

УДК 591.1(595.792)

© Н. П. Вагина

**ПИЩЕВАЯ ДИАПАУЗА У ТРОПИЧЕСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ
HARMONIA SEDECIMNOTATA (FABR.) (COLEOPTERA,
COCCINELLIDAE): ИНДУКЦИЯ И РЕАКТИВАЦИЯ**

[N. P. VAGHINA. TROPHIC DIAPAUSE IN THE TROPICAL COCCINELLID HARMONIA SEDECIMNOTATA (FABR.) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE): THE INDUCTION AND REACTIVATION]

Пищевая диапауза является наименее изученной среди насекомых, несмотря на то что в литературе описано немало примеров влияния пищевого фактора на диапаузу и имеются даже указания на его воздействие на проявление фотопериодической реакции (Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Заславский, 1996; Заславский, Вагина, 1996). Тем не менее реакции на пищу рассматриваются как нерегулярные второстепенные, лишь модифицирующие реакцию на фотопериод. Однако в последнее время появились исследования, показывающие, что реакция на пищу является сигнальной и очень точной (Заславский и др., 1998).

Настоящая работа является продолжением исследования пищевой диапаузы у тропической божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Сетуанов, Vaghina, 1999, 2001) и посвящена исследованию роли количества пищи в формировании репродуктивной диапаузы, а также качества и количества пищи при реактивации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовалась лабораторная культура *H. sedecimnotata* из Юго-Восточного Китая. Исходный материал был собран В. П. Семьяновым на полях в окрестностях Гуаньчжоу в 1990 г. В лаборатории кормом жукам служила персиковая тля (*Myzus persicae* Sulz.), разводимая на кормовых бобах (*Vicia faba* L.).

Индукция пищевой диапаузы. Подготовку материала для таких опытов проводили по следующей схеме. Молодые жуки, питаются тлями, созревали и в течение 15—20 дней откладывали яйца. Затем самок рассаживали индивидуально в чашки Петри и переводили на следующие режимы питания тлями с подкормкой 10 %-ным раствором сахара: по 6, 3, 2 и 1 тле ежедневно и по 1 тле 1 раз в 2, 4, 6, 8, 10, 12 и 20 дней с целью определить число поедаемых самкой тлей, способное индуцировать состояние пищевой диапаузы. Опыт продолжался в течение 35 дней, при этом учитывались отложенные яйца, а в конце опыта производились вскрытия самок для исследования состояния их яичников.

Контролем к опыту были самки, которых после питания тлями и созревания сразу переводили на питание 10 %-ным сахарным сиропом.

В другом варианте только что отродившимся из куколок жукам предлагался только 10 %-ный сахарный сироп.

Реактивация. В опытах исследовались следующие варианты.

1. Диапаузирующим в течение 35 дней жукам предлагалось изобильное питание тлями; при этом сравнивались между собой по скорости созревания жуки, находившиеся в диапаузе

после яйцекладки, и жуки, которые диапаузировали столько же времени сразу после отрождения из куколок.

2. Диапаузирующим в течение 35 дней после яйцекладки жукам предлагалась для реактивации различная избыточная пища — тля, яйца *H. sedecimnotata* и малопригодные для жуков яйца ситотроги. При этом учитывалась скорость реактивации, которая определялась по началу яйцекладки.

3. Диапаузирующим в течение 35 дней после яйцекладки жукам индивидуально одноразово скармливались 12, 6, 3, 2 и 1 тля, после чего на 3-й и 30-й день после приема пищи производились вскрытия самок с целью определить состояние яичников.

4. Специальный опыт в нескольких повторностях был поставлен с целью выяснить, влияет ли интервал между кормлениями диапаузирующих жуков на их созревание и плодовитость. Для этого диапаузирующим в течение 35 дней после яйцекладки самкам индивидуально в течение примерно одного и того же промежутка времени (30 дней) скармливалось одинаковое количество тлей (60), но с разными интервалами между кормлениями. Использовались следующие варианты: по 3 тли ежедневно (20 кормлений), по 6 тлей в каждый 2-й день (10 кормлений), по 12 тлей в каждый 4-й день (5 кормлений), по 15 тлей в каждый 7-й день (4 кормления), по 20 тлей в каждый 10-й день (3 кормления) и 60 тлей в 1 день (1 кормление). Учеты количества отложенных яиц производились ежедневно.

Все опыты проводились при температуре 25° и круглосуточном освещении.

При вскрытии самок наличие в овариолах ооцитов расценивалось как активное состояние, а их отсутствие — как диапаузное.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по индукции пищевой диапаузы у яйцекладущих жуков при переводе их на питание разным количеством тлей представлены в табл. 1. Показано, что поедание 6 и 3 тлей ежедневно не приводит к прекращению яйцекладки, хотя при этом уменьшается количество откладываемых яиц и увеличиваются интервалы между яйцекладками. Так, при поедании 3 тлей ежедневно начиная с 7—8-го дня интервал может составлять 5—6 суток, хотя при избыточном питании он редко составляет 2 дня, обычно самки откладывают яйца ежедневно. При скармливании 2 тлей в день у большинства самок увеличение интервала между яйцекладками составляет 7—8 дней. При поедании 1 тли в день лишь 4 из 22 самок с большими интервалами (13—15 дней) откладывали яйца, большинство прекратило яйцекладку на 8—9-й день. Поедание 1 тли в 2 дня приводит к прекращению яйцекладки на 3—4-й день, и она больше не возобновляется в течение всего периода наблюдений. Скармливание по 1 тле в 4, 6, 8, 10, 12 и 20 дней приводит к прекращению яйцекладки на 2-й день. Число отложенных в этих вариантах яиц (табл. 1) остается одинаковым, так как все они были отложены в течение первых 2 дней. Но отсутствие яйцекладок еще не означает наступления настоящей репродуктивной диапаузы. Вскрытия всех самок на 35-й день опыта показывают, что, несмотря на скудный рацион питания, созревание яиц продолжается, но только очень медленно. Первая самка с неразвитыми яичниками была отмечена при поедании 1 тли в 4 дня. При дальнейшем уменьшении рациона доля самок с диапаузирующими яичниками возрастает, и лишь при поедании 1 тли 1 раз в 20 дней, как и при отсутствии питания тлями, практически все самки имеют диапаузирующие яичники.

Таким образом, после избыточного питания на тле перевод яйцекладущих жуков на поедание от 6 до 1 тли ежедневно приводит к замедлению созревания яиц, поедание по 1 тле 1 раз в 4, 6, 8 и 10 дней отражает ту же тенденцию, хотя уже некоторая часть самок воспринимает такое питание как его отсутствие. Кормление 1 тлей 1 раз в 12 дней формирует пищевую диапаузу почти у половины самок, а 1 раз в 20 дней воспринимается как полный голод, и оогенез у таких жуков останавливается. Сходная картина наблюдалась у листоеда *Zygotramma suturalis* (Reznik, 1991), когда у самок

Индукция пищевой диапаузы у яйцекладущих питающихся самок *Harmonia sedecimnotata* при переводе их на индивидуальное питание разным количеством тлей

Число тлей	Прекращение яйцекладки	Среднее число отложенных яиц	Состояние самок на 35-й день	
			А	Д
6 в 1 день	Нет	154	21	
3 в 1 день	»	88	22	
2 в 1 день	На 9—10-й день	69	22	
1 в 1 день	На 7—8-й день	56	22	
1 в 2 дня	На 3—4-й день	13.5	15	
1 в 4 дня	На 2-й день	14.3	13	1
1 в 6 дней	То же	12.8	14	4
1 в 8 дней	» »	13.1	14	3
1 в 10 дней	» »	12	13	4
1 в 12 дней	» »	13.5	9	7
1 в 20 дней	» »	12	1	14
0 (контроль)	» »	12.6	0	26

Примечание. А — самки, имеющие яичники с развивающимися ооцитами; Д — самки, имеющие яичники без ооцитов.

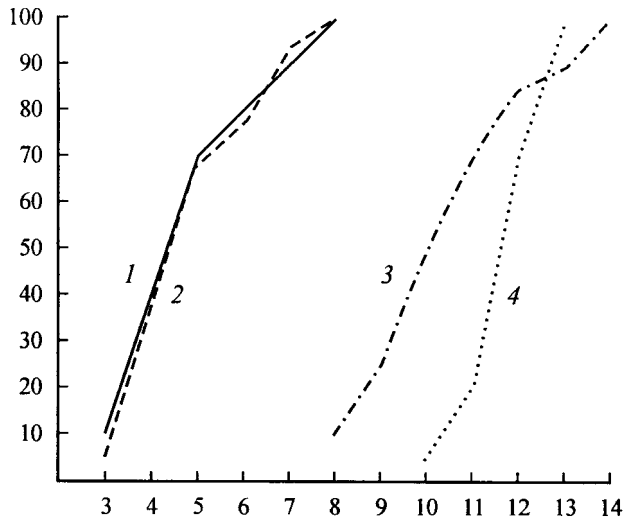
количество откладываемых яиц постепенно уменьшалось с увеличением поврежденности листьев кормового растения вплоть до прекращения яйцекладки и формирования имагинальной диапаузы.

Изложенный материал касался диапаузы, индуцированной разными режимами питания после периода обильного питания и яйцекладки. Но пищевую диапаузу можно вызвать и у молодых жуков, не давая им питаться тлей после отрождения из куколок, предлагая им только сахарный сироп. Жуки могут жить при таком рационе питания достаточно длительное время (до 4 месяцев). Вскрытия на 5, 15 и 35-й день показали, что развития яичников у таких самок не происходит вообще, последние находятся в таком же состоянии, как и при отрождении из куколок, т. е. состоят только из одного отдела — гермария, в котором не происходит размножения ооцитов, вителлярый отсутствует.

При переводе жуков, диапаузирующих в течение 35 дней, на изобильное питание тлями наблюдается постепенное созревание яичников, и первые яйца откладываются самками на 10-й день (см. рисунок, линия 4), т. е. в те же сроки, что и после выхода из куколок при нормальном питании.

Перейдем теперь к рассмотрению реактивации жуков после пищевой диапаузы, которая была вызвана после периода активной яйцекладки. Данные, полученные при предоставлении обильной пригодной (тли и яйца *Harmonia*) и малоприспособной (яйца ситотроги) пищи, приведены на рис. 1, где видно, что в первых двух случаях (линии 1 и 2) реактивация происходит чрезвычайно быстро и первые яйцекладки появляются уже на 3-й день, а к 8-му дню уже все самки откладывают яйца. При питании яйцами ситотроги (линия 3) процесс созревания занимает почти в 2 раза больше времени.

Если диапаузирующим самкам индивидуально и одноразово скормить 12, 6, 3, 2 и 1 тлю (табл. 2), то вскрытия на 3-й день показали, что в первых 3 вариантах начинался процесс оогенеза и в овариолах через 3 дня после приема пищи уже находятся ооциты на разных стадиях зрелости. В четвертом варианте 6 из 13 самок восприняли скармливание 2 тлей как сигнал к возобновлению оогенеза, остальные остались с неразвитыми яичниками. И даже при поедании 1 тли 3 самки из 13 начали оогенез. Все это говорит о



Динамика созревания диапаузирующих самок *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) при реактивации их разной пищей.

1—3 — самки, которые находились в пищевой диапаузе после периода яйцекладки: 1 — питание тлями ($n = 20$), 2 — питание яйцами *H. sedecimnotata* ($n = 19$), 3 — питание яйцами ситотроги ($n = 20$); 4 — самки, которые находились в пищевой диапаузе сразу после отрождения из куколок, питание тлями ($n = 20$). По оси ординат — количество самок, начавших яйцекладку (%); по оси абсцисс — время в днях до начала яйцекладки.

мощнейшем стимуле пищи для реактивации диапаузирующих жуков. Вскрытия на 30-й день после одноразового приема пищи показали, что во всех вариантах оогенез прекратился и яичники вернулись к исходному диапаузному состоянию.

Ранее было отмечено (Заславский и др., 1998), что средняя суммарная плодовитость реактивированных после пищевой диапаузы жуков при кормлении ежедневно и 1 раз в течение суток разным количеством тлей (от 1 до 50) была одинаковой. В настоящей работе была сделана попытка рассмотреть более широко рамки этой зависимости, увеличив интервалы между кормлениями, сохраняя общее количество съеденных тлей одинаковым. Предполагалось, что с увеличением интервала между кормлениями будет увеличиваться и тенденция к формированию у самок пищевой диапаузы и

Таблица 2

Реактивация самок *Harmonia sedecimnotata*, находящихся в пищевой диапаузе, при одноразовом кормлении их разным количеством тлей

Число съеденных тлей	Результаты вскрытия на 3-й день после питания	
	А	Д
12	7	
6	9	
3	13	
2	6	7
1	3	10

Примечание. А — самки, имеющие яичники с развивающимися ооцитами; Д — самки, имеющие яичники без ооцитов.

Таблица 3

Средняя плодовитость (за 30 дней) диапаузирующих самок *Harmonia sedecimnotata* при реактивации их одним и тем же количеством пищи (60 тлей) с разными интервалами между кормлениями

Повторность	n, \bar{x}	Режим питания					
		по 3 тли	по 6 тлей	по 12 тлей	по 15 тлей	по 20 тлей	60 тлей
Число кормлений							
		20	10	5	4	3	1
I	n, \bar{x}	9 45.8±7.5	8 35.8±5.2	7 33.7±3.2	5 30.8±4.1	8 31.2±3.6	5 17.3±5.4
II	n, \bar{x}			8 71.0±8.6	9 59.3±9.0	6 40.0±10.5	
III	n, \bar{x}	10 39.2±5.4	7 41.7±5.3	9 53.2±7.3	11 47.8±8.0	11 47.2±6.8	7 17.0±4.0
IV	n, \bar{x}	8 54.0±7.2	7 47.3±2.6	6 53.8±6.1	8 47.0±2.7	8 45.5±4.5	7 24.8±4.6
V	n, \bar{x}	10 101.9±13.5	9 101.6±6.7	10 92.4±6.4	9 105.6±7.1	9 101.3±5.1	5 26.4±5.2
VI	n, \bar{x}	12 91.0±9.2	10 100.5±7.9	10 92.7±5.9	10 92.7±4.4	12 85.0±8.7	
VII	n, \bar{x}	9 79.7±5.2	11 84.0±4.1	11 78.0±3.2	12 76.7±3.5	12 79.5±3.9	9 25.2±3.1

Примечание. n — число самок; \bar{x} — среднее число отложенных яиц и его ошибка.

соответственно уменьшаться количество откладываемых яиц. Результаты этого эксперимента представлены в табл. 3. Оказалось, что суммарная плодовитость за период наблюдения (30 дней) независимо от длительности перерыва между кормлениями одинакова, т. е. количество отложенных яиц зависит только от количества съеденных тлей, с каким бы интервалом жуки не получали пищу. От всех вариантов резко отличается только вариант с одноразовым кормлением, когда диапаузирующие жуки получали сразу 60 тлей и до конца опыта больше не питались. В течение первых 10 дней после поедания тлей самки откладывали яйца, а затем отсутствие пищи индуцировало у них вновь пищевую диапаузу. Разная суммарная плодовитость в разных повторностях связана, по-видимому, во-первых, с использованием в опытах разных поколений жуков, во-вторых, с режимом питания во время личиночного развития. Чем полноценнее было питание, тем более плодовитыми оказывались отродившиеся жуки.

ВЫВОДЫ

Пищевая репродуктивная диапауза у *Harmonia sedecimnotata* вызывается лишь полным отсутствием белковой пищи (тлей) и проявляется в прекращении оогенеза на стадии размножения оогониев.

Реактивация после пищевой диапаузы возможна только при возобновлении питания белковой пищей, при этом не имеет значения, сколько ее съедает жук, оогенез начинается при любом ее количестве. Количество съеденных тлей сказывается лишь на числе отложенных яиц. Таким образом, сигнальная роль пищи проявляется в индукции яйцекладки (реактивации), а витальная — в плодовитости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомологический обзор. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 233—243.
- Заславский В. А., Вагина Н. П. Совместное и раздельное действие пищевой и фотопериодической реакций, вызывающих диапаузу у *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 10. С. 1474—1482.
- Заславский В. А., Семьянов В. П., Вагина Н. П. Пища как сигнальный фактор, контролирующий диапаузу имаго у божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) // Зоол. журн. 1998. Т. 78, вып. 12. С. 1383—1388.
- Danks H. V. Insect dormancy: an ecological perspective // Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Ottawa, 1987. 439 p.
- Reznik S. Ya. The effects of feeding damage in ragweed *Ambrosia artemisifolia* (Asteraceae) on populations of *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Oecologia, 1991. Vol. 88. P. 204—210.
- Semyanov V. P., Vaghina N. P. Trophic diapause: effect on fecundity and longevity of *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 1999. T. 281. P. 87—89.
- 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. Russ. Acad. Sci. 2001. T. 289. P. 161—166.
- Tauber M. J., Tauber C. A. a. Masaki S. Seasonal adaptations in insects. Oxford University Press, New York, 1986. 411 p.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 14 III 2003.

SUMMARY

Food deficiency results only in retardation of the oocyte maturation in ovipositing females of *Harmonia sedecimnotata*, and it is only a complete lack of protein-rich food (aphids) that leads to trophic reproductive diapause, characterized by cessation of oogenesis at the stage of the oogonia maturation. Reactivation from the trophic diapause is possible only upon resumption of feeding on a protein-rich food irrespective of its amount which influences only the number of the eggs laid.