



**НЕГАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ЛЕГКОГО ГОЛОДАНИЯ НА ПРИМЕРЕ  
МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА, КОМНАТНОЙ МУХИ *MUSCA DOMESTICA* L.**

Ю.М. Никоноров, Г.В. Беньковская

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, 450054, Уфа, пр. Октября 71, E-mail: [griffinriders@mail.ru](mailto:griffinriders@mail.ru)

**Резюме**

На модельном объекте – двух линиях комнатной мухи с контрастными показателями продолжительности жизни (ПЖ) исследованы последствия старвации (ограниченного доступа пищи) в период созревания репродуктивной системы имаго. Виргинные особи, разделённые по полу, 8 суток получали корм ежедневно по 30 минут. За это время самки съедали половину суточной нормы корма, а самцы – треть. Масса имаго в конце периода старвации не отличалась от массы особей в контрольных группах. Затем были осуществлены скрещивания в 4-х вариантах: 1) контрольные самки и самцы; 2) контрольные самки и голодавшие самцы; 3) голодавшие самки и контрольные самцы; 4) голодавшие самки и самцы. В родительском поколении регистрировали ПЖ и количество отложенных кладок яиц, а у потомства кроме этого определяли массу тела особей и концентрацию белка гемолимфы на всех этапах онтогенеза. Установлено негативное влияние старвации на показатели обменных процессов на стадии личинки и пупария. Показано снижение плодовитости потомства, в результате приведшее к значительному сокращению репродукции во всех вариантах скрещиваний с голодавшими особями. Обсуждается роль материнского и отцовского вклада в проявления трансгенерационных эффектов старвации.

**Ключевые слова:** комнатная муха, *Musca domestica* L., голодание, стресс, репродукция,

**Цитирование:** Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В. Негативные эффекты легкого голодания на примере модельного объекта, комнатной мухи *Musca domestica* L. // *Biomics*. 2024. V.16(4). С.351-358. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-24

© Авторы

**THE NEGATIVE EFFECTS OF LIGHT STARVATION ON THE EXAMPLE OF  
A MODEL OBJECT, THE HOUSEFLY *MUSCA DOMESTICA* L.**

Yu.M.Nikonorov, G.V.Benkovskaya

<sup>1</sup>Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Russia, 450054, Ufa, 71 Prospekt Oktyabrya, E-mail: [griffinriders@mail.ru](mailto:griffinriders@mail.ru)

**Resume**

The consequences of starvation (limited access to food) during the maturation of the reproductive system of the adults were studied using a model object – two strains of houseflies with contrasting lifespan (LS) indices. Virgin individuals, separated by sex, were fed for 30 minutes throughout the day for 8 days. During this time, females ate half of the daily food ration, and males ate a third. The weight of the adults at the end of the starvation period did not differ from the weight of individuals in the control groups. Then, crosses were carried out in 4 variants: 1) control females and males; 2) control females and starved males; 3) starved females and control males; 4) starved females and males. In the parent generation, life span and the number of laid egg clutches were recorded, and in the offspring, in addition to this, the body weight of individuals and the concentration of hemolymph protein were determined at all stages of ontogenesis. A negative effect of starvation on the indices of metabolic processes at the larval and puparium stages has been established. A decrease in the fertility of the offspring is shown, which resulted

in a significant reduction in reproduction in all variants of crossing with starved individuals. The role of maternal and paternal contributions to the manifestation of transgenerational effects of starvation is discussed.

**Keywords:** housefly, *Musca domestica* L., starvation, stress, reproduction

**Citation:** Nikonorov Yu.M., Benkovskaya G.V. The negative effects of light starvation on the example of a model object, the housefly *Musca domestica* L. *Biomics*. 2024. V.16(4). P.351-358. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-24 (In Russian)

© The Authors

### Введение

Положительное влияние лечебного голодания широко рекламируется в многообразных СМИ, однако мало что говорится об отдалённых последствиях стресса, вызванного недостаточным питанием. Лабораторные модели, в том числе и насекомые, могут быть хорошим объектом для поисков ответа на вопрос о безопасности эффектов голодания родителей для их потомства [Vaiserman et al., 2013]. В нашей работе мы попытались оценить на модельном объекте – линиях комнатной мухи наиболее очевидные изменения продолжительности жизни (ПЖ) и плодовитости как голодавших взрослых особей из линий с различной ПЖ, так и их потомства.

Комнатная муха *Musca domestica domestica* L., обитающая на большей части территории России и всей Северной Европы, является синантропным эндофильным видом, локальные популяции которого тесно связаны с жилыми помещениями человека и домашних животных [Беклемишев (Beklemishev), 1970]. Зависимость от человека отражается на целом ряде биологических характеристик: это легкий переход к бездиапаузной смене поколений в условиях лабораторного содержания, высокая скорость размножения, а также очень высокий уровень полиморфизма показателей приспособленности, сочетающийся с высокой степенью инбридинга в популяциях [Tripathi et al., 2011]. Это сочетание заставляет предположить, что популяционная структура комнатной мухи должна иметь гетерогенный характер, и мы вправе ожидать разнообразия проявления эффектов стресса.

Основным лимитирующим численность фактором в естественных популяциях *M. domestica* является не столько сезонное отклонение температур от оптимальных для вида, сколько доступность субстрата, пригодного как для развития потомства, так и для питания имаго. Эта зависимость настолько прочно закрепилась в ходе синантропизации вида, что проявляется как синхронное развитие ооцитов и вителлогенез, начинающиеся только после сигнала о приеме пищи, опосредованного экдизоновым сигналингом [Siegenthaler et al., 2009]. Субстрат становится ареной внутривидовой конкуренции, и мы предполагаем, что в этих условиях возможны повторения ситуации, в которой нет полного лишения

пищи, но возможно периодическое ограничение ее доступности. В этих условиях у разных внутривидовых групп могут реализовываться различные реакции на «мягкую» старвацию, т.е. не полное отсутствие пищи, но ее определенный дефицит.

Планируя эксперимент, в котором будут оцениваться показатели приспособленности потомства, важно учитывать влияние не только возраста партнеров в родительском поколении, но и различий по этому показателю между самками и самцами, что может сказаться и на эффективности репродукции, и на жизнеспособности потомства [Omkar, Mishra, 2009]. Важна при этом и активность партнеров при спаривании, и репродуктивный статус не только самок, но и самцов [Mishra, Omkar, 2006]. Имея возможность отслеживать изменения основных показателей приспособленности на протяжении нескольких поколений, можно выявить основные тенденции микроэволюционных преобразований. Так, за 84 поколения в линии *D. melanogaster* в результате содержания личинок на бедной питательной среде произошло существенное повышение их выживаемости и ускорение развития [Vijendravarma, Kaweski, 2013]. При этом оказалось, что изменения затронули также и взрослых насекомых, несмотря на содержание на стандартной среде: у самок произошло устойчивое, хотя и небольшое, снижение среднего веса. Вполне возможно, что это явилось следствием как гормональных перестроек, так и стойкой индукции при старвации процессов аутофагии [An et al., 2017].

### Материалы и методы

Выбор модельных объектов обусловлен необходимостью сравнительной оценки эффектов в контрастных по отдельным показателям приспособленности группах насекомых. Мы предполагали использовать в наших экспериментах модельные линии комнатной мухи, отличающиеся по продолжительности жизни и срокам массовой репродукции, поскольку для них уже было показано существование различий по чувствительности к стрессогенным факторам различной природы [Беньковская (Benkovskaya), 2010]. Эти линии мы получили из исходной линии *Cooper*, имеющей давнюю лабораторную историю [Никоноров, Беньковская (Nikonorov, Benkovskaya), 2013]. К

началу эксперимента линия *Sh gen* прошла 100 поколений селекции, линия *L gen* – 67 поколений.

Продолжительность индивидуального развития в линиях существенных различий не имеет и для линии *Sh gen* отмечается её наименьшая вариабельность. По средней продолжительности жизни линии *Sh gen* и *L gen* достоверно отличаются как от исходной линии *S*, так и между собой с еще большей значимостью ( $p \leq 0.001$ ). Сравнение показателей минимальной и максимальной продолжительности жизни подтвердило существенные различия между этими линиями.

Модель старвации в стадии имаго отбиралась нами также по силе воздействия. 3х-суточное голодание, как мы выяснили, приводит к слишком резким изменениям в возрастной структуре в процессе дожития имаго. Следующий вариант, проверенный нами – 1-суточная старвация вылетевших имаго и последующее скрещивание в 4-х вариантах сочетаний контрольных и голодавших самок и самцов при переводе на нормальное кормление. Однако, как выяснилось, этот вариант старвации не позволяет получить жизнеспособное потомство дальше 2-го поколения. В следующей серии экспериментов мы попытались максимально снизить негативные эффекты голодания, сохранив при этом уверенность, что в потомстве мы сможем наблюдать трансгенерационные эффекты этого стресса.

Вместо полного лишения пищи было применено ограничение доступа к привычному корму, сократив время кормления до 30 минут в течение суток. Этот режим использовали на протяжении 8-ми суток для виргинных имаго, после чего их перевели на обычное кормление и рассадил по таким же вариантам. В каждом варианте мухи содержались в 6-

ти кратной повторности по 5 пар в садке объёмом 100 см<sup>3</sup>. Во время режима ограничения питания мы определяли массу съеденного за прием пищи корма и после 8-ми суток массу тела самцов и самок.

Поскольку основной задачей разработки модели старвации является возможность регистрации влияния на репродукцию родительского поколения и проявлений этого влияния на потомство, мы регистрировали показатели репродукции на протяжении всего периода после формирования пар. Для оценки влияния старвации на обменные процессы у потомства в каждом варианте определяли среднюю массу тела 7-ми суточных личинок и 3-х суточных пупариев, а также концентрацию белка в гемолимфе на каждой из стадий онтогенеза.

Разработанная нами модель старвации отличается от использованных другими исследователями моделей как по силе стрессогенного воздействия, так и по целевой стадии развития.

### Результаты и обсуждение

Старвация родительского поколения (виргинные изолированно содержавшиеся самки и самцы) не привела к резкому снижению жизнеспособности имаго и не вызвала снижения массы у опытных имаго, хотя потребление пищи в период ограничения доступа у самок составляло не более половины, а у самцов – не более третьей части суточного потребления в контрольных группах (Рис. 1). Следует отметить, что насекомые достаточно быстро синхронизировали пищевое поведение с появлением в садках корма, и уже на третьи сутки эксперимента собирались возле кормушек за 5 минут.

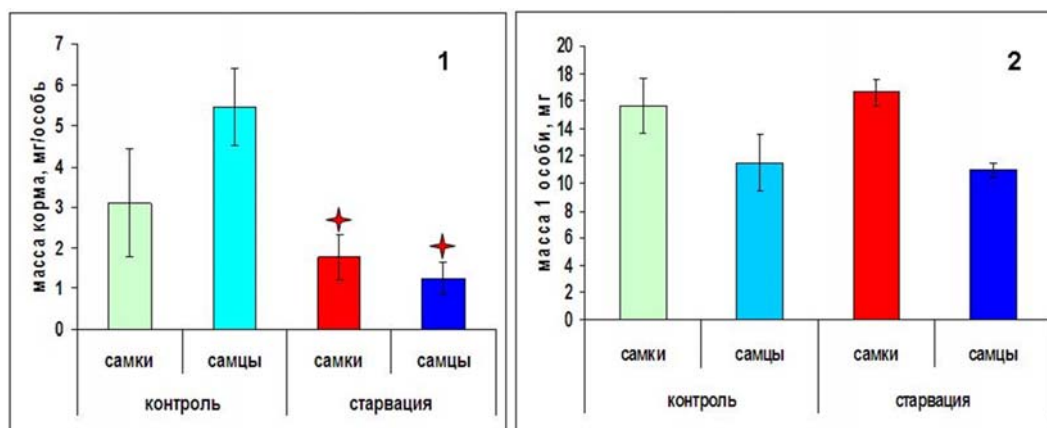


Рис.1. Результаты контроля потребления и массы тела имаго комнатной мухи линии *Sh gen* после 8-суточной «мягкой» старвации. 1.Потребление корма имаго при старвации, средние значения за 1 сутки. 2. Масса имаго после завершения старвации. ★ - Значимые при  $p \leq 0.05$  отличия от контроля.

Fig. 1. The results of monitoring the consumption and body weight of the imago housefly strain *Sh gen* after an 8-day "soft" starvation. 1. Imago feed intake at starvation, average values for 1 day. 2. The mass of the imago after the completion of starvation. ★ - Significant differences from the control at  $p < 0.05$ .

Для линии *L gen* нами получены аналогичные результаты: при достоверно меньшем количестве корма, потреблённого за время свободного доступа к пище, существенных различий массы тела между группами недоедавших и контрольных особей не обнаружено.

Заметный эффект старвации проявился на показателях как ПЖ, так и репродукции (Рис.2). В линии *Sh gen* мы отметили замедление начала репродукции, сокращение репродуктивного периода и

снижение плодовитости, а также снижение ПЖ. В линии *L gen* старвация повысила продолжительность жизни, как самок, так и самцов на 20-40% по сравнению с контролем и стимулировала репродукцию: плодовитость самок во всех вариантах скрещивания в 2,5-3 раза превысила контрольный уровень, хотя в вариантах с одним голодавшим родителем также наблюдалось сокращение репродуктивного периода.

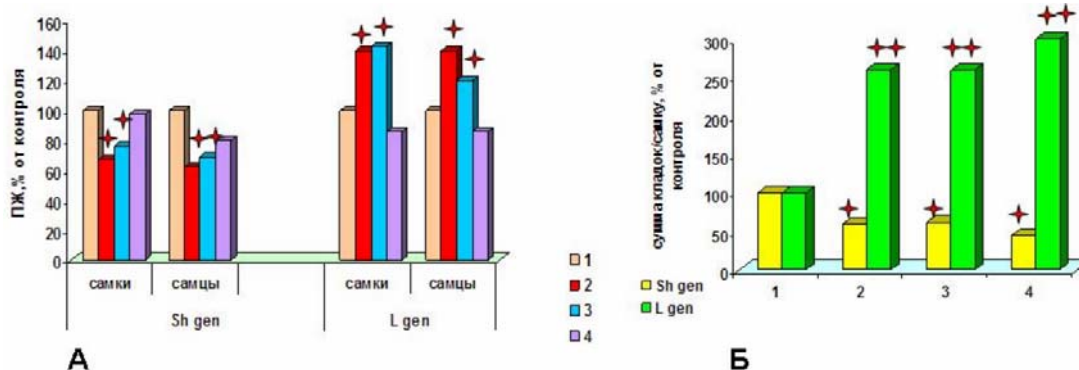


Рис.2. Эффекты старвации в родительском поколении линий комнатной мухи. А : Изменения продолжительности жизни имаго после старвации. Б: Изменения удельной плодовитости самок после старвации. Варианты скрещивания: 1 – контрольные самки x контрольные самцы; 2 – контрольные самки x голодавшие самцы; 3 – голодавшие самки x контрольные самцы; 4 – голодавшие самки x голодавшие самцы.

Значимые отличия от контроля: ★ -  $p \leq 0.05$ ; ★★ -  $p \leq 0.01$

Fig.2. Effects of starvation in the parental generation of house fly strains. A : Changes in the life span of the adults after starvation. B: Changes in the specific fertility of females after starvation. Crossing variants: 1 – control females x control males; 2 – control females x starved males; 3 – starved females x control males; 4 – starved females x starved males.

Significant differences from the control: ★ -  $p \leq 0.05$ ; ★★ -  $p \leq 0.01$

Онтогенез потомства в опытных вариантах сопровождался заметными отклонениями параметров роста и развития на преимагинальных стадиях, свидетельствуя о сохранении следа стресса,

перенесенного родителями. В результате наблюдались изменения жизнеспособности в ходе развития, положительные для *L gen* и негативные для *Sh gen* (Рис. 3).

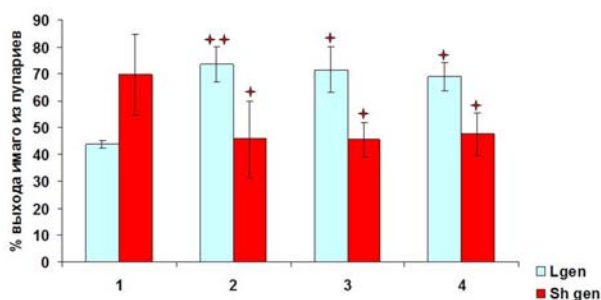


Рис.3. Изменения жизнеспособности потомства в первом поколении линий комнатной мухи после старвации имаго. Варианты скрещивания: 1 – контрольные самки x контрольные самцы; 2 – контрольные самки x голодавшие самцы; 3 – голодавшие самки x контрольные самцы; 4 – голодавшие самки x голодавшие самцы.

Значимые отличия от контроля: ★ -  $p \leq 0.05$ ; ★★ -  $p \leq 0.01$

Fig.3. Changes in the offspring viability in the first generation after adults starvation Crossing variants: 1 – control females x control males; 2 – control females x starved males; 3 – starved females x control males; 4 – starved females x starved males. Significant differences from the control: ★ -  $p \leq 0.05$ ; ★★ -  $p \leq 0.01$

Мы предполагаем, что так проявился сбой гормонального статуса вследствие голодания и последовавшие за ним нарушения оогенеза и сперматогенеза. Старвация на протяжении начала имагинальной жизни становится фактором, способным в значительной мере нарушить нормальные процессы оогенеза и сперматогенеза [Fukuyama et al., 2012; Badisco et al., 2013; Quesada et al., 2015].

Дестабилизация обменных процессов проявилась в повышении массы личинок на 8-12% на фоне небольшого снижения концентрации белка гемолимфы (Рис. 4) и последующем снижении массы имаго. Старвация, перенесенная обоими родителями, привела в онтогенезе потомства к наиболее заметному снижению массы взрослых мух (Табл. 1).

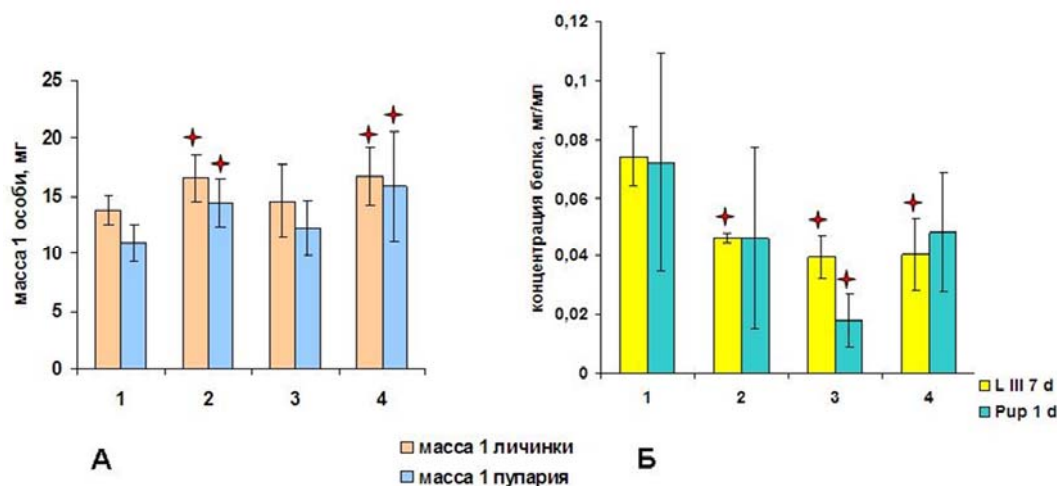


Рис.4. Проявления дестабилизации обмена веществ на преимагинальных стадиях в первом поколении потомства линий комнатной мухи после старвации родителей. А : Изменения массы тела. Б: Изменения концентрации белка гемолимфы. Варианты скрещивания: 1 – контрольные самки x контрольные самцы; 2 – контрольные самки x голодавшие самцы; 3 – голодавшие самки x контрольные самцы; 4 – голодавшие самки x голодавшие самцы. Значимые отличия от контроля: ✦ -  $p \leq 0.05$

Fig.4. Manifestations of metabolic destabilization at the preimaginal stages in the first generation of the offspring of housefly strains after the parents' starvation. A : Changes in body weight. B: Changes in the concentration of hemolymph protein. Crossing variants: 1 – control females x control males; 2 – control females x starved males; 3 – starved females x control males; 4 – starved females x starved males. Significant differences from the control: ✦ -  $p \leq 0.05$

Табл. 1. Изменения показателей массы тела у имаго в потомстве 1 поколения под влиянием голодания родительского поколения (в % по отношению к родительскому поколению  $\pm Sm$ ). Значимые отличия: \* -  $p \leq 0.05$ ; \*\* -  $p \leq 0.01$ .  
Table 1. Changes in body mass indices in adult offspring of the 1st generation under the influence of starvation of the parent generation (in % relative to the parent generation  $\pm Sm$ ). Significant differences: \* -  $p \leq 0.05$ ; \*\* -  $p \leq 0.01$ .

Показатели Indices	Линии Strains	Варианты скрещиваний Crossing variants		
		1 x 2	2 x 1	2 x 2
Изменения массы тела самок Changes in female body mass	<i>Sh gen</i>	- 8.03 $\pm$ 2.75*	- 14.3 $\pm$ 3.75*	- 14.3 $\pm$ 1.61*
	<i>L gen</i>	-10.8 $\pm$ 1.45*	- 19.8 $\pm$ 2.13*	- 14.45 $\pm$ 1.84*
Изменения массы тела самцов Changes in male body mass	<i>Sh gen</i>	- 20.28 $\pm$ 2.51**	- 1.07 $\pm$ 0.15	- 25.35 $\pm$ 1.26**
	<i>L gen</i>	- 15.78 $\pm$ 1.12**	- 11.8 $\pm$ 1.09*	- 28.96 $\pm$ 1.65**

Примечание: 1 – самки и самцы контрольной группы; 2 – самки и самцы, голодавшие 1 сутки до скрещивания.  
Note: 1 – females and males of the control group; 2 – females and males who starved for 8 day before crossing.

Последствия старвации для ПЖ и репродукции имаго линий в первом поколении потомства были различными (Рис.5). Если для линии

*Sh gen* отмечено повышение продолжительности жизни имаго, то в линии *L gen* эффект был отрицательным.

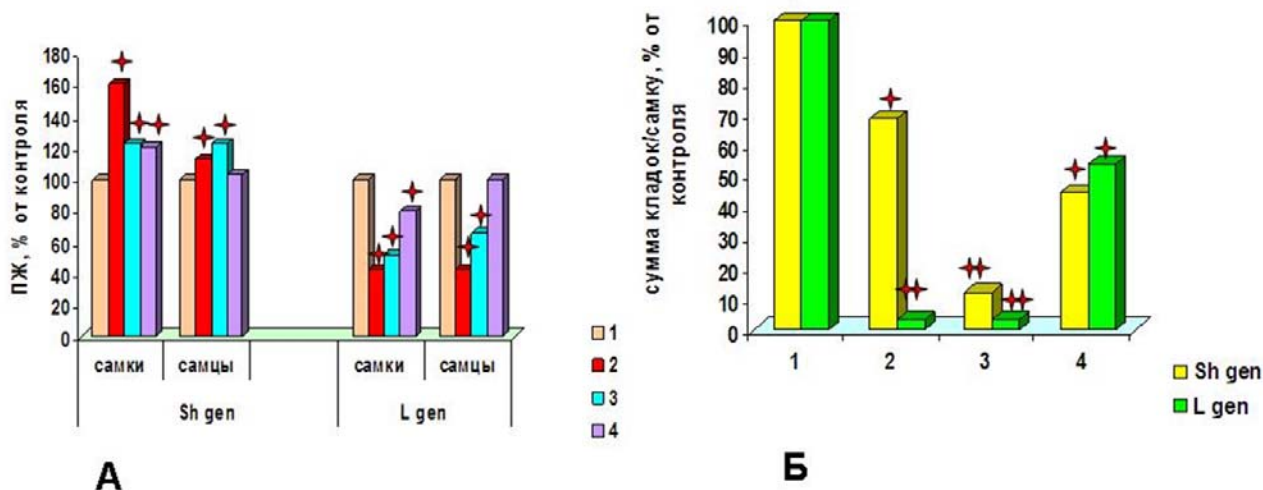


Рис.5. Проявления последствий старвации родителей у имаго в первом поколении потомства линий комнатной мухи. А : Изменения продолжительности жизни имаго. Б: Изменения удельной плодовитости самок. Варианты скрещивания: 1 – контрольные самки x контрольные самцы; 2 – контрольные самки x голодавшие самцы; 3 – голодавшие самки x контрольные самцы; 4 – голодавшие самки x голодавшие самцы.

Значимые отличия от контроля: \* -  $p \leq 0.05$ ; \*\* -  $p \leq 0.01$

Fig.5. Manifestations of effects of the parents starvation in the offspring first generation adults of housefly strains. A : Changes in the life span of the adults. B: Changes in the specific fertility of females. Crossing variants: 1 – control females x control males; 2 – control females x starved males; 3 – starved females x control males; 4 – starved females x starved males. Significant differences from the control: \* -  $p \leq 0.05$  ; \*\* -  $p \leq 0.01$

Данные, полученные при наблюдениях за репродукцией этих особей, позволили нам отметить различия в проявлении материнского и отцовского влияния. Отцовское влияние как следствие голодания самцов отмечено в обеих линиях в варианте 2, но если для *Sh gen* период репродукции, как и ПЖ самок, максимально выросли, то в линии *L gen* в этом варианте произошло сокращение времени репродукции на 30 % по отношению к контролю. Материнское влияние в варианте 3 проявилось в одинаковой тенденции для обеих линий к сокращению периода репродукции и значимому снижению плодовитости самок. Вариант 4 с голоданием обоих родителей демонстрирует, как мы полагаем, возможную частичную компенсацию последствий стресса у потомства, достигавшуюся за счёт одинаковой направленности адаптации к недоеданию и гормональному дисбалансу у обоих родителей.

Особый интерес к исследованиям по проявлению материнских эффектов как реакции на изменение условий окружающей среды связан с их ролью в определении качества жизни потомства – его жизнеспособности, устойчивости к действию неблагоприятных факторов, продолжительности

жизни, репродуктивного потенциала. Многие эффекты выступают в роли преадаптивных стимулов, подготавливающих потомство к активному адаптиогенезу [Vijendravarma, Kawecki, 2013], однако механизмы, реализующие эти эффекты, до сих пор выявлены не полностью. При выяснении роли родительского вклада в проявление эффектов стрессов в потомстве роль отцовского вклада не менее важна, чем материнского, поскольку от полноценного сперматогенеза зависит и полноценность потомства [Ala-Honkola et al., 2014].

### Заключение

Воспроизведение ситуации ограничения доступа к пище в естественной популяции комнатной мухи, особенно при высокой численности имаго, вполне вероятное событие. В итоге потомство особей, перенесших дефицит пищи в период созревания репродуктивной системы, оказывается менее жизнеспособным. Таким образом, только часть популяции сможет оставить плодовитое потомство. Очевидные эффекты голодания, для какой-либо одной группы особей выглядевшие как позитивные, для других групп могут стать совсем иными. Избыточная

масса, или «ожирение» потомства голодавших родителей на преимагинальных стадиях, в наших опытах наблюдавшееся вполне отчётливо, в итоге стало маркером неблагополучия – нарушений обменных процессов, что самым негативным образом сказалось на возможности репродукции. Противоречие между интересами особи и популяции в целом на нашем модельном объекте проявилось наглядно, и это заставляет задуматься над тем, стоит ли нам, людям, без предварительной оценки рисков для здоровья грядущих поколений применять популяционные способы «повышения качества жизни».

### Литература

1. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. 1970.М: Наука. 502 с.
2. Беньковская Г.В. Возможности и ограничения изменений продолжительности жизни в лабораторном эксперименте // Успехи геронтологии. 2010. Т.23(3). С. 442-446. DOI: 10.1134/S2079057011030039
3. Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В. Механизмы поддержания полиморфизма по продолжительности жизни в лабораторных линиях комнатной мухи // Успехи геронтологии. 2013. Т.26(4). С. 594-600.
4. Ala-Honkola O., Manier M.K., Lüpold S., Droge-Young E.M., Collins W.F., Belote J.M., Pitnick S. No inbreeding depression in sperm storage ability or offspring viability in *Drosophila melanogaster* females // J Insect Physiol. 2014 . V.60. P.1-6. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.10.005
5. An P.N.T., Shimaji K., Tanaka R., Yoshida H., Kimura H., Fukusaki S., Yamaguchi M. Epigenetic regulation of starvation-induced autophagy in *Drosophila* by histone methyltransferase G9a // Sci. Reports. 2017. V.7(7343). DOI: 10.1038/s41598-017-07566-15
6. Badisco L. Van Wielendale R., Vanden Broeck J. Eat to reproduce: a keyrole for the insulin signaling pathway in adult insects // Frontiers in Physiol. 2013. V.4 (202). DOI: 10.3389/fphys.2013.00202
7. Fukuyama M., Sakuma K., Park R., Kasuga H., Nagaya R., Atsumi Y., Shimomura Y., Takahashi S., Kajiho H., Rougvie A., Kontani K., Katada T. *C. elegans* AMPKs promote survival and arrest germline development during nutrient stress // Biol. Open. 2012. V.1(10). P.929-936. DOI: 10.1242/bio.2012836
8. Mishra G., Omkar. Ageing trajectory and longevity trade-off in a generalist aphidophagous ladybird, *Propylea dissecta* (Coleoptera: Coccinellidae)// Eur. J. Entomol. 2006. V.103(1). P. 33-40. DOI:10.14411/eje.2006.005
9. Omkar, Mishra G. Optimization of age difference between mates maximizes reproductive output // BioControl. 2009. V.54. P.637-650. DOI: 10.1007/s10526-009-9211-3
10. Siegenthaler C., Maroy P., Hediger M., Dübendorfer A., Bopp D. Hormones and sex-specific transcription factors jointly control yolk protein synthesis in *Musca domestica* // Int. J. Evol. Biol. 2009. V. 2010. 291236. DOI: 10.4061/2009/291236
11. Quezada García R., Seehausen, M. L. and Bauce, É. Adaptation of an outbreaking insect defoliator to chronic nutritional stress // J. Evol. Biol. 2015. V. 28. P.347–355. DOI: 10.1111/jeb.12571
12. Tripathi M., Agrawal U.R., Tewari R.R. Seasonal genetic variation in housefly populations *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) // Cell Mol. Biol. 2011. V.57(1). P.129-134.
13. Vaiserman A.M., Koliada A.K., Zabuga O.G. Effect of dietary restriction during development on the level of expression of longevity-associated genes in *Drosophila melanogaster* // Adv. Gerontol. 2013. V.26(4). P.638-642.
14. Vijendravarma R.K., Kawecki T.J. Epistasis and maternal effects in experimental adaptation to chronic nutritional stress in *Drosophila* // J. Evol. Biol. 2013. V.26(12). P.2566-2580. DOI: 10.1111/jeb.12248

### References

1. Ala-Honkola O., Manier M.K., Lüpold S., Droge-Young E.M., Collins W.F., Belote J.M., Pitnick S. No inbreeding depression in sperm storage ability or offspring viability in *Drosophila melanogaster* females. *J Insect Physiol.* 2014 . V.60. P.1-6. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.10.005
2. An P.N.T., Shimaji K., Tanaka R., Yoshida H., Kimura H., Fukusaki S., Yamaguchi M. Epigenetic regulation of starvation-induced autophagy in *Drosophila* by histone methyltransferase G9a. *Sci. Reports.* 2017. V.7(7343). DOI: 10.1038/s41598-017-07566-15
3. Badisco L. Van Wielendale R., Vanden Broeck J. Eat to reproduce: a keyrole for the insulin signaling pathway in adult insects. *Frontiers in Physiol.* 2013. V.4 (202). DOI: 10.3389/fphys.2013.00202
4. Beklemishev V.N. Biocenologicheskie osnovy sravnitel'noj parazitologii. 1970.M: Nauka. 502 s. [Biocenological foundations of comparative parasitology](In Russian)
5. Benkovskaya G.V. Vozmozhnosti i ogranichenija izmenenij prodolzhitel'nosti zhizni v laboratornom jeksperimente. *Uspehi gerontologii.* 2010. T.23(3). S. 442-446. DOI: 10.1134/S2079057011030039 [Possibilities and limitations of changes in life expectancy in a laboratory experiment] (In Russian)
6. Fukuyama M., Sakuma K., Park R., Kasuga H., Nagaya R., Atsumi Y., Shimomura Y., Takahashi S., Kajiho H., Rougvie A., Kontani K., Katada T. *C. elegans* AMPKs promote survival and arrest germline development during nutrient stress. *Biol. Open.* 2012. V.1(10). P.929-936. DOI: 10.1242/bio.2012836
7. Mishra G., Omkar. Ageing trajectory and longevity trade-off in a generalist aphidophagous ladybird, *Propylea dissecta* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*

8. Nikonorov Ju.M., Benkovskaya G.V. Mehanizmy podderzhanija polimorfizma po prodolzhitel'nosti zhizni v laboratornyh linijah komnatnoj muhi. *Uspehi gerontologii*. 2013. T.26(4). S. 594-600. [Mechanisms for maintaining polymorphism in life expectancy in laboratory housefly lines] (In Russian)
9. Omkar, Mishra G. Optimization of age difference between mates maximizes reproductive output. *BioControl*. 2009. V.54. P.637-650. DOI: 10.1007/s10526-009-9211-3
10. Siegenthaler C., Maroy P., Hediger M., Dübendorfer A., Bopp D. Hormones and sex-specific transcription factors jointly control yolk protein synthesis in *Musca domestica*. *Int. J. Evol. Biol.* 2009. V. 2010. 291236. DOI: 10.4061/2009/291236
11. Quezada García R., Seehausen, M. L. and Bauce, É. Adaptation of an outbreaking insect defoliator to chronic nutritional stress. *J. Evol. Biol.* 2015. V. 28. P.347–355. DOI: 10.1111/jeb.12571
12. Tripathi M., Agrawal U.R., Tewari R.R. Seasonal genetic variation in housefly populations *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) // *Cell Mol. Biol.* 2011. V.57(1). P.129-134.
13. Vaiserman A.M., Koliada A.K., Zabuga O.G. Effect of dietary restriction during development on the level of expression of longevity-associated genes in *Drosophila melanogaster*. *Adv. Gerontol.* 2013. V.26(4). P.638-642.
14. Vijendravarma R.K., Kawecki T.J. Epistasis and maternal effects in experimental adaptation to chronic nutritional stress in *Drosophila*. *J. Evol. Biol.* 2013. V.26(12). P.2566-2580. DOI: 10.1111/jeb.12248