УДК 595.763.79 (591.5)

УСТОЙЧИВОСТЬ К ГОЛОДАНИЮ ЛИЧИНОК ИЗ ИНВАЗИВНОЙ И АВТОХТОННОЙ ПОПУЛЯЦИЙ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

© 2019 г. С. Я. Резник,[1]* А. Н. Овчинников,[1] Н. А. Белякова,[2] А. А. Овчинникова[3]*****

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия
*e-mail: sreznik@zin.ru
[2] Тюменский государственный университет
ул. Семакова, 10, Тюмень, 625003 Россия
**e-mail: belyakovana@yandex.ru
[3] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
***e-mail: antoninaovch@gmail.com
*Автор, ответственный за переписку

Поступила в редакцию 29.09.2018 г.
После доработки 18.11.2018 г.
Принята к публикации 19.11.2018 г.

В лабораторных условиях исследована устойчивость личинок азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) к длительному (до 8 дней) голоданию. Эксперименты проведены с особями из автохтонной (Иркутск) и инвазионной (Сочи) популяций. До и после голодания личинки питались либо персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, Aphididae), либо яйцами зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae). Устойчивость личинок *H. axyridis* к голоданию возрастала с увеличением их начального веса, при этом личинки, питавшиеся яйцами зерновой моли, были значительно устойчивее личинок того же веса, питавшихся тлями. Летальная потеря веса у личинок разных возрастов составила около 50 %. Личинки 1-го возраста выживали без пищи до 2 дней, выживаемость личинок конца 3-го – начала 4-го возрастов после 8 дней голодания составляла в зависимости от корма, которым они питались до опыта, от 50 до 100 %. Большинство выживших личинок смогло продолжить питание и превратиться в имаго, хотя размер и вес отрождающихся жуков уменьшались с увеличением продолжительности голодания. Личинки самцов и самок были одинаково устойчивы. Личинки из инвазивной и автохтонной популяций также не различались по устойчивости к голоданию.

Ключевые слова: устойчивость к голоданию, личинки, биологические инвазии, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

DOI: 10.1134/S0367144519010027

Пища – один из основных факторов, лимитирующих численность хищных насекомых, причем вероятность возникновения дефицита корма у хищников зависит от пространственно-временной динамики обилия их жертв. В этом отношении тли представляют собой весьма ненадежный источник пищи, так как их обилие резко меняется и во времени, и в пространстве: плотность популяций отдельных колоний тлей может быстро достигать высоких значений и затем так же быстро сокращаться под влиянием хищников или других неблагоприятных факторов среды (Phoofolo et al., 2008; Dmitriew et al., 2009; Hodek, Evans, 2012; Nedvěd, Honěk, 2012). Божьи коровки-афидофаги выработали целый ряд адаптаций к временному отсутствию жертв. Имаго, например, могут переключиться на питание альтернативной (в том числе и растительной) пищей или даже войти в состояние трофически индуцированной репродуктивной диапаузы (Hodek, 2012; Hodek, Evans, 2012; Ovchinnikova et al., 2016). Личинки неспособны перейти на питание растительной пищей или войти в состояние диапаузы, поэтому они гораздо менее устойчивы к отсутствию жертв, однако тоже могут прожить некоторое время без пищи. Более того, личинки (которым из-за бескрылости находить корм труднее, чем имаго) могут найти новую колонию тлей, причем вероятность ее обнаружения, естественно, увеличивается с продолжительностью поиска. Устойчивость личинок к голоданию или, точнее, время, которое личинка может прожить без пищи – очень важный аспект биологии кокцинеллид. Хотя различные аспекты устойчивости личинок божьих коровок к голоданию были подробно изучены, в большинстве исследований личинки были лишены пищи только на протяжении 1–2 дней или же полное голодание было заменено лимитированным питанием (Dmitriew, Rowe, 2007; Agarwala et al., 2008; Dmitriew et al., 2009; Kajita et al., 2009; Santos-Cividanes et al., 2011; Xie et al., 2015; Chaudhary et al., 2016). Относительно длительное (до 5 дней) голодание было исследовано только на примере личинок последнего возраста, которые должны были вскоре окуклиться (Phoofolo et al., 2008, 2009; Белякова, 2011).

Объект нашего исследования, азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae), успешно использовалась для биологического контроля вредных насекомых в различных агроценозах, но неожиданно оказалась способной вторгаться в естественные местообитания вне своего исходного ареала. Инвазивные популяции *H. axyridis* были обнаружены во многих странах Европы, Африки и Америки (Lombaert et al., 2010; Brown et al., 2011; Sloggett, 2012; Roy et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017). Недавно этот злостный инвайдер был найден и на юге европейской части России (Belyakova, Reznik, 2013; Коротяев, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Roy et al., 2016). Юг Сибири – часть естественного (исходного) ареала *H. axyridis.* В то время как европейская инвазивная популяция *H. axyridis* быстро продвигается на восток, автохтонная сибирская популяция очень медленно распространяется на запад (Orlova-Bienkowskaja et al., 2015). Более того, в XX в. *H. axyridis* неоднократно интродуцировали с Дальнего Востока на юг европейский России, но все эти интродукции не были успешными (Lombaert et al., 2010; Brown et al., 2011). Это позволяет предполагать, что инвазивная европейская популяция *H. axyridis* отличается от автохтонной сибирской популяции какими-то признаками, определяющими ее высокую инвазивность. И, действительно, автохтонные и инвазивные популяции *H. axyridis* различаются по многим биологическим параметрам (Sloggett, 2012; Lombaert et al., 2014; Tayeh et al., 2014; Reznik et al., 2015; Резник и др., 2015, 2017; Raak-van den Berg et al., 2017; Verheggen et al., 2017; Wright, Bennett, 2018), в том числе и по выживаемости имаго при голодании (Facon et al., 2011). Сравнительные исследования устойчивости личи-

нок к голоданию не были проведены, хотя этот параметр может быть особенно важен для инвазивных хищников, которые, с одной стороны, часто достигают очень высоких плотностей популяции, а с другой стороны, хуже адаптированы к динамике обилия жертв в новых местообитаниях.

Поэтому целью нашего исследования стало сравнение устойчивости к длительному голоданию у личинок разных возрастов и размеров из автохтонной сибирской и инвазивной кавказской популяций *H. axyridis*. Выживаемость – весьма важный, но не единственный показатель устойчивости к голоданию. После голодания выжившие личинки должны быть способны продолжить питание, компенсировать (хотя бы частично) потерю веса и, наконец, превратиться в имаго. Поэтому в ходе исследования учитывались не только выживаемость личинок после голодания, но также продолжительность преимагинального развития, размер и вес вышедших имаго. В естественных условиях голодание часто сопряжено с потерей влаги, хотя уровни устойчивости к дефициту пищи и воды не всегда коррелируют (Karan, Parkash, 1998; Marron et al., 2003). Известно также, что устойчивость к голоданию может существенно зависеть от предшествующего питания (Lee, Jang, 2014; Ghazy et al., 2015). Поэтому, чтобы исследовать устойчивость личинок к голоданию в различных условиях, варианты наших опытов различались также по виду корма, получаемого личинками до и после голодания, и по наличию или отсутствию воды во время голодания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты были проведены с двумя лабораторными популяциями *H. axyridis*, которые уже использовались в предшествующих исследованиях (Ovchinnikova et al., 2016; Резник и др., 2017). «Автохтонная популяция» происходила от 420 имаго, собранных 31.VII.2015 в окрестностях Иркутска (52.3° с. ш., 104.3° в. д.). «Инвазивная популяция» – от 670 имаго, собранных 18–28.VII.2015 в Сочи (43.6° с. ш., 39.6° в. д.). Как уже упоминалось, юг Сибири входит в первичный ареал *H. axyridis*, в то время как на Северном Кавказе инвазивные популяции азиатской божьей коровки были обнаружены совсем недавно (Brown et al., 2011; Belyakova, Reznik, 2013; Коротяев, 2013; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015).

До опытов обе популяции содержали в стандартных лабораторных условиях (температура 20 °C, длина дня 18 ч) и кормили персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, Aphididae), разводимой на проростках бобов *Vicia faba* L. В ходе опыта использовали один из двух видов корма: 1) «яйца» – замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенные 30%-ным раствором сахара к кусочку плотной бумаги, и пробирка, заполненная водой и заткнутая комочком ваты, или 2) «тли» – личинки и имаго *M. persicae* на проростке боба *V. faba*. И до, и после периода голодания личинки всегда питались одним и тем же кормом.

Использованных в каждой повторности опыта личинок выбирали из когорты особей, вышедших в течение 24 ч из яиц, отложенных несколькими самками одной из исследуемых популяций. До голодания личинок разводили в пластиковых чашках Петри (60 × 15 мм), пищу предоставляли ежедневно в избытке. Для опыта по голоданию случайным образом выбирали 10 личинок из одной из 9 размерно-возрастных фракций (табл. 1), питавшихся одним из двух видов корма. Каждую из 10 личинок использовали для одного из 10 типов опыта, различающихся по длительности периода голодания (0 (контроль), 2, 4, 6 или 8 дней) и по наличию во время голодания пробирки с водой.

Таблица 1. Стадия развития, возраст и вес личинок *Harmonia axyridis* (Pallas) из разных размерно-возрастных фракций

Фракция	Возраст (стадия развития)	Возраст (дни с момента выхода из яйца)*	Вес (мг)*
1	1	2.1 ± 0.3	0.7 ± 0.1
2	2	4.3 ± 1.2	1.7 ± 0.3
3	2	5.6 ± 1.3	3.4 ± 0.4
4	3	6.8 ± 1.3	5.9 ± 0.9
5	3	8.5 ± 1.6	11.6 ± 1.4
6	4	10.3 ± 1.9	16.6 ± 1.9
7	4	11.3 ± 2.1	22.5 ± 1.7
8	4	11.6 ± 1.9	27.4 ± 1.7
9	4	12.3 ± 2.3	32.2 ± 1.8

Примечание. * Средние арифметические и средние отклонения, подсчитанные для всех личинок, использованных в опыте.

В период голодания и после него личинок содержали индивидуально в таких же чашках Петри, какие использовались до опыта, и через день взвешивали на электронных весах с точностью до 0.1 мг. Сразу после окончания голодания всем выжившим личинкам была предоставлена возможность питания тем же кормом, которым они питались до голодания. Выживаемость личинок и выход имаго отмечали ежедневно. У вышедших имаго определяли пол, затем их взвешивали на тех же весах, которые использовались для взвешивания личинок. После этого для оценки размеров имаго длину левого заднего бедра измеряли под бинокуляром с точностью до 0.025 мм.

Всего были проведены 4 повторности опыта, каждая повторность включала 360 вариантов (комбинации 2 популяций, 2 видов корма, 9 размерно-возрастных фракций и 10 типов теста на голодание). В каждом варианте каждой повторности была использована одна особь и, таким образом, всего в исследовании было использовано 1440 личинок. Для описания процесса потери веса относительный вес личинки подсчитывали по формуле $RW = 100\ W / W_0$, где W – вес личинки в данный момент, а W_0 – вес личинки в начале периода голодания (начальный вес). Для исследования межпопуляционных различий в выживаемости доля выживших личинок была определена для каждого сочетания факторов: «популяция», «корм», «наличие воды» и «день голодания». Затем относительная разница в выживаемости между популяциями (при равных прочих условиях) была подсчитана по формуле $RDS = 100\ (S_i - S_a) / (S_i + S_a)$ где S_i и S_a – выживаемость личинок соответственно из инвазивной и автохтонной популяций. Аналогично, доля личинок, которые превратились в имаго, была определена для каждого сочетания факторов: «популяция», «корм», «фракция» и «продолжительность голодания», и затем относительные межпопуляционные различия были подсчитаны по формуле $RDE = 100\ (E_i - E_a) / (E_i + E_a)$ где E_i и E_a – доли личинок инвазивной и автохтонной популяций, превратившихся в имаго. Статистическая обработка результатов включала пробит-анализ для бинарных данных (выживаемость личинок, пол имаго) и общее линейное моделирование (GLM) для других параметров.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее линейное моделирование показало, что относительный вес личинок, определенный через 2, 4, 6 и 8 дней после начала голодания, существенно зависел от кор-

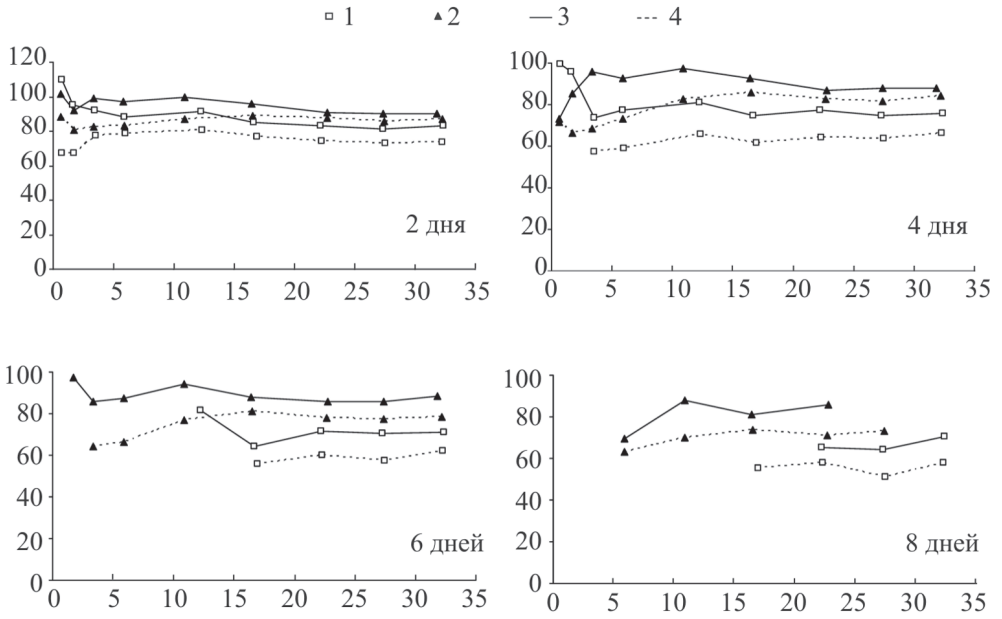

Рис. 1. Влияние исходного (до начала голодания) веса, предшествующего корма, наличия воды во время голодания и продолжительности периода голодания на относительный (в процентах к исходному) вес голодающих личинок *Harmonia axyridis* (Pallas).
По горизонтальной оси – исходный вес личинок (мг), *по вертикальной оси* – относительный вес личинок. Корм, предшествующий голоданию: 1 – тли, 2 – яйца моли. Наличие воды во время голодания: 3 – есть, 4 – нет. Продолжительность периода голодания указана под графиками.

ма, которым личинки питались до голодания, и от наличия воды во время голодания. Влияние начального веса было статистически достоверным только после 2 дней голодания, а разница между популяциями была недостоверной (табл. 2). Для построения графиков данные были усреднены по каждой фракции личинок. Как видно на рис. 1,

Таблица 2. Факторы, влияющие на относительный (в процентах от начального) вес голодающих личинок *Harmonia axyridis* (Pallas) **(**результаты общего линейного моделирования: коэффициент регрессии (r) и статистическая достоверность влияния фактора (p)**)**

Фактор	Продолжительность периода голодания (дни)			
	2	4	6	8
Популяция (1 – автохтонная, 2 – инвазивная)	$r = 0.78$, $p = 0.262$	$r = 0.26$, $p = 0.748$	$r = 0.94$, $p = 0.371$	$r = 3.49$, $p = 0.109$
Корм до начала голодания (1 – тли, 2 – яйца)	$r = 7.64$, $p < 0.001$	$r = 13.87$, $p < 0.001$	$r = 18.88$, $p < 0.001$	$r = 19.10$, $p < 0.001$
Наличие воды во время голодания (1 – нет, 2 – есть)	$r = 12.47$, $p < 0.001$	$r = 13.74$, $p < 0.001$	$r = 12.42$, $p < 0.001$	$r = 11.29$, $p < 0.001$
Начальный (до голодания) вес личинки (мг)	$r = -0.19$, $p < 0.001$	$r = 0.08$, $p = 0.078$	$r = 0.13$, $p = 0.074$	$r = 0.20$, $p = 0.344$

доступность воды замедляла потерю веса. Личинки, которые до голодания питались яйцами зерновой моли, были тяжелее личинок, питавшихся тлями, хотя это различие проявлялось только у личинок, начальный вес которых был не менее 3 мг (конец 2-го возраста). Средний относительный вес живых личинок после 4, 6 и даже 8 дней голодания составлял не менее 50 % исходного (рис. 1).

Пробит-анализ показал, что выживаемость резко увеличивалась с возрастанием начального веса личинок и была существенно выше у личинок, питавшихся яйцами зерновой моли, хотя последний эффект обнаруживался только начиная с 4-го дня голодания (табл. 3). Влияние наличия воды было гораздо менее четким (рис. 2). Кроме того, выживаемость личинок из инвазивной популяции была выше, чем личинок из автохтонной популяции, хотя эта разница не всегда была статистически достоверной (табл. 3). Общее линейное моделирование (табл. 4) показало, что межпопуляционные различия в выживаемости личинок не зависели от предшествующего корма и от продолжительности голодания.

Таблица 3. Факторы, влияющие на выживаемость голодающих личинок *Harmonia axyridis* (Pallas) **(**результаты пробит-анализа: коэффициент регрессии (r) и статистическая достоверность влияния фактора (p)**)**

Фактор	Продолжительность периода голодания (дни)			
	2	4	6	8
Популяция (1 – автохтонная, 2 – инвазивная)	$r = 0.72$, $p = 0.050$	$r = 0.42$, $p = 0.003$	$r = 0.31$, $p = 0.153$	$r = 0.43$, $p = 0.099$
Корм до начала голодания (1 – тли, 2 – яйца)	$r = 0.28$, $p = 0.381$	$r = 1.44$, $p < 0.001$	$r = 5.20$, $p < 0.001$	$r = 2.85$, $p < 0.001$
Наличие воды во время голодания (1 – нет, 2 – есть)	$r = 0.68$, $p = 0.056$	$r = 0.69$, $p < 0.001$	$r = 0.38$, $p = 0.072$	$r = 0.03$, $p = 0.899$
Начальный (до голодания) вес личинки (мг)	$r = 0.63$, $p = 0.016$	$r = 0.24$, $p < 0.001$	$r = 0.38$, $p < 0.001$	$r = 0.21$, $p < 0.001$

Таблица 4. Факторы, влияющие на различия между автохтонной и инвазивной популяциями *Harmonia axyridis* (Pallas) в выживаемости личинок, доле личинок, развившихся до имаго, и весе вышедших имаго **(**результаты общего линейного моделирования: коэффициент регрессии (r) и статистическая достоверность влияния фактора (p)**)**

Фактор	Различия в выживаемости личинок	Различия в доле личинок, развившихся до имаго	Различия в весе вышедших имаго
Корм до начала голодания (1 – тли, 2 – яйца)	$r = -0.59$, $p = 0.853$	$r = -0.30$, $p = 0.946$	$r = -0.62$, $p = 0.309$
Продолжительность периода голодания (дни)	$r = 0.24$, $p = 0.740$	$r = -0.37$, $p = 0.641$	$r = -0.06$, $p = 0.618$
Фракция (см. табл. 1)	$r = -1.59$, $p = 0.012$	$r = -1.33$, $p = 0.123$	$r = 0.02$, $p = 0.907$
Пол (1 – самцы, 2 – самки)	– *	–	$r = 1.63$, $p = 0.007$

П р и м е ч а н и е. * Прочерк означает отсутствие данных.

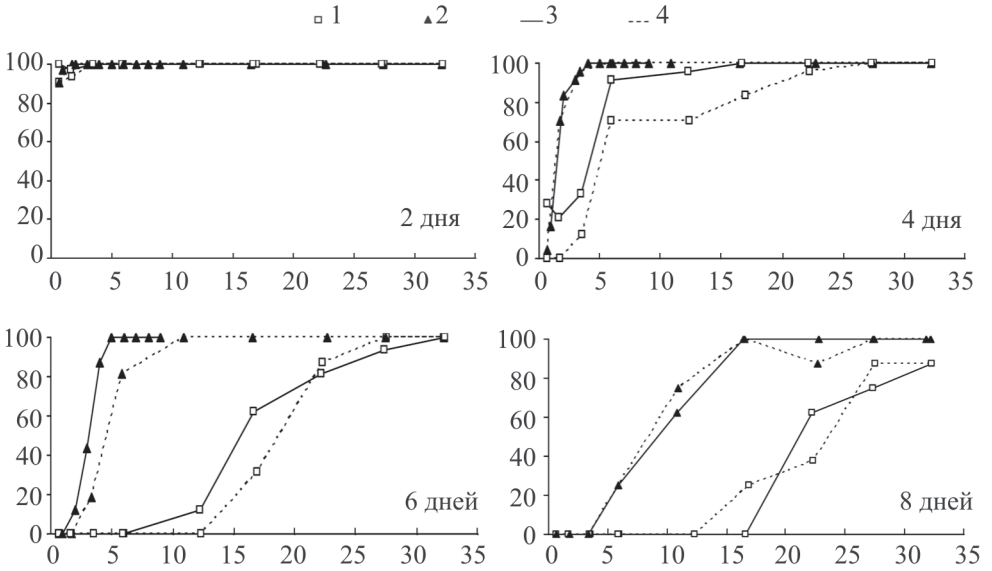

Рис. 2. Влияние исходного (до начала голодания) веса, предшествующего корма, наличия воды во время голодания и продолжительности периода голодания на выживаемость голодающих личинок *Harmonia axyridis* (Pallas).

По горизонтальной оси – исходный вес личинок (мг), *по вертикальной оси* – доля выживших личинок (%). Корм, предшествующий голоданию: 1 – тли, 2 – яйца моли. Наличие воды во время голодания: 3 – есть, 4 – нет. Продолжительность периода голодания указана под графиками.

Некоторые из выживших личинок не смогли возобновить питание и продолжить развитие, часть других погибла позднее на стадии личинки или куколки, хотя доля личинок, которые пережили голодание, но не превратились в имаго, составила всего 5.5 %. Пробит-анализ всей совокупности данных показал, что доля личинок, превратившихся в имаго, достоверно зависела от корма, от начального веса личинки и от продолжительности периода голодания, но не от наличия воды во время голодания (табл. 5). Судя по совокупности данных, личинки, которые голодали в течение 2 дней, превращались в имаго почти с той же вероятностью, что и не голодавшие контрольные, но более длительное голодание приводило к существенному уменьшению доли личинок, превратившихся в имаго (рис. 3). Влияние предшествующего корма также наблюдалось только у личинок, которые голодали более 2 дней: при равных прочих условиях личинки, которые питались яйцами зерновой моли, превращались в имаго чаще, чем личинки, питавшиеся тлями (рис. 3). Различия между популяциями были относительно небольшими, но статистически достоверными (табл. 5). Общее линейное моделирование показало, что различия между автохтонной и инвазивной популяциями по доле личинок, превратившихся в имаго, не зависели ни от одного из факторов опыта (см. табл. 4). В среднем доля личинок, превратившихся в имаго среди особей из инвазивной популяции при равных прочих условиях была на 4 % выше, чем среди особей из автохтонной популяции. Пол имаго не зависел ни от одного фактора опыта (табл. 5). По-видимому, личинки самцов и самок одинаково устойчивы к голоданию.

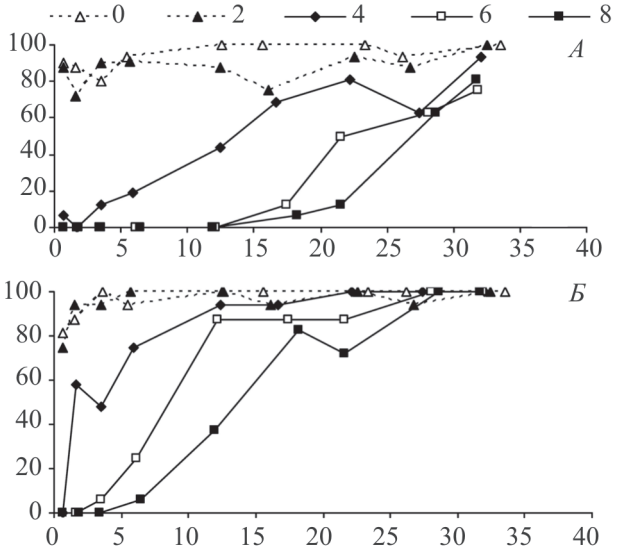

Рис. 3. Влияние исходного (до начала голодания) веса личинок, предшествующего корма и продолжительности периода голодания на долю личинок *Harmonia axyridis* (Pallas), развившихся до имаго.

По горизонтальной оси – исходный вес личинок (мг), *по вертикальной оси* – доля личинок, развившихся до имаго (%). Корм, предшествующий голоданию: *А* – тли, *Б* – яйца моли. 0, 2, 4, 6, 8 – продолжительность периода голодания (в днях).

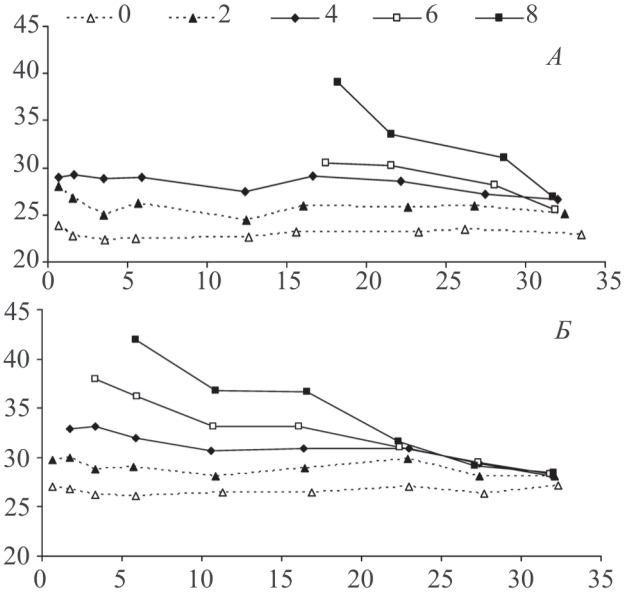

Рис. 4. Влияние исходного (до начала голодания) веса личинок, предшествующего корма и продолжительности периода голодания на продолжительность преимагинального развития *Harmonia axyridis* (Pallas).

По горизонтальной оси – исходный вес личинок (мг), *по вертикальной оси* – продолжительность преимагинального развития (дни). Корм, предшествующий голоданию: *А* – тли, *Б* – яйца моли. Остальные обозначения как на рис. 3.

Таблица 5. Факторы, влияющие на долю личинок, развившихся до имаго, и на пол имаго *Harmonia axyridis* (Pallas) **(**результаты пробит-анализа: коэффициент регрессии (r) и статистическая достоверность влияния фактора (p)**)**

Фактор	Доля личинок, развившихся до имаго	Пол имаго
Популяция (1 – автохтонная, 2 – инвазивная)	$r = 0.23$, $p = 0.015$	$r = 0.06$, $p = 0.470$
Корм до начала голодания (1 – тли, 2 – яйца)	$r = 1.14$, $p < 0.001$	$r = – 0.07$, $p = 0.432$
Наличие воды во время голодания (1 – нет, 2 – есть)	$r = 0.04$, $p = 0.709$	$r = – 0.03$, $p = 0.688$
Начальный (до голодания) вес личинки (мг)	$r = 0.10$, $p < 0.001$	$r = – 0.01$, $p = 0.335$
Продолжительность периода голодания (дни)	$r = – 0.45$, $p < 0.001$	$r = – 0.01$, $p = 0.627$

Таблица 6. Факторы, влияющие на продолжительность преимагинального развития, размер и вес выходящих имаго *Harmonia axyridis* (Pallas) **(**результаты общего линейного моделирования: коэффициент регрессии (r) и статистическая достоверность влияния фактора (p)**)**

Фактор	Продолжительность преимагинального развития (дни)	Длина заднего бедра имаго (мм)	Вес имаго (мг)
Популяция (1 – автохтонная, 2 – инвазивная)	$r = 0.21$, $p = 0.200$	$r = – 0.00$, $p = 0.904$	$r = 0.63$, $p = 0.025$
Корм до начала голодания (1 – тли, 2 – яйца)	$r = 3.05$, $p < 0.001$	$r = – 0.03$, $p < 0.001$	$r = – 0.123$, $p = 0.671$
Наличие воды во время голодания (1 – нет, 2 – есть)	$r = – 0.27$, $p = 0.090$	$r = – 0.01$, $p = 0.215$	$r = – 0.51$, $p = 0.07$
Начальный (до голодания) вес личинки (мг)	$r = – 0.08$, $p < 0.001$	$r = – 0.01$, $p < 0.001$	$r = – 0.14$, $p < 0.001$
Продолжительность периода голодания (дни)	$r = 0.88$, $p < 0.001$	$r = – 0.03$, $p < 0.001$	$r = – 1.44$, $p < 0.001$
Пол имаго (1– самец, 2 – самка)	$r = 0.43$, $p = 0.008$	$r = 0.08$, $p < 0.001$	$r = 3.24$, $p < 0.001$

Продолжительность преимагинального развития (время от выхода личинки до выхода имаго, включая период голодания) достоверно зависела от корма, начального веса личинки, продолжительности голодания и пола особи (самцы в среднем развивались на 0.3 дня быстрее самок), а влияние наличия воды и различия между популяциями были статистически недостоверными (табл. 6). Как видно на рис. 4 развитие заметно замедлялось с удлинением периода голодания и ускорялось с увеличением начального веса личинки, причем последняя зависимость возрастала с увеличением продолжительности голодания. Кроме того, личинки, питавшиеся тлями, при прочих равных условиях достигали стадии имаго в среднем на 3–5 дней раньше, чем личинки, питавшиеся яйцами зерновой моли.

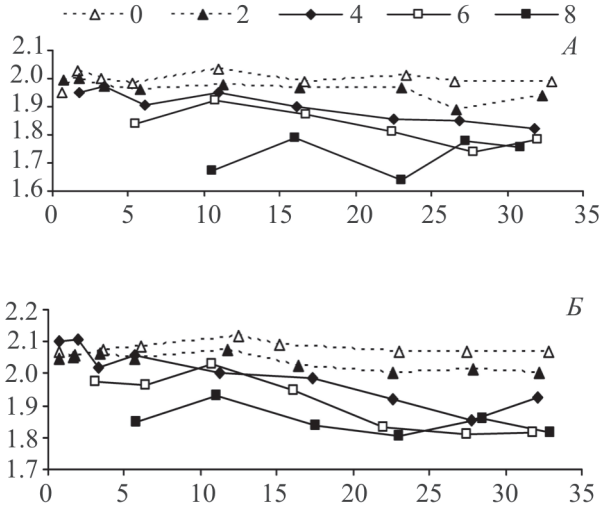

Рис. 5. Влияние пола, исходного (до начала голодания) веса личинки и продолжительности периода голодания на длину заднего бедра имаго *Harmonia axyridis* (Pallas).
По горизонтальной оси – исходный вес личинок (мг), *по вертикальной оси* – длина заднего бедра имаго (мм). *А* – самцы, *Б* – самки. Остальные обозначения как на рис. 3, 4.

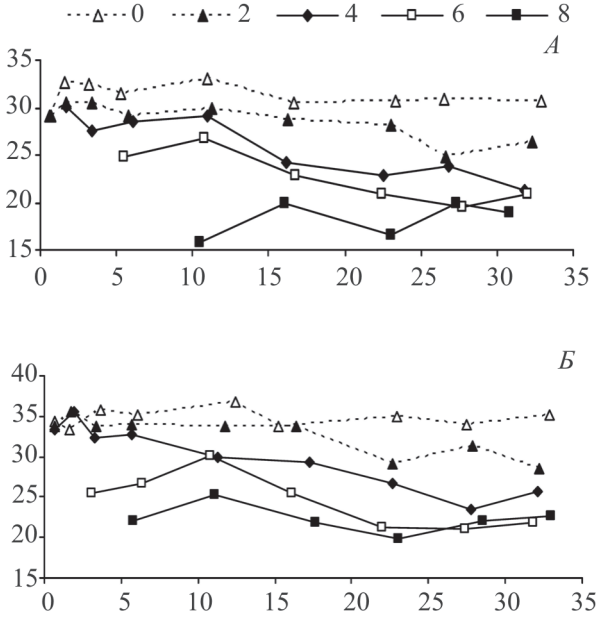

Рис. 6. Влияние пола, исходного (до начала голодания) веса личинки и продолжительности периода голодания на вес имаго *Harmonia axyridis* (Pallas).
По горизонтальной оси – исходный вес личинок (мг), *по вертикальной оси* – вес имаго (мг). *А* – самцы, *Б* – самки. Остальные обозначения как на рис. 3–5.

И размер (оцениваемый по длине заднего бедра), и вес выходящих имаго существенно снижались с увеличением длительности голодания (рис. 5, 6). Самки были несколько крупнее и тяжелее самцов. Уменьшение размера и веса имаго с увеличением начального веса личинок было менее четким, хотя статистически достоверным (табл. 6). Влияние наличия воды было недостоверным, а вид корма достоверно влиял на размер, но не на вес выходящих имаго. Жуки, принадлежащие к двум исследуемым популяциям, напротив, различались по весу, но не по размеру (табл. 6). Общее линейное моделирование показало, что межпопуляционные различия не зависели от вида корма, фракции личинок (т. е. их начального веса) и продолжительности периода голодания, но существенно зависели от пола особи (табл. 4). При равных прочих условиях самки из инвазивной популяции были в среднем на 1.6 мг тяжелее самок из автохтонной популяции, в то время как средние различия между самцами не превышали 0.1 мг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Устойчивость личинок *H. axyridis* к голоданию довольно велика: даже большинство личинок 1-го возраста может прожить без пищи 2 дня, а выживаемость личинок 3-го и 4-го возрастов после 8 дней голодания, в зависимости от вида корма в период, предшествующий голоданию, составляет от 50 до 100 %. Более того, большинство выживших личинок способно продолжить питание и превратиться в имаго. К сожалению, в литературе нет данных для сравнения с другими видами сем. Coccinellidae, но, например, выживаемость личинок хищного клопа *Notonecta maculata* Fabricius (Heteroptera, Notonectidae) после 5–7 дней голодания также составляет около 50 % (Gergs, Jager, 2014). Устойчивость к голоду личинок муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) гораздо более высока: *Myrmeleon hyalinus* Oliv. и *Vermileo* sp. могут голодать более 3 месяцев (Rotkopf, Ovadia, 2014; Scharf, Dor, 2015) а *Myrmeleon immaculatus* (DeGeer) – до 6 месяцев (Arnett, Gotelli, 2003). Судя по результатам наших опытов, личинки самцов и самок *H. axyridis* одинаково устойчивы к голоду, хотя некоторые предшествующие исследования показали, что голодание личинок последнего возраста приводит к росту доли самцов (Phoofolo et al., 2008; Белякова, 2011).

Выживаемость голодающих личинок *H. axyridis* возрастает с увеличением их исходного веса. Этот результат кажется тривиальным – положительная корреляция между весом тела и устойчивостью к голоданию была обнаружена у многих насекомых (Stockhoff, 1991; Cushman et al., 1993; Arnett, Gotelli, 2003; Gibbs, Reynolds, 2012; Gergs, Jager, 2014; Scharf, Dor, 2015), однако в ряде случаев была отмечена противоположная закономерность (Karan, Parkash, 1998; Rion, Kawecki, 2007; Couvillon, Dornhaus, 2010).

Динамика веса тела голодающих личинок *H. axyridis* существенно зависит от наличия воды. Однако влияние наличия воды на выживаемость личинок менее значительно, а доля личинок, превратившихся в имаго, не зависит от этого фактора.

Относительная потеря веса живыми личинками в нашем исследовании никогда не превышала 50 %. Вероятно, большая потеря веса приводит к гибели личинок. Аналогичные результаты были получены и ранее (Phoofolo et al., 2008).

Корм влияет на все аспекты устойчивости личинок к голоданию, как и у некоторых других насекомых и клещей (Lee, Jang, 2014; Ghazy et al., 2015). У личинок *H. axyridis* питание яйцами зерновой моли приводит не только к замедлению потери веса, но и к существенному увеличению вероятности выживания личинки и выхода имаго. Веро-

ятно, это объясняется высоким содержанием в яйцах насекомых жиров и углеводов (Finke, Oonincx, 2014), которые, как это хорошо известно, увеличивают устойчивость к голоданию (Rion, Kawecki, 2007; Lee, Jang, 2014). Интересно, что питание тлями приводит к более быстрому развитию личинок и созреванию имаго *H. axyridis* (Резник и др., 2015; Reznik et al., 2015). Аналогичные результаты были получены и для некоторых других насекомых: диета, богатая белками, ускоряет развитие и увеличивает плодовитость, но снижает устойчивость к голоданию (Stockhoff, 1991; Lee, Jang, 2014). Вид корма, однако, существенно влияет на смертность личинок и выход имаго только в тех случаях, когда вес личинки к моменту начала голодания не превышает 20 мг. Более крупные особи обычно окукливаются до конца периода голодания, и у них вероятность выхода имаго, как было показано ранее (Phoofolo et al., 2008, 2009), зависит только от начального веса личинки.

Общая длительность преимагинального развития *H. axyridis* заметно увеличивается с увеличением продолжительности периода голодания, хотя эта зависимость ослабевает с увеличением начального веса личинок. У большинства исследованных кокцинеллид голодание или лимитированное питание молодых личинок приводят к замедлению развития (Schüder et al., 2004; Dmitriew, Rowe, 2007; Agarwala et al., 2008; Santos-Cividanes et al., 2011; Xie et al., 2015), но индуцируют преждевременное окукливание у личинок последнего возраста, уже набравших критический вес (Shafiei et al., 2001; Phoofolo et al., 2008; Nijhout, 2015; Nagamine et al., 2016).

Хотя у некоторых хищных насекомых было обнаружено так называемое «компенсаторное питание» (Dmitriew, Rowe, 2005; Rotkopf et al., 2013; Rotkopf, Ovadia, 2014), наши опыты показали, что голодание личинок приводит к уменьшению размера и веса имаго, этот эффект усиливается с увеличением продолжительности периода голодания. Результаты других аналогичных опытов, проведенных с *H. axyridis*, зависели от использованных методов: постоянное ограничение питания личинок привело к существенному уменьшению размера жуков (Agarwala et al., 2008), в то время как непродолжительные периоды лимитированного питания приводили к последующему ускорению роста и полной (Dmitriew, Rowe, 2007) или частичной (Dmitriew et al., 2009) компенсации уменьшения размеров тела имаго. В наших опытах, в отличие от цитированных выше исследований, применялось не лимитированное питание, а полное голодание. Хотя питание после голодания было неограниченным, имаго, вышедшие из личинок, которые голодали на протяжении 8 дней, были вдвое меньше контрольных особей. Возможно, в данном случае сокращение времени развития – более существенная адаптация, чем увеличение размера выходящих имаго. Такой компромисс между скоростью преимагинального развития и размером имаго обычен у насекомых (Rotkopf et al., 2013; Rotkopf, Ovadia, 2014; Nijhout, 2015).

Хорошо известно, что особи из автохтонных и инвазивных популяций одного и того же вида могут различаться по многим морфологическим и биологическим признакам (Lee, 2002; Gibert et al., 2016; Wright, Bennett, 2018). В частности, существенные различия были найдены между автохтонными и инвазивными популяциями *H. axyridis* (Facon et al., 2011; Brown et al., 2011; Sloggett, 2012; Lombaert et al., 2014; Tayeh et al., 2014; Reznik et al., 2015; Резник и др., 2015, 2017; Ovchinnikova et al., 2016; Roy et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017; Verheggen et al., 2017). Хотя данное исследование также выявило достоверные межпопуляционные различия по ряду биологических параметров, величина этих различий не коррелирует с длительностью периода голодания

личинок, поэтому обнаруженные различия не могут быть объяснены разной устойчивостью к голоданию. С другой стороны, генетическая изменчивость устойчивости к голоданию, которая является основной предпосылкой к естественному отбору по этому признаку, была выявлена у многих насекомых (Marron et al., 2003; Rion, Kawecki, 2007; Gibbs, Reynolds, 2012; Goenaga et al., 2013), в том числе и у *H. axyridis* (Facon et al., 2011). Судя по этим данным, адаптивное значение высокой устойчивости к голоданию и, соответственно, сила естественного отбора по этому признаку в условиях обитания исследованных нами автохтонной и инвазивной популяций азиатской божьей коровки примерно одинаковы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Л. С. Раменской и О. С. Безман-Мосейко (Зоологический институт РАН) за помощь в проведении экспериментов.

Работа С. Я. Резника и А. Н. Овчинникова была выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 16-14-10031, «Комплексное исследование процесса инвазий у жесткокрылых»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белякова Н. А. 2011. Генетическая гетерогенность и адаптивные стратегии божьей коровки *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 469–474.

Коротяев Б. А. 2013. О массовом размножении азиатской коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Северо-Западного Кавказа. Энтомологическое обозрение **92** (4): 856–858.

Резник С. Я., Овчинников А. Н., Долговская М. Ю., Белякова Н. А. 2015. Внутривидовая изменчивость влияния фотопериода на скорость преимагинального развития *Harmonia axyridis* (Pallas)(Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **94** (1): 35–52.

Резник С. Я., Белякова Н. А., Овчинников А. Н., Овчинникова А. А. 2017. Влияние плотностно-зависимых факторов на развитие личинок автохтонной и инвазионной популяций *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae). Зоологический журнал **96** (9): 1048–1053.

Agarwala B. K., Yasuda H., Sato S. 2008. Life history response of a predatory ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), to food stress. Applied Entomology and Zoology **43** (2): 183–189.

Arnett A. E., Gotell N. J. 2003. Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. Ecological Entomology **28** (6): 645–650.

Belyakova N. A., Reznik S. Y. 2013. First record of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Caucasus. European Journal of Entomology **110** (4): 699–702.

Brown P. M., Thomas, C. E., Lombaert E., Jeffries D. L., Estoup A., Handley L. J. L. 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. BioControl **56** (4): 623–641.

Chaudhary D. D., Kumar B., Mishra G. 2016. Effects of prey resource fluctuation on predation attributes of two sympatric Coccinellidae (Coleoptera). The Canadian Entomologist **148** (4): 443–451.

Couvillon M. J., Dornhaus A. 2010. Small worker bumble bees (*Bombus impatiens*) are hardier against starvation than their larger sisters. Insectes Sociaux **57** (2): 193–197.

Cushman J. H., Lawton J. H., Manly B. F. J. 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. Oecologia **95** (1): 30–37.

Dmitriew C., Rowe L. 2005. Resource limitation, predation risk, and compensatory growth in a damselfly. Oecologia **142** (1) 150–154.

Dmitriew C., Rowe L. 2007. Effects of early resource limitation and compensatory growth on lifetime fitness in the ladybird beetle (*Harmonia axyridis*). Journal of Evolutionary Biology **20** (4): 1298–1310.

Dmitriew C., Carroll J., Rowe L. 2009. Effects of early growth conditions on body composition, allometry, and survival in the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. Canadian Journal of Zoology **87** (1): 175–182.

Facon B., Crespin L., Loiseau A., Lombaert E., Magro A., Estoup A. 2011. Can things get worse when an invasive species hybridizes? The harlequin ladybird *Harmonia axyridis* in France as a case study. Evolutionary Applications **4** (1): 71–88.

Finke M. D., Oonincx D. G. A. B. 2014. Insects as food for insectivores. In: J. A. Morales-Ramos, M. G. Rojas, D. I. Shapiro-Ilan (eds). Mass Production of Beneficial Organisms: Invertebrates and Entomopathogens. London: Academic Press, pp. 583–616.

Gergs A., Jager T. 2014. Body size-mediated starvation resistance in an insect predator. Journal of Animal Ecology **83** (4): 758–768.

Ghazy N. A., Osakabe M., Aboshi T., Mori N., Amano H. 2015. The effects of prestarvation diet on starvation tolerance of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). Physiological Entomology **40** (4): 296–303.

Gibbs A. G., Reynolds L. A. 2012. *Drosophila* as a model for starvation: evolution, physiology, and genetics. In: M. D. McCue (ed.). Comparative Physiology of Fasting, Starvation, and Food Limitation. Berlin-Heidelberg: Springer, pp. 37–51.

Gibert P., Hill M., Pascual M., Plantamp C., Terblanche J. S., Yassin A., Sgrò C. M. 2016. *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. Biological Invasions **18** (4): 1089–1103.

Goenaga J., Fanara J. J., Hasson E. 2013. Latitudinal variation in starvation resistance is explained by lipid content in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Evolutionary Biology **40** (4): 601–612.

Hodek I. 2012. Diapause / Dormancy. In: I. Hodek I., H. F. van Emden, A. Honěk (eds). Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Chichester: Wiley-Blackwell, pp. 275–342.

Hodek I., Evans E. W. 2012. Food relationships. In: I. Hodek I., H. F. van Emden, A. Honěk (eds). Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Chichester: Wiley-Blackwell, pp. 141–274.

Kajita Y., Evans E. W., Yasuda H. 2009. Reproductive responses of invasive and native predatory lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) to varying prey availability. Environmental Entomology **38** (4): 1283–1292.

Karan D., Parkash R. 1998. Desiccation tolerance and starvation resistance exhibit opposite latitudinal clines in Indian geographical populations of *Drosophila kikkawai*. Ecological Entomology **23** (4): 391–396.

Lee C. E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. Trends in Ecology & Evolution **17** (8): 386–391.

Lee K. P., Jang T. 2014. Exploring the nutritional basis of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. Functional Ecology **28** (5): 1144–1155.

Lombaert E., Guillemaud T., Cornuet J. M., Malausa T., Facon B., Estoup A. (2010). Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. PloS one **5** (3): e9743.

Lombaert E., Estoup A., Facon B., Joubard B., Grégoire J. C., Jannin A., Blin A., Guillemaud T. 2014. Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. Journal of Evolutionary Biology **27** (3): 508–517.

Marron M. T., Markow T. A., Kain K. J., Gibbs A. G. 2003. Effects of starvation and desiccation on energy metabolism in desert and mesic *Drosophila*. Journal of Insect Physiology **49** (3): 261–270.

Nagamine K., Ishikawa Y., Hoshizaki S. 2016. Insights into how longicorn beetle larvae determine the timing of metamorphosis: starvation-induced mechanism revisited. PloS one **11** (7): e0158831.

Nedvěd O., Honěk A. 2012. Life history and development. In: I. Hodek I., H. F. van Emden, A. Honěk (eds). Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Chichester: Wiley-Blackwell, pp. 54–109.

Nijhout H. F. 2015. Big or fast: two strategies in the developmental control of body size. BMC biology **13** (1): 57.

Orlova-Bienkowskaja M. J., Ukrainsky A. S., Brown P. M. 2015. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan. Biological Invasions **17** (7): 1941–1948.

Ovchinnikova A. A., Ovchinnikov A. N., Dolgovskaya M. Y., Reznik S. Y., Belyakova N. A. 2016. Trophic induction of diapause in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **113** (1): 469–475.

Phoofolo M. W., Giles K. L., Elliott N. C. 2008. Larval life history responses to food deprivation in three species of predatory lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae). Environmental Entomology **37** (2): 315–322.

Phoofolo M. W., Elliott N. C., Giles K. L. 2009. Analysis of growth and development in the final instar of three species of predatory Coccinellidae under varying prey availability. Entomologia Experimentalis et Applicata **131** (3): 264–277.

Raak-van den Berg C. L., Hemerik L., van der Werf W., de Jong P. W., van Lenteren J. C. 2017. Life history of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: a global meta-analysis. BioControl **62** (3): 283–296.

Reznik S. Ya., Dolgovskaya M. Yu., Ovchinnikov A. N., Belyakova N. A. 2015. Weak photoperiodic response facilitates the biological invasion of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Applied Entomology **139** (4): 241–249.

Rion S., Kawecki T. J. 2007. Evolutionary biology of starvation resistance: what we have learned from *Drosophila*. Journal of Evolutionary Biology **20** (5): 1655–1664.

Rotkopf R., Ovadia O. 2014. Examining growth rate and starvation endurance in pit-building antlions from Mediterranean and desert regions. Ecological Entomology **39** (1): 94–100.

Rotkopf R., Alcalay Y., Bar-Hanin E., Barkae E. D., Ovadia O. 2013. Slow growth improves compensation ability: examining growth rate and starvation endurance in pit-building antlions from semi-arid and hyper-arid regions. Evolutionary Ecology **27** (6): 1129–1144.

Roy H. E., Brown P. M., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S. et al. 2016. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. Biological Invasions **18** (4): 997–1044.

Santos-Cividanes T. M., Dos Anjos A. C. R., Cividanes F. J., Dias P. C. 2011. Effects of food deprivation on the development of *Coleomegilla maculata* (De Geer) (Coleoptera: Coccinellidae). Neotropical Entomology **40** (1): 112–116.

Scharf I., Dor R. 2015. The effects of starvation and repeated disturbance on mass loss, pit construction, and spatial pattern in a trap-building predator. Ecological Entomology **40** (4): 381–389.

Schüder I., Hommes M., Larink O. 2004. The influence of temperature and food supply on the development of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **101** (3): 379–384.

Shafiei M., Moczek A. P., Nijhout H. F. 2001. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Physiological Entomology **26** (2): 173–180.

Sloggett J. J. 2012. *Harmonia axyridis* invasions: Deducing evolutionary causes and consequences. Entomological Science **15** (3): 261–273.

Stockhoff B. A. 1991. Starvation resistance of gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae): Tradeoffs among growth, body size, and survival. Oecologia **88** (3): 422–429.

Tayeh A., Estoup A., Lombaert E., Guillemaud T., Kirichenko N., Lawson-Handley L., De Clercq P., Facon B. 2014. Cannibalism in invasive, native and biocontrol populations of the harlequin ladybird. BMC Evolutionary Biology **14**: 15.

Ukrainsky A. S., Orlova-Bienkowskaja M. J. 2014. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions. Biological Invasions **16** (5): 1003–1008.

Verheggen F., Vogel H., Vilcinskas A. 2017. Behavioral and immunological features promoting the invasive performance of the Harlequin ladybird *Harmonia axyridis*. Frontiers in Ecology and Evolution **5**: 156.

Wright M. G., Bennett G. M. 2018. Evolution of biological control agents following introduction to new environments. BioControl **63** (1): 105–116.

Xie J., De Clercq P., Pan C., Li H., Zhang Y., Pang H. 2015. Larval nutrition-induced plasticity affects reproduction and gene expression of the ladybeetle, *Cryptolaemus montrouzieri*. BMC Evolutionary Biology **15** (1): 276–284.

LARVAL STARVATION RESISTANCE IN INVASIVE AND NATIVE POPULATIONS OF THE MULTICOLORED ASIAN LADYBIRD, *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

S. Ya. Reznik, A. N. Ovchinnikov, N. A. Belyakova, A. A. Ovchinnikova

Key words: starvation resistance, larvae, biological invasions, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae

SUMMARY

Resistance of *Harmonia axyridis* larvae of all instars to long-term (up to 8 days) starvation was studied under laboratory conditions. The experiments were conducted with the native population originated from Irkutsk (Siberia) and the invasive population originated from Sochi (the Caucasus). Before and after starvation, larvae fed either on the green peach aphid *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, Aphididae) or on eggs of the grain moth *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae). Starvation resistance of *H. axyridis* larvae increased with their weight. Larvae that fed on eggs were significantly more resistant than those of the same weight fed on aphids. The lethal weight loss of larvae of different ages was about 50 %. The 1st instar larvae survived without food for 2 days; the survival of the larvae of the late 3rd – early 4th instars after 8 days of starvation varied, depending on pre-test diet, from 50 to 100 %. Most of survived larvae were able to continue feeding and produce adults, although the size and weight of emerged adults decreased with the starvation period. Male and female larvae were equally resistant to starvation. Larvae of the native and invasive populations did not differ in starvation resistance.