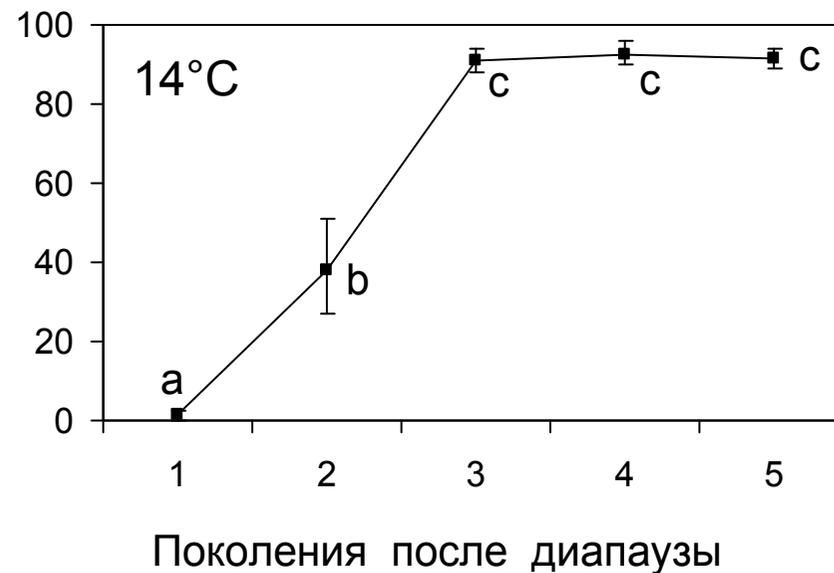
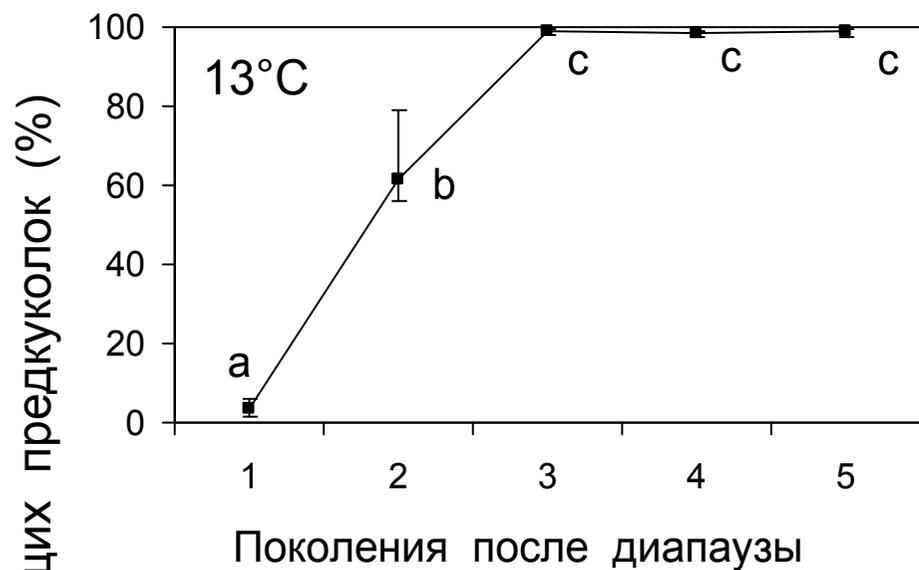


Схема опыта по определению продолжительности
материнского ингибирования диапаузы (потери способности
к индукции диапаузы у потомства диапаузирувавших самок)

Реактивация после диапаузы

Поколения после диапаузы:

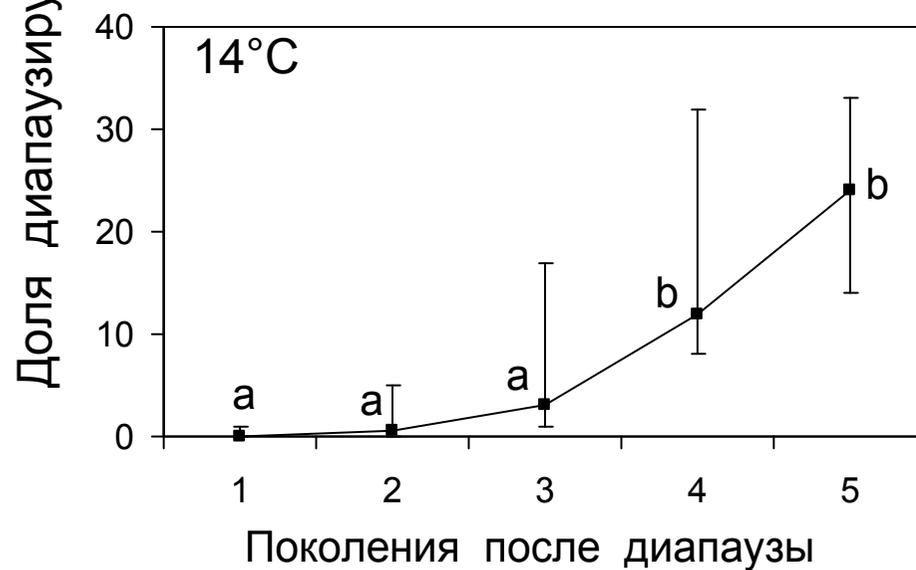
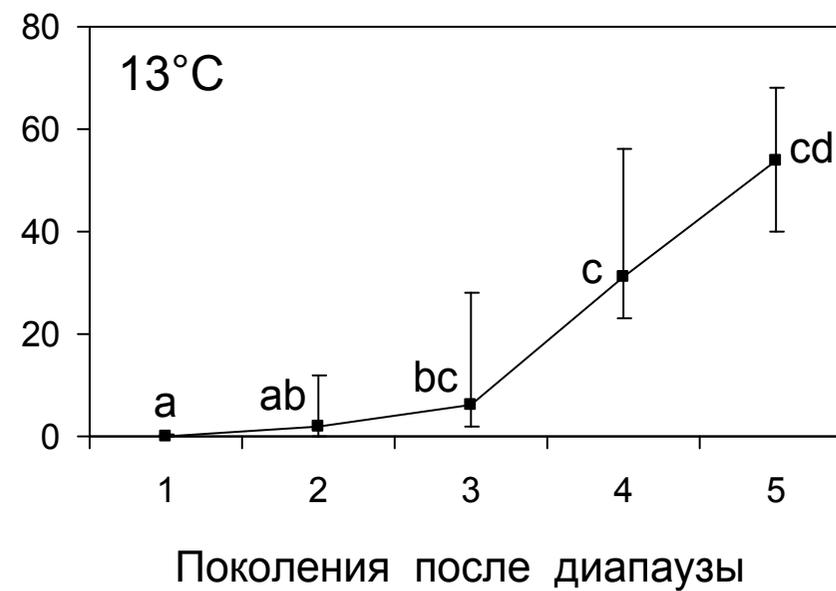
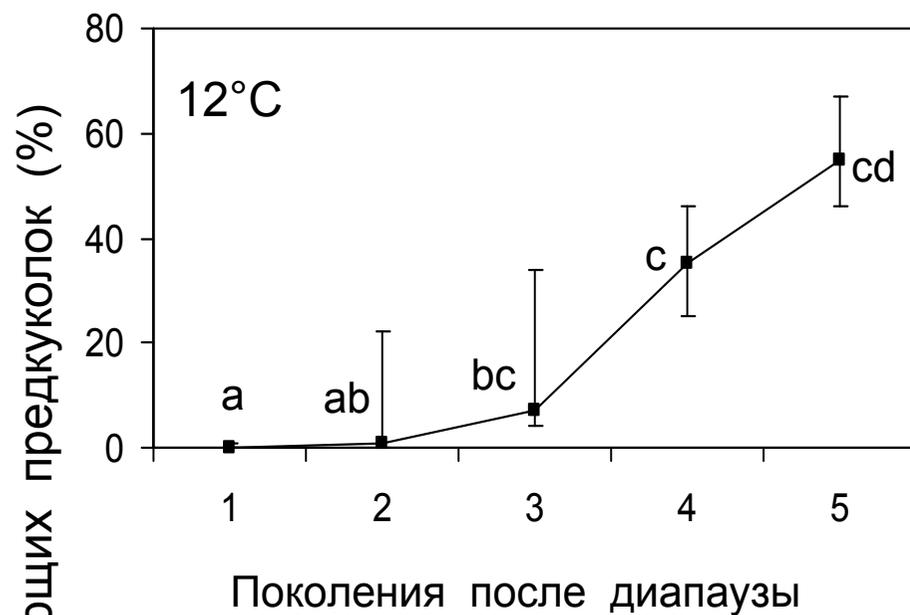




Trichogramma telengai

Распространение: Центральная и Северо-Западная Европа, Сибирь; за год в естественных условиях развивается 4-5 поколений.

Результаты опыта: ингибирование диапаузы длится 2 поколения.



Trichogramma principium

Распространение: Южная Европа, Южный Казахстан, Средняя Азия; за год в естественных условиях развивается более 10 поколений.

Результаты опыта: ингибирование диапаузы длится до 5 поколений.

ВЫВОДЫ

- ✓ Материнское влияние на зимнюю диапаузу потомства отмечено у многих видов насекомых. Чаще всего встречается материнская индукция: сигнальные факторы (осеннее снижение температуры и/или укорочение светового дня) воспринимаются самками, а диапауза индуцируется у потомства. Реже наблюдается материнское ингибирование: перезимовавшие самки поливольтинных видов подавляют у первых весенних поколений своего потомства способность к индукции «несвоевременной» диапаузы. У трихограмм выявлены оба эффекта: и материнская индукция, и материнское ингибирование диапаузы, выраженные в разной степени, что, вероятно, связано с распространением исследованных видов.
- ✓ Выявление мультигенерационной материнской индукции и ингибирования диапаузы, эффект которых сохраняется на протяжении нескольких поколений, позволяет предполагать, что у трихограмм имеет место «эпигенетическое наследование» в узком смысле этого слова, т.е. передача от одного поколения к другому относительно стабильных (постепенно затухающих) изменений экспрессии генов



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ !

Мы благодарны Т.Я.Умаровой за помощь в проведении экспериментов.
Работа осуществлена в рамках гос. темы АААА-А19-119020690082-8 при
финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН
РАН «Биологические ресурсы России»