

УДК 632.937.12

Л. А. Францевич

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАЗНЫХ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ ТРИХОГРАММЫ

Для поточного производства трихограммы и прогнозирования результатов выпуска в природе необходимы количественные сведения об экологических условиях развития лабораторных и природных популяций. Температура является одним из главных факторов, регулирующих продолжительность развития, плодовитость, соотношение полов у трихограммы. По влиянию температуры на продолжительность развития трихограммы накоплен обширный материал как в отечественной, так и в зарубежной литературе (Schultze, 1926; Щепетильникова, 1939; Мейер, Тюменева, 1940; Теленга, 1956; Quednau, 1957; Кот, Плевка, 1974). Однако эти данные в большинстве работ не представлены в обобщенном виде, и иногда их трудно сопоставлять. Проведенные нами исследования имели целью частичное разрешение этого вопроса.

### Материалы и методы

Исследовались бурая (*Trichogramma euproctidis* Girault) и желтая (*T. cacoeciae* Magh.) трихограммы крымской, измаильской и черновицкой естественных популяций. Опыты проводили в естественных условиях, а также термостатах, в диапазоне температур от 15 до 35°С и постоянной влажности 75—80%. Хозяином для всех вариантов опыта была зерновая моль (*Sitotroga cerearella* Oliv.). Лабораторно-полевые опыты проводили в пос. Лучистое Крымской обл., Измаильском р-не Одесской обл., г. Заставна Черновицкой обл. Одну оплодотворенную самку трихограммы помещали в стеклянную трубку-изолятор, длиной 100 мм и шириной 15—16 мм, закрытую с обеих сторон кусочками бязи. Трубки с зараженными трихограммой яйцами зерновой моли выносили в сад и в опытах с желтой трихограммой размещали в кроне дерева, с бурой — на подставках, высотой 10—15 см над землей. С началом вылета имаго трихограммы в изоляторы ежедневно подкладывали свежие яйца хозяина по 100—120 шт. Все яйца, зараженные в течение одного дня, переносили в изоляторы, за которыми вели постоянные наблюдения. В каждом варианте опыта использовали 25 самок яйцеда.

Для анализа зависимости продолжительности развития и плодовитости трихограммы от температуры использовали статистический метод линейной регрессии (Урбах, 1964). Вычисляли коэффициенты линейной корреляции, коэффициенты и параметры линейных уравнений. По уравнению вычисляли значения исследуемого биологического показателя при стандартной температуре 20°С. Расчеты выполнены на микроЭВМ «Электроника» БЗ-21» по программам, составленным в Институте зоологии АН УССР.

### Продолжительность развития и число поколений за сезон

Зависимость продолжительности развития трихограммы от температуры исследовали в лабораторно-полевых и лабораторных экспериментах.

Пример зависимости продолжительности развития от температуры в лабораторном опыте приведен на рис. 1, а. Общепринято выражать эту нелинейную зависимость гиперболой. Если вместо продолжительности развития  $T$ , взята обратная ей величина скорости развития  $\frac{1}{T}$ , то зависимость скорости развития от температуры  $t^\circ$  оказывается прибли-

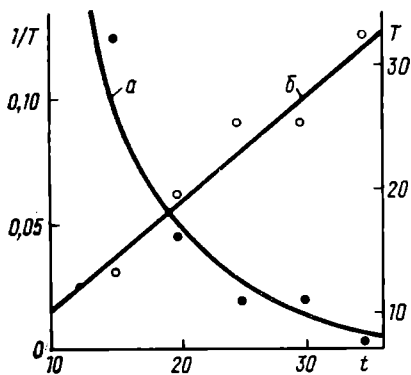


Рис. 1. Зависимость продолжительности развития  $T$  (а) и скорости развития  $1/T$  (б) от температуры  $t$  для бурой крымской трихограммы в константных условиях разведения.

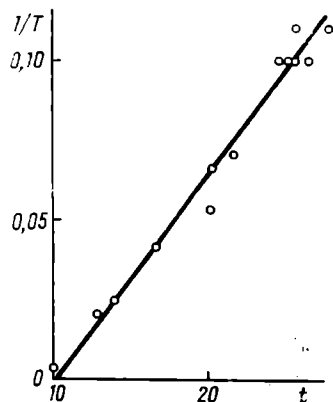


Рис. 2. Зависимость скорости развития от температуры для бурой трихограммы (по Н. Ф. Мейеру и В. А. Тюменевой, 1940).

женно линейной (рис. 1, б), что позволяет использовать обычный статистический аппарат для нахождения параметров зависимостей. Уравнение линейной зависимости скорости развития от температуры запишется следующим образом:

$$\frac{1}{T} = \frac{1}{\Sigma_s} (t - t_0), \quad (1)$$

где  $t_0$  — пороговая температура развития, при которой продолжительность развития бесконечна;  $\Sigma_s$  — сумма эффективных температур.

В опытах, поставленных в полевых условиях, продолжительность развития каждой генерации сопоставлялась со средней температурой за время развития. Естественно, что летние генерации развиваются быстрее, чем весенние и осенние (Дядечко, Цыбульская, Францевич, 1975). Вычисленные методом наименьших квадратов параметры, характеризующие продолжительность развития и плодовитость желтой и бурой трихограммы в лабораторно-полевых и лабораторных опытах, представлены в табл. 1.

Тем же способом мы обработали многочисленные таблицы, имеющиеся в отечественной и зарубежной литературе по биологии трихограммы. В качестве примера мы приводим преобразование данных из статьи Н. Ф. Мейера и В. А. Тюменевой (1940) (рис. 2). Вычисленные значения параметров для различных видов, рас, популяций трихограммы по литературным данным также приводятся в табл. 1.

Из таблицы видно, что продолжительность развития при  $20^\circ\text{C}$  подвержена меньшей изменчивости, чем пороговая температура или сумма эффективных температур. Это не удивительно, потому что принятая нами стандартная температура  $20^\circ\text{C}$  близка к средней температуре по всем вариантам опытов в наших и литературных данных. График линейной регрессии обязательно проходит через точку, координатами которой

Т а б л и ц а 1  
Зависимость продолжительности развития трихограммы от температуры

Вид трихограммы	Раса, популяция	Количество вари-антов опыта	Кoeffициент линейной корреляции	Пороговая температура	Сумма эффективных температур, градусо-дусодни	Продолжительность развития при 20°, дни	Условия опыта	Литературный источник
<i>Trichogramma eviproctidis</i>	Крымская	5	0,97	6,5	231	17,1	Лабораторные	Собственные данные
	Измайльская	5	0,99	7,1	226	17,5	»	»
	Черновикская	5	0,84	5,2	276	18,6	»	»
<i>T. sasoeciae</i>	Крымская	5	0,96	7,2	203	15,8	»	»
	Измайльская	5	0,97	6,4	208	15,2	»	»
	Черновикская	5	0,98	6,2	226	16,3	»	»
<i>T. eviproctidis</i>	Крымская	10	0,88	6,8	173	13,1	Лабораторно-полевые	»
	Измайльская	10	0,88	8,7	200	17,8	То же	»
<i>T. sasoeciae</i>	Крымская	10	0,87	6,9	153	11,7	»	»
	Измайльская	10	0,71	11,5	140	16,5	»	»
<i>T. evanescens</i>	Тираспольская	7	1,0	11,1	139	14,0	»	Адашкевич, Зильберг, 1973
<i>T. sasoeciae</i>	Киевская	20	0,47	6,9	199	15,2	»	Волков, 1959
<i>T. evanescens</i>	Сводные данные по различным популяциям	20	0,99	6,6	192	14,3	»	Картавцев, 1968
<i>T. sasoeciae</i>	Эссенбургская	3	0,95	7,9	158	13,1	»	»
<i>T. eviproctidum</i>	»	3	1,0	7,2	196	15,3	»	»
<i>T. minutum</i>	»	3	1,0	8,9	153	13,8	»	»
<i>T. evanescens</i>	Беляничная	13	0,99	10,4	152	15,8	»	»
	Азово-черноморская	13	0,99	9,0	167	15,2	»	»
	Роменская	13	0,98	9,8	163	16,0	»	»
	Астраханская	13	0,98	10,2	156	15,9	»	»
	»	9	0,96	5,4	216	14,8	»	»
<i>T. sasoeciae</i>	»	9	1,0	10,0	168	16,8	»	Теленга, 1956
<i>T. evanescens</i>	Польская	22	—	10	131,3	13,1	»	Шепетильникова, 1939
<i>T. evanescens</i>	»	18	—	10	129,1	12,9	»	»
<i>T. sasoeciae</i>	»	10	—	10	137,9	13,8	»	»
<i>T. eviproctidum</i>	»	4	—	10	156,0	15,6	Лабораторные	»
	»							»

Средние значения

 $\pm \sigma$   
 Коэффициент вариации, %

8,30	178,8	152
1,86	37,0	16,9
22,4	20,7	11,1

являются средние значения обеих переменных. Поэтому характеристики линейной зависимости наиболее надежно определяются там, где независимая переменная приближается к среднему значению.

Между видами и популяциями рода *Trichogramma* нет стабильного различия по рассмотренным показателям. При разведении в одинаковых условиях (20° С) желтая (*T. cacoeciae*) и бурая (*T. evproctidis*, *T. eva-*

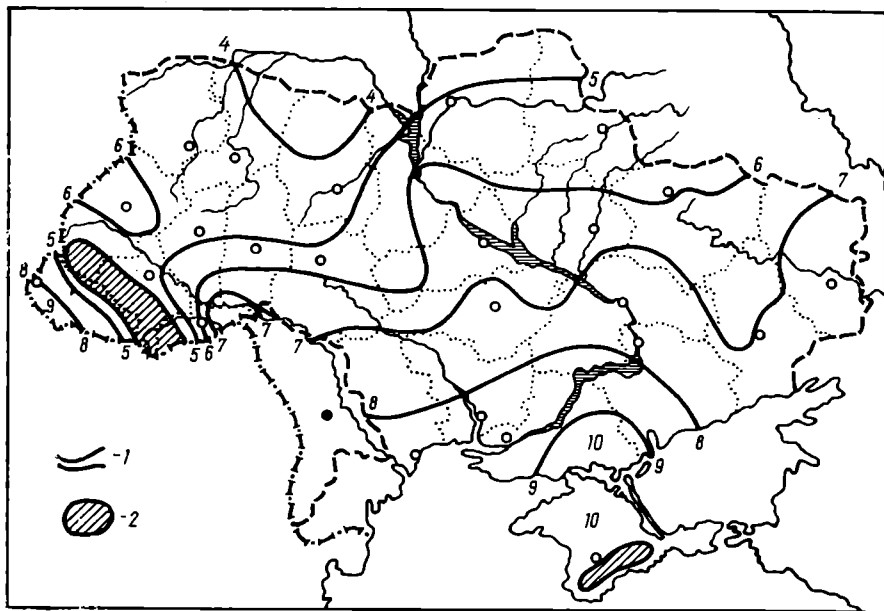


Рис. 3. Возможное количество поколений трихограммы за сезон на территории УССР. 1 — границы количества поколений; 2 — горные районы.

*nescens*) трихограммы развиваются в течение  $14,61 \pm 0,56$  и  $15,77 \pm 0,46$  дней соответственно. Разница между этими величинами незначительна ( $t=1,61$ ;  $P_0 > 5\%$ ).

Усредненные оценки пороговой температуры ( $8,3^\circ$ ) и суммы эффективных температур (178,8 градусодня), вероятно, несколько смещены. Известно, что с увеличением разброса данных относительно точной прямой пропорциональности наклон графика, вычисленный методом наименьших квадратов, уменьшается, хотя график обязательно проходит через точку с координатами средних значений. Для данных табл. 1 это означает, что с ухудшением корреляции в сравнении с идеальной ( $r=1$ ) ожидается уменьшение наклона  $\frac{1}{\Sigma_s}$ , увеличение расчетной суммы эффективных температур и уменьшение оценки пороговой температуры  $t_0$ .

Для практических расчетов можно принять в качестве условной пороговой температуры значение  $10^\circ$ , которое обычно и приводится в литературе для трихограммы. Для произвольной температуры можно вычислить условную сумму эффективных температур над этим порогом:

$$\Sigma_{10} = T \cdot (t - 10^\circ). \quad (2)$$

Воспользовавшись найденным значением  $T$  при  $20^\circ$  С, для которого разброс невелик, находим:

$$\Sigma_{10} = 15,2 \cdot (20^\circ - 10^\circ) = 152 \text{ градусодня} \quad (3)$$

Эту же величину можно оценить другим способом. Величины  $t_0$  и  $\Sigma_0$  в табл. 1 не являются независимыми, коэффициент линейной корреляции между ними составляет 0,83. Обнаружив, что

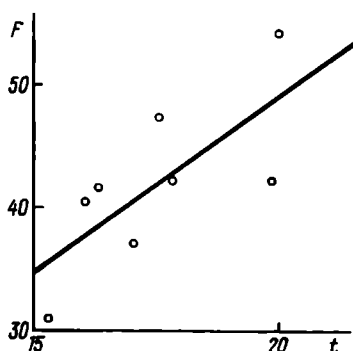
$$\Sigma_0 = 316 - 16,52t_0, \quad (4)$$

находим, что для порога  $10^\circ \text{C}$   $\Sigma_0$  составит 150,8 градусодня. Обе оценки хорошо совпадают.

По этим данным можно предсказать развитие поколений трихограммы в природных условиях, пользуясь текущими метеорологическими сводками. На Украине в соответствии со средними климатическими данными (Климатический атлас Украинской ССР, 1968) количество поколений в год у трихограммы может составлять от 4—5 на севере Украины (Черниговская и Ровенская области) до 10 на юге Одесская и Крымская области) (рис. 3). Однако в природных условиях наблюдается значительная растянутость лёта трихограммы, отрождающейся из яиц одной даты заражения. Растянутость отрождения ведет к недружному заражению предлагаемых трихограмме последующих партий яиц хозяина. При разведении трихограммы в константных условиях отрождение ее более дружное, но все же лёт растягивается на 2—3 дня. В наших опытах с измаильской формой *T. euproctidis* в константных условиях развития (температура  $25^\circ \text{C}$ , относительная влажность 75—80%) вылет особей происходил на 11—14-й день от дня заражения. Распределение вылета в эти дни составило соответственно 63,8; 24,6; 9,4 и 2,2% от общего количества 859 отродившихся особей. Таким образом, выход затягивается на 3—4 дня, или примерно на 30% от минимального срока развития. Кроме того, яйцекладка при этой температуре длится 2—3 дня, и развитие наиболее отстающих особей затягивается примерно на 40% от минимальной продолжительности генерации. Поэтому в зоне, где может быть 8 поколений за сезон, наиболее отстающие особи дадут 5 поколений, а отдельные генерации будут накладываться.

### Влияние температуры на плодовитость трихограммы

Плодовитость трихограммы в значительной мере определяется условиями личиночного и имагинального питания, активностью при яйцекладке, а также зависит от температуры, влажности воздуха, величины



яйца хозяина и других факторов (Кломр, Teerink, 1967; Щепетильникова, Касинская, 1975). Влияние температуры на плодовитость трихограммы прослежено нами в лабораторных и лабораторно-полевых опытах. В условиях константных температур (табл. 2) зависимость плодовитости от температуры проходит через максимум при  $20\text{--}25^\circ \text{C}$ . Плодовитость

Рис. 4. Зависимость плодовитости F от температуры t для бурой трихограммы черновицкой популяции, в лабораторно-полевом эксперименте.

значительно ниже, чем при разведении в природных условиях на том же хозяине; различия между видами и популяциями незначительны.

В естественных условиях развития средняя температура не переходит границу температурного оптимума. В диапазоне температур от по-

Таблица 2

## Влияние температуры на биологические показатели трихограммы при разведении в термостатах (влажность 75—80%)

Вид трихограммы	Температура, °С	Крымская популяция			Измаильская популяция			Черновицкая популяция		
		Количество яиц, отложенных одной самкой, $M \pm m$	Вылет, %	Соотношение полов, ♀:♂	Количество яиц, отложенных одной самкой, $M \pm m$	Вылет, %	Соотношение полов, ♀:♂	Количество яиц, отложенных одной самкой, $M \pm m$	Вылет, %	Соотношение полов, ♀:♂
<i>Trichogramma euprocitidis</i>	15	20,8±3,2	94,7	1,9:	18,4±3,2	93,4	1,7:1	23,9±3,3	94,5	1,3:1
	20	33,2±5,1	97,2	2,5:1	33,0±4,2	94,5	2,0:1	38,7±5,3	97,1	2,0:1
	25	29,0±3,8	97,2	2,4:1	36,2±4,5	97,5	2,6:1	35,5±4,8	95,7	1,8:1
	30	20,7±3,3	94,2	1,2:1	21,4±2,7	94,8	1,6:1	20,5±2,8	97,0	1,2:1
	35	3,8±1,1	0	—	1,9±1,8	0	—	0	—	—
<i>T. cacoeçlae</i>	15	22,3±5,5	96,8	2,2:1	21,9±3,9	94,9	1,8:1	24,6±3,5	95,1	1,7:1
	20	35,4±4,9	97,1	2,8:1	35,4±4,9	95,1	2,3:1	40,5±6,5	97,0	2,4:1
	25	28,4±5,5	95,0	2,7:1	38,3±3,9	97,6	6,6:1	37,4±3,2	96,7	2,4:1
	30	21,0±2,8	90,9	2,1:1	22,7±2,8	96,0	2,0:1	25,2±3,8	94,4	1,6:1
	35	2,2±1,1	0	—	2,5±1,4	0	—	1,8±0,8	0	—

роговой до оптимальной, зависимость плодовитости от температуры прямая. Для анализа этих данных мы применяли статистический аппарат линейной регрессии. Линейная зависимость характеризуется двумя величинами: 1) коэффициентом регрессии, или температурным коэффициентом плодовитости  $b$  (прибавка плодовитости на повышение температуры на 1°С); 2) плодовитостью при какой-то стандартной температуре, например, при 20°С  $F_{20}$ . Пример зависимости плодовитости от температуры для черновицкой популяции трихограммы в лабораторно-полевом эксперименте приведен на рис. 4. Эта зависимость может быть записана уравнением вида

$$F_t = F_{20} + b(t - 20^\circ), \quad (5)$$

где  $F_t$  — плодовитость при температуре  $t$ . Параметры зависимостей плодовитости от температуры приведены в табл. 3. Значимость различий между вариантами проверялась методом ковариационного анализа (Урбах, 1964).

При развитии в одинаковых условиях плодовитость желтой трихограммы на 30% выше, чем у бурой ( $P_0 < 0,01\%$ ). Плодовитость крымской и измаильской популяций одного вида не различалась существенным образом, но была вдвое ниже, чем у трихограммы того же вида из Черновца при разведении на яйцах ситотроги.

Температурный коэффициент плодовитости  $b$  оказывается тесно связанным с величиной плодовитости при стандартной температуре для всех исследованных видов и популяций.

$$b = 0,057 \frac{1}{\text{град}} \cdot F_{20}. \quad (6)$$

Плодовитость трихограммы в лабораторно-полевых опытах

Вид трихограммы	Популяция	Количество повторностей опыта	Количество яиц при 20° $F_{20} \pm \sigma$	Коэффициент регрессии $b$ ,	Коэффициент корреляции яиц/градус
<i>Trichogramma euproctidis</i>	Крымская	9	25,5±1,11	0,48	0,60
	Измаильская	18	27,8±2,02	0,59	2,22
	Черновицкая	8	48,5±3,14	0,70	2,71
<i>Trichogramma cacoeciae</i>	Крымская	16	35,7±1,19	0,76	2,37
	Измаильская	10	37,8±1,54	0,66	1,20
	Черновицкая	8	65,6±4,21	0,67	3,96

Примечание: статистически значимые коэффициенты корреляции подчеркнуты.

Отсюда плодовитость при любой температуре может быть рассчитана по единственному параметру — плодовитости данной формы трихограммы при определенной температуре:

$$F_t = (0,057 \cdot t - 0,14) \cdot F_{20}. \quad (7)$$

В условиях лабораторного разведения уменьшение плодовитости при определенной температуре выше оптимальной с избытком компенсируется скоростью развития (Щепетильникова, 1939). Имея данные по скорости развития трихограммы и плодовитости при определенной температуре, можно рассчитать количество потомков. Так, по средним данным скорости развития для желтой трихограммы по всем трем популяциям (крымской, измаильской, черновицкой) при наработке массового материала за месяц можно получить увеличение количества потомков от первоначального при температуре 15; 20; 25 и 30° С соответственно в 11,2; 223; 2670 и 2750 раз. Наибольшее количество потомков будет получено при 30° С. Однако эта температура не может быть рекомендована производству, так как она близка к критической, за порогом которой происходит резкое снижение плодовитости.

### Выводы

Продолжительность развития и плодовитость трихограммы зависят от температуры. По оригинальным и литературным данным определены параметры этой зависимости, которые позволяют рассчитать прогнозируемое размножение трихограммы в культуре или в природных условиях. Порог развития близок к 10° С, сумма эффективных температур над этим порогом для развития одной генерации составляет 152 градусодня. Продолжительность генерации для особей, наиболее отставших в развитии, на 40% больше, чем для основной, быстро развивающейся части генерации. На территории УССР трихограмма может давать от 4—5 поколений в год на севере, до 9—10 на юге. При температурах ниже оптимума 25° С плодовитость прямо зависит от температуры. Если известна плодовитость  $F_{20}$  (на определенном хозяине) при стандартной температуре 20° С, плодовитость  $F_t$  при любой субоптимальной температуре можно рассчитать по формуле (7). При одинаковых благоприятных

условиях развития плодовитость желтой трихограммы на 30% выше, чем у бурой. Для производственного разведения рекомендуется температурный режим 25—28° С.

## ЛИТЕРАТУРА

- Адашкевич Б. П., Зильберг Л. П. Биологические особенности *T. evanescens* Westw. (Hymenoptera, Chalcidoidea) в Молдавии.— Вопр. защиты раст., 1973, 2, с. 19—26.
- Волков В. Ф. К экологии желтой трихограммы (*T. cacoeclae pallida* Meuser) — паразита яиц яблонной плодовой и листоверток — в садах УССР.— Науч. тр. УИЗР, 1959, 8, с. 137—162.
- Дядечко Н. П., Цыбульская Г. Н., Францевич Л. А. О некоторых биологических особенностях трихограммы желтой (*T. cacoeclae pallida* Meuser), обитающей в горных садах Крыма.— Вестн. зоол., 1975, № 5, с. 67—70.
- Кот Я., Плевка Т. Биологические средства защиты растений, М., 1974, с. 159—171.
- Мейер Н. Ф., Тюменева В. А. Влияние сменных температур на сроки развития, плодовитость и соотношение полов у трихограммы (*T. evanescens* Westw.) — Вестн. заш. раст., 1940, № 1—3, с. 153—160.
- Теленга Н. А. Исследования *T. evanescens* Westw и *T. pallida* Meyer (Hymenoptera, Trichogrammatidae) и их применение для борьбы с вредными насекомыми в СССР.— Энтомол. обзор., 1956, 35, вып. 3, с. 599—610.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы, М., 1964, с. 172—341.
- Щепетильникова В. А. О роли температуры и влажности в биологии азово-черноморской расы трихограммы (*T. evanescens* Westw.) — Защ. растений, 1939, № 19, с. 56—66.
- Щепетильникова В. А. Внутривидовые формы *T. evanescens* Westw. и факторы, определяющие их эффективность. В кн.: Биологический метод борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур, М., Сельхозизд., 1962, с. 39—67.
- Klotz H., Teerink B. J. The significance of oviposition rates in the egg parasite, *Trichogramma embryophagum* Htg.— Arch. Neerland. Zool., 1967, Bd 17, N 3, S. 350—375.
- Kot J. Experiments in the biology and ecology of species of the genus *Trichogramma* Westw., and their use in plant protection.— Ecologia polska, Ser. A, 1964, 12, N 15, s. 243—303.
- Quednau W. Über den Einfluss von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Eiparasiten *Trichogramma cacoeclae* Barchall (Ein biometrische Studie). In: Mitt. aus der biologischen Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft. Berlin—Danlem, 1957, H. 90, S. 1—63.
- Schultze H. Über die Fruchtbarkeit der Schlupfwespe *Trichogramma evanescens* Westw.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 1926, N 6 (3), S. 535—585.
- Украинский н.-и. институт защиты растений

Поступила в редакцию  
16.XII 1976 г.

L. A. Frantsevich

TEMPERATURE INFLUENCE ON BIOLOGICAL CHARACTERISTICS  
OF DIFFERENT SPECIES AND POPULATIONS OF *TRICHOGRAMMA*

Summary

Parameters characterizing dependence of fecundity and duration of development on temperature were evaluated from original and literature data. They permit calculating the reproduction rate of *Trichogramma* under cultural and field conditions. The development threshold is near 10°, the sum of effective temperatures above the threshold necessary for development of one generation is 152 days-degs. One may expect reproduction of 4-5 generations per season in the Northern Ukraine and 9-10 generations in the Southern Ukraine. Fecundity directly depends on temperature below the optimum (25°). If the fecundity  $F_{20}$  was established at 20° for a certain host, the fecundity at any suboptimal temperature  $t$  could be calculated by the formula  $F_t = (0.057 t - 0.14)F_{20}$ . Under equal favourable conditions the fecundity in *T. cacoeclae* is 30% higher than in *T. euproctidis*.

The Ukrainian Research Institute  
of Plant Protection