

УДК 591.5 (595.763.79)

© С. Я. Резник, А. Н. Овчинников, М. Ю. Долговская  
и Н. А. Белякова

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЛИЯНИЯ ФОТОПЕРИОДА  
НА СКОРОСТЬ ПРЕИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ HARMONIA  
AXYRIDIS (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)**

[S. Ya. REZNIK, A. N. OVCHINNIKOV, M. Yu. DOLGOVSKAYA a.  
N. A. BELYAKOVA. INTERSPECIFIC VARIATION IN PHOTOPERIODIC EFFECT  
ON THE RATE OF PREIMAGINAL DEVELOPMENT IN HARMONIA AXYRIDIS (PALLAS)  
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)]

Фотопериодизм (зависимость параметров развития и размножения от длины светового дня) играет важнейшую роль в сезонно-циклических адаптациях насекомых, обеспечивая «упреждающие реакции» (например, подготовку к переживанию неблагоприятного периода, начинающуюся задолго до его наступления). Внешние проявления фотопериодических реакций (ФПР) весьма многообразны, причем уже в основополагающей монографии А. С. Данилевского (1961) наряду с качественными реакциями (индукция диапаузы, детерминация сезонного полиморфизма и т. п.) упоминаются и гораздо менее изученные к тому времени количественные реакции, в частности, влияние длины светового дня на скорость роста и развития насекомых. Дальнейшие исследования выявили градуальное влияние фотопериода на размер, плодовитость и многие другие биологические параметры насекомых (Тыщенко, 1977; Тыщенко и др., 1977; Тыщенко, Гасанов, 1983; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986). В настоящее время общепризнано, что распространенность, разнообразие, экологическая значимость и практическая важность количественных ФПР у насекомых весьма велики, хотя степень их изученности все еще недостаточна (Чернышев, 1996; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Саулич, Мусолин, 2011).

Острую дискуссию вызвал в свое время вопрос о сходстве и различии нейро-гормональных механизмов, осуществляющих количественные и качественные ФПР. В. П. Тыщенко подчеркивал существенные различия между механизмами двух типов реакций: хотя они базируются на одном и том же принципе восприятия длины дня, только качественные ФПР включают в себя стадию длительного хранения воспринятой информации, поэтому он рассматривал количественные реакции как эволюционно более примитивные. С другой стороны, механизм некоторых количественных ФПР «обладает такими необычными свойствами, которые исключают предположение о его идентичности с механизмом качественной реакции» (Тыщенко, 1966, 1977).

В. А. Заславский, напротив, утверждал, что всему «классу насекомых присущ построенный по единому плану физиологический механизм, представленный во всех группах и ответственный за осуществление всех типов

фотопериодических и температурных реакций». Более того в ряде случаев само деление ФПР на качественные и количественные оказывается условным: у ряда видов насекомых наблюдается постепенный переход от небольших задержек развития к «настоящей» диапаузе. С другой стороны, реакции с количественным проявлением могут быть не только градуальными, но и пороговыми. Поэтому нет оснований полагать, что качественные и количественные ФПР основаны на разных способах восприятия и оценки фотопериода (Заславский, 1975, 1979, 1984, 1996).

Хотя в настоящее время отзвуки этой дискуссии прослеживаются лишь в единичных публикациях (Стекольников, 2007), точка в ней еще не поставлена. Авторы недавно опубликованных учебников и обзорных работ делают акцент на разнообразии и экологической значимости внешних проявлений качественных и количественных ФПР, иногда указывая на условность границ между ними и почти не затрагивая вопрос о сходстве или различии механизмов (Чернышев, 1996; Мусолин, Саулич, 1997; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Саулич, Мусолин, 2007, 2011). Современные исследования, направленные на выявление биохимических и молекулярно-биологических аспектов фотопериодизма, посвящены почти исключительно регуляции диапаузы и другим качественным реакциям (Košťál, Shimada, 2001; Denlinger, 2002; Williams et al., 2010; Goto, 2013; Meuti, Denlinger, 2013; Pegoraro et al., 2014). Результаты многочисленных экофизиологических экспериментов, проведенных за последние десятилетия, также не дают однозначного ответа на вопрос о степени единства или независимости механизмов двух типов ФПР. Например, неоднократно отмеченное сходство основных параметров качественных и количественных ФПР у представителей одного и того же вида насекомых могло возникнуть в результате естественного отбора, действующего в сторону оптимальной синхронизации жизненного цикла с локальным климатом, и поэтому может объясняться не столько общностью механизмов, сколько общностью среды обитания (Тыщенко, 1977; Тыщенко и др., 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996; Саулич, Волкович, 2004).

Одним из способов поиска ответа на вопрос о соотношении механизмов двух реакций, различающихся по внешним проявлениям, может быть сравнительное исследование их внутривидовой изменчивости. Так, например, отсутствие фотопериодической индукции диапаузы у лабораторных линий с нарушенной регуляцией динамики суточной активности указывает на роль циркадных ритмов в осуществлении ФПР (Košťál, Shimada, 2001; Goto, 2013; Meuti, Denlinger, 2013; Pegoraro et al., 2014).

Влияние длины дня на скорость (а точнее, на параметры термолабильности) развития — одна из наиболее распространенных количественных ФПР, обнаруженная более чем у 80 видов из 9 отрядов насекомых (Саулич, Волкович, 2004; Lopatina et al., 2007; Лопатина и др., 2011). У видов с длиннодневной ФПР, индуцирующей факультативную предкуколичную, куколичную или имагинальную диапаузу (т. е. тех, у которых в природе индукция зимней диапаузы происходит при осеннем сокращении дня), короткий день при низких температурах часто (хотя и далеко не всегда) приводит не только к индукции диапаузы, но и к ускорению преимагинального развития, обеспечивая тем самым достижение диапаузирующей стадии до наступления неблагоприятного периода (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Musolin et al., 2004; Lopatina et al., 2007; Kim et al., 2008; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011). Однако специальные сравнительные исследования между внутривидовой изменчивости качественных и количественных ФПР у одного и того же вида насекомых относительно немногочисленны (Bradshaw,

Lounibos, 1972; Тыщенко и др., 1977; Тыщенко, Гасанов, 1983; Тыщенко, Тыщенко, 1988; Nylin et al., 1995; Nylin, Gotthard, 1998; Nakamura, 2002; Саулич, Мусолин, 2007, 2011).

Данная работа посвящена сравнительному анализу внутривидовой (межпопуляционной и внутривидовой) изменчивости качественной и количественной ФПР у божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Предшествующие исследования (Ongagna, Iperiti, 1994; Berkvens et al., 2008; Reznik, Vaghina 2011, 2013; Hodek, 2012; Резник, Белякова, 2013; Belyakova, Reznik, 2013) показали, что этому виду, как и многим другим насекомым умеренного климата, свойственна длиннодневная качественная ФПР: при прочих равных условиях длинный световой день индуцирует созревание, а короткий — репродуктивную диапаузу. Предпосылкой для данной работы послужили недавно выявленные нами межпопуляционные различия: влияние фотопериода на репродуктивное созревание самок оказалось относительно сильным у двух линий, происходящих от географически изолированных автохтонных популяций (из Южной Сибири и из Южной Кореи), и слабо выраженным у двух других линий, происходящих от европейской (Чехия) и кавказской (Краснодарский край) инвазивных популяций (Reznik et al., 2014). Количественная ФПР (зависимость скорости развития от длины дня) также была обнаружена у *H. axyridis* (Berkvens et al., 2008; Reznik, Vaghina, 2011; Резник, Белякова, 2013), но специальных сравнительных исследований с использованием этого признака ранее не проводилось.

Основой для выдвижения двух рабочих гипотез данного исследования было предположение о единстве механизма качественной и количественной ФПР. Косвенным подтверждением этого предположения могли бы быть: 1) корреляция между внутривидовой изменчивостью двух реакций на межпопуляционном уровне, т. е. более четкая зависимость скорости развития от длины дня у популяций из Южной Сибири и из Южной Кореи, у которых сильнее выражено влияние фотопериода на индукцию диапаузы; 2) корреляция между внутривидовой изменчивостью на внутривидовом уровне, т. е. более заметное ускорение роста у тех самок, у которых при прочих равных условиях наблюдалась индукция диапаузы. Заметим, что взаимодействия двух реакций (в данном случае — индукции диапаузы и ускорения преимагинального развития), по мнению Заславского (1996), само по себе может рассматриваться как косвенное доказательство единства их механизма.

Объект нашего исследования *H. axyridis* — хорошо известная хищная коровка, которая широко и успешно использовалась для биологической борьбы с вредными насекомыми в различных агроценозах (Koch, 2003; Белякова, Балугева, 2007; Koch, Galvan, 2008). Однако в конце XIX в. она неожиданно обнаружила способность проникать в естественные сообщества, вытесняя автохтонных афидофагов. В результате к настоящему времени инвазивные популяции *H. axyridis* найдены в естественных условиях более чем в 40 странах Европы, Америки и Африки (Roy, Wajnberg, 2008; Brown et al., 2011), в том числе и на юге России (Орлова-Беньковская, 2013; Belyakova, Reznik, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2013). Ранее обнаруженное нами (Reznik et al., 2014) ослабление ФПР у европейской и кавказской инвазивных популяций *H. axyridis*, возможно, было одной из предпосылок этого чрезвычайно быстрого и широкомасштабного расселения, поэтому дальнейшие исследования могут оказаться важными для разработки теоретических основ прогноза, контроля и предотвращения биологических инвазий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе были использованы следующие лабораторные линии *Harmonia axyridis*.

1. «Иркутск» — линия происходит от 240 особей, собранных в 2010 г. в окрестностях Иркутска (52.3° N, 104.3° E).

2. «Дегу» — линия происходит от 134 особей, собранных в 2012 г. в окрестностях г. Дегу, Южная Корея (35.9° N, 128.6° E).

3. «Пардубице» — линия происходит от 25—30 особей, собранных в 2010 г. в окрестностях г. Пардубице, Чешская Республика (50.0° N, 15.8° E).

4. «Сочи» — линия происходит от более чем 120 особей, собранных в 2012 г. в окрестностях г. Сочи (43.6° N, 39.6° E).

До начала опытов все эти линии разводились при стандартных условиях, предотвращающих индукцию диапаузы (температура 20—25 °C, длина дня 18 ч, питание тлями). Как показали наши предшествующие исследования (Reznik, Vaghina, 2011), параметры ФПР *H. axyridis* остаются стабильными после многих лет (десятков поколений) разведения в лаборатории при таких условиях.

В начале каждого эксперимента когорта особей (группа личинок I возраста, вышедших в течение 12 ч из яиц, отложенных не менее чем 20 самками одной из исследуемых линий) была случайным образом распределена между 5 фотопериодическими режимами (длина дня 10, 12, 14, 16 и 18 ч при температуре 20 °C). Каждый эксперимент был проведен с использованием двух диет: 1) замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенные 10%-ным водным раствором меда к кусочку картона, и мокрый ватный тампон как источник влаги; 2) личинки и имаго персиковой тли *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera: Aphididae) на проростке бобов *Vicia faba* L.

Личинок, а затем и имаго содержали в пластиковых чашках Петри диаметром 90 и высотой 15 мм, пищу предоставляли ежедневно в избытке. Личинок содержали индивидуально, выходящих имаго объединяли в пары и содержали на той же диете и при тех же фототермических режимах, при которых развивались личинки (при нехватке самцов их случайным образом выбирали из основной лабораторной линии). Выход имаго и начало яйцекладки самками отмечали ежедневно. Таким образом, для каждой особи регистрировали длительность преимагинального развития (за вычетом времени развития яиц), а для каждой самки — длительность репродуктивного созревания (время от выхода имаго до откладки первого яйца). Исхода из результатов предшествующих исследований (Reznik, Vaghina, 2011, 2013; Belyakova, Reznik, 2013; Reznik et al., 2014), самки, которые не начали откладку яиц через 20 дней после выхода из куколки при питании тлями или через 40 дней после выхода из куколки при питании яйцами зерновой моли, считались диапаузирующими.

Всего в опыте было прослежено развитие и созревание 5—7 когорт каждой линии при питании каждой из двух диет, каждая когорта (повторность опыта) включала не менее 10 личинок на каждый из 5 фотопериодических режимов. Повторности опыта, проведенные с разными линиями и диетами, были как правило не синхронными, но начало развития при разных фотопериодах в каждой повторности (т. е. для всех особей с одним и тем же сочетанием признаков «линия × диета × когорта») всегда было строго синхронным. Единицей статистической обработки данных была 1 особь, причем (чтобы избежать появления псевдорепликаций) когорта рассматривалась в качестве одного из факторов опыта. Все подсчеты выполнены с помощью программы SYSTAT 10.2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Многофакторный дисперсионный анализ всей совокупности данных (табл. 1) показал, что скорость преимагинального развития *H. axyridis*, как и ожидалось, зависела в первую очередь от пищевого режима личинок. Совокупная длительность развития личинок и куколок у особей, питавшихся тлями, составила (среднее арифметическое и среднее отклонение)  $23.2 \pm 1.5$  дня, а при питании яйцами зерновой моли —  $30.1 \pm 2.9$  дня, в то время как различия между средними для разных линий, содержащихся

Таблица 1

Влияние фотопериода, диеты и пола на длительность преимагинального развития 4 линий *Harmonia axyridis* (Pallas) (результаты трехфакторного дисперсионного анализа:  $F$  — коэффициент Фишера,  $p$  — достоверность влияния)

Фактор или сочетание факторов, число степеней свободы ( $df$ )	Линия (место происхождения) и объем выборки ( $n$ )							
	Иркутск, $n = 451$		Дегу, $n = 684$		Пардубице, $n = 1014$		Сочи, $n = 660$	
	$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$
Фотопериод, $df = 4$	8.8	< 0.001	13.6	< 0.001	19.7	< 0.001	29.9	< 0.001
Диета, $df = 1$	1449.2	< 0.001	2445.7	< 0.001	2211.2	< 0.001	2667.7	< 0.001
Пол, $df = 1$	3.5	0.064	4.5	0.035	0.1	0.935	3.2	0.073
Фотопериод $\times$ диета, $df = 4$	0.3	0.862	0.3	0.898	1.4	0.238	2.6	0.037
Фотопериод $\times$ пол, $df = 4$	0.2	0.915	1.6	0.175	1.4	0.231	0.2	0.939
Пол $\times$ диета, $df = 1$	0.1	0.746	2.5	0.118	0.7	0.418	0.2	0.621
Фотопериод $\times$ пол $\times$ диета, $df = 4$	0.6	0.645	1.8	0.137	0.2	0.916	0.4	0.804

при разных фотопериодических режимах (подробнее об этом см. ниже), не превышали 1—2 дней. Тем не менее влияние фотопериода было статистически высоко достоверным ( $p < 0.001$ ) для всех исследованных линий, а вот влияние пола у трех линий оказалось недостоверным, и у линии из Дегу достоверность различий в продолжительности развития между самцами и самками лишь слегка превышала пороговую. Следует особо отметить тот весьма важный для дальнейшего анализа факт, что и попарное взаимодействие, и взаимодействие всех трех вышеперечисленных факторов было очень слабым и только в одном случае (взаимодействие факторов «фотопериод» и «диета» у особей линии, происходящей из Сочи) чуть превысило пороговый уровень статистической достоверности.

Заметим также, что различия между когортами особей не были включены в вышеописанный многофакторный дисперсионный анализ, так как опыты, проведенные с разными линиями и разными трофическими режимами, не были синхронными. Зато все особи одной и той же когорты одной и той же линии, питавшиеся одним и тем же кормом, начинали развитие строго синхронно, что позволило провести дисперсионный анализ с факторами «фотопериод» и «когорта» отдельно для каждого сочетания «линия  $\times$  диета». Как видно из табл. 2, каждый из этих факторов достоверно влиял на длительность преимагинального развития (причем в ряде случаев, особенно при питании яйцами зерновой моли, различия между когортами были сильнее, чем различия между фотопериодическими режимами), но взаимодействие факторов всегда было недостоверным: характер ФПР во всех исследованных когортах данной линии был практически одинаков.

Несколько иные результаты дал двухфакторный анализ, проведенный для тех же сочетаний «линия  $\times$  диета» с использованием факторов «фотопериод» и «пол» (табл. 3). Несмотря на исключение влияния диеты (самого сильного из факторов опыта — см. табл. 1), влияние пола особи на длительность развития оказалось статистически достоверным только у личинок ли-



Таблица 2

Влияние фотопериода и различий между когортами на длительность преимагинального развития 4 линий *Harmonia axyridis* (Pallas) на двух диетах (результаты двухфакторного дисперсионного анализа:  $F$  — коэффициент Фишера,  $p$  — достоверность влияния)

Фактор или сочетание (взаимодействие) двух факторов	Линия (место происхождения)							
	Иркутск		Дегу		Пардубице		Сочи	
	$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$
	Диета							
	Яйца зерновой моли							
Фотопериод	4.1	0.003	4.0	0.004	16.5	< 0.001	17.5	< 0.001
Когорта	9.1	< 0.001	5.3	< 0.001	51.0	< 0.001	2.7	0.029
Фотопериод × когорта	0.7	0.814	0.8	0.700	1.2	0.235	1.4	0.150
	Персиковая тля							
Фотопериод	9.4	< 0.001	18.0	< 0.001	21.8	< 0.001	24.7	< 0.001
Когорта	10.2	< 0.001	4.1	0.003	14.4	< 0.001	3.8	0.005
Фотопериод × когорта	0.6	0.917	1.0	0.422	1.3	0.205	0.5	0.946

нии из Дегу, питающихся яйцами зерновой моли, и у личинок линии из Иркутска, питающихся тлями, причем в обоих случаях самки развивались в среднем на 0.5 дня дольше самцов. Аналогичные, но статистически недостоверные различия обнаружены и в 5 из 6 остальных сочетаний «линия × диета». Заметим, что взаимодействие факторов «фотопериод» и «пол» было недостоверным во всех случаях, т. е. характер количественной ФПР не зависел от пола особи.

Учитывая основную цель нашей работы — сравнение количественной и качественной ФПР — целесообразно еще раз проверить отношение исследуемых реакций к одному из этих типов. Простейший способ такой проверки — оценка распределения результатов: распределение эффектов чисто количественной реакции будет унимодальным (т. е. имеющим один более или менее четко выраженный пик), а наличие двух или нескольких пиков будет свидетельствовать о качественных различиях между особями. Поскольку (как показал дисперсионный анализ) влияние диеты на скорость преимагинального развития значительно сильнее влияния всех прочих факторов, использованных в нашем опыте, результаты для личинок, питающихся тлями, и личинок, питающихся яйцами зерновой моли, были обработаны отдельно, а данные для выборок, различающихся по остальным факторам (фотопериодический режим, когорта и пол особи), были объединены.

Как видно на рис. 1, совокупное распределение особей *H. axyridis* по продолжительности преимагинального (точнее, личиночного и кукольного) развития, несомненно, унимодально и близко к нормальному, хотя и немного растянато вправо, как это часто бывает с подобными биологическими параметрами. Что же касается времени созревания, то эта реакция (рис. 2), по-видимому, является качественной: все особи делятся на 2 группы: активно созревающие (с более или менее четким пиком, приходящимся при питании яйцами зерновой моли на 21—30-й дни, а при питании тлями — на 11—15-й дни после выхода из куколки) и диапаузирующие (или по крайней мере значительно задерживающие яйцекладку). Между этими пиками

Таблица 3

Влияние фотопериода и различий между полами на длительность преимагинального развития 4 линий *Harmonia axyridis* на двух диетах (результаты двухфакторного дисперсионного анализа:  $F$  — коэффициент Фишера,  $p$  — достоверность влияния)

Фактор или сочетание (взаимодействие) двух факторов	Линия (место происхождения)							
	Иркутск		Дегу		Пардубице		Сочи	
	$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$
	Диета							
	Яйца зерновой моли							
Фотопериод	3.9	0.004	4.7	0.001	12.7	< 0.001	17.3	< 0.001
Пол	0.8	0.384	5.0	0.026	0.4	0.542	2.0	0.156
Фотопериод × пол	0.2	0.912	1.8	0.129	0.9	0.435	0.142	0.966
	Персиковая тля							
Фотопериод	6.9	< 0.001	17.7	< 0.001	19.7	< 0.001	25.0	< 0.001
Пол	5.5	0.020	0.4	0.555	0.7	0.405	2.1	0.147
Фотопериод × пол	1.1	0.348	2.1	0.077	1.6	0.162	1.1	0.374

на обеих гистограммах виден промежуток, делающий распределение бимодальным.

Завершая первичную обработку данных, напомним: дисперсионный анализ показал, что характер ФПР не зависит ни от диеты, ни от пола, ни от когорты (повторности опыта). Поэтому для дальнейшего анализа целесообразно объединить данные по особям, питавшимся разным кормом, принадлежащим к разным полам и к разным когортам, при этом трансформировав результаты так, чтобы сохранить только различия между фотопериодическими режимами. В данной работе мы применили одну из простейших нормирующих трансформаций: продолжительность развития каждой особи была заменена ее процентным отклонением от среднего по соответствующей выборке. Для этого использовали формулу

$$d = 100 \cdot (t - T) / T,$$

где  $d$  — отклонение от среднего (%),  $t$  — длительность развития данной особи, а  $T$  — средняя длительность развития всех особей данной линии при питании данным кормом.

Вся совокупность трансформированных данных (для самцов и самок четырех линий, развивавшихся на двух диетах) в свою очередь тоже была подвергнута дисперсионному анализу, причем в данном случае факторами были фотопериод и линия. Выяснилось, что влияние фотопериода на относительное отклонение времени развития данной особи от среднего для выборки было высоко достоверным ( $df = 4$ ,  $n = 2809$ ,  $F = 69.1$ ,  $p < 0.001$ ). Различия между линиями, как и следовало ожидать, отсутствовали, поскольку данные были нормированы для каждой линии отдельно. Но зато взаимодействие факторов «линия» и «фотопериод» было высоко достоверным ( $df = 12$ ,  $n = 2809$ ,  $F = 3.3$ ,  $p < 0.001$ ), свидетельствуя о том, что параметры количественной ФПР (зависимости продолжительности развития от длины дня) разных линий *H. axyridis* существенно различаются.

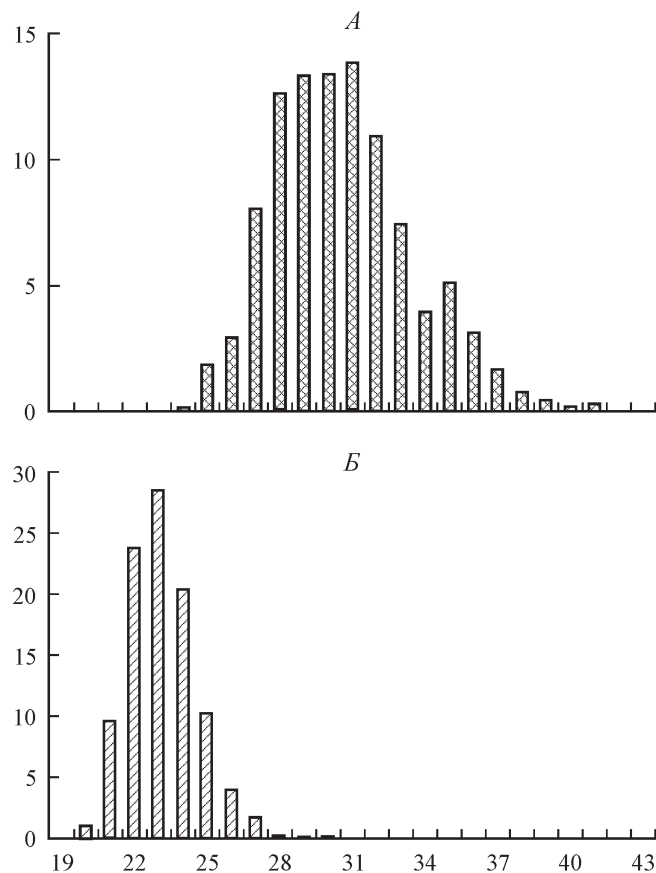


Рис. 1. Распределение особей *Harmonia axyridis* (Pallas) по совокупной длительности развития личинок и куколок.

А — при питании яйцами зерновой моли ( $n = 1603$ ), Б — при питании личинками и имаго персиковой тли ( $n = 1206$ ). По горизонтальной оси — длительность развития личинок и куколок (дни). По вертикальной оси — доля особей с данной длительностью развития (%). Для каждого вида корма приведены совокупные данные по самцам и самкам всех когорт и всех популяций.

И действительно, на рис. 3 видно, что хотя у всех исследованных линий при коротких фотопериодах развитие идет быстрее, чем при длинных, графики различаются по положению порога этой реакции, который может быть приблизительно определен по длине дня, при которой отклонение от среднего равно нулю. У линии, происходящей из Иркутска, пороговая длина дня находится между 14 и 16 ч, а у остальных линий — между 12 и 14 ч. Различается и положение пика кривой: у особей из Иркутска максимальная длительность развития наблюдается при длине дня 18 ч, у коровок из Чехии разница между результатами, полученными при 14, 16 и 18 ч практически отсутствует, у Сочинской линии при 18 ч наблюдается некоторое снижение продолжительности развития, а у коровок из Южной Кореи четкий пик продолжительности развития приходится на 14–16 ч, а средние результаты, полученные при самом длинном (18 ч) и при околопороговом (12 ч) дне различаются недостоверно. И, наконец, третий параметр — размах ФПР (разница между минимальным и максимальным значениями) — колеблется от 5.2 % у южнокорейской до 8.9 % у кавказской линии.

Что же касается различий между активными и диапаузирующими особями (напомним, что в данном случае анализировали только данные по сам-



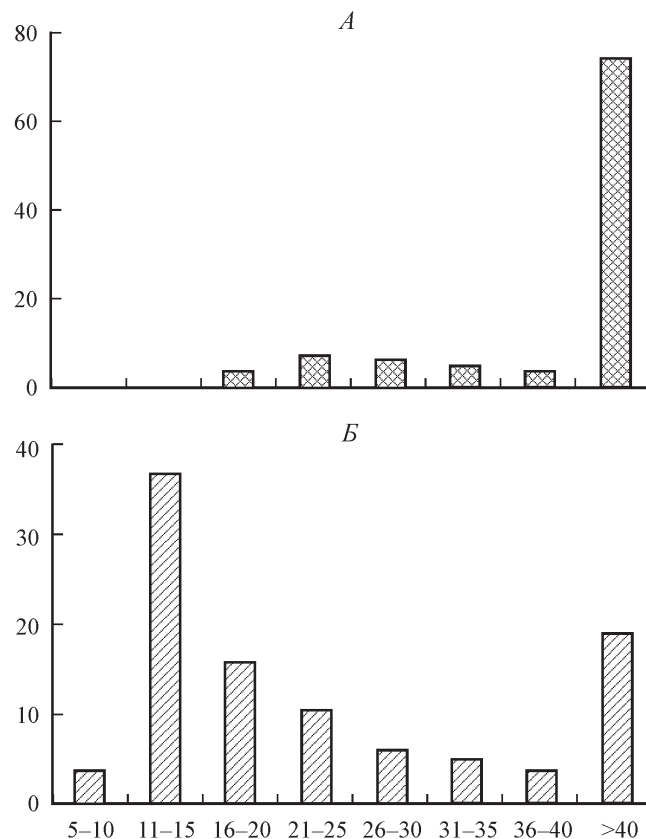


Рис. 2. Распределение самок *Harmonia axyridis* (Pallas) по длительности репродуктивного созревания.

А — при питании яйцами зерновой моли ( $n = 837$ ), Б — при питании личинками и имаго персиковой тли ( $n = 640$ ). По горизонтальной оси — время от выхода из куколки до откладки первого яйца (все самки, не начавшие откладку яиц к 40-му дню, объединены в одну группу). По вертикальной оси — доля данной группы в общей выборке (%). Для каждого вида корма приведены совокупные данные по самкам всех когорт и всех популяций.

кам и диапаузирующими условно считались особи, не начавшие откладку яиц к 20-му дню после выхода из куколки при питании тлями или к 40-му дню после выхода из куколки при питании яйцами зерновой моли), то дисперсионный анализ всей совокупности данных ( $n = 1477$ ) показал, что нормированное отклонение длительности развития от среднего для выборки сильнее всего зависит от фотопериода ( $df = 4$ ,  $F = 9.3$ ,  $p < 0.001$ ). Различия между активными и диапаузирующими самками тоже оказались значительными ( $df = 1$ ,  $F = 6.2$ ,  $p = 0.013$ ), что указывает на взаимодействие (как минимум, простое суммирование) качественной ФПР, индуцирующей диапаузу, с количественной ФПР, влияющей на скорость преимагинального развития. Эффект линии, естественно, был незначителен (так как нормирование данных проводили для каждой линии отдельно), а его взаимодействие с фотопериодом было достоверным ( $df = 12$ ,  $F = 2.4$ ,  $p = 0.004$ ), все эти результаты подробно рассмотрены выше. Для данного анализа существенным является слабое (ниже порога статистической достоверности) взаимодействие фактора «активная или диапаузная самка» как с фотопериодом ( $df = 4$ ,  $F = 1.8$ ,  $p = 0.135$ ), так и с линией коровки ( $df = 3$ ,  $F = 1.9$ ,  $p = 0.126$ ). Эти данные свидетельствуют о том, что характер различий в продолжительности преимагинального развития между активными и диапаузирующими

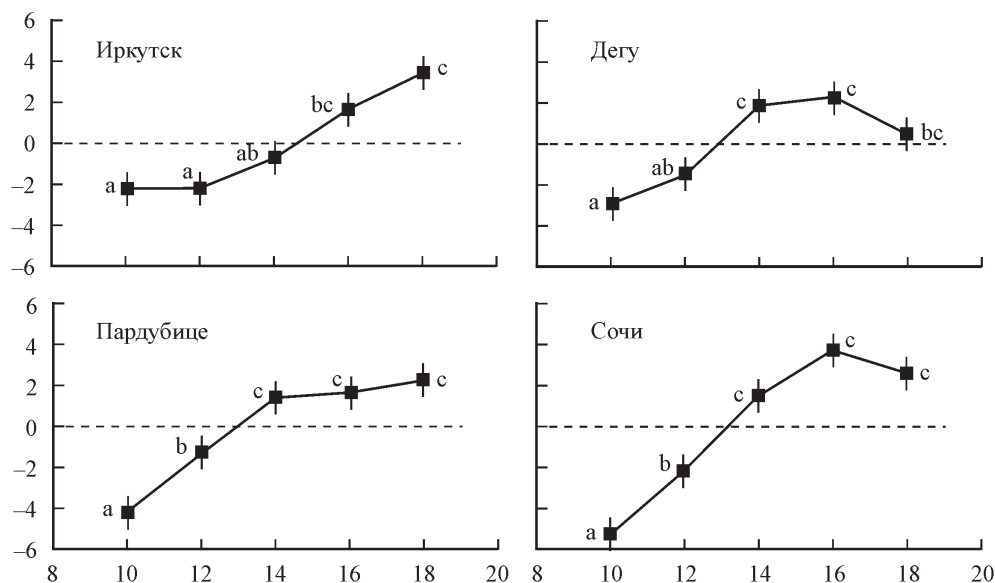


Рис. 3. Влияние фотопериода на продолжительность преимагинального развития *Harmonia axyridis* (Pallas).

По горизонтальной оси — длина дня, при которой происходило развитие (ч). По вертикальной оси — совокупная длительность развития личинок и куколок (нормированное отклонение от среднего, %). Штриховая линия соответствует нулю по вертикальной оси. Приведены средние арифметические и их ошибки. Четыре графика соответствуют четырем лабораторным линиям. Результаты, отмеченные разными буквами (a—c) на одном графике, достоверно различаются ( $p < 0.05$  по тесту Тьюки).

самками не зависел (или относительно слабо зависел) от того, к какой из исследованных линий *H. axyridis* принадлежала данная особь и при какой длине дня проходили ее развитие и созревание.

Впрочем, данные, представленные на рис. 4 и 5, позволяют усомниться в этом выводе. Во-первых, создается впечатление, что различия между активными и диапаузирующими особями сильнее выражены при коротких и околопороговых фотопериодах (рис. 4). В частности, эти различия статистически достоверны ( $df = 1$ ,  $F = 6.1$ ,  $p = 0.014$ ) только при длине дня 12 ч, хотя недостоверность различий при наиболее «сильных» коротких и длинных днях может объясняться малым размером выборок соответственно активных и диапаузирующих особей. Во-вторых, у автохтонных линий из Иркутска и Дегу различия во времени развития между самками, начинающими

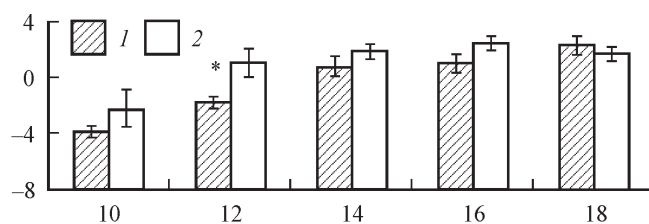


Рис. 4. Влияние фотопериода на различия в продолжительности преимагинального развития между диапаузирующими и активными самками *Harmonia axyridis* (Pallas).

По горизонтальной оси — длина дня, при которой происходило развитие (ч). По вертикальной оси — совокупная длительность развития личинок и куколок (нормированное отклонение от среднего, %). 1 — диапаузирующие самки, 2 — активные (яйцекладущие) самки. Приведены средние арифметические и их ошибки. Достоверность различий между данными для активных и диапаузирующих самок (однофакторный дисперсионный анализ): \* —  $p < 0.05$ .

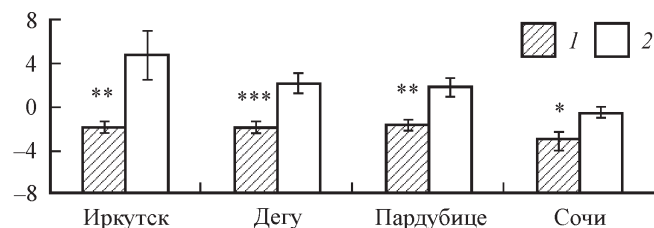


Рис. 5. Различия в продолжительности преимагинального развития между диапаузирующими и активными самками разных лабораторных линий *Harmonia axyridis* (Pallas).

По горизонтальной оси — лабораторные линии. По вертикальной оси — совокупная длительность развития личинок и куколок (нормированное отклонение от среднего, %). 1 — диапаузирующие самки, 2 — активные (яйцекладущие) самки. Приведены средние арифметические и их ошибки. Достоверность различий между данными для активных и диапаузирующих самок (однофакторный дисперсионный анализ): \* —  $p < 0.05$ , \*\* —  $p < 0.01$ , \*\*\* —  $p < 0.001$ .

и задерживающими откладку яиц, выражены несколько сильнее, чем у инвазивных линий из Пардубице и Сочи (рис. 5). Однако эти предположения — не более чем гипотезы, требующие специальной проверки: в обоих случаях различия невелики, а число сравниваемых популяций слишком мало для каких-либо обоснованных выводов.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В целом результаты нашей работы вполне согласуются с данными предшествующих исследований. Хотя влияние фотопериода на скорость, а точнее — на термоллабильность роста и развития насекомых может проявляться самым разным образом, у насекомых с длиннодневной ФПР, как уже упоминалось во введении, короткий световой день в сочетании с низкой температурой чаще всего ускоряет развитие стадий, предшествующих диапаузирующей, способствуя увеличению доли особей, успевших войти в состояние диапаузы до наступления неблагоприятного периода (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Leimar, 1996; Gotthard, 1998; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Musolin et al., 2004; Саулич, Мусолин, 2007; Danks, 2007; Lopatina et al., 2007; Kim et al., 2008; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011). Реакции такого типа были ранее выявлены также у некоторых (хотя далеко не у всех исследованных в этом отношении) видов кокциnellид (Hodek, 2012; Nedved, Honěk, 2012), в том числе и у *H. axyridis* (Ongagna, Iperiti, 1994; Berkvens et al., 2008; Резник, 2010; Reznik, Vaghina, 2011; Резник, Белякова, 2013).

Отсутствие достоверного взаимодействия трофического и фотопериодического факторов в их влиянии на продолжительность преимагинального развития также было ранее показано для *H. axyridis*, причем в наших предшествующих опытах была использована лабораторная линия, происходящая от особей, собранных на Дальнем Востоке России (Резник, 2010). Аналогичные результаты были получены и в экспериментах с представителями европейской инвазивной популяции (Berkvens et al., 2008). Поскольку взаимодействие (а не простое суммирование эффектов) разных факторов является одним из критериев общности осуществляющего их механизма (Заславский, 1984, 1996), эти данные могут рассматриваться как косвенное доказательство того, что пища в данном случае является витальным, а не сигнальным фактором среды (Тыщенко, 1980), т. е. в отличие от фотопериода непосредственно влияет на рост и развитие личинок *H. axyridis*.

Как видно из результатов данной работы и наших предшествующих исследований (Резник, 2010; Reznik, Vaghina, 2011; Резник, Белякова, 2013), наиболее заметные различия в характере зависимости скорости преимагинального развития от фотопериода между разными популяциями *H. axyridis* состоят в положении порога этой реакции, который у представителей популяций, обитающих близ северных границ естественного видового ареала *H. axyridis* (Южная Сибирь и Дальний Восток), соответствует большим длинам дня, чем у особей, происходящих из южнокорейской автохтонной и из чешской и кавказской инвазивных популяций. Аналогичные различия выявлены и между пороговыми длинами дня реакций, детерминирующих репродуктивное созревание самок (Резник, Белякова, 2013; Reznik et al., 2014). Эта клинальная (широтная) внутривидовая изменчивость порога ФПР, отмеченная практически для всех подробно исследованных таксонов и экологических групп насекомых, очевидно, адаптивна: в более северном (холодном) климате начало осенне-зимнего похолодания совпадает с большими длинами светового дня (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Nylin et al., 1995; Чернышев, 1996; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Doležal et al., 2007; Саулич, Мусолин, 2007, 2011).

Кроме того, как уже отмечалось ранее (Reznik, Vaghina, 2011; Резник, Белякова, 2013), у представителей одной и той же популяции пороговый фотопериод количественной реакции, влияющей на скорость преимагинального развития, несколько длиннее, чем порог качественной реакции, индуцирующей репродуктивную диапаузу. Это различие также может быть проявлением особой закономерности: независимо от особенностей локального климата ускорение преимагинального развития имеет адаптивный смысл только в том случае, если оно происходит за некоторое время до прихода времени, оптимального для индукции диапаузы. Более или менее тесная корреляция параметров количественной и качественной ФПР была ранее отмечена у многих (хотя далеко не у всех) исследованных видов насекомых (Denlinger, 1972; Ахмедов, Абдинбекова, 1977; Тыщенко, 1977; Заславский, 1979; Honek, 1979; Тыщенко, Гасанов, 1983; Nylin et al., 1995; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). Напомним, что сама по себе согласованность порогов не обязательно указывает на общность механизмов двух реакций, так как может быть результатом скоординированной адаптации к одним и тем же условиям среды, причем характер и даже сама необходимость этой координации зависят от особенностей биологии данного вида насекомого (Заславский, 1979, 1984).

Не случайно, возможно, также ослабление «длиннодневного влияния» на тенденцию к диапаузе (Reznik et al., 2014: Fig. 2a) и на длительность преимагинального развития (рис. 3), наблюдающееся при фотопериоде 18 ч у особей из корейской популяции. На широте 35—36° естественные фотопериоды меняются примерно от 10 до 16 ч и «неестественно длинный» 18-часовой день, реакция на который ускользает от действия естественного отбора, оказывает относительно слабое действие. При этом, например, у особей из Иркутска, где продолжительность дня в середине лета (с учетом сумерек) доходит до 17—18 ч, минимальная тенденция к диапаузе и максимальная длительность преимагинального развития наблюдаются именно при 18-часовом фотопериоде (Reznik et al., 2014: Fig. 1; рис. 3). Подобные эффекты «слишком длинного дня» ранее были отмечены у многих насекомых с длиннодневной ФПР (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007). Внешне этот эффект отчасти напоминает замедление развития при околопороговых фотопериодах, отмеченное у ряда видов насекомых (Saunders, 1983; Саулич, Мусолин, 2007, 2011).

На фоне такой четкой согласованности параметров качественной и количественной ФПР у представителей изученных нами популяций *H. axyridis* несколько неожиданным представляется отсутствие корреляции между степенью выраженности двух реакций. Как видно при сравнении результатов данного и предшествующего (Reznik et al., 2014) исследований, у сочинской и пардубицкой инвазивных популяций, характеризующихся относительно слабым влиянием длины дня на репродуктивное созревание самок, влияние фотопериода на длительность преимагинального развития выражено даже несколько сильнее, чем у автохтонных популяций, происходящих из Иркутска и Дегу. Очевидно, первая из проверяемых нами рабочих гипотез не получила экспериментального подтверждения: корреляция между степенью выраженности качественной и количественной ФПР при сравнении разных популяций одного вида не обнаружена.

Различия в характере влияния длины дня на скорость развития личинок между разными лабораторными линиями *H. axyridis* были отмечены и ранее (Berkvens et al., 2008), причем параметры реакций, детерминирующих созревание самок, были сходны, в то время как реакции, влияющие на скорость преимагинального развития, были диаметрально противоположны (в этом исследовании сравнивались только два фотопериода: 10 и 16 ч). Вообще говоря, межпопуляционные различия в параметрах ФПР, влияющих на скорость роста и развития, были выявлены у многих насекомых (Ахмедов, 1972; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004), причем, например, у некоторых клопов зависимость скорости развития от длины дня может быть «диаметрально противоположной у разных популяций одного вида» (Саулич, Мусолин, 2007). Однако сопоставление внутривидовой изменчивости качественных и количественных реакций проводилось гораздо реже, причем характер различий совпадал далеко не всегда. Так, например, у равнинных и горных популяций *Mamestra brassicae* L. (= *Barathra brassicae*) (Lepidoptera, Noctuidae) ФПР детерминирующие долю диапаузирующих куколок практически одинаковы, а количественные реакции (влияние на вес куколок) заметно различаются (Тыщенко, 1977; Тыщенко и др., 1977). У *Pararge aegeria* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae) количественные ФПР, регулирующие скорость развития, у разных популяций также различаются, но при этом, по-видимому, адаптивно скоординированы с реакциями, детерминирующими летнюю и зимнюю диапаузы (Nylén et al., 1995).

Зато вторая гипотеза — более заметное ускорение развития у тех самок, у которых при прочих равных условиях наблюдалась индукция диапаузы — подтверждена для всех исследованных популяций (рис. 5) и для большинства использованных фотопериодических режимов (рис. 4). Очевидно, на уровне отдельных особей качественная и количественная реакции коррелируют, что вполне можно рассматривать, как косвенное доказательство того, что они базируются на одном и том же механизме. Этот механизм, каков бы он ни был, естественно, подвержен изменчивости, которая сходным образом отражается на всех его проявлениях. Вероятно, поэтому у тех самок, которые (по сравнению с другими самками) более склонны «начинать подготовку к зиме», сильнее выражены и ускорение преимагинального развития, и индукция репродуктивной диапаузы.

Как упоминалось выше, корреляция эффектов качественной и количественной ФПР была отмечена у многих видов насекомых (Bradshaw, Lounibos, 1972; Тыщенко, 1977; Заславский, 1979; Саулич, Волкович, 2004). Заметим, что в подавляющем большинстве предшествующих исследований сравнивались данные для целых выборок, а не для отдельных особей, хотя в ряде случаев авторы подчеркивали наличие весьма значительной индивидуальной изменчивости (Бобинская, 1966; Clark, Platt, 1969; Горышин, Ахмедов, 1971). Впрочем, у видов рода *Sarcophaga* Meigen (Diptera, Sarcophagidae) ко-

личественная реакция (рост продолжительности поиска места для пупаризации) коррелирует с последующей индукцией диапаузы не только при сравнении выборок, но и при сравнении личинок, развивавшихся в одинаковых условиях (Denlinger, 1972). Подобное «сцепление» двух реакций отмечено и у ряда других видов насекомых, причем особи с двумя «противоположными» реакциями нередко гибнут (Kamm, 1972; Ismail, Fuzeau-Braesch, 1976; Honěk, 1979). Однако взаимосвязь изменения скорости развития с последующей диапаузой не универсальна. Например, у *Sarcophaga argyrostoma* R.-D. замедление развития под влиянием короткого дня наблюдается и при высокой температуре, полностью ингибирующей индукцию диапаузы (Denlinger, 1972; Saunders et al., 2002). У некоторых плодовых моли (Lepidoptera, Tortricidae) развитие гусениц в условиях короткого дня приводит к снижению плодовитости имаго и в тех случаях, когда предкуколичная диапауза, вызываемая тем же фактором, не наступает (Deseó, Sáringer, 1975; Заславский, 1984). Ускорение развития при сочетании короткого дня с низкой температурой отмечено и у клопа *Palomena prasina* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae), у которого зимняя репродуктивная диапауза облигатна, т. е. не подвержена фотопериодической регуляции (Saulich, Musolin, 1996; Саулич, Мусолин, 2007). Отсутствие тесной взаимосвязи между изменением скорости развития данной особи и последующей индукцией диапаузы характерно и для некоторых других специально исследованных видов насекомых (Nylín, Gotthard, 1998; Salminen et al., 2012).

#### ВЫВОДЫ

1. Проявления количественной (влияние на скорость развития) и качественной (индукция репродуктивной диапаузы) фотопериодических реакций *H. axyridis* скоррелированы на уровне отдельной особи, что может рассматриваться, как косвенное доказательство определенной общности механизмов, осуществляющих эти реакции.

2. С другой стороны, отсутствие корреляций между межпопуляционной изменчивостью количественной и качественной реакций свидетельствует о том, что несмотря на эту физиологическую общность, они экологически и, что особенно важно, эволюционно независимы.

3. По-видимому, фотопериодические реакции, влияющие на преимагинальное развитие и на репродуктивное созревание *H. axyridis*, являются отдельными, до определенной степени независимыми компонентами сезонно-циклических адаптаций этого вида, и поэтому изменения параметров двух реакций (например, в ходе приспособления к новым климатическим условиям) также происходят независимо.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Л. С. Раменской, О. С. Безман-Мосейко и Т. Ю. Москалевой (ЗИН РАН).

Работа была проведена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахмедов Р. М. Зависимость длительности развития гусениц различных популяций восклицательной совки (*Agrotis exclamatoris* L.) от температуры и светового режима // Вестн. зоол. 1972. № 1. С. 62—67.
- Ахмедов Р. М., Абдинбекова А. А. Факторы, контролирующие развитие и диапаузу дроковой совки *Mamestra genistae* Bkh (Lepidoptera, Noctuidae) // Энт. томол. обозр. 1977. Т. 56, вып. 4. С. 713—720.
- Белякова Н. А., Балужева Е. Н. Перспективы использования полиморфных культур и бессамцовых линий *Harmonia axyridis* для биологической защиты растений // Информ. бюл. ВПРС МОББ. 2007. № 38. С. 35—39.
- Бобинская С. Г. Влияние экологических условий на жизненный цикл серой зерновой совки (*Hadena sordida* Bkh.) // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 11. С. 1659—1665.
- Горышин Н. И., Ахмедов Р. М. Фотопериод и температура как факторы в развитии совки *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 1. С. 56—66.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Взаимосвязь количественных и качественных реакций в фотопериодизме насекомых // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 6. С. 913—921.
- Заславский В. А. Существует ли у насекомых качественная оценка фотопериодической информации // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40, вып. 2. С. 189—201.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984. 180 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 120.)
- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энт. томол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 233—243.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы // Энт. томол. обозр. 2010. Т. 89, вып. 1. С. 33—61.
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энт. томол. обозр. 2011. Т. 90, вып. 2. С. 249—271.
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. Взаимодействие фотопериода и температуры — новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2011. Т. 47, вып. 6. С. 491—503.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодическая регуляция роста личинок настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 5. С. 530—542.
- Орлова-Беньковская М. Я. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1973) (Coleoptera, Coccinellidae) в Европейской России // Рос. журн. биол. инваз. 2013. № 1. С. 75—81.
- Резник С. Я. О влиянии корма и фотопериода на развитие личинок *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) // Энт. томол. обозр. 2010. Т. 89, вып. 2. С. 273—278.
- Резник С. Я., Белякова Н. А. Влияние фотопериода на развитие и созревание особей из европейской инвазивной популяции *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) // Тр. Рус. энт. томол. общ-ва. 2013. Т. 84, вып. 2. С. 107—113.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб., 2004. 275 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // Тр. Биол. НИИ СПбГУ. 2007. Вып. 53. С. 25—106.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Диапауза в сезонном цикле щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса // Энт. томол. обозр. 2011. Т. 90, вып. 4. С. 740—774.

- Стекольников А. А. Научная и педагогическая деятельность профессора Виктора Петровича Тыщенко (1937—1986) // Тр. Биол. НИИ СПбГУ. 2007. Вып. 53. С. 3—24.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых (Тр. Всесоюз. энтомол. общ-ва, т. 59). Л., 1977. 156 с.
- Тыщенко В. П. Сигнальное и витальное действие экологических факторов // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, вып. 5. С. 655—677.
- Тыщенко В. П., Гасанов О. Г. Сравнительное изучение фотопериодической регуляции диапаузы и веса куколок у нескольких видов чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 63—68.
- Тыщенко В. П., Ланевич В. П., Гасанов О. Г. О соотношении количественных и качественных проявлений фотопериодизма у капустной совки (*Varathra brassicae*) // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, вып. 2. С. 264—276.
- Тыщенко В. П., Тыщенко Г. Ф. Сезонные адаптации совки С-черное *Graphiphora C-nigrum* L. (Lepidoptera, Noctuidae) // Энтомол. обозр. 1988. Т. 67, вып. 1. С. 11—19.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. М., 1996. 304 с.
- Belyakova N. A., Reznik S. Ya. First record of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, in the Caucasus // Europ. J. Entomol. 2013. Vol. 110, N 4. P. 699—702.
- Berkvens N., Bonte J., Berkvens D., Tirry L., de Clercq P. Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) // BioControl. 2008. Vol. 53, N 1. P. 211—221.
- Bradshaw W. E., Lounibos L. P. Photoperiodic control of development in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii* // Canad. J. Zool. 1972. Vol. 50, N 6. P. 713—719.
- Brown P. M. J., Thomas C. E., Lombaert E., Jeffries D. L., Estoup A., Handley L.-J. L. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion // BioControl. 2011. Vol. 56, N 4. P. 623—641.
- Clark S. H., Platt A. P. Influence of photoperiod on development and larval diapause in the viceroy butterfly *Limenitis archippus* // J. Insect Physiol. 1969. Vol. 15, N 10. P. 1951—1957.
- Danks H. V. The elements of seasonal adaptations in insects // Canad. Entomol. 2007. Vol. 139, N 1. P. 1—44.
- Denlinger D. L. Induction and termination of pupal diapause in *Sarcophaga* (Diptera: Sarcophagidae) // Biol. Bull. 1972. Vol. 142, N 1. P. 11—24.
- Denlinger D. L. Regulation of diapause // Annu. Rev. Entomol. 2002. Vol. 47. P. 93—122.
- Deseó K.V., Sáringer G. Y. Photoperiodic effect on fecundity of *Laspeyresia pomonella*, *Grapholitha punebrana*, and *G. molesta*: the sensitive period // Entomol. Exp. Appl. 1975. Vol. 18, N 2. P. 187—193.
- Doležal P., Habušťová O., Sehnal F. Effects of photoperiod and temperature on the rate of larval development, food conversion efficiency, and imaginal diapause in *Leptinotarsa decemlineata* // J. Insect Physiol. 2007. Vol. 53, N 8. P. 849—857.
- Goto S. G. Roles of circadian clock genes in insect photoperiodism // Entomol. Sci. 2013. Vol. 16, N 1. P. 1—16.
- Gotthard K. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm // J. Evol. Biol. 1998. Vol. 11, N 1. P. 21—39.
- Hodek I. Diapause/dormancy // Ecology and behaviour of the ladybird beetles. Chichester, UK, 2012. P. 275—342.
- Honěk A. Regulation of diapause, number of instars, and body growth in the moth species *Amathes c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae) // Entomol. Gen. 1979. Vol. 5, N 3. P. 221—229.
- Ismail S., Fuzeau-Braesch S. Programmation de la diapause chez *Gryllus campestris* // J. Insect Physiol. 1976. Vol. 22, N 1. P. 133—139.
- Kamm J. A. Photoperiodic regulation of growth in an insect: response to progressive changes in daylength // J. Insect Physiol. 1972. Vol. 18, N 9. P. 1745—1749.

- Kim N., Hong S. J., Seol K. Y., Kim S. H. Short daylengths accelerate nymphal development of the emma field cricket, *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) // *J. Asia-Pacif. Entomol.* 2008. Vol. 11, N 1. P. 13–15.
- Koch R. L. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts // *J. Insect Sci.* 2003. Vol. 3, N 32. P. 1–16.
- Koch R. L., Galvan T. L. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis* // *BioControl.* 2008. Vol. 53, N 1. P. 23–35.
- Košťál V., Shimada K. Malfunction of circadian clock in the non-photoperiodic-diapause mutants of the drosophilid fly, *Chymomyza costata* // *J. Insect Physiol.* 2001. Vol. 47, N 11. P. 1269–1274.
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *J. Insect Physiol.* 2011. Vol. 57, N 7. P. 892–898.
- Leimar O. Life history plasticity: influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly // *Oikos.* 1996. Vol. 76, N 2. P. 228–234.
- Lopatina E. B., Balashov S.V., Kipyatkov V. E. First demonstration of the influence of photoperiod on the thermal requirements for development in insects and in particular the linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) // *Europ. J. Entomol.* 2007. Vol. 104, N 1. P. 23–31.
- Meuti M. E., Denlinger D. L. Evolutionary links between circadian clocks and photoperiodic diapause in insects // *Integr. Comp. Biol.* 2013. Vol. 53, N 1. P. 131–143.
- Musolin D. L., Tsytsulina K., Ito K. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control // *Biol. Contr.* 2004. Vol. 31, N 1. P. 91–98.
- Nakamura K. Effect of photoperiod on the size-temperature relationship in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum* // *J. Thermal Biol.* 2002. Vol. 27, N 6. P. 541–546.
- Nedved O., Honěk A. Life history and development // *Ecology and behaviour of the ladybird beetles.* Chichester, U. K., 2012. P. 54–109.
- Nylin S., Gotthard K. Plasticity in life-history traits // *Annu. Rev. Entomol.* 1998. Vol. 43. P. 63–83.
- Nylin S., Wickman P. E. R. O., Wiklund C. Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable? // *Biol. J. Linn. Soc.* 1995. Vol. 55, N 2. P. 143–157.
- Ongagna P., Iperti G. Influence of temperature and photoperiod on *Harmonia axyridis* Pall. (Col., Coccinellidae): rapidly obtaining fecund adults or in dormancy // *J. Appl. Entomol.* 1994. Vol. 117, N 3. P. 314–317.
- Pegoraro M., Gesto J. S., Kyriacou C. P., Tauber E. Role for circadian clock genes in seasonal timing: testing the Bunning hypothesis // *PLoS Genetics.* 2014. Vol. 10, N 9. e1004603.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P. Photoperiodic control of development and reproduction in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // *Europ. J. Entomol.* 2011. Vol. 108, N 3. P. 385–390.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P. Effects of photoperiod and diet on diapause tendency, maturation and fecundity in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // *J. Appl. Entomol.* 2013. Vol. 137, N 6. P. 452–461.
- Reznik S. Ya., Dolgovskaya M. Yu., Ovchinnikov A. N., Belyakova N. A. Weak photoperiodic response facilitates the biological invasion of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) // *J. Appl. Entomol.* 2014. DOI: 10.1111/jen.12158.
- Roy H. E., Wajnberg E. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species // *BioControl.* 2008. Vol. 53, N 1. P. 1–4.
- Salminen T. S., Vesala L., Hoikkala A. Photoperiodic regulation of life-history traits before and after eclosion: Egg-to-adult development time, juvenile body mass and reproductive diapause in *Drosophila montana* // *J. Insect Physiol.* 2012. Vol. 58, N 12. P. 1541–1547.

- Saulich A. Kh., Musolin D. L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) // *Eur. J. Ent.* 1996. Vol. 93, N 3. P. 507—518.
- Saunders D. S. A diapause induction-termination asymmetry in the photoperiodic responses of the Linden bug, *Pyrrhocoris apterus* and an effect of near-critical photoperiods on development // *J. Insect Physiol.* 1983. Vol. 29, N 5. P. 399—405.
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. *Insect Clocks*. Amsterdam, 2002. 560 p.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York, 1986. 411 p.
- Ukrainsky A. S., Orlova-Bienkowskaja M. J. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions // *Biol. Invas.* 2014. Vol. 16, N 5. P. 1003—1008.
- Williams K. D., Schmidt P. S., Sokolowski M. B. Photoperiodism in insects: molecular basis and consequences of diapause // *Photoperiodism: The Biological Calendar*. Oxford University Press, USA, 2010. P. 287—317.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург.

Поступила 4 XI 2014.

E-mail: reznik1952@mail.ru

Всероссийский НИИ защиты растений РАСХН,

Санкт-Петербург (Пушкин).

E-mail: belyakovana@yandex.ru

#### SUMMARY

The effects of day length on preimaginal development and reproductive maturation of females of laboratory strains originated from two native [Irkutsk (Siberia, Russia) and Daegu (South Korea)] and two invasive [Sochi (Caucasus, Russia) and Pardubice (Czech Republic)] populations of *Harmonia axyridis* were investigated in laboratory conditions. In all the 4 strains, the acceleration of development caused by short day, all other conditions being the same, was relatively stronger in those larvae that later, at the adult stage, delayed reproductive maturation. This correlation can be considered as an indirect proof that the both reactions are based on the common physiological mechanism. However, the comparison of the parameters of photoperiodic responses showed that although the photoperiodic effect on reproductive maturation in individuals from Sochi and Pardubice invasive populations was relatively weak, the effect of day length on the rate of their preimaginal development was even somewhat stronger than that of individuals from Irkutsk and Daegu native populations. This uncorrelated interpopulation variation of the quantitative and qualitative photoperiodic responses suggests that in spite of the common physiological mechanism, the responses influencing preimaginal development and reproductive maturation of *H. axyridis* are to a certain extent independent and thus the evolution of their parameters (in particular, adaptation to new climate conditions) occur independently.