

УДК 595.763.79

ПИЩА КАК СИГНАЛЬНЫЙ ФАКТОР, КОНТРОЛИРУЮЩИЙ ДИАПАУЗУ ИМАГО У БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA SEDECIMNOTATA* (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

© 1998 г. В. А. Заславский, В. П. Семьянов, Н. П. Вагина

Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

Поступила в редакцию 27.03.98 г.

Отсутствие тлей в пище является единственным внешним фактором, вызывающим диапаузу у лабораторной культуры *Harmonia sedecimnotata* Fabr., происходящей из юго-восточного Китая (окрестности г. Гуанчжоу). Эта диапауза может длиться месяцами, однако в любое время может быть быстро прекращена, если возобновить питание жуков тлями. Скорость реактивации, отмечаемой по возобновлению яйцекладки, зависит, однако, от количества предоставляемых тлей. Соответствующие эксперименты позволили ясно разграничить обычную метаболическую роль этой специфической пищи от ее сигнального действия. Весьма вероятно, что последнее воспринимается через хеморецепцию. Рассмотренная реакция на пищу оказалась столь же точной и сильной, как хорошо известные реакции насекомых на фотопериод.

Побуждением к этой экспериментальной работе послужили ранее высказанные предположения (Заславский, 1996; Zaslavski, 1996). Они рассматривают реакции на все факторы среды, которые определяют сезонность развития насекомых, как единый ряд, потому что все они, вероятно, являются проявлениями работы одного и того же физиологического механизма. Если это так, то во-первых, реакции и на фотопериод, и на температуру, и на пищу, и на внутрипопуляционные взаимодействия исходно равноценны в том смысле, что любая из них может при эволюции жизненного цикла стать доминирующей, второстепенной или вообще молчащей. Во-вторых, нужно признать, что каждая из них требует исследования в тех же аспектах, которые сформировались для наиболее глубоко изученной фотопериодической реакции. Это означает прежде всего, что и для температурной, и для пищевой, и для иных реакций должны быть выяснены реально действующий индуцирующий фактор ("индуктивное событие") и хотя бы общие особенности работы воспринимающего механизма (количественное или качественное восприятие и т.д.).

В качестве примера малоизученной реакции, определяющей наличие или отсутствие диапаузы, была избрана реакция на пищу, широко распространенная у насекомых и наиболее доступная для лабораторного изучения. Удобным объектом для изучения пищевой реакции оказалась тропическая коровка *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.). У этого вида только отсутствие в корме тлей вызывает диапаузу, которая может длиться месяцами, но быстро прекращается, как только контакт с

тлями возобновляется. Реакции на фотопериод у этого вида обнаружить не удалось.

Настоящая работа в основном посвящена именно начальному этапу этой реакции – действующему фактору и его восприятию. При этом не ставится вопрос, является ли специфический корм – тли – сигнальным фактором. Он им является, поскольку его наличие или отсутствие переклюкает развитие с одного из альтернативных путей на другой. Выяснению подлежит содержание этого сигнала. Каким образом первичная и очевидная роль пищи как собственно пищи (метаболическая роль) соотносится с ее же ролью сигнала? Воспринимает ли насекомое как сигнал сам факт наличия или отсутствия насыщения, или для сигнального действия пищи существует специальный сенсорный вход, воспринимающий какие-то особые ее свойства, не обязательно связанные с насыщением или голодом?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использована лабораторная культура *H. sedecimnotata* из юго-восточного Китая. Вид широко распространен в Пакистане, Индии, Вьетнаме, Китае, Филиппинах, Индонезии и Малайзии (Bielawski, 1959; Hoang, 1983). Исходный материал собран на полях в окрестностях г. Гуанчжоу на конопле, зараженной тлей *Phorodon cannabidis* Pass., и на кукурузе, зараженной *Rhopalosiphum maydis* Fitch., 12 июня 1990 г. во время массового отрождения жуков из куколок.

В лаборатории кормом служила персиковая тля (*Myzus persicae* Sulz.), разводимая на кормовых бобах (*Vicia faba* L.). Подготовку материала

для количественных опытов с реактивацией производили по следующей схеме. Молодые жуки, питаясь тлями, созрели и еще 15–20 дней откладывали яйца. Далее для индукции диапаузы их переводили на питание только 10%-ным раствором сахара. Все опыты начинались через 30 дней диапаузы. Самок рассаживали индивидуально в чашки Петри диаметром 9 см и, при сохранении углеводной подкормки, давали им строго дозированные количества тлей (в разных вариантах по 1, 3, 6, 12, 25 и 50 тлей в день, а также по 3, 6, 12, 25 и 50 тлей 1 раз в 2 дня. Учеты количества отложенных яиц производили ежедневно.

Для того, чтобы узнать, способны ли самки реагировать на близкое присутствие тлей, не имея возможности к ним прикасаться, банка с бобами и сидящими на них тлями была изолирована двойным слоем плотного мельничного газа. Эта банка стояла на дне 3-литрового стеклянного цилиндрического сосуда, сверху затянутого марлей. Жуков, подготовленных к опыту по описанной выше схеме, помещали в цилиндр и снабжали углеводной подкормкой. В разных вариантах на растения в изоляторах помещали 25, 50, 500 и 1000 нимф тлей III–IV возрастов. Для поддержания заданных количеств тлей меняли ежедневно. Вскрытия самок для определения состояния их яичников производили на 5-й, 10-й и 15-й дни содержания в цилиндре.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индукция пищевой диапаузы и ее особенности

Имея постоянную возможность питаться тлями, т.е. кормом, обязательным для развития личинок, жуки *H. sedecimnotata* после выхода из куколок созревают и приступают к активной откладке яиц. При температуре 25°C она протекает непрерывно в течение 3–4 месяцев, постепенно ослабевая вплоть до полного прекращения.

Если, однако, жуков в разгаре яйцекладки лишить доступа к тлям, то в течение 2–3 дней они откладывают оставшиеся зрелые яйца, полностью прекращают размножение, образуют скопления в складках бумаги и других укромных местах, проявляя поведение, характерное для диапаузирующих кокцинеллид. Снабженные углеводной подкормкой (сахарный сироп), жуки благополучно выживают от 30–40 дней, несмотря на постоянную температуру 25°C и, более того, способны после этого быстро возобновить яйцекладку, если вновь начать кормить их тлями. Таким образом, характерное поведение и способность к длительному выживанию и реактивации свидетельствуют, что прекращение контакта с тлями при прочих неизменных условиях вызывают у *H. sedecimnotata* имагинальную диапаузу.

Однако диапауза имаго есть прежде всего диапауза репродуктивная. Поэтому наиболее пря-

мые ее проявления заключаются в прекращении вителлогенеза, роста ооцитов и таких изменений в яичниках, которые в той или иной степени возвращают их к состоянию, в котором они были до начала созревания.

Каждый яичник *H. sedecimnotata* состоит из 28 овариол, соединенных с парным яйцеводом. Характерной особенностью этого вида оказалось то, что каждая овариола содержит одновременно лишь 2 фолликула. Этим наш объект отличается от ранее изучавшихся *Chilocorus bipustulatus* L. и *Coccinella septempunctata* L. (Вагина, 1974), у которых вителлярий представляет цепочку из 4–5 фолликулов. Первый фолликул у *H. sedecimnotata* содержит или молодой ооцит 1-го порядка с прозрачной цитоплазмой, или превителлогенный ооцит 1-го порядка с матово-белой цитоплазмой, несколько увеличенный за счет отложения “белого желтка”. Ооциты 2-го порядка во втором фолликуле могут находиться на разных стадиях роста, они желтоватые или желтые благодаря отложению желточных зерен.

После выхода самок из куколок овариолы представлены только гермариями. Через 3 суток уже имеются ооциты первого порядка, а сами гермарии заметно увеличены. К 5-му дню уже выделены новые ооциты 1-го порядка, а в старших ооцитах наблюдается появление желточных гранул в цитоплазме. На 10-й день яичники части самок уже содержат зрелые, покрытые хорионом яйца, на этот же день отмечают и первые яйцекладки.

Картина прерывания этого активного состояния и формирования диапаузы, описанная выше, существенно дополняется результатами вскрытия самок. На 7-й день после прекращения питания тлями в яичниках представлены превителлогенный (“матовый”) ооцит 1-го порядка и еще заполненный желточными гранулами ооцит 2-го порядка. На 15-й день заметно уменьшаются размеры гермария, а второй ооцит лишь иногда содержит немногочисленные желточные гранулы, в большинстве же случаев его цитоплазма выглядит так же, как и бело-матовая цитоплазма первых ооцитов. Никаких признаков резорбции при этом не наблюдается. К 30-му дню примерно у половины вскрытых самок овариолы представлены лишь сильно уменьшенным гермарием, имеющим вид тонкой, дистально расширенной трубочки, и ножкой с желтым телом – признаком ранее имевшей место овуляции. У другой части самок, при том же общем состоянии овариол, за гермарием следует маленький прозрачный ооцит 1-го порядка.

Именно это состояние, возникающее после 30-дневного отсутствия в корме тлей, использовано как исходное во всех описанных далее опытах с реактивацией.

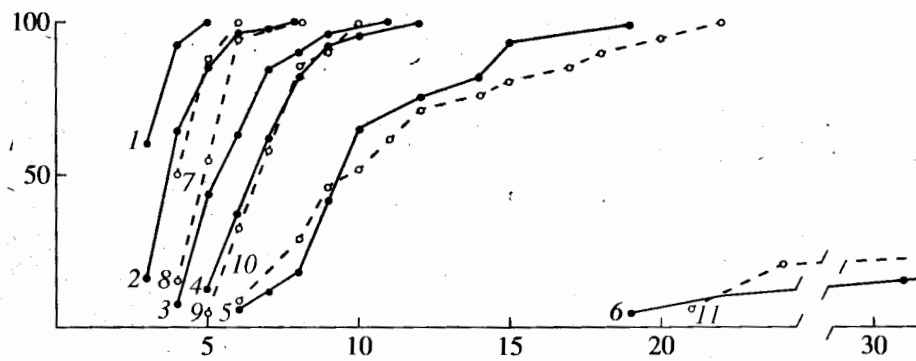


Рис. 1. Действие количества тлей в ежедневном корме на динамику реактивации (до появления первого яйца) диапаузирующих самок (в %). Сплошные линии – ежедневное кормление тлями: 1 – 50 тлей, 2 – 25, 3 – 12, 4 – 6, 5 – 3, 6 – 1. Прерывистые линии – кормление 1 раз в 2 дня: 7 – 50 тлей, 8 – 25, 9 – 12, 10 – 6, 11 – 3. По оси ординат – количество самок, начавших откладку яиц; по оси абсцисс – время в днях до откладки первого яйца.

Реактивация диапаузирующих самок

При возобновлении питания тлями и обильном их количестве диапаузирующие в течение месяца самки реактивируются и очень быстро, через 3–5 дней приступают к интенсивной откладке яиц (рис. 1, 1).

Описанные ниже опыты должны были дать хотя бы первоначальные сведения о том, как от числа поедаемых тлей количественно зависят и сама реактивация, и дальнейшее состояние самок. В разных вариантах каждой самке в течение всего времени наблюдения предоставлялось от 50 до 1 тли в день (см. “Материал и методика”). Ежедневные учеты позволили получить кривые динамики возобновления размножения (рис. 1), среднюю для каждой выборки длительность созревания (рис. 2, табл. 1) и среднюю суммарную плодовитость за 30 дней яйцекладки (рис. 3, табл. 2). Те же показатели были получены и в специальном опыте, в котором такие же количества тлей в расчете на 1 день предоставлялись 1 раз в 2 дня (табл. 1, 2).

До начала этой серии экспериментов предполагалось, что с уменьшением количества тлей в ежедневном корме может обнаружиться пороговое количество, ниже которого питание тлями перестанет быть активирующим фактором. Выяснилось, однако, удивительный и неожиданный факт: при данном исходном состоянии самок поедание даже единственной особи тли за сутки вызывает полное созревание у части самок, а трех тлей уже достаточно для 100%-ного, хотя и сильно задержанного, созревания (рис. 1). Напомним, что при полном отсутствии тлей диапауза продолжается еще в течение месяца.

Данные рис. 1 демонстрируют постепенное отставание начала и все большую растянутость созревания. Обобщенные показатели динамики созревания как функции от числа контактов с

тлями – средняя продолжительность и средняя скорость – представлены на рис. 2 и в табл. 1.

Количественной характеристикой активного состояния служит средняя суммарная плодовитость за 30 дней (рис. 3, табл. 2). Легко заметить, что две зависимости от числа съеденных тлей, представленные на рис. 2 и 3, явно различаются.

Интересная подробность выявилась в опытах, в которых тли предоставлялись не ежедневно, а 1 раз в два дня. При одинаковом среднесуточном количестве тлей показатели продолжительности созревания и плодовитости оказались практически одинаковыми (табл. 1, 2).

Несмотря на небольшое пока число экспериментальных точек, разница в форме кривых на

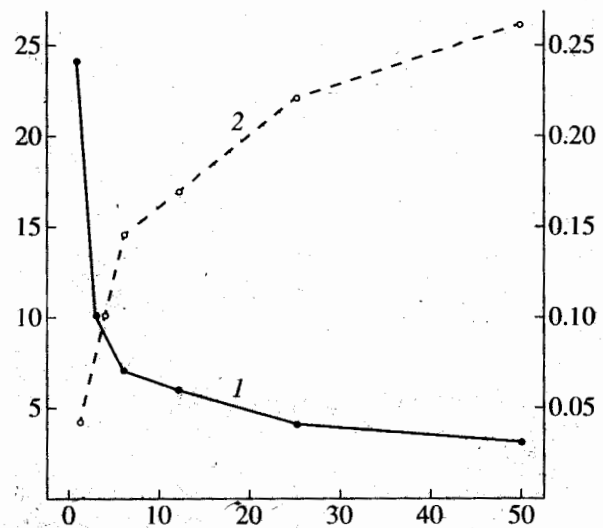


Рис. 2. Влияние числа тлей в ежедневном корме на средние продолжительность (T) и скорость ($1/T$) созревания самок при реактивации (до появления первого яйца): 1 – продолжительность, 2 – скорость. По осям ординат: слева – продолжительность в днях, справа – скорость; по оси абсцисс – количество тлей на 1 самку в сутки.

Таблица 1. Средняя длительность созревания после реактивации (до откладки первого яйца) при кормлении тлями ежедневно и 1 раз в 2 суток

Число тлей ежедневно	Число самок	Длительность созревания (дни)	Число тлей 1 раз в 2 дня	Число самок	Длительность созревания (дни)
1	20	24.0 + 3.6	3	16	30.6 + 9.4
3	15	10.3 + 0.8	6	20	11.6 + 1.0
6	23	7.2 + 0.34	12	21	7.3 + 0.2
12	17	6.1 + 0.25	25	20	5.4 + 0.2
25	14	4.4 + 0.12	50	7	4.4 + 0.2
50	46	3.5 + 0.2	—	—	—

рис. 2 и 3 едва ли может быть случайной, и, соответственно, их интерпретация должна быть различной. Плодовитость логарифмически зависит от числа съеденных тлей. Это явно зависит от “доза-эффект”, что подтверждается ее линейным характером при логарифмическом изображении “дозы” (рис. 3). В отличие от этого для кривых, изображающих влияние числа тлей на длительность и скорость созревания (рис. 2), характерно изменение угла наклона (излом) после того, как ежедневное число тлей превышает 6. При имеющихся материалах можно предположить, что отрезки кривых, лежащие против численностей тлей от 1 до 6, и против численностей от 6 до 50 могут отражать разные стороны влияния количества этого специфического корма на реактивацию и созревание.

Итак, поедание даже единственной тли 1 раз в сутки создает стимул, вызывающий прекращение

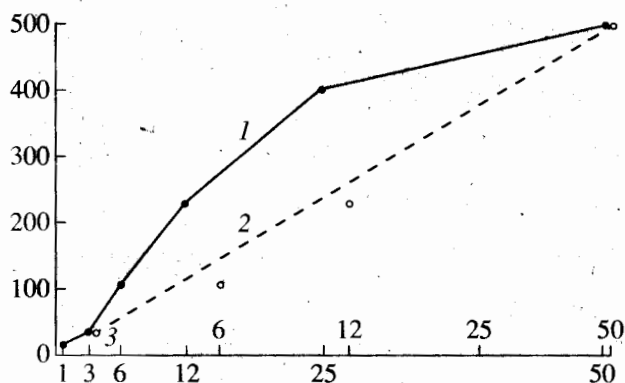


Рис. 3. Влияние числа тлей в ежедневном корме на среднюю суммарную плодовитость в течение 30 суток после реактивации под действием того же числа тлей: 1 — для натурального ряда, 2 — для логарифмического ряда. По оси ординат — количество отложенных яиц; по оси абсцисс: нижний ряд — количество тлей на 1 самку в сутки, верхний ряд — то же в логарифмическом масштабе.

диапаузы и начало откладки яиц у части особей, а полное отсутствие тлей уже вызывает и поддерживает диапаузу. Можно представить себе промежуточную между “есть” и “нет” ситуацию: тли имеются рядом, но они недоступны для жуков.

В соответствующем опыте диапаузирующие самки содержались вместе с тлями в одном сосуде, но были отделены от них проницаемой для воздуха преградой (см. “Материал и методика”). Результаты — слабый толчок к реактивации — представлены в табл. 3. Таким образом, можно предположить существование какого-то летучего фактора и дистантной стимуляции созревания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для выполнения настоящей работы весьма удачно был выбран объект исследования. В отличие от *C. septempunctata*, у которой равно представлены и взаимодействуют и реакция на фото-период, и реакция на пищу (Савойская, 1960; Семьянов, 1986; Заславский, Вагина, 1996; Hodek, 1973, 1986), у *H. sedecimnotata* обнаружена лишь вторая реакция. Это сравнение еще раз подкрепляет предположение, что в эволюции жизненных циклов любая из физиологических реакций, контролирующая сезонное развитие, может стать доминирующей, второстепенной или вообще не действующей.

Отдельное, не осложненное влиянием иных факторов проявление реакции на пищу облегчает, конечно, ее специальное изучение. Основная цель настоящей работы — приблизиться к пониманию того, как протекает реакция на пищу и, прежде всего, каковы ее начальные этапы. Этой задаче и были посвящены опыты с дозированным кормлением специфической пищей — тлями.

Исходно предполагалось, что в градации от 1 до 50 тлей обнаружится пороговое число, при котором реактивация уже не происходит. Оказалось, однако, что по крайней мере при том исходном состоянии материала, которое задавалось в этой работе (см. выше), пороговой численности тлей не существует, так как их стимулирующее влияние, постепенно усиливаясь, начинается с предоставления одной тли.

Возникает вопрос, ключевой в контексте этой работы: какой же аспект питания тлями является сигналом, запускающим переход от диапаузы к активному состоянию? Можно представить себе два рода сигнального действия пищи. В одном случае сигналом может служить само количество пищи, т.е. степень насыщения самки. В другом случае сигнал может сам по себе не иметь пищевой ценности, и воспринимается определенной сенсорной системой.

Пример прямого влияния насыщения отлично прослеживается в данных рис. 3 и табл. 2. Это

связь между количеством съеденных тлей и количеством отложенных яиц. Она имеет обычный вид “доза-эффект”, характеризует состояние самок, уже реактивированных, не имеет отношения к той реакции, которая определяет активацию, и не является сигнальной.

Вторая, специально нас интересующая зависимость между числом тлей и реактивацией (рис. 2) выявлена в тех же опытах и на том же материале, однако явно отличается от предыдущей. Это подводит к мысли, что не степень насыщения, а иной сигнал, исходящий от тлей, индуцирует активное состояние самок. Косвенным свидетельством этого служит ускорение их созревания и, следовательно, резкое усиление сигнала при ничтожной пищевой ценности тех количеств тлей (1–3), при которых это происходит. Прямое свидетельство непищевое характера сигнала, получаемого при контакте с тлями – это первые результаты опытов, показавших слабую, но все же отчетливую реакцию на какой-то летучий фактор, исходящий от тлей. Такого рода данные указывают на истинно сигнальный характер реакции на пищу и на вероятность ее связи с хеморецепцией.

Вернемся к кривым на рис. 2. Их вид создает отчетливое впечатление, что они образованы двумя разными совокупностями точек, отражающими две разные зависимости от числа тлей. Вероятно, что первая из них – это зависимость силы индукции (крутые отрезки кривых), а вторая – зависимость скорости роста ооцитов (пологие отрезки).

Такая интерпретация кривых на рис. 2 основывается на следующем. Одна самка способна съесть за сутки около 50 тлей. Однако резкий скачок скорости реактивации и созревания наблюдается в интервале 1–6 тлей в сутки, т.е. при самом скудном пищевом рационе (рис. 2, табл. 1). В частности, бросается в глаза большая разница в сроках начала яйцекладки (рис. 1). В отличие от интервала 1–6, увеличение дневной порции тлей от 6 до 50 сокращает среднюю длительность созревания весьма незначительно (рис. 2, табл. 1), а разница между началом яйцекладки составляет всего 2 дня (рис. 1). Вероятно, что уже при поедании совсем небольшого числа тлей (примерно 6 в сутки) суммарный эффект индукции достигает такого значения, при котором время, необходимое для возникновения гормонального толчка к оогенезу, сокращается до своего естественного предела. Поэтому дальнейшее увеличение количества тлей уже не влияет на скорость собственно реактивации, а лишь несколько ускоряет рост ооцитов.

Что же является индуктивным событием в пищевой реакции *H. sedecimnotata*, определяющей диапаузу? Сопоставляя все приведенные экспериментальные данные, приходится сделать вывод, что таковым является контакт с добычей, ее поимка и восприятие исходящих от нее раздражителей.

Таблица 2. Средняя суммарная плодовитость за 30 суток после реактивации (25°C) при кормлении тлями ежедневно и 1 раз в 2 суток

Число тлей ежедневно	Число самок	Средняя плодовитость	Число тлей 1 раз в 2 дня		Средняя плодовитость
			Число тлей	Число самок	
1	20	12.0 + 2.3	3	16	8.0 + 2.0
3	15	31.0 + 5.0	6	20	32.2 + 4.5
6	23	106.0 + 6.4	12	21	105.0 + 5.0
12	17	234.0 + 16.0	25	20	205.0 + 14.4
25	14	400.0 + 24.6	50	7	369.0 + 44.6
50	46	504.0 + 26.6	–	–	–

Таблица 3. Результаты вскрытия диапаузирующих самок при реактивации запахом тлей (без контакта)

Дни вскрытий	Число тлей							
	25		50		500		1000	
	Число вскрытых самок и состояние их яичников							
	акт.	диап.	акт.	диап.	акт.	диап.	акт.	диап.
5	0	15	0	15	6	8	5	9
10	0	15	0	15	3	11	9	6
15	0	15	0	20	0	14	6	11

Примечание. акт. – в яичниках находятся два развивающихся ооцита. диап. – в яичниках имеется только гермарий и (у части самок) один мелкий ооцит 1-го порядка с прозрачной цитоплазмой.

Дальнейшее – насыщение добычей и ее усвоение – дает уже результат, изображенный на рис. 3.

Подходя к заключительным выводам, признаем, что представленные здесь данные породили, конечно, больше вопросов, чем дали ответов. Несмотря на это, некоторые важные особенности пищевой реакции и ее сравнение с реакцией на фотопериод могут быть очерчены уже сейчас.

1. В фотопериодизме длинный или короткий день воспринимаются механизмом “фотопериодических часов” и, по определению, создают единственный индуктивный импульс в сутки. В пищевой реакции хищной божьей коровки индуцирующий фактор действует, вероятнее всего, через хеморецепторы и имеет множественный характер.

2. Сила фотопериодической индукции изменяется градуально в зависимости от длины дня и ночи (Заславский, 1984). В изучаемой пищевой реакции сила индукции (в расчете на 1 сутки) также изменяется градуально в зависимости от числа контактов с тлями. В обеих реакциях, таким об-

разом, индуцирующий фактор воспринимается количественно.

3. Количественное восприятие связано с общей для реакций на фотопериод и пищу характеристикой – наличием определенной пороговой величины суммарного эффекта индукции, достижение которого необходимо для конечного проявления реакции (например, выхода из диапаузы). Существование такой величины следует из обратной зависимости между силой и временем действия фактора (Заславский, 1984; Saunders, 1976; Zaslavski, 1995). Особенно наглядно оно проявляется как раз на примере пищевой реакции *H. sedemcnotata*, поскольку в этом случае сила индукции задается экспериментатором произвольно, а не определяется косвенно в специальных опытах.

4. Неожиданностью оказалась точность реакции на число тлей, сопоставимая с точностью фотопериодической реакции. Одна из иллюстраций этой точности – опыт, в котором тли предоставлялись не ежедневно, а 1 раз в 2 дня. При одинаковом среднесуточном количестве тлей результаты – длительность созревания – оказались одинаковыми (табл. 1).

Итак, несмотря на необходимость дальнейших исследований, первые результаты указывают, что реакция на пищу является естественной частью того же ряда, в который входят реакции на фотопериод и температуру (Заславский, 1984), и поэтому все они должны изучаться и интерпретироваться в общей системе представлений. Напомним, что так и формулировались предположения, проверка которых составляла цель этой работы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Л.С. Раменскую за большую техническую помощь.

Работа поддержана грантом 96-04-48110 Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вагина Н.П.*, 1974. Влияние фотопериодических условий на развитие яичников у среднеазиатской популяции *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтомол. обозр. Т. 53. Вып. 1. С. 66–72.
- Заславский В.А.*, 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. С. 1–180. – 1996. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомол. обозр. Т. 75. Вып. 2. С. 233–243.
- Заславский В.А.*, *Вагина Н.П.*, 1996. Совместное и раздельное действие пищевой и фотопериодической реакций, вызывающих диапаузу у *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 10. С. 1474–1481.
- Савойская Г.И.*, 1960. О зимовках некоторых кокциinelлид юго-восточного Казахстана // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 6. С. 881–887.
- Семянов В.П.*, 1986. Эстивация у кокциinelлид // Общая энтомология. Л.: Наука. Тр. Всес. энтомол. о-ва. Т. 68. С. 111–114.
- Bielawski R.*, 1959. Coccinellidae (Coleoptera) von Sumba, Sumbawa, Flores, Timor und Bali // Verh. Naturf. Ges. Basel. Band 69. № 2. P. 145–166.
- Hoang D.N.*, 1983. Lady beetles (Coleoptera, Coccinellidae) of Vietnam. Hanoi. Part II. P. 1–159.
- Hodek I.*, 1973. Biology of Coccinellidae Prague & Dr W. Junk, The Hague: Academia. P. 1–260. – 1986. Life cycle strategies, diapause and migration in aphidophagous Coccinellidae // Ecology of Aphidophaga. Praha: Academia. P. 155–166.
- Saunders D.S.*, 1976. Insect clocks. Oxford: Pergamon. P. 1–279.
- Zaslavski V.A.*, 1995. Induction and deinduction in insect photoperiodism: experimental evidence and a model // European J. Ent. V. 92. P. 401–413. – 1996. Essentials of the environmental control of insect seasonality as reference points for comparative studies in other invertebrates // Hydrobiologia. V. 320. P. 123–130.