

УДК 591.1(595.763.792)

© С. Я. Резник и Н. П. Вагина

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ЖИРА В ХОДЕ ИНДУКЦИИ И ТЕРМИНАЦИИ «ПИЩЕВОЙ ДИАПАУЗЫ» У САМОК *HARMONIA SEDECIMNOTATA* FABR. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

[S. Ya. REZNIK a. N. P. VAGHINA. DYNAMICS OF FAT CONTENT DURING THE ONSET AND TERMINATION OF THE «TROPIC DIAPAUSE» IN FEMALES OF *HARMONIA SEDECIMNOTATA* FABR. (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)]

Известно, что при отсутствии тлей самки многих хищных кокциnellид охотно переходят на питание углеводной пищей (медом, раствором сахара и т. п.). Откладка яиц при этом прекращается, но относительно быстро возобновляется при предоставлении им возможности питания тлями. Исследования, проведенные на разных видах кокциnellид, позволили рассматривать этот феномен как особую форму имагинальной (репродуктивной) диапаузы (Hodek, 1973; Заславский и др., 1998).

Специфика объекта настоящей работы, тропической божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* Fabr. (Coleoptera, Coccinellidae), заключается в том, что отсутствие тлей в пище — единственный внешний фактор, вызывающий прекращение откладки яиц. Свойственная большинству насекомых фотопериодическая индукция диапаузы у этого вида не обнаружена. Кроме того, внимание привлекает скорость возобновления яйцекладки — уже через 3—5 дней после начала питания тлями (Заславский и др., 1998; Семьянов, 2000; Semyanov, Vaghina, 1999, 2001).

Эта возможность необычайно быстрого прекращения и возобновления яйцекладки послужила основой для предположения о том, что «пищевая диапауза» в отличие от «фотопериодической диапаузы» представляет собой простую «интеррупцию» (прерывание) откладки яиц (Семьянов, 2002). Сомнения в идентичности механизмов «обычной» и «пищевой» диапаузы кокциnellид высказывались и другими авторами, нередко использовавшими для исследуемого нами феномена термины «состояние, аналогичное диапаузе» (Iperiti, Hodek, 1974), «прекращение размножения, сходное с диапаузой» (Hodek, 1983) и т. п. При этом сама по себе способность быстрого возобновления откладки яиц традиционно рассматривалась как достаточное основание для того, чтобы говорить о «спячке» или «состоянии покоя», но не о диапаузе (Hagen, 1962).

Однако хорошо известно, что прекращение размножения — основной, но далеко не единственный признак имагинальной диапаузы. Как правило, репродуктивная диапауза сопровождается накоплением жира, повышением устойчивости к экстремальным воздействиям среды и другими изменениями в физиологии и поведении насекомых (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Danks, 1987). Цель данного исследования — количественная оценка динамики жировых запасов в ходе индукции и терминации «пищевой репродуктивной диапаузы» у *H. sedecimnotata*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты были проведены с лабораторной культурой *H. sedecimnotata*, исходный материал для которой был собран В. П. Семьяновым в Китае в 1990 г. (Семьянов, 2000). Основные методы разведения коровок и постановки опытов были те же, что и в предыдущих исследованиях, проведенных с этим видом (Заславский и др., 1998; Semyanov, Vaghina, 1999, 2001; Семьянов, Вагина, 2003).

В качестве корма для личинок и имаго использовали тлю *Myzus persicae* Sulz., разводимую в лаборатории на кормовых бобах *Vicia faba* L. Альтернативной (углеводной) пищей служил 10%-ный водный раствор сахара. Температура на протяжении всех опытов была константной (25°) при круглосуточном освещении.

Для определения содержания жира в теле самок применяли широко распространенный (см.: Ellers, van Alphen, 2002) метод экстракции. Для этого из исследуемой группы самок делали выборки по 10 особей (на каждый учетный день), замаривали их эфиром, высушивали в термостате при 40° в течение 48 ч, а затем помещали в чашки Петри и хранили в морозильной камере (-18°). Жуков взвешивали на электронных весах марки Ohaus AR 1530 (точность взвешивания 0.001 г). Во избежание конденсации влаги перед взвешиванием насекомых, не вынимая из чашек, постепенно согревали до комнатной температуры. Затем для экстракции жира жуков индивидуально помещали в баночки с 20 мл ацетона на 3 дня при температуре 20°. После этого жуков снова высушивали при тех же условиях и взвешивали второй раз. Таким образом для каждой самки определяли общий сухой вес (первое взвешивание), вес жира (разница между первым и вторым взвешиваниями) и, исходя из этих двух показателей, процентное содержание жира.

Кроме того, часть самок (не менее 7 особей в каждый учетный день каждой повторности каждого варианта опытов) была вскрыта с целью оценки интенсивности начальных стадий оогенеза. Для этого измеряли длину и максимальную ширину гермария с помощью бинокулярного микроскопа (3.2 × 10). При обработке результатов размер гермария приблизительно оценивали как произведение длины и максимальной ширины.

В обоих вариантах первого опыта (рис. 1) только что отродившимся самкам *H. sedecimnotata* предоставляли возможность питания тлями на протяжении 20 дней. После этого в первом варианте их переводили на питание раствором сахара, а во втором варианте первого опыта жуки после 20 дней питания тлями получали только чистую воду. После 30 дней питания раствором сахара самкам из первого варианта опыта снова предоставляли возможность питания тлями. Что же касается второго варианта опыта, то практически все самки, лишенные как тлей, так и углеводной подкормки, к 40-му дню опыта погибли. В общей сложности первый опыт длился

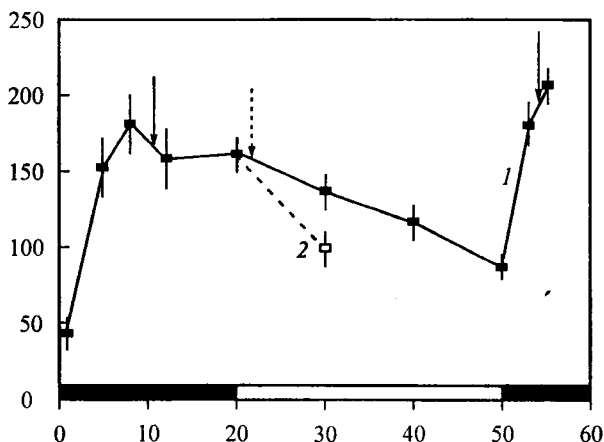


Рис. 1. Динамика размеров гермария в ходе созревания самок, индукции и терминации репродуктивной диапаузы у *Harmonia sedecimnotata* (первый опыт).

По оси абсцисс — время опыта (дни), по оси ординат — размер гермария (произведение длины на максимальную ширину, мк). Здесь и далее на графиках показаны средние арифметические и средние отклонения. Режим питания обозначен над осью абсцисс: темные прямоугольники — тля, светлый прямоугольник — раствор сахара. Цифрами на графике обозначены варианты опыта, стрелками — среднее время начала (сплошная линия) и прекращения (штриховая линия) откладки яиц.

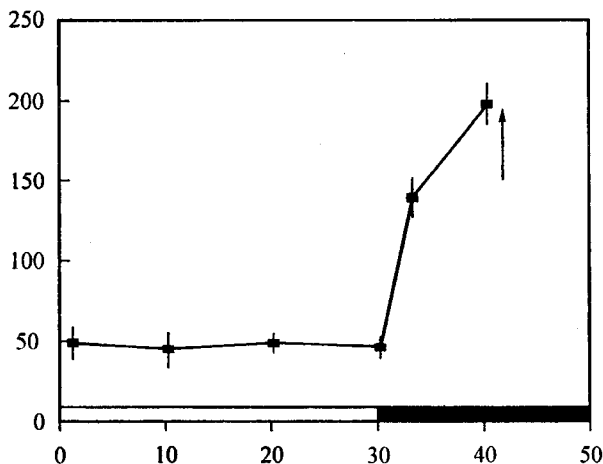


Рис. 2. Динамика размеров гермария в ходе терминации репродуктивной диапаузы у самок *Harmonia sedecimnotata* (второй опыт).

Обозначения, как на рис. 1.

55 дней (рис. 1). Вскрытие случайной выборки самок для измерения размеров гермария и фиксацию части особей для определения содержания жира производили у только что отродившихся особей на 5, 8, 12 и 20-й дни питания тлями, на 10, 20 и 30-й дни отсутствия тлей (соответственно через 30, 40 и 50 дней с момента начала опыта) и на 3-й и 5-й дни после возобновления питания тлями (соответственно через 53 и 55 дней с момента начала опыта).

Во втором опыте (рис. 2) самок переводили на питание раствором сахара сразу после отрождения. Возможность питания тлями была предоставлена только на 30-й день. Определение содержания жира проводили у только что отродившихся особей на 10, 20 и 30-й дни кормления сахаром и на 3, 5 и 10-й дни питания тлями (соответственно через 33, 35 и 40 дней с момента начал опыта). Размер гермария определяли в то же время (за исключением 35-го дня).

Каждый из опытов был проведен в 2 повторностях, результаты которых оказались сходными и при обработке данных были объединены. Для сравнения средних величин, относящихся к разным дням разных вариантов опыта, использовали тест Тьюки. Процентные показатели перед статистической обработкой для нормализации дисперсии были преобразованы по формуле $Y = \text{Arc sin } \sqrt{x / 100}$. На рисунках показаны средние арифметические и средние отклонения (для процентов — непреобразованные величины). Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

РАЗМЕР ГЕРМАРИЯ

В ходе первого опыта у самок, питавшихся тлями с момента отрождения, размер гермария быстро увеличивается на протяжении первых 8—10 дней жизни (рис. 1). К 12-му дню (время начала откладки яиц) наблюдается небольшое, но достоверное (тест Тьюки, $p < 0.01$) уменьшение размера гермария, и затем (судя по нашим данным) он остается относительно стабильным. После перевода самок на питание раствором сахара (20-й день опыта) размер гермария постепенно уменьшается, причем при замене раствора сахара водой (вариант 2 первого опыта) редукция гермария ускоряется. Возобновление питания тлями (50-й день первого опыта) приводит к быстрому росту размеров гермария.

Во время второго опыта (рис. 2) размеры гермария у самок, питавшихся с момента отрождения раствором сахара, оставались практически постоянными на протяжении 30 дней (изменения недостоверны). При предоставлении им возможности питания тлями размеры гермария резко увеличивают-

ся, причем динамика этого процесса примерно совпадает с созреванием молодых самок и реактивацией диапаузирующих особей в первом опыте (сравни рис. 1 и 2).

ВЕС САМОК И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРА

При питании тлями с момента отрождения вес самок увеличивается и затем постепенно стабилизируется, различия между средним весом на 8-й и 20-й дни недостоверны (рис. 3). После перевода на питание сахаром наблюдается некоторое увеличение веса самок (различия между 20-м и 50-м днями достоверны при $p < 0.001$), а возобновление питания тлями приводит к резкому снижению веса (рис. 3, вариант 1). Если вместо раствора сахара предоставить самкам чистую воду, вес снижается (рис. 3, вариант 2).

Динамика весового содержания жира близка к динамике общего сухого веса самки (сравни рис. 3 и 4). Из рис. 4 видно, что при питании тлями с момента отрождения накопление жира идет только на протяжении первых 5—8 дней. Питание раствором сахара приводит к резкому росту жировых запасов, затем с 30-го по 50-й день опыта достоверных изменений весового

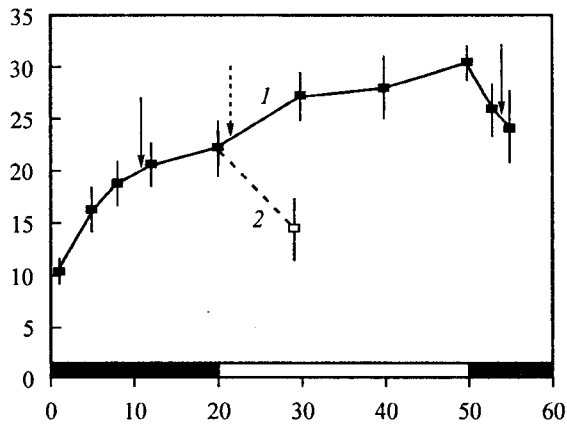


Рис. 3. Динамика сухого веса самок *Harmonia sedecimnotata* в ходе индукции и терминции репродуктивной диапаузы (первый опыт).

По оси ординат — сухой вес (мг). Остальные обозначения, как на рис. 1.

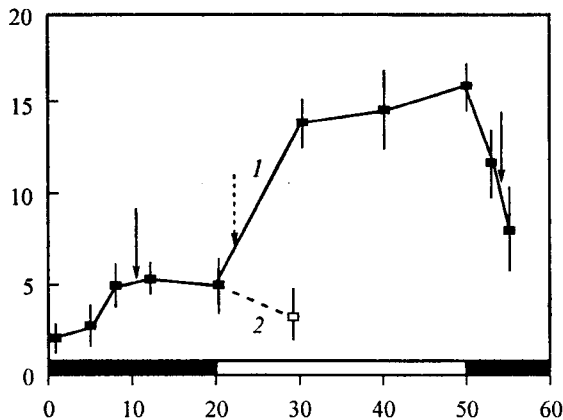


Рис. 4. Динамика весового содержания жира у самок *Harmonia sedecimnotata* в ходе индукции и терминции репродуктивной диапаузы (первый опыт).

По оси ординат — вес жира (мг). Остальные обозначения, как на рис. 1.

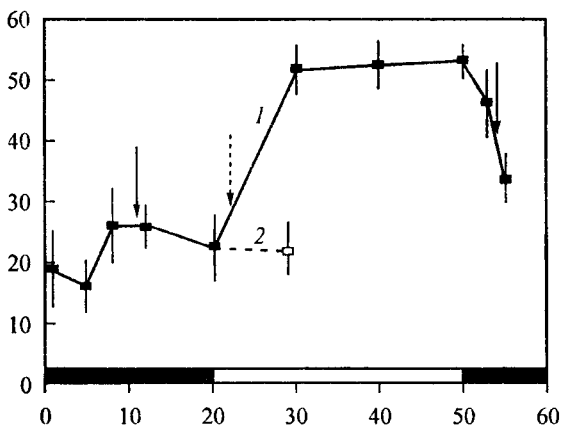


Рис. 5. Динамика процентного содержания жира у самок *Harmonia sedecimnotata* в ходе индукции и терминации репродуктивной диапаузы (первый опыт).

По оси ординат — содержание жира (%). Остальные обозначения, как на рис. 1.

содержания жира не происходит. Возобновление питания тлями индуцирует такое же резкое уменьшение жировых запасов (рис. 4, вариант 1). Отсутствие углеводной подкормки, как и следовало ожидать, препятствует накоплению жира.

Статистический анализ изменений процентной доли жира в сухом весе самки позволяет уточнить вышеизложенное (рис. 5). Колебания процентного содержания жира на протяжении первых 20 дней жизни самки (при питании тлями) оказываются недостоверными. Зато сочетание углеводной подкормки и отсутствия тлей приводит к быстрому удвоению содержания жира (до 50 % и более), а возобновление питания тлями снижает процентное содержание жира до исходного уровня: различия между данными за 8—12-й дни (26 %) и 55-й день (34 %) недостоверны.

Во втором опыте вес самок, получавших только раствор сахара, увеличивался гораздо медленнее, чем вес самок, питавшихся тлями (ср. рис. 3 и 6). Однако после предоставления им тлей и начала откладки яиц сухой вес стабилизировался на уровне около 20 мг, что практически не отличается от

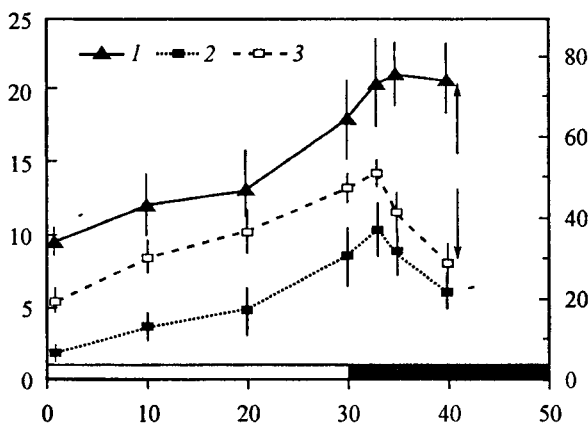


Рис. 6. Динамика сухого веса, весового и процентного содержания жира у самок *Harmonia sedecimnotata* в ходе индукции и терминации репродуктивной диапаузы (второй опыт).

По левой оси ординат: 1 — общий вес (мг), 2 — вес жира (мг); по правой оси ординат: 3 — содержание жира (%). Остальные обозначения, как на рис. 1.

веса яйцекладущих особей в первом опыте. Из рис. 6 видно также, что при питании сахаром (первые 30 дней второго опыта) увеличение веса происходило в основном за счет накопления жира (его процентное содержание за этот период удвоилось), а начало питания тлями привело к резкому уменьшению доли жира в весе самок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших опытов (сравни рис. 1 и 3—5, вариант 1 опыта) убедительно свидетельствуют о том, что начало и прекращение откладки яиц, так же как и соответствующие изменения размеров гермария, тесно коррелированы с динамикой накопления и расходования жировых запасов. Ранее уже было показано, что и у некоторых других кокциnellид прекращение яйцекладки, вызванное отсутствием тлей, сопровождается накоплением жира (Hagen, 1962; Hodek, 1973; Iperiti, Hodek, 1974). Как упоминалось выше, накопление жировых запасов — обычный признак диапаузы, хотя механизмы нейро-гуморального контроля развития яичников и метаболизма липидов могут различаться (Morita, 1999). Не вызывает сомнения и тот факт, что все вышеупомянутые процессы (начало и прекращение яйцекладки, изменение размеров гермария, динамика жировых запасов) в значительной степени зависят от режима питания. Именно эта особенность биологии кокциnellид и позволила сформулировать представления о «пищевой диапаузе» (Hagen, 1962; Hodek, 1973; Заславский и др., 1998).

Конечно, и этологический (избирательность яйцекладки), и физиологический (плодовитость) компоненты репродуктивной активности могут зависеть от стимулов, связанных с потенциальным хозяином (или жертвой) и при активном (не диапаузно) состоянии насекомого (см. обзоры: Лабейри, 1967; Pajaj, 2000). Известно, в частности, что наличие тлей — стимул откладки яиц у многих хищных кокциnellид (Hagen, 1962; Evans, 2003; Evans et al., 2004). Обычной у них является также зависимость плодовитости от количества и качества пищи. Например, имаго *Coleomegilla maculata* Timberlake перестают откладывать яйца через 3 дня питания кормом, не содержащим белков (Smith, 1965). Однако общий вес тела при этом не возрастает, накопления жировых запасов не происходит, и значит, в данном случае мы действительно имеем дело не с диапаузой, а с простым прекращением яйцекладки. Позднее аналогичные результаты были получены и в опытах с некоторыми другими видами божьих коровок (Dreyer et al., 1997; Richards, Evans, 1998; Evans, 2000, 2003). Обзор исследований, проведенных на неавтогенных видах двукрылых (Barton Browne, 2001), показал, что, хотя плодовитость прямо зависит от количества и состава пищи, запуск и прекращение оогенеза детерминируются нейро-эндокринной регуляцией.

Результаты наших опытов с *H. sedecimnotata* и исследования, проведенные с некоторыми другими видами хищных кокциnellид, позволяют прийти к выводу о корректности применения термина «диапауза» к прекращению яйцекладки, вызванному отсутствием тлей в рационе самок.

Хорошо известно, что усиливать тенденцию к диапаузе могут самые различные неблагоприятные условия окружающей среды (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1983; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996). В. А. Заславский (Заславский, 1996; Заславский и др., 1998) неоднократно указывал на единство физиологического механизма, обеспечивающего зависимость сезонного развития насекомых от фотопериода, температуры и других факторов среды, в том числе и от «пищевых факторов». Экспериментальные исследования показали, что у клопа *Pyrrhocoris apterus* (L.) — «классического» объекта нейроэндокринологии насекомых — влияние фотопериода и

пищи на оогенез одинаково опосредовано ювенильным гормоном, хотя у другого представителя того же отряда — *Eurydema rugosa* Motsch. — обнаружены различия между диапаузами, индуцированными фотопериодом и пищевым режимом (см. обзоры: Hodkova, 1999; Musolin, Saulich, 1999).

Давно известно, что у насекомых-фитофагов питание поврежденными или подвергнутыми стрессу растениями нередко приводит к снижению плодовитости яйцекладущих самок и угнетению оогенеза вплоть до тенденции к преждевременной репродуктивной диапаузе (Lees, 1956; De Wilde et al., 1969). Эта реакция обнаружена и у кокциnellид: самки растительноядной коровки *Epilachna niponica* (Lewis) при поврежденности кормового растения более чем на 50 % прекращают яйцекладку (наблюдается резорбция яиц), но быстро возобновляют ее при предоставлении им неповрежденных растений (Ohgushi, Sawada, 1985; Ohgushi, 1992).

Заметим, что, если влияние пищи на индукцию репродуктивной диапаузы, как упоминалось выше, было обнаружено у многих видов насекомых, то влияние режима питания на развитие диапаузы и, в частности, на ее терминацию гораздо менее исследовано (Hodek, 1999, 2002).

Однако результаты наших и других исследований позволяют сформулировать и более общие выводы. Общепринято (Tauber et al., 1986) делить реакции насекомых на окружающую среду на 2 категории: 1) адаптации к кратковременным локальным изменениям (легко обратимые поведенческие и витальные физиологические реакции) и 2) адаптации к более длительным сезонным изменениям, осуществляемые за счет нейро-гуморальных реакций на сигнальные факторы среды (разные формы диапаузы). Однако в действительности длительность изменений окружающей среды, как и стабильность ответных реакций организма насекомого, варьирует градуально.

Например, исследования влияния кормового растения на индукцию репродуктивной диапаузы амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. показали, что первые дни после питания поврежденной амброзией наблюдается прямой (витальный) эффект низкокачественного корма — снижение интенсивности откладки яиц. Одновременно происходит резкое повышение двигательной активности (в естественных условиях это соответствует поиску участков с неповрежденными растениями), т. е. снижение качества корма действует и как сигнал к изменениям в поведении. Однако уже через 6–8 дней под влиянием питания поврежденной амброзией у части самок начинается репродуктивная диапауза: поврежденность амброзии действует уже как сигнальный фактор. При этом даже кратковременные перерывы в откладке яиц сопровождаются тигмотаксисом, снижением двигательной активности и ростом жирового тела (Виноградова, 1988; Виноградова, Богданова, 1989; Резник, 1989; Reznik, 1991; Vinogradova, Pantyukhov, 1995).

Аналогичные результаты были получены в работах с колорадским жуком *Leptinotarsa decemlineata* Say (Миндер, 1981; Ушатинская, Кочетова, 1981). Весь комплекс составляющих «синдрома репродуктивной диапаузы» (de Wilde et al., 1969; Hodek, 1999) — прекращение оогенеза, снижение интенсивности метаболизма, накопление жировых запасов, изменения в поведении и т. п. — может появляться и исчезать на протяжении нескольких дней. Следовательно, сами по себе кратковременность и обратимость прекращения яйцекладки не могут служить достаточным основанием для вывода об отсутствии диапаузы. Как справедливо заметил Чернышев (1996), «нельзя провести четкую грань между небольшим торможением развития и истинной диапаузой с ее сложными физиологическими процессами». Недавними исследованиями (Blanckenhorn et al., 2001) у мухи *Scathophaga stercoraria* (L.) выявлено состояние «летней репродуктивной спячки» — резкое снижение интенсивности (но не полное прекращение) размножения, сопровождающееся накоплением жировых запасов. Ранее

состояние «промежуточное» между активным размножением и репродуктивной диапаузой было обнаружено и у ряда других насекомых (Pener, Orshan, 1980; Taylor, Schrader, 1984; Numata, 1993).

Еще один относительно подробно исследованный пример явления, находящегося «на грани диапаузы», — состояние «задержки заражения» у видов *Trichogramma Westw.*, по одним характеристикам (качественные различия между яйцекладущими и неяйцекладущими особями, скачкообразность и необратимость перехода) это состояние, близкое к репродуктивной диапаузе, а по другим (кратковременность, отсутствие значительного роста продолжительности жизни, наличие в яичниках зрелых яиц) — резко отличающееся от нее (Reznik et al., 1998, 2001, 2003).

Таким образом, результаты исследования регуляции яйцекладки хищных кокциnellид, амброзиевого листоеда, трихограммы и некоторых других насекомых еще раз свидетельствуют о том, что традиционное (Tauber et al., 1986) деление адаптаций насекомых к изменениям окружающей среды на «кратковременные» и «долговременные», базирующееся соответственно на «нервном» и «нейрогормональном» механизмах, в достаточной степени условно. Скорее, следовало бы говорить о спектре или градиенте реакций, осуществляющихся одновременно или по мере необходимости постепенно сменяющих друг друга и тем самым в совокупности обеспечивающих адаптацию индивида к различным вариациям окружающей среды. Столь же условна, впрочем, и граница между нервным и гуморальным регуляторными механизмами (см. обзор: Лейбсон, 1983).

ВЫВОДЫ

1. Экспериментальные исследования показали, что начало, прекращение и возобновление откладки яиц самками *Harmonia sedecimnotata*, так же как и соответствующие изменения размеров гермария, тесно скоррелированы с динамикой накопления и расходования жировых запасов.

2. Даже кратковременное (10 дней) прекращение откладки яиц, вызванное отсутствием тлей при наличии углеводной пищи, сопровождается ростом абсолютного и относительного (процентного) содержания жира в теле самок, что подтверждает корректность применения термина «диапауза» к прекращению яйцекладки, вызванному отсутствием тлей в рационе самок хищных кокциnellид.

3. Эти данные, а также результаты исследования регуляции яйцекладки некоторых других насекомых свидетельствуют о существовании единого механизма, осуществляющего «кратковременные» и «долговременные» адаптации к изменениям окружающей среды.

Работа поддержана грантом Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Особенности репродукции и формы имагинальной диапаузы у амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обзор. 1988. Т. 67, вып. 3. С. 468—479.
- Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. Особенности сезонного развития амброзиевого полосатого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 189. С. 62—75.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомол. обзор. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 233—243.

- Заславский В. А., Семьянов В. П., Вагина Н. П. Пища как сигнальный фактор, контролирующий диапаузу имаго у божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 12. С. 1383—1388.
- Лабейри В. Влияние физиологического состояния родителей на потомство у насекомых // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28, вып. 1. С. 30—49.
- Лейбсон Л. Г. Л. А. Орбели и некоторые аспекты эволюционной физиологии // Журн. эвол. биохим. физиол. 1983. Т. 19, вып. 4. С. 322—332.
- Миндер И. Ф. Экология колорадского жука — основные параметры реакций на абиотические факторы внешней среды // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 72—97.
- Резник С. Я. Экспериментальное исследование факторов, определяющих интенсивность и избирательность откладки яиц самками амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 10. С. 20—32.
- Семьянов В. П. Биология кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) из юго-восточной Азии. II. *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) // Энтомол. обозр. 2000. Т. 79, вып. 1. С. 3—9.
- Семьянов В. П. Облигатная и факультативная диапаузы у кокцинеллид-афидофагов (Coleoptera, Coccinellidae): сходство и различие // XII съезд Русского энтомологического общества (СПб., 19—24 августа 2002 г.). Тез. докл. СПб., 2002. С. 313—314.
- Семьянов В. П., Вагина Н. П. Влияние пищевой диапаузы на плодовитость и длительность жизни у тропической божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтомол. обозр. 2003. Т. 82, вып. 1. С. 3—5.
- Тыщенко В. П. Эволюция сезонных адаптаций у насекомых // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, вып. 1. С. 10—22.
- Ушатинская Р. С., Кочетова Н. И. Размножение и индивидуальное развитие колорадского жука // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 54—71.
- Чернышев В. В. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Barton Browne L. Quantitative aspects of the regulation of ovarian development in selected anautogenous Diptera: integration of endocrinology and nutrition // Ent. Exp. Appl. 2001. Vol. 100, N 2. P. 137—149.
- Blanckenhorn W. U., Henseler C., Burkhard D. U., Briegel H. Summer decline in populations of the yellow dung fly: diapause or quiescence? // Physiol. Ent. 2001. Vol. 26, N 3. P. 260—265.
- Danks H. V. Insect dormancy: an ecological perspective. Ottawa, Biological Survey of Canada. 1987. 439 p.
- Dreyer B. S., Neuenschwander P., Baumgärtner J., Dorn S. Trophic influences on survival, development and reproduction of *Hyperaspis notata* (Coleoptera, Coccinellidae) // J. Appl. Ent. 1997. Vol. 121, N 5. P. 249—256.
- Ellers J., van Alphen J. J. M. A trade-off between diapause duration and fitness in female parasitoids // Ecol. Ent. 2002. Vol. 27, N 3. P. 279—284.
- Evans E. W. Egg production in response to combined alternative foods by the predator *Coccinella transversalis* // Ent. Exp. Appl. 2000. Vol. 24, N 2. P. 141—147.
- Evans E. W. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review // Europ. J. Ent. 2003. Vol. 100, N 1. P. 1—10.
- Evans E. W., Richards D. R., Kalaskar A. Using food for different purposes: female responses to prey in the predator *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) // Ecol. Ent. 2004. Vol. 29, N 1. P. 27—34.
- Hagen K. S. Biology and ecology of predaceous Coccinellidae // Ann. Rev. Ent. 1962. Vol. 7. P. 289—326.
- Hodek I. Biology of Coccinellidae. Prague: Academia, 1973. 260 p.
- Hodek I. Role of environmental factors and endogenous mechanisms in the seasonality of reproduction in insects diapausing as adults / V. K. Brown, I. Hodek (eds.). Diapause and life cycle strategies in insects. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1983. P. 9—33.
- Hodek I. Environmental regulation and some neglected aspects of insect diapause // Ent. Sci. 1999. Vol. 2, N 4. P. 533—537.
- Hodek I. Controversial aspects of diapause development // Europ. J. Ent. 2002. V. 99, N 2. P. 163—173.
- Hodkova M. Regulation of diapause and reproduction in *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera) — neuroendocrine outputs (mini-review) // Ent. Sci. 1999. Vol. 2, N 4. P. 563—566.
- Iperti G., Hodek I. Induction alimentaire de la dormance imaginaire chez *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Coleop. Coccinellidae) pour aider à la conservation des coccinelles élevées au laboratoire avant une utilisation ultérieure // Ann. Zool. Ecol. Anim. 1974. Vol. 6, N 1. P. 41—54.
- Lees A. D. The physiology and biochemistry of diapause // Ann. Rev. Ent. 1956. Vol. 1. P. 1—16.
- Morita A. Neural and endocrine mechanisms for the photoperiodic response controlling adult diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Ent. Sci. 1999. Vol. 2, N 4. P. 579—587.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the temperate zone // Ent. Sci. 1999. Vol. 2, N 4. P. 623—639.

- Numata H. Induction of adult diapause and of low and high reproductive states in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae*, by photoperiod and temperature // *Ent. Exp. Appl.* 1993. Vol. 66, N 2. P. 127—143.
- Ohgushi T. Resource limitation on insect herbivore populations / M. D. Hunter, T. Ohgushi, P. V. Price (eds.). *Effects of resource distribution on animal—plant interactions*. London: Academic Press, 1992. P. 199—241.
- Ohgushi T., Sawada H. Population equilibrium with respect to a variable food resource and its behavioural basis in a herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica* // *J. Animal Ecol.* 1985. Vol. 54, N 3. P. 781—796.
- Papaj D. R. Ovarian dynamics and host use // *Ann. Rev. Ent.* 2000. Vol. 45. P. 423—448.
- Pener M. P., Orshan L. Reversible reproductive diapause and intermediate states between diapause and full reproductive activity in male *Oedipoda miniata* grasshoppers // *Physiol. Ent.* 1980. Vol. 5, N 4. P. 417—426.
- Reznik S. Ya. The effects of feeding damage in ragweed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) on populations of *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Oecologia*. 1991. Vol. 88, N 2. P. 204—210.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. Egg retention in the presence of a host in *Trichogramma* females // *J. Appl. Ent.* 1998. Vol. 122, N 9—10. P. 555—559.
- Reznik S. Ya., Voinovich N. D., Umarova T. Ya. Long-term egg retention and parasitization in *Trichogramma principium* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *J. Appl. Ent.* 2001. Vol. 125, N 4. P. 169—175.
- Reznik S. Ya., Umarova T. Ya., Voinovich N. D. Egg retention in *Trichogramma* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Trichogrammatidae): Learning or diapause? // *Acta Soc. Zool. Bohem.* 2003. Vol. 67, N 1. P. 25—33.
- Richards D. R., Evans E. W. Reproductive response of aphidophagous lady beetles (Coleoptera, Coccinellidae) to nonaphid diets: an example from alfalfa // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1998. Vol. 91, N 5. P. 632—640.
- Semyanov V. P., Vaghina N. P. Trophic diapause: effect on fecundity and longevity of *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // *Proc. Zool. Inst. RAS.* 1999. Vol. 281. P. 87—90.
- Semyanov V. P., Vaghina N. P. The odor of aphids as a signal for termination of the trophic diapause in the lady beetle *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // *Proc. Zool. Inst. RAS.* 2001. Vol. 289. P. 161—166.
- Smith B. C. Effect of food on longevity, fecundity, and development of adult Coccinellidae // *Canad. Ent.* 1965. Vol. 97, N 9. P. 910—919.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal adaptations of insects*. N. Y., Oxford: Oxford University Press, 1986. 412 p.
- Taylor F., Schrader R. Transient effects of photoperiod on reproduction in the Mexican bean beetle // *Physiol. Ent.* 1984. Vol. 9, N 4. P. 459—464.
- Vinogradova E. B., Pantyukhov G. A. Adult diapause and its physiological characteristic in the ragweed leaf beetle *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), introduced in Russia from North America // *Folia Biologica (Kraków)*. 1995. Vol. 44, N 3—4. P. 137—141.
- Wilde J. de, Bongers W., Schooneveld H. Effects of host plant age on phytophagous insects // *Ent. Exp. Appl.* 1969. Vol. 12, N 5. P. 714—720.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург.

Поступила 3 XI 2004.

SUMMARY

Experimental studies have demonstrated that onset, termination, and resumption of oviposition, same as appropriate changes in germarium size, are closely correlated with the dynamics of fat reserves. Even short-term (10 days long) termination of oviposition caused by the absence of aphid preys with the availability of carbohydrate food is accompanied by significant increase in absolute and relative (percentage of total dry weight) fat content. This confirms the correctness of considering the studied phenomenon not as a «short-term interruption of oviposition» but as a «real» reproductive diapause. In combination with earlier published data, the results of the study once again suggest that division of insect adaptability to environmental changes into the «short-term» and «long-term» based, correspondingly, on «neural» and «neurohormonal» mechanisms is rather conventional. In reality, a gradient or spectrum of reactions is observed.