

УДК 591.5 (595.763.79)

© С. Я. Резник

О ВЛИЯНИИ КОРМА И ФОТОПЕРИОДА НА РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

[S. Ya. REZNIK. ON THE EFFECTS OF DIET AND PHOTOPERIOD ON *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) LARVAL DEVELOPMENT]

Факторы окружающей среды могут влиять на рост и развитие насекомых двумя существенно различающимися способами: витальные факторы влияют на метаболизм непосредственно, а сигнальные — при посредстве нейрогормональных механизмов (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Чернышев, 1996; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007). При этом один и тот же фактор (например, температура) может являться одновременно и витальным (при снижении температуры развитие замедляется), и сигнальным (низкая температура может индуцировать диапаузу). Так же двойко действует отсутствие жертв (тлей) на самок хищных божьих коровок (Evans, 2000; Evans et al., 2005; Riddick, 2009). Более того, специальные исследования (Заславский и др., 1998; Семьянов, Vaghina, 2001; Семьянов, 2002; Семьянов, Вагина, 2003; Резник, Вагина, 2006) показали, что у хищной божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) диета является единственным сигнальным фактором, индуцирующим репродуктивную диапаузу.

Разделение «витального и сигнального компонентов действия» одного и того же фактора нередко представляет собой методически весьма сложную задачу. Один из эффективных методов выявления сигнальной роли фактора среды — анализ его взаимодействия с другим фактором, действие которого заведомо опосредуется нейроэндокринной системой насекомого (например, с длиной светового дня). Если какой-либо фактор влияет только на уровень фотопериодической реакции, не меняя конфигурацию кривой (происходит не взаимодействие, а сложение эффектов), то механизмы действия этих факторов, по всей вероятности, различны. Если же изучаемый фактор взаимодействует с длиной дня, меняя форму фотопериодической кривой (как это неоднократно показано, например, для температуры), то есть основания предполагать, что реакции на оба фактора осуществляются одной и той же системой (Заславский, 1996).

Однако фотопериод может индуцировать у насекомых не только «качественные реакции», такие как индукция или терминация диапаузы, но и «количественные реакции» (например, изменение скорости развития или плодовитости), причем и качественные, и количественные проявления фотопериодической реакции, судя по имеющимся данным, базируются на едином механизме (Заславский, 1984, 1996; Saunders, 2002). Данная работа была посвящена анализу совместного влияния диеты и фотопериода на скорость развития хищной кокцинеллиды *Harmonia axyridis* (Pallas). Этот

вид, широко использующийся для биологической борьбы с тлями в теплицах (Koch, 2003; Roy, Wajnberg, 2007; Белякова, Балужева, 2007), недавно привлек к себе особое внимание также и неожиданно обнаружившейся у него способностью к инвазии в природные экосистемы (Roy, Wajnberg, 2007; Soares et al., 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты были проведены с лабораторной линией *H. axyridis*, происходящей от особей, собранных в 2004 г. в заповеднике «Кедровая Падь» (Хасанский р-н Приморского края), и с тех пор поддерживаемой в константных условиях по стандартной методике (Семьянов, 1996) при температуре 25 °С, фотопериоде С : Т = 18 : 6 и кормлении личинками старших возрастов и имаго персиковой тли *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, Aphididae), разводимой на кормовых бобах *Vicia faba* L.

В ходе эксперимента группу личинок 1-го возраста, отродившихся в течение 2 часов, случайным образом распределяли по двум фотопериодическим режимам (С : Т = 16 : 8 или 12 : 12) и двум режимам питания [личинки и имаго *M. persicae* или яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae)]. Опыты проводили в термостатированном боксе при 20 °С. Личинок содержали индивидуально в пластиковых чашках Петри, ежедневно в избытке предоставляя свежий корм: тлей на проростке боба или яйца зерновой моли, приклеенные раствором меда к полоске картона (в последнем случае в чашку Петри также помещали мокрую ватку как источник влаги). Образование куколок и выход имаго регистрировали ежедневно в одно и то же время (через 4—6 часов после включения света). В общей сложности в каждом сочетании диеты и фотопериода было прослежено развитие 40—45 особей.

Распределение личинок по продолжительности развития было близким к нормальному, поэтому для обработки этого показателя использовали многофакторный дисперсионный анализ. Доли особей, успешно завершивших развитие до имаго, сравнивали с помощью критерия χ^2 с поправкой Мантеля—Хэнзеля для одновременного анализа нескольких таблиц сопряженности. Все вычисления производили с помощью программы Systat 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Опыт был проведен в двух повторностях, которые дали сходные результаты и были объединены. Предварительная обработка показала, что влияние пола на длительность развития недостоверно, поэтому в дальнейшем данные по самцам и самкам также были объединены.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что продолжительность развития личинок достоверно ($p < 0.001$) зависела и от диеты, и от фотопериода, причем влияние длины дня ($F = 22.5$) было значительно меньше, чем влияние типа корма ($F = 233.7$). Что же касается взаимодействия этих двух факторов, то оно по данным нашего опыта практически отсутствовало ($p = 0.957$). Независимо от типа корма при коротком световом дне (12 ч) развитие личинок длилось меньше, чем при длинном дне (16 ч), причем разница между средними составила 1.4 дня и у личинок, питавшихся тлями, и у особей, которых кормили яйцами зерновой моли (рис. 1, А и Б). Влияние корма также практически не зависело от фотопериода: при коротком и длинном днях личинки, питавшиеся тлями, развивались быстрее соответственно на 4.7 и 4.6 дня.

Что же касается длительности стадии куколки, то она не зависела от фотопериода ($p = 0.90$), но достоверно ($p < 0.001$) зависела от типа корма: особи, питавшиеся тлями, проходили стадию куколки в среднем на 0.3 дня быстрее (рис. 1, В и Г). Доля личинок, успешно завершивших развитие до имаго, также достоверно ($p = 0.001$) зависела от диеты, но не от фотопериода ($p = 0.49$). Заметим, что и по этому показателю тли оказались более при-

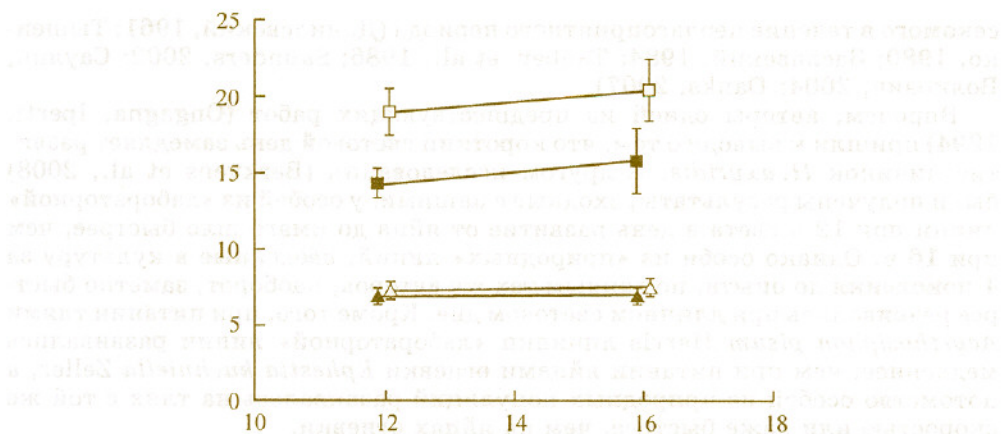


Рис. 1. Влияние корма и фотопериода на продолжительность разных этапов преимагинального развития *Harmonia axyridis* (Pallas).

По оси абсцисс — длина светового дня (ч). По оси ординат — продолжительность развития (дни). Квадраты — время от выхода личинки из яйца до образования куколки (черные — при питании тлями, светлые — при питании яйцами зерновой моли); треугольники — продолжительность стадии куколки (черные — при питании личинок тлями, светлые — при питании личинок яйцами зерновой моли). Приведены средние арифметические и средние отклонения.

годным кормом, чем яйца зерновой моли: в среднем при питании тлями успешно завершило развитие до имаго 84 %, а при питании яйцами зерновой моли — только 60 % личинок (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

У многих насекомых и, в частности, у хищных кокциnellид скорость развития личинок и созревания имаго может зависеть от режима питания (Dreyer et al., 1997; Evans, 2000; Koch, 2003; Evans, Gunther, 2005; Riddick, 2009). Известно также, что короткий световой день, индуцирующий диапаузу, нередко ускоряет развитие стадий, предшествующих диапаузирующей, обеспечивая тем самым выживание большей доли популяции на-

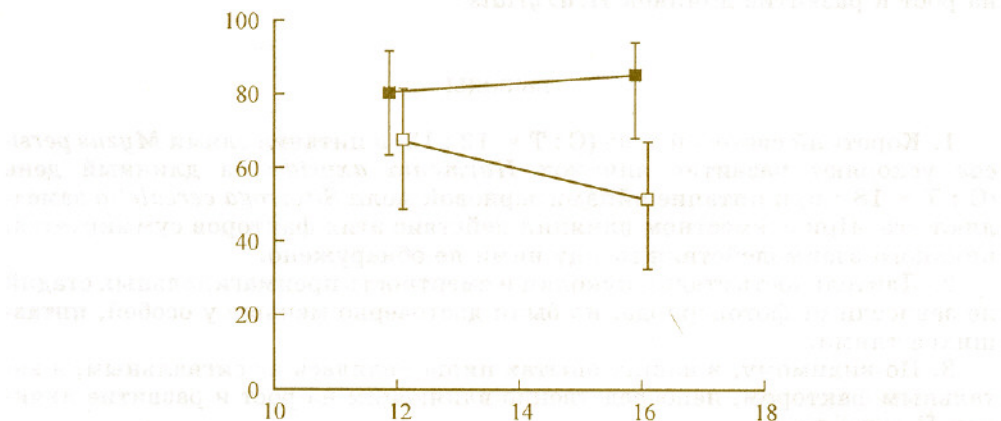


Рис. 2. Влияние корма и фотопериода на долю личинок *Harmonia axyridis* (Pallas), успешно завершивших развитие до имаго.

По оси абсцисс — длина светового дня (ч). По оси ординат — доля особей, успешно завершивших развитие до имаго (черные квадраты — при питании тлями, светлые квадраты — при питании яйцами зерновой моли). Приведены процентные доли и 95%-ные доверительные интервалы.

секомого в течение неблагоприятного периода (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders, 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007).

Впрочем, авторы одной из предшествующих работ (Ongagna, Iperti, 1994) пришли к выводу о том, что короткий световой день замедляет развитие личинок *H. axyridis*. В другом исследовании (Berkvens et al., 2008) были получены результаты, сходные с нашими: у особей из «лабораторной» линии при 12 ч света в день развитие от яйца до имаго шло быстрее, чем при 16 ч. Однако особи из «природных» линий, введенные в культуру за 4 поколения до опыта, по данным тех же авторов, наоборот, заметно быстрее развивались при длинном световом дне. Кроме того, при питании тлями *Acyrtosiphon pisum* Harris личинки «лабораторной» линии развивались медленнее, чем при питании яйцами огневки *Ephestias kuehniella* Zeller, а потомство особей из природных популяций развивалось на тлях с той же скоростью или даже быстрее, чем на яйцах огневки.

Сопоставляя эти данные с результатами нашей работы, следует заметить, что относительно более крупные яйца огневки, вероятно, являются лучшим кормом для личинок, чем мелкие яйца зерновой моли, хотя некоторые авторы (Abdel-Salam, Abdel-Baky, 2001; Dong et al., 2001) рассматривают яйца *S. cerealella* как вполне пригодный корм для имаго и личинок *H. axyridis*. Возможно также, что лабораторная линия, до опыта разводимая на яйцах огневки на протяжении многих лет, адаптировалась к этому корму. Вообще говоря, сравнение работ, проведенных на разных линиях *H. axyridis*, затрудняется чрезвычайно высокой внутривидовой изменчивостью этой коровки, отмечаемой всеми авторами.

Возвращаясь к цели данного исследования, отметим, что специальный анализ взаимодействия фотопериода и диеты в их влиянии на скорость развития хищных кокцинеллид ранее не проводился, хотя, судя по некоторым данным (Berkvens et al., 2008), происходило простое суммирование эффектов. В наших опытах этот результат хорошо виден на рис. 1 и подтвержден результатами дисперсионного анализа. Следует также отметить, что диета оказывала достоверное влияние на длительность стадии куколки и на смертность преимагинальных стадий — параметры, судя по нашим данным, практически не зависящие от длины светового дня. По-видимому, в наших опытах пища являлась витальным фактором, непосредственно влияющим на рост и развитие личинок *H. axyridis*.

ВЫВОДЫ

1. Короткий световой день (С : Т = 12 : 12) и питание тлями *Myzus persicae* ускоряют развитие личинок *Harmonia axyridis*, а длинный день (С : Т = 18 : 6) и питание яйцами зерновой моли *Sitotroga cerealella* замедляют его. При совместном влиянии действие этих факторов суммируется, никакого взаимодействия между ними не обнаружено.

2. Длительность стадии куколки и смертность преимагинальных стадий не зависели от фотопериода, но были достоверно меньше у особей, питавшихся тлями.

3. По-видимому, в наших опытах пища являлась не сигнальным, а витальным фактором, непосредственно влияющим на рост и развитие личинок *H. axyridis*.

Я глубоко признателен В. П. Семьянову за ценные советы и предоставление возможности работы с лабораторной линией *H. axyridis*, а Л. С. Раменской — за помощь в проведении экспериментов. Работа была осуществ-

лена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» и Государственного контракта «Уникальные Фондовые коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН, рег. № 2-2.20)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Велякова Н. А., Балугева Е. Н. Перспективы использования полиморфных культур и бес-самцовых линий *Harmonia axyridis* для биологической защиты растений // Информ. бюл. ВПРС МОБВ. 2007. № 38. С. 35—39.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 120. Л.: Наука, 1984. С. 1—180.
- Заславский В. А. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма // Энтомол. обзор. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 233—243.
- Заславский В. А., Семьянов В. П., Вагина Н. П. Пища как сигнальный фактор, контролирующий диапаузу имаго у божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 12. С. 1383—1388.
- Резник С. Я., Вагина Н. П. Динамика содержания жира в ходе индукции и терминации «пищевой диапаузы» у самок *Harmonia sedecimnotata* Fabr. (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтомол. обзор. 2006. Т. 85, вып. 1. С. 3—12.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 275 с.
- Семьянов В. П. Методика разведения и длительного хранения тропического вида кокци-неллид *Leis dimidiata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтомол. обзор. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 714—720.
- Семьянов В. П. Облигатная и факультативная диапаузы у кокцинеллид-афидофагов (Coleoptera, Coccinellidae): сходство и различие // XII Съезд Русск. энтомол. общ-ва (СПб., 19—24 августа 2002 г.). Тез. докл. СПб., 2002. С. 313—314.
- Семьянов В. П., Вагина Н. П. Влияние пищевой диапаузы на плодовитость и длительность жизни у тропической божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // Энтомол. обзор. 2003. Т. 82, вып. 1. С. 3—5.
- Тыщенко В. П. Сигнальное и витальное действие экологических факторов // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, вып. 5. С. 655—677.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Abdel-Salam A. H., Abdel-Baky N. F. Life table and biological studies of *Harmonia axyridis* Pallas (Col., Coccinellidae) reared on the grain moth eggs of *Sitotroga cerealella* Olivier (Lep., Gelechiidae) // J. Appl. Entomol. 2001. Vol. 125, N 8. P. 455—462.
- 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.
- Danks H. V. The elements of seasonal adaptations in insects // Canad. Entomol. 2007. Vol. 139, N 1. P. 1—44.
- Dong H., Ellington J. J., Remmenga M. D. An artificial diet for the lady beetle *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) // Southwest. Entomol. 2001. Vol. 26, N 3. P. 205—213.
- Dreyer B. S., Neuenschwander P., Baumgärtner J., Dorn S. Trophic influences on survival, development and reproduction of *Hyperaspis notata* (Coleoptera, Coccinellidae) // J. Appl. Entomol. 1997. Vol. 121, N 5. P. 249—256.
- Evans E. W. Egg production in response to combined alternative foods by the predator *Coccinella transversalis* // Entomol. Exp. Appl. 2000. Vol. 94, N 2. P. 141—147.
- Evans E., Gunther D. I. The link between food and reproduction in aphidophagous predators: a case study with *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // Europ. J. Entomol. 2005. Vol. 102, N 3. P. 423—430.
- 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 (insectscience.org/3.32).
- Ongagna P., Iperiti 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.
- Riddick E. W. Benefits and limitations of factitious prey and artificial diets on life parameters of predatory beetles, bugs, and lacewings: a mini-review // BioControl. 2009. Vol. 54, N 3. P. 325—339.

- Roy H. E., Wajnberg E. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species // Roy H. E., Wajnberg E. (eds). From biological control to invasion: ladybird *Harmonia axyridis*. IOBC. 2007. P. 1—4.
- Saunders D. S. Insect clocks. Amsterdam: Elsevier, 2002. 560 p.
- Semyanov V. P., Vaghina N. P. The odor of aphids as a signal for termination of the trophic diapause in the lady beetle *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2001. Vol. 289. P. 161—166.
- Soares A. O., Borges I., Borges P. A. V., Labrie G., Lucas É. *Harmonia axyridis*: What will stop the invader? // Roy H. E., Wajnberg E. (eds). From biological control to invasion: ladybird *Harmonia axyridis*. IOBC. 2007. P. 127—145.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal adaptations of insects. N. Y., Oxford: Oxford University Press, 1986. 412 p.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 30 VII 2009.

SUMMARY

It is known that the light day length and diet could act as cue factors inducing adult (reproductive) diapause in aphidophagous coccinellids. However, the rate of coccinellid larvae development could also depend on photoperiod and diet. The present study examines effects of photoperiod (L : D = 12 : 12 or 16 : 8) and diet (eggs of the grain moth *Sitotroga cerealella* or the green peach aphid *Myzus persicae*) on preimaginal development of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*. At 20 °C, short light day conditions and feeding on aphids shortened larval development for 1.4 and 4.6 days, respectively. In combination, both factors caused a simple sum of separate impacts indicating the absence of their interaction. The duration of the pupal stage was independent of photoperiod, but decreased for 0.3 days in individuals fed on aphids. The proportion of larvae that successfully completed preimaginal development was also independent of the light day length, but significantly depended on the diet (84 and 60 % survival in individuals fed on green peach aphids and on the grain moth eggs, respectively). In sum, these results suggest that in the case studied, diet does not play a role of cue factor, but directly influences *H. axyridis* larval growth and development.