

УДК 595.763.79 (591.5)

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ
НОРМ РАЗВИТИЯ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ
HARMONIA AXYRIDIS (PALLAS)
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)**

© 2020 г. Е. Б. Лопатина, ^{1*} С. Я. Резник, ^{2**} А. Н. Овчинников, ^{2***}
А. А. Овчинникова, ^{2****} О. С. Безман-Мосейко, ^{2*****}
Е. В. Гриценко ^{1*****}

¹ Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: elena.lopatina@gmail.com (автор, ответственный за переписку),
*****e-mail: lisagritsenko@mail.ru

² Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

e-mail: sreznik@zin.ru, *e-mail: anovchi@gmail.com,

****e-mail: antoninaovch@gmail.com, *****e-mail: bezman-moseyko@mail.ru

Поступила в редакцию 24 июня 2020 г.

После доработки 4 августа 2020 г.

Принята к публикации 4 августа 2020 г.

Фенотипическая пластичность температурных норм развития (ТНР) насекомых (температурного порога, коэффициента термолабильности, суммы градусодней) обеспечивает тонкую подстройку сезонного цикла к локальным условиям местообитаний, изменяя характер зависимости скорости развития от температуры. В различных географических популяциях пластичность ТНР может проявляться по-разному. Мы исследовали фотопериодическую и трофическую пластичность ТНР, веса и линейных размеров имаго азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* из иркутской (автохтонной) и сочинской (инвазионной) лабораторных популяций. В эксперименте использовали 4 температурных (17, 20, 24 и 28 °С), 2 фотопериодических (10 и 16 ч света в сутки) режима и 2 диеты для выкармливания личинок (замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* и личинки и имаго персиковой тли *Myzus persicae*), т. е. 16 комбинаций условий для каждой популяции. Развитие яиц проходило при температуре 20 °С, по вариантам эксперимента распределяли личинок 1 возраста. В обоих фотопериодических режимах питание менее пригодным кормом (яйцами зерновой моли) и в той, и в другой популяциях вызывало неодинаковое в разных температурных режимах замедление преимагинального развития, более выраженное при низкой температуре. Наблюдалось также повышение температурных порогов преимагинального развития. При питании личинок яйцами зерновой моли у *H. axyridis* иркутской популяции термолабильность преимагинального развития понижалась (уменьшался угол наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс, что является показателем снижения температурной чувствительности развития), а у жуков сочинской популяции – не изменялась (угол наклона линии регрессии к оси абсцисс оставался постоянным). У *H. axyridis* иркутской популяции фотопериодическая пластичность ТНР практически отсутствовала. У жуков

сочинской популяции короткодневный режим вызвал снижение температурного порога и температурной чувствительности развития при выкармливании личинок как глями, так и яйцами моли: при температуре 17 и 20 °С развитие в условиях короткого дня протекало быстрее, чем в условиях длинного дня, а при 28 °С, напротив, несколько медленнее. У *H. axyridis* из исследованных популяций в зависимости от фотопериодических условий выращивания личинок и их корма температурная пластичность веса имаго (и длины заднего бедра) проявлялась по-разному и в разной степени. С ростом температуры вес имаго мог уменьшаться, увеличиваться или оставаться постоянным. Несмотря на достаточно длительное разведение в лаборатории, популяции *H. axyridis* из Сочи и Иркутска сохранили различия в физиологических реакциях на фотопериодические условия и диету личинок.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, Coccinellidae, температура, фотопериод, пища, скорость развития, вес, температурные нормы развития, фенотипическая пластичность.

DOI: 10.31857/S0367144520030016

Ключевую роль в регуляции сезонного развития насекомых и других эктотермных животных играют температурные условия местообитаний. От температуры окружающей среды зависят скорость роста, масса тела, плодовитость, выживаемость особей и другие особенности жизненного цикла. Под влиянием биотических и абиотических факторов среды обитания все перечисленные показатели проявляют фенотипическую пластичность, которая обеспечивает приспособление организмов к локальным климатическим условиям (Angilletta, 2009; Liefing et al., 2009; Bouton et al., 2011). Для описания фенотипической пластичности используют такое понятие, как норма реакции (Groeters, 1992; Stearns, 1992; Nylin, 1994; Roff, 2002). Норма реакции скорости развития насекомых на температуру в диапазоне благоприятных для жизнедеятельности температур, которые наиболее часто наблюдаются в характерных для них естественных местообитаниях (Ikemoto, Takai, 2000), на графике отображается прямой линией, т. е. при повышении температуры в пределах заданного интервала скорость развития линейно возрастает. Подобную зависимость обычно описывают с помощью уравнения линейной регрессии $R = a + bT$, где R – скорость развития (величина, обратная продолжительности развития), a (константа, или интерсепта) – точка пересечения графика с осью ординат, b – коэффициент линейной регрессии, T – температура. Коэффициент линейной регрессии b , или коэффициент термочувствительности развития (Кожанчиков, 1961; Медников, 1966, 1987), который равен тангенсу угла наклона линии регрессии к оси абсцисс, является мерой термочувствительности, или температурной чувствительности развития. Чем больше (или меньше) значение коэффициента, т. е. чем больше (или меньше) угол наклона линии регрессии к оси абсцисс, тем быстрее (или медленнее) происходит изменение скорости развития с изменением температуры, т. е., тем выше (или ниже) термочувствительность, или термочувствительность развития. Таким образом, по изменению угла наклона линии регрессии к оси абсцисс на графике мы можем судить об изменении температурной чувствительности развития, т. е. об изменении нормы реакции скорости развития на температуру. Обратная величина коэффициента регрессии – это сумма эффективных температур, или сумма градусодней (Кипятков, Лопатина, 2010). Она соответствует сумме температур выше порога развития, необходимой для завершения развития (Медников, 1966; Ratte, 1985; Groeters, 1992; Atkinson, 1994). Линия регрессии пересекает ось абсцисс в точке, обозначающей нижний температурный порог развития, т. е. температуру, при которой скорость развития близка к нулю. Температурный порог, коэффициент термочувствительности и сумма градусодней (параметры термочувствительности развития) характеризуют температурные

нормы развития в случае использования линейной модели для описания температурной зависимости скорости развития.

Влияние фотопериодических условий и пищевого рациона на скорость и температурные нормы развития преимагинальных стадий, а также на вес и размер имаго, отмечено у десятков видов насекомых из разных отрядов (Nylin, 1994; Padua et al., 1996; Gotthard, 1998, 2004; Gotthard et al., 2000; Petersen et al., 2000; Honěk et al., 2002; Saska, Honěk, 2003; Kingsolver et al., 2006, 2007; Aksit et al., 2007; Diamond, Kingsolver, 2010; Couret, Benedict, 2014; Pazyuk et al., 2014). Установлено, что в зависимости от фотопериодических условий и корма чувствительность скорости развития особей к изменениям температуры окружающей среды может повышаться, понижаться или оставаться постоянной. Например, короткодневные режимы при одних температурах могут ускорять (или замедлять) развитие по сравнению с длиннодневными режимами, а при других температурах оказывать противоположное действие (Lopatina et al., 2007). При этом значения нижнего температурного порога развития и коэффициента линейной регрессии могут возрасти или уменьшиться. Соответственно изменится взаимное расположение линий регрессии скорости развития по температуре на графике, описывающем норму реакции в различных фотопериодических условиях (или при разных пищевых рационах). Это означает, что в ответ на изменение длины дня в течение сезона или при использовании насекомыми того или иного корма в зависимости от его доступности в разные годы может наблюдаться модификация температурных норм развития. К настоящему времени выявлено большое разнообразие форм модификации температурных норм развития и продемонстрировано широкое распространение фенотипической пластичности параметров термоллабильности развития у насекомых (Кучеров, Кипятков, 2011а; Лопатина и др., 2011а; Kutcherov et al., 2011, 2015, 2018, 2019; Lopatina et al., 2014; Резник, Войнович, 2015; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Лопатина, 2018; Гусев, Лопатина, 2018; Лопатина, Гусев, 2019). Кроме того, показано, что фотопериодическая и трофическая пластичность температурных норм развития может по-разному проявляться в разных географических популяциях (Nakamura, 2002; Diamond, Kingsolver, 2012; Kutcherov et al., 2015).

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования нами была выбрана хищная азиатская божья коровка *Harmonia axyridis*, широко распространенный вид, образующий инвазионные и автохтонные популяции. Эту коровку широко использовали и продолжают использовать для биологической борьбы с вредными насекомыми в различных агроценозах (Koch, 2003; Белякова, Балужева, 2007; Koch, Galvan, 2008), однако в конце XX в. она стала проникать в естественные сообщества. В настоящее время инвазионные популяции отмечены в природных условиях более чем в 40 странах Европы, Америки и Африки (Lombaert et al., 2010; Brown et al., 2011; Sloggett, 2012; Roy et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017). Недавно инвазионные популяции *H. axyridis* появились в некоторых районах российского Кавказа (Belyakova, Reznik, 2013; Коротяев, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015). В России существуют природные популяции *H. axyridis* на Дальнем Востоке и в Сибири. Показано, что *H. axyridis* из инвазионных европейских популяций помимо тлей может питаться представителями различных групп сосущих (Sternorrhyncha, Heteroptera, Thysanoptera) и листогрызущих насекомых (Coleoptera, Lepidoptera), а также пыльцой, нектаром

и фруктами, т. е. является достаточно широким полифагом (обзор литературы см.: Honěk et al., 2019).

Проведено немало исследований по влиянию пищи и длины дня на продолжительность развития преимагинальных стадий, вес имаго, плодовитость, выживаемость и другие параметры жизненного цикла *H. axyridis*. Показано, что в зависимости от количества и качества корма все перечисленные показатели могут значительно варьировать (Ueno, 2003; Soares et al., 2004; Phoofolo et al., 2009; Santos et al., 2009; Castro-Guedes et al., 2016; Ricupero et al., 2020). Данные о влиянии фотопериодических режимов на параметры жизненного цикла противоречивы. В одних работах ускорение личиночного развития *H. axyridis* вызывают длиннодневные условия (Berkvens et al., 2008), а в других – короткодневные (Резник и др., 2015). В первом случае исследования проводили при температуре 23 °С, а во втором – при 20 °С. Это наводит на мысль о возможности разнонаправленного действия фотопериодических условий в зависимости от использованного температурного режима, т. е. о существовании фотопериодической пластичности температурных норм развития у *H. axyridis*. Мета-анализ данных по продолжительности развития преимагинальных стадий азиатской божьей коровки из разных популяций показал, что в целом короткодневные фотопериодические режимы могут ускорять развитие (Raak-van den Berg et al., 2017). Было также установлено, что влияние трофического фактора и фотопериодических условий на продолжительность развития может проявляться по-разному в разных популяциях *H. axyridis* (Резник и др., 2015; Reznik et al., 2015a, 2015b; Ovchinnikova et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017). Внедряясь в естественные сообщества, *H. axyridis* вытесняет автохтонных афидофагов и вызывает снижение их видового разнообразия (обзор литературы см.: Honěk et al., 2019), поэтому дальнейшее изучение степени пластичности параметров жизненного цикла у особей из автохтонных и инвазионных популяций представляется весьма актуальным.

Целью нашего исследования была проверка гипотезы о существовании межпопуляционных различий в изменчивости характера фотопериодической и трофической пластичности температурных норм развития и веса имаго между иркутской (автохтонной) и сочинской (инвазионной) популяциями *H. axyridis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в Лаборатории экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода Зоологического института РАН (ЗИН) с лабораторными популяциями *H. axyridis*, которые ранее уже были использованы в исследованиях (Ovchinnikova et al., 2016; Резник и др., 2017, 2019). «Автохтонная» популяция происходила от 420 имаго, собранных в окрестностях Иркутска (52.3° с. ш., 104.3° в. д.), «инвазионная» – от 670 имаго, собранных в Сочи (43.6° с. ш., 39.6° в. д.). Как уже отмечено во введении, юг Сибири входит в первичный ареал *H. axyridis*, а на Северном Кавказе инвазионные популяции этой божьей коровки обнаружены недавно (Brown et al., 2011; Belyakova, Reznik, 2013; Коротяев, 2013; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015).

До начала проведения экспериментов жуков в течение 3 лет разводили в стандартных условиях, предотвращающих индукцию диапаузы (температура 20–25 °С, длина светового дня 18 ч) и кормили персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae), которая размножалась на проростках бобов *Vicia faba* L. Как было показано в предыдущих исследованиях, параметры фотопериодической реакции остаются стабильными в течение многих лет у десятков поколений *H. axyridis* при разведении в таких условиях (Reznik, Vaghina, 2011).

Жуков из каждой лабораторной популяции *H. axyridis* группами по 40–50 особей помещали в стеклянные цилиндры диаметром 170 мм и высотой 250 мм и содержали при температуре 20 °C и длине дня 16 ч, используя в качестве корма персиковую тлю *M. persicae*. Ежедневно проводили сбор яиц, отложенных самками на кусочки бумаги или листья бобов. В чашки Петри диаметром 90 мм помещали по одной кладке и содержали в тех же условиях, что и имаго. Таким образом, развитие яиц всегда проходило в одном и том же температурном и фотопериодическом режиме. Личинок первого возраста, отродившихся в течение суток из не менее чем 20 кладок (одна когорта), рассаживали по одной в вентилируемые чашки Петри диаметром 60 мм и случайным образом распределяли по экспериментальным режимам: температуры 17, 20, 24 и 28 °C (точность измерения $\pm 0.5^\circ\text{C}$) и фотопериоды 10 и 16 ч света в сутки. В каждом из восьми фототермических режимов для выкармливания личинок использовали две диеты: 1) замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенные 30%-ным водным раствором сахара к кусочку картона, или 2) личинок и имаго персиковой тли *M. persicae*, которых помещали в чашку Петри на проростке боба. Это означает, что для каждой исследуемой популяции было использовано по 16 различных комбинаций условий. В предыдущих исследованиях было показано, что личинки могут развиваться при питании обоими видами корма, но кормление яйцами моли приводит к замедлению их развития (Резник и др., 2015). Для каждой популяции *H. axyridis* было прослежено развитие 4 или 5 когорт личинок, которых распределяли по всем вариантам эксперимента, помещая не менее 10 особей в каждую из 16 комбинаций фототермического и трофического режимов. Пищу личинкам предоставляли в избытке. В чашки Петри с личинками, которые питались замороженными яйцами зерновой моли, в качестве источника влаги помещали пробирки с водой, заткнутые ватным тампоном. Смертность личинок, окукливание и выход имаго отмечали ежедневно. Сразу после отрождения определяли пол имаго и взвешивали их на лабораторных аналитических весах OHAUS PA-64C с точностью до 0.1 мг. Затем у предварительно обездвиженного (заморенного) жука отчленили заднюю ногу и для оценки линейных размеров делали промер длины бедра с точностью до 0.025 мм, используя окуляр-микрометр стереоскопического микроскопа МСП-2 (увеличение – 45×). Таким образом, для каждой выращенной особи из сочинской и иркутской популяций в каждом из 16 вариантов эксперимента были получены следующие параметры: продолжительность преимагинального развития (кроме времени развития яиц), пол, вес и длина заднего бедра.

Анализ данных по выживаемости и соотношению полов проводили с использованием многофакторного пробит-анализа, попарное сравнение – с использованием критерия «хи-квадрат». Для анализа данных по продолжительности преимагинального развития, весу и линейному размеру отрождающихся имаго применялся многофакторный дисперсионный анализ с предварительным ранжированием, для попарного сравнения – непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Корреляцию веса имаго и длины заднего бедра оценивали с применением коэффициента ранговой корреляции Спирмена при помощи программы SYSTAT 10.2.

Для вычисления всех параметров, характеризующих температурные нормы развития, определяли скорость преимагинального развития каждой особи (R) как величину, обратную продолжительности ее развития (D): $R = 1/D$. После этого проводили регрессионный анализ по всей совокупности индивидуальных скоростей развития и вычисляли параметры уравнения линейной регрессии ($R = a + bT$) и значение нижнего температурного порога с их статистическими ошибками (Campbell et al., 1974; Sokal, Rohlf, 1995). Сумму градусодней определяли как величину, обратную коэффициенту линейной регрессии ($1/b$). Все указанные вычисления и их первичную статистическую обработку проводили в специально разработанной форме DevRate 4.4 (© V. E. Kipyatkov 1998–2010), реализованной в приложении QuattroPro 9.0 (© Corel Corporation 1998–2000). Несколько линий регрессии сравнивали с результатами теста на эквивалентность наклонов с вычислением критерия F и его значимости и проводили последующее попарное сравнение коэффициентов регрессии, констант и значений температурного порога с помощью теста MSD по методу Тьюки–Крамера ($\alpha = 0.05$) (Sokal, Rohlf, 1995). Попарное сравнение значений суммы градусодней проводили по t -критерию Стьюдента ($p < 0.5$).

Выживаемость и соотношение полов

Выживаемость особей от момента появления личинок первого возраста до имагинальной стадии в целом была весьма высокой. Она составила 96.4 (объем выборки (n) = 500) и 96.9 % (n = 486) для иркутской и сочинской популяций соответственно. Судя по результатам многофакторного пробит-анализа (табл. 1), достоверное влияние на выживаемость оказывало только взаимодействие факторов «корм» и «популяция». Действительно, выживаемость особей из иркутской популяции практически не зависела от корма личинок (p = 0.809): при питании яйцами зерновой моли она составила 96.2 % (n = 236), а при питании тлями – 96.5 % (n = 264), в то время как у сочинской популяции была выявлена достоверная (p = 0.002) зависимость выживаемости от корма: при питании яйцами моли и тлями выживаемость составила соответственно 94.0 % (n = 234) и 99.6 % (n = 252). В результате межпопуляционные различия были недостоверными (p = 0.277) при выкармливании личинок яйцами зерновой моли и достоверными (p = 0.024) при выкармливании личинок тлями.

По результатам эксперимента в целом соотношение самок и самцов среди отрождающихся имаго было практически равным (51.1 % самок, n = 953). Как видно из табл. 1, на соотношение полов оказали очень слабое влияние (на грани достоверности) питание личинок, принадлежность особей к той или другой популяции и взаимодействие факторов «температура» и «фотопериод». Зато достоверность взаимодействия факторов «корм» и «популяция», как и в случае выживаемости, была высокой. Раздельный пробит-анализ данных для особей из двух популяций показал, что среди жуков из сочинской популяции, личинки которых питались тлями, доля самок была достоверно (p = 0.004) выше, чем среди жуков, личинки которых питались яйцами зерновой моли: 57.4 % (144 из 251 особей) и 44.1 % (97 из 220 особей) соответственно.

Таблица 1. Влияние температуры, фотопериода и корма на выживаемость преимагинальных стадий и на соотношение полов у отродившихся имаго *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций (результаты многофакторного пробит-анализа)

Фактор или сочетание факторов	Достоверность влияния	
	Выживаемость (n = 986)	Соотношение полов (n = 953)
Температура	p = 0.874	p = 0.380
Фотопериод	p = 0.103	p = 0.332
Корм	p = 0.472	p = 0.031
Популяция	p = 0.401	p = 0.047
Температура × фотопериод	p = 0.296	p = 0.045
Температура × корм	p = 0.083	p = 0.400
Температура × популяция	p = 0.381	p = 0.296
Фотопериод × корм	p = 0.651	p = 0.344
Фотопериод × популяция	p = 0.126	p = 0.523
Корм × популяция	p = 0.018	p = 0.003

У особей из иркутской популяции эти различия были противоположными, хотя и недостоверными ($p = 0.194$): доля самок составила 48.2 % (123 из 255 особей) и 54.2 % (123 из 227 особей) для жуков, личинки которых питались соответственно тлями и яйцами зерновой моли. В результате при кормлении личинок тлями доля самок среди жуков из сочинской популяции была достоверно ($p = 0.040$) выше, а при кормлении яйцами – достоверно ($p = 0.033$) ниже, чем среди жуков из иркутской популяции.

Продолжительность развития

В табл. 2 приведены данные по продолжительности преимагинального развития самцов и самок *H. axyridis* из двух популяций, выращенных в различных экспериментальных условиях. Многофакторный дисперсионный анализ всей совокупности ран-

Таблица 2. Влияние фототермических условий и корма личинок на продолжительность преимагинального развития самцов и самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций

Температура, °С	Длина дня, ч	Корм	Продолжительность развития (средние арифметические и стандартные отклонения; в скобках указано число особей), сут			
			Самцы		Самки	
			Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи
17	10	Яйца	42.7 ± 6.4 (11)	41.5 ± 3.4 (20)	41.6 ± 4.3 (17)	41.4 ± 4.2 (11)
		Тли	30.9 ± 1.4 (20) **	32.4 ± 1.7 (20)	31.8 ± 1.4 (13)	31.6 ± 1.2 (14)
	16	Яйца	43.9 ± 5.1 (13)	45.0 ± 2.8 (15)	44.4 ± 4.9 (18)	46.5 ± 2.3 (11)
		Тли	31.7 ± 1.4 (17) ***	35.2 ± 2.4 (13)	32.9 ± 1.5 (16) **	34.3 ± 1.7 (21)
20	10	Яйца	26.4 ± 2.4 (14)	27.8 ± 1.7 (18)	26.4 ± 2.2 (15)	27.6 ± 1.5 (16)
		Тли	21.4 ± 1.2 (18)	22.0 ± 1.3 (22)	21.9 ± 1.2 (19)	22.3 ± 1.0 (17)
	16	Яйца	27.3 ± 2.6 (19) **	29.8 ± 2.0 (18)	29.4 ± 1.6 (11)	30.4 ± 2.0 (17)
		Тли	22.8 ± 1.1 (18)	23.2 ± 1.0 (18)	22.0 ± 1.3 (17) **	23.4 ± 0.8 (21)
24	10	Яйца	17.0 ± 1.4 (8)	18.3 ± 2.0 (10)	18.0 ± 1.6 (17)	18.3 ± 2.1(11)
		Тли	14.9 ± 1.3 (12)	15.6 ± 0.8 (7)	14.6 ± 1.3 (14)	14.9 ± 1.1 (20)
	16	Яйца	17.8 ± 1.5 (10)	18.4 ± 1.7 (14)	17.6 ± 1.7 (13)	17.8 ± 2.3 (10)
		Тли	14.0 ± 1.0 (10)	14.5 ± 0.8 (6)	14.7 ± 1.2 (13)	15.3 ± 1.4 (21)
28	10	Яйца	13.6 ± 0.9 (15)	13.7 ± 1.6 (12)	14.2 ± 1.1 (15) **	12.8 ± 1.0 (12)
		Тли	11.8 ± 0.9 (17)	12.3 ± 1.1 (8)	12.0 ± 0.8 (18)	12.1 ± 1.1 (18)
	16	Яйца	14.5 ± 1.6 (14) **	12.9 ± 1.0 (16)	14.4 ± 1.0 (17) *	13.3 ± 1.2 (9)
		Тли	11.5 ± 0.6 (20)	11.8 ± 1.1 (13)	11.9 ± 0.7 (13)	11.9 ± 0.8 (12)

Примечание. Достоверность различий между популяциями для каждого параметра по критерию Краскела–Уоллиса: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$. Все остальные различия указаны в тексте.

жированных данных показал, что длительность преимагинального развития зависела в первую очередь от температурных условий и питания личинок (табл. 3). Влияние длины дня и различия между популяциями были намного слабее, а различие по продолжительности развития между самцами и самками (по совокупности данных) оказалось недостоверным. Следует также особо отметить высокую достоверность взаимодействия температуры с факторами «фотопериод», «корм» и «популяция»: очевидно, термоллабильность продолжительности развития зависела от длины дня, характера питания и популяционной принадлежности особи. Статистически достоверно и весьма значительно также взаимодействие факторов «корм» и «популяция», следовательно, относительная пригодность тлей и яиц зерновой моли для развития личинок из двух популяций была неодинаковой. Достоверным, хотя и относительно слабым, оказалось и взаимодействие факторов «пол» и «популяция». Остальные двухфакторные взаимодействия были статистически недостоверны. Единственное достоверное из трехфакторных взаимодействий, не включенных в таблицу – взаимодействие температуры, популяции и корма ($df = 3$, $F = 7.0$, $p < 0.001$), свидетельствует о том, что трофическое влияние на термоллабильность развития было разным у разных популяций.

Сравнение средних позволило конкретизировать результаты дисперсионного анализа (табл. 2) У особей из обеих популяций продолжительность развития сокращалась с ростом температуры. Во всех температурных и фотопериодических режимах развитие особей, питающихся яйцами зерновой моли, длилось дольше, чем у особей, питающихся тлями (сравнение по критерию Краскела–Уоллиса, $p < 0.001$). В тех случаях, когда межпопуляционные различия были достоверными, особи из сочинской популяции при температурах 17–20 °С развивались дольше, а при 28 °С – быстрее, чем особи из иркутской популяции.

Сравнение длительности преимагинального развития в разных фотопериодических условиях при одном и том же температурном и пищевом режиме выявило достоверные различия по средней продолжительности развития между особями из длиннодневного и короткодневного режимов только для самок и самцов сочинской популяции при температурах 17 и 20 °С после выкармливания личинок тлями и яйцами зерновой моли (сравнение по критерию Краскела–Уоллиса, $p < 0.01 - 0.001$). Во всех остальных случаях различия были недостоверными.

Температурные нормы развития

Поскольку мы не выявили достоверных различий в продолжительности преимагинального развития между самцами и самками *H. axyridis* обеих популяций (см. выше), для анализа температурных норм развития данные для самок и самцов были обобщены. Параметры уравнения линейной регрессии скорости преимагинального развития по температуре представлены в табл. 4. Сравнение линий регрессии было проведено с помощью теста MSD по методу Тьюки–Крамера при $\alpha = 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995). Тест на эквивалентность наклонов линий регрессии к оси абсцисс показал в целом значимое влияние фактора популяции и экспериментальных условий ($F = 10.98$, $df = 7$, $p \ll 0.00001$), однако популяции различались по особенностям реакции на пищу и фотопериодические условия.

Наибольшее влияние на температурные нормы развития оказало питание личинок. В обеих популяциях кормление личинок яйцами зерновой моли привело к повышению температурных порогов в условиях как длинного, так и короткого дня. Линии ре-

Таблица 3. Влияние температуры, фотопериода и корма на продолжительность преимагинального развития, вес и размер самцов и самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций (результаты многофакторного дисперсионного анализа ранжированных данных, $n = 953$)

Фактор или сочетание факторов, число степеней свободы	Коэффициент Фишера (F) и достоверность влияния (p)		
	Продолжительность преимагинального развития	Вес отродившихся имаго	Длина заднего бедра отродившихся имаго
Температура, $df = 3$	$F = 8181.7, p < 0.001$	$F = 20.7, p < 0.001$	$F = 11.4, p < 0.001$
Фотопериод, $df = 1$	$F = 26.4, p < 0.001$	$F = 25.1, p < 0.001$	$F = 2.6, p = 0.105$
Корм, $df = 1$	$F = 1404.4, p < 0.001$	$F = 6.5, p = 0.011$	$F = 5.0, p = 0.025$
Популяция, $df = 1$	$F = 12.0, p = 0.001$	$F = 3.6, p = 0.059$	$F = 20.9, p < 0.001$
Пол особи, $df = 1$	$F = 2.7, p = 0.102$	$F = 257.5, p < 0.001$	$F = 205.5, p < 0.001$
Температура \times фотопериод, $df = 3$	$F = 14.6, p < 0.001$	$F = 19.2, p < 0.001$	$F = 10.4, p < 0.001$
Температура \times корм, $df = 3$	$F = 7.1, p < 0.001$	$F = 7.4, p < 0.001$	$F = 6.3, p < 0.001$
Температура \times популяция, $df = 3$	$F = 16.8, p < 0.001$	$F = 16.8, p < 0.001$	$F = 7.7, p < 0.001$
Температура \times пол особи, $df = 3$	$F = 0.1, p = 0.950$	$F = 0.2, p = 0.918$	$F = 0.2, p = 0.914$
Фотопериод \times корм, $df = 1$	$F = 3.0, p = 0.082$	$F = 0.1, p = 0.716$	$F = 0.0, p = 0.989$
Фотопериод \times популяция, $df = 1$	$F = 1.0, p = 0.321$	$F = 0.8, p = 0.362$	$F = 0.4, p = 0.507$
Фотопериод \times пол особи, $df = 1$	$F = 2.3, p = 0.130$	$F = 1.5, p = 0.222$	$F = 0.4, p = 0.536$
Корм \times популяция, $df = 1$	$F = 18.3, p < 0.001$	$F = 0.0, p = 0.968$	$F = 0.5, p = 0.460$
Корм \times пол особи, $df = 1$	$F = 0.0, p = 0.885$	$F = 0.0, p = 0.934$	$F = 0.3, p = 0.616$
Популяция \times пол особи, $df = 1$	$F = 5.7, p = 0.017$	$F = 0.3, p = 0.615$	$F = 1.2, p = 0.271$

грессии при питании личинок яйцами зерновой моли смещались правее линий регрессии, характеризующих преимагинальное развитие при кормлении личинок глями (рис. 1). У особей из иркутской популяции в обоих фотопериодических режимах при питании личинок яйцами моли происходило отчетливое снижение термолабильности преимагинального развития, т. е. понижение угла наклона линии регрессии к оси абсцисс (табл. 4, рис. 1). Сумма градусодней, необходимая для завершения развития, достоверно возрастала ($p < 0.05$). У особей из сочинской популяции изменений температурной чувствительности преимагинального развития при выкармливании личинок яйцами моли почти не наблюдалось. И в длиннодневных, и в короткодневных фотопериодических режимах происходил параллельный перенос вправо линий регрессии скорости развития по температуре почти без изменения угла наклона к оси абсцисс. Сумма градусодней варьировала незначительно. Температурные пороги до-

Таблица 4. Влияние корма и фотопериодических условий на параметры термоблажности преимагинального развития азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Fall.) (коэффициент детерминации $R^2 = 0.95-0.97$, указана стандартная ошибка)

Длина дня, ч	Корм	N	Коэффициент регрессии (b), 1/град × сут	Константа (a), 1/сут	Температурный порог, °C	Сумма градусодней, град × сут
Иркутская популяция						
10	Яйца	112	0.004401 ± 0.000097 а	-0.050050 ± 0.004326	11.4 ± 0.26 а	227 ± 5 ас*
	Тли	131	0.004810 ± 0.000092 с	-0.049408 ± 0.004456	10.3 ± 0.24 ab	208 ± 4 bc
16	Яйца	115	0.004322 ± 0.000100 bc*	-0.050037 ± 0.004601*	11.6 ± 0.26 b*	231 ± 5 b*
	Тли	124	0.005111 ± 0.000087 ab	-0.056035 ± 0.004137	11.0 ± 0.20	196 ± 3 ab
Сочинская популяция						
10	Яйца	110	0.004744 ± 0.000111 а	-0.057525 ± 0.004760	12.1 ± 0.24 bc	211 ± 5 ad*
	Тли	126	0.004764 ± 0.000093	-0.049586 ± 0.004192 ab	10.4 ± 0.23 ab	210 ± 4 bc
16	Яйца	110	0.005113 ± 0.000108*	-0.066926 ± 0.004576 а*	13.1 ± 0.21 ас*	196 ± 4 cd*
	Тли	125	0.005189 ± 0.000096 а	-0.059688 ± 0.004288 b	11.5 ± 0.20 а	193 ± 4 ab

Примечание. N – число особей. Парное сравнение параметров уравнений линейной регрессии проведено с помощью теста MSD по методу Тьюки–Крамера при $\alpha = 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995). Для каждой популяции одинаковыми буквами обозначены достоверно различающиеся значения. Сравнение между популяциями проводили при одном фотопериодическом режиме и одинаковом корме. Звездочками обозначены достоверные межпопуляционные различия. Отсутствие букв и звездочек означает, что различия не обнаружены.

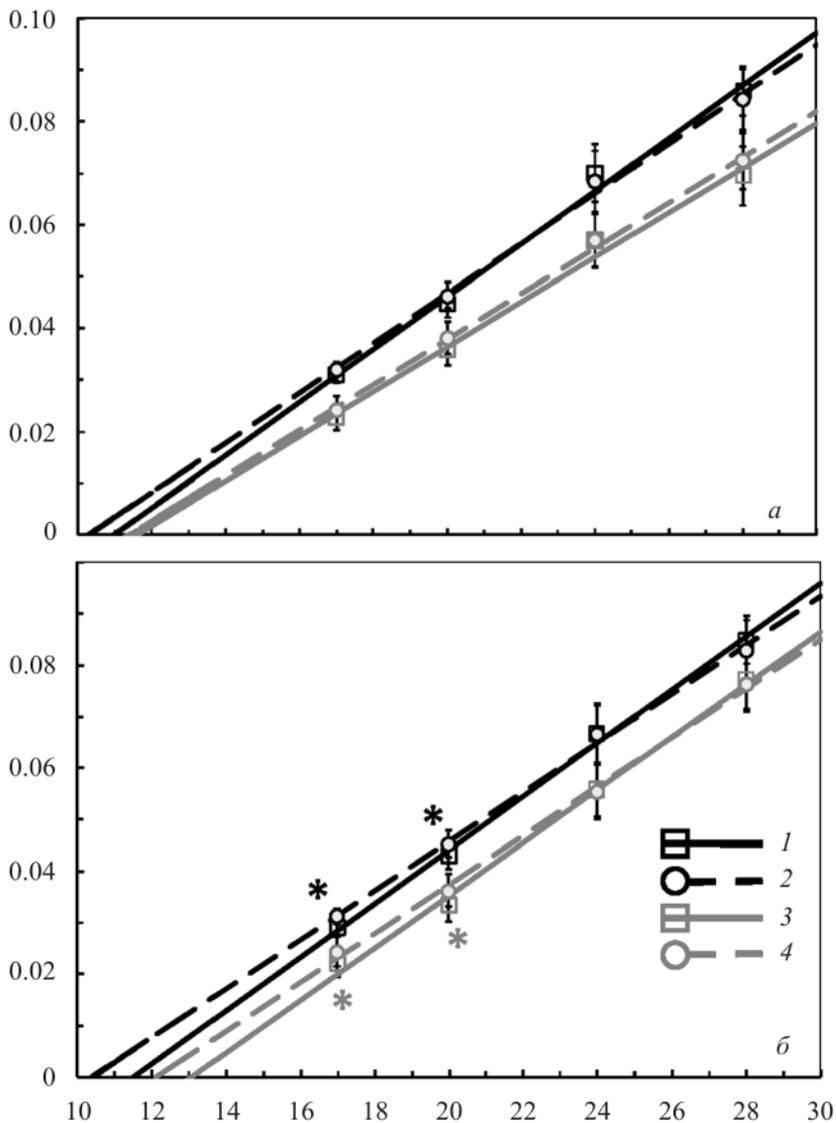


Рис. 1. Температурные нормы преимагинального развития для азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) в различных условиях эксперимента.

По горизонтальной оси – температура (°С), по вертикальной оси – скорость преимагинального развития (1/сут.). а – иркутская, б – сочинская популяции.

1 – питание личинок тлями при длине дня 16 ч; 2 – то же при длине дня 10 ч; 3 – питание личинок яйцами зерновой моли при длине дня 16 ч; 4 – то же при длине дня 10 ч.

Приведены средние значения скорости развития. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Звездочками обозначены достоверно различающиеся значения скорости преимагинального развития в двух фотопериодических режимах при одной и той же температуре в случае питания личинок тлями (черные звездочки) и яйцами зерновой моли (серые звездочки).

стоверно повышались, причем значительно, чем у иркутской популяции (табл. 4, рис. 1, б).

Фотопериодические условия оказали очень слабое влияние на преимагинальное развитие *H. axyridis* из иркутской популяции при кормлении личинок как тлями, так и яйцами зерновой моли. Значения температурных порогов, коэффициентов термолабильности развития и суммы градусодней, полученные в длиннодневном и короткодневном режимах, практически не различались, линии регрессии почти совпали (табл. 4, рис. 1, а). Для сочинской популяции выявлены другие закономерности: наблюдалось достоверное снижение термолабильности и температурных порогов преимагинального развития в короткодневных условиях при использовании и того, и другого кормов. Скорость развития при температурах 17 и 20 °С была достоверно выше в условиях короткого дня. Межпопуляционные различия по параметрам термолабильности преимагинального развития были выражены в целом слабо. Достоверно различались только температурные нормы развития при питании личинок яйцами моли в длиннодневном фотопериодическом режиме (табл. 4). Температурные пороги и термолабильность развития оказались достоверно выше у особей из сочинской популяции, т. е. при температурах 17 и 20 °С быстрее развивались особи из иркутской популяции, а при 28 °С – из сочинской. Это подтвердили достоверные межпопуляционные различия по продолжительности развития (табл. 2).

Вес и размеры имаго

Значения веса и длины заднего бедра самок и самцов *H. axyridis*, выращенных в разных экспериментальных условиях, приведены в табл. 5. Вес отродившихся имаго с высокой достоверностью зависел от температурных и фотопериодических условий. Влияние корма оказалось относительно слабым (см. табл. 3, рис. 2). Межпопуляционные различия были в целом слабыми (достоверность несколько ниже пороговой) и разнонаправленными. Различия между самцами и самками по силе влияния превосходили все остальные факторы опыта. Во всех экспериментальных режимах самки из обеих популяций были крупнее самцов (табл. 5, сравнение по критерию Краскела–Уоллиса, $p < 0.001$); взаимодействие температуры с факторами «фотопериод», «корм» и «популяция» было высоко достоверным (табл. 3). Взаимодействие факторов «температура» и «пол» практически отсутствовало. Как и в случае продолжительности преимагинального развития, единственным достоверным из трехфакторных было взаимодействие температуры, популяции и корма ($df = 3$, $F = 3.3$, $p = 0.020$).

Предварительный анализ показал, что вес самок и вес самцов одинаково варьировали с изменением температуры, поэтому для дальнейшего обсуждения температурной пластичности веса у *H. axyridis* мы объединили данные для самцов и самок. На рис. 2 показано изменение веса жуков, выращенных в разных экспериментальных условиях. В короткодневном фотопериодическом режиме вес особей увеличивался с ростом температуры (рис. 2, а, в), причем в обеих популяциях значительно, когда личинки питались яйцами зерновой моли (рис. 2, в). В длиннодневных условиях наблюдались межпопуляционные различия по температурной пластичности веса имаго (рис. 2, б, д). С ростом температуры вес жуков сочинской популяции заметно уменьшался в случае выкармливания личинок тлями и практически не изменялся после кормления их яйцами зерновой моли. У особей иркутской популяции изменение веса не обнаруживало четко выраженной связи с температурными условиями при питании

Таблица 5. Влияние фототермических условий и корма личинок на вес и размеры самцов и самок *Harmonia axyridis* (Fall.) из иркутской и сочинской популяций. Приведены средние арифметические и стандартные отклонения, $n = 6-21$ (см. табл. 2)

Т, °С	ДД, ч	Корм	Вес имаго, мг				Длина заднего бедра, мм			
			Самцы		Самки		Самцы		Самки	
			Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи
17	10	Яйца	24.1 ± 2.7	23.0 ± 2.9	27.2 ± 2.6	25.1 ± 5.1	1.92 ± 0.05 **	1.86 ± 0.07	1.99 ± 0.07	1.92 ± 0.14
		Тли	24.1 ± 2.6	23.8 ± 2.3	26.0 ± 4.2	28.6 ± 3.1	1.92 ± 0.09	1.87 ± 0.08	1.98 ± 0.13	2.02 ± 0.08
16	16	Яйца	26.1 ± 3.6	28.2 ± 4.3	28.9 ± 4.0	31.8 ± 4.1	1.94 ± 0.07	1.96 ± 0.08	2.00 ± 0.13	2.01 ± 0.08
		Тли	26.4 ± 2.2	28.1 ± 3.9	31.2 ± 3.8	32.8 ± 2.8	1.98 ± 0.07	1.94 ± 0.10	2.08 ± 0.11	2.06 ± 0.05
20	10	Яйца	24.1 ± 2.9**	27.2 ± 3.3	28.4 ± 2.7 *	31.1 ± 4.0	1.92 ± 0.06	1.94 ± 0.09	2.03 ± 0.07	2.01 ± 0.08
		Тли	24.4 ± 3.3*	26.8 ± 3.3	28.3 ± 3.7	29.6 ± 2.9	1.96 ± 0.10	1.97 ± 0.09	2.04 ± 0.10	2.04 ± 0.06
16	16	Яйца	24.4 ± 1.9***	27.6 ± 2.4	30.5 ± 2.9	31.0 ± 4.9	1.93 ± 0.07	1.92 ± 0.07	2.05 ± 0.07	2.00 ± 0.07
		Тли	25.0 ± 2.9***	28.9 ± 2.6	27.8 ± 5.5 **	32.6 ± 3.9	1.98 ± 0.09	2.00 ± 0.06	2.03 ± 0.13	2.08 ± 0.10
24	10	Яйца	29.6 ± 2.7	27.6 ± 2.9	32.5 ± 2.2	30.9 ± 4.7	2.01 ± 0.06 *	1.93 ± 0.05	2.10 ± 0.06 **	1.99 ± 0.09
		Тли	27.5 ± 1.9	27.7 ± 1.3	31.6 ± 2.1	31.2 ± 4.4	2.01 ± 0.06	1.99 ± 0.04	2.09 ± 0.07	2.04 ± 0.09
16	16	Яйца	29.4 ± 2.7	27.3 ± 4.8	33.1 ± 2.9 *	31.4 ± 1.8	2.02 ± 0.06 *	1.91 ± 0.11	2.07 ± 0.06	2.02 ± 0.06
		Тли	29.4 ± 1.4 **	24.7 ± 4.5	30.0 ± 2.4	30.9 ± 3.0	2.04 ± 0.05 **	1.88 ± 0.10	2.04 ± 0.05	2.03 ± 0.06
28	10	Яйца	28.4 ± 2.4	28.5 ± 3.4	30.7 ± 4.8	32.3 ± 2.6	1.98 ± 0.05	1.97 ± 0.08	2.03 ± 0.12	2.04 ± 0.06
		Тли	26.7 ± 3.6	25.1 ± 2.8	30.1 ± 2.9	28.6 ± 4.1	1.96 ± 0.09	1.92 ± 0.04	2.04 ± 0.08	2.01 ± 0.09
16	16	Яйца	26.9 ± 2.2	27.6 ± 2.1	31.5 ± 2.9	31.9 ± 3.1	1.94 ± 0.07	1.94 ± 0.05	2.04 ± 0.06	2.04 ± 0.07
		Тли	26.5 ± 3.7	25.9 ± 2.7	31.3 ± 4.5	27.9 ± 4.0	1.94 ± 0.07	1.92 ± 0.07	2.02 ± 0.09	1.99 ± 0.11

Пр и м е ч а н и е. Т – температура, ДД – длина дня. Звездочками обозначена достоверность по критерию Краскела–Уоллиса межпопуляционных различий для особей одного пола, развивавшихся на одинаковом корме в одних и тех же фототермических условиях: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$. Жирным шрифтом и курсивом выделены данные для особей одного пола, развивавшихся в одних и тех же фототермических условиях, но питавшихся разными видами корма, достоверно различающиеся по критерию Краскела–Уоллиса ($p < 0.05$). Отсутствие выделения означает, что достоверные различия не обнаружены. Количество особей в каждом варианте эксперимента приведено в табл. 2.

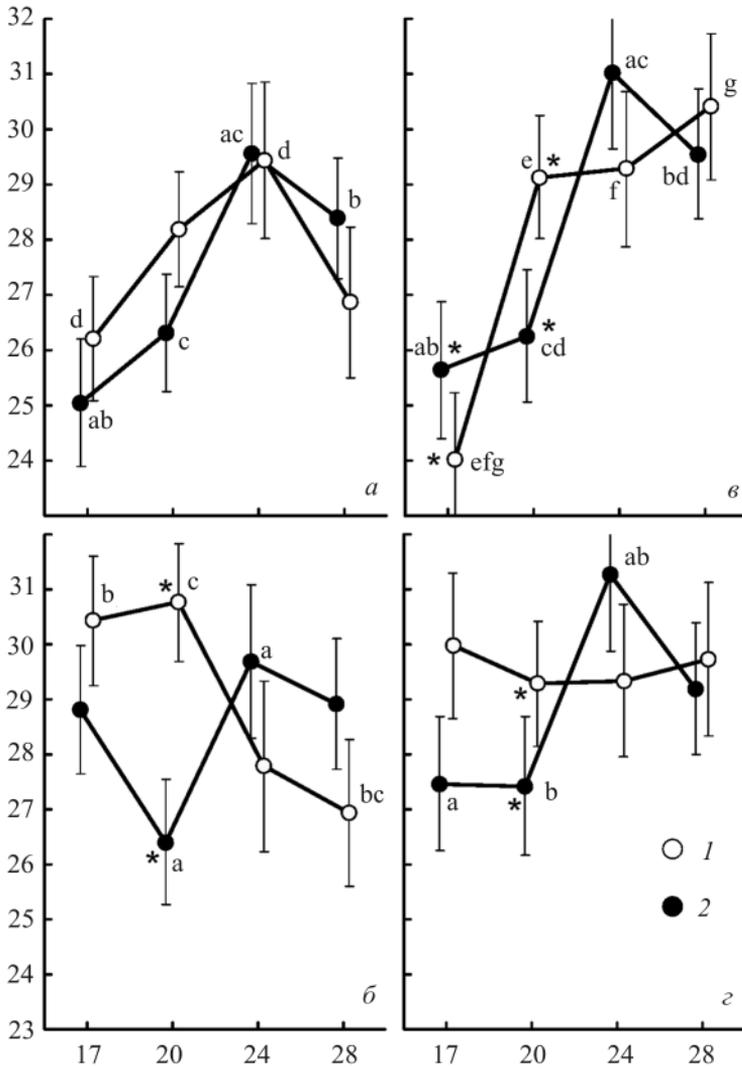


Рис. 2. Вес имаго *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций при выкармливания личинок персиковой тлѐй или яйцами зерновой моли в различных температурных и фотопериодических условиях.

По горизонтальной оси – температура (°C), по вертикальной оси – вес имаго (мг).

a – питание личинок тлѐями при длине дня 10 ч, *б* – то же при длине дня 16 ч, *в* – питание личинок яйцами зерновой моли при длине дня 10 ч, *г* – то же при длине дня 16 ч.

1 – сочинская, *2* – иркутская популяции. Приведены средние значения веса имаго. Вертикальными линиями обозначен доверительный интервал 0.95. Для наглядности символы сдвинуты относительно оси абсцисс.

Одинаковыми латинскими буквами отмечены достоверно различающиеся в разных температурных условиях значения среднего веса жуков для каждой популяции в каждом фотопериодическом режиме и при кормлении личинок одинаковой пищей (критерий Краскела–Уоллиса, $p < 0.01$). Звездочкой отмечены достоверные межпопуляционные различия (критерий Краскела–Уоллиса, $p < 0.01$).

личинок тлями, однако в случае кормления их яйцами моли вес имаго слабо увеличивался с ростом температуры.

Длина заднего бедра жуков, которая была выбрана для оценки линейных размеров тела, так же как и вес, зависела прежде всего от пола особей (см. табл. 5). Во всех случаях самки были крупнее самцов. Влияние температуры и различия между популяциями оказались весьма существенными, влияние корма – слабым, а фотопериодических условий (в целом) – недостоверным (см. табл. 3). Вместе с тем высоко достоверным было взаимодействие температуры с фотопериодом и с факторами «корм» и «популяция», так же как и в случае с весом особей. Остальные двухфакторные и трехфакторные взаимодействия были статистически недостоверными. Во всех экспериментальных режимах наблюдалась сильная положительная корреляция веса самцов и самок с длиной заднего бедра ($r = 0.85$, $p < 0.001$). Варьирование длины заднего бедра имаго с изменением температуры в целом повторяло особенности варьирования веса жуков, отраженные на рис. 2, и поэтому не нуждалось в отдельном рассмотрении и обсуждении.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования выявили различия по температурным нормам развития между иркутской и сочинской популяциями *H. axyridis* в зависимости от диеты личинок (яйца зерновой моли или тли) и от фотопериодических условий.

Выживаемость особей и соотношение полов

Из всех исследуемых факторов наибольшее влияние на выживаемость особей и соотношение числа самцов и самок у выращенных имаго *H. axyridis* оказывает корм, получаемый личинками (см. табл. 1). Популяции различаются по уровню смертности особей при питании личинок разным кормом, а значит, по относительной пригодности тлей и яиц зерновой моли для их развития. После кормления личинок яйцами зерновой моли смертность в сочинской популяции была выше, чем в иркутской, потому что в этом случае выживаемость самок сочинской популяции была ниже, чем у самцов. При выкармливании же личинок тлями смертность оказалась немного выше у самок из иркутской популяции. Подобная дифференциальная смертность самок в результате питания личинок *H. axyridis* различным кормом привела к соответствующему изменению соотношения полов в исследуемых популяциях. Среди выращенных имаго сочинской популяции после кормления личинок яйцами зерновой моли соотношение самок и самцов оказалось 0.8 : 1, а при выкармливании тлями – 1.3 : 1 (в среднем по всем температурным и фотопериодическим режимам). Среди выращенных имаго иркутской популяции в первом случае соотношение самок и самцов составило 1.2 : 1, а во втором – 0.9 : 1. В целом выживаемость *H. axyridis* сочинской популяции выше, чем иркутской, в случае выкармливания личинок тлями, а при выкармливании яйцами зерновой моли выживаемость особей из обеих популяций достоверно не различается.

Продолжительность развития

Продолжительность развития самок и самцов у *H. axyridis* из обеих популяций в целом (по совокупности данных) практически одинаковая. Обнаруженные несовпадения имеют разнонаправленный характер и не демонстрируют явных закономерностей (см. табл. 2). Как правило, особи более крупного пола развиваются дольше, однако

у некоторых насекомых, например, у бабочек-нимфалид и у клопов, самки крупнее самцов, но развиваются с той же скоростью или даже быстрее, как и в случае с *H. axyridis* в нашем эксперименте (Teder, 2014; Гусев, Лопатина, 2018; Лопатина, Гусев, 2019).

Наибольшее влияние на продолжительность преимагинального развития *H. axyridis* оказывают температурные условия и особенности питания личинок. Продолжительность развития уменьшается с ростом температуры, что типично для всех экотермных организмов. Особи, питающиеся яйцами зерновой моли, развиваются медленнее особей, питающихся тлями. Можно сделать вывод, что яйца зерновой моли являются для личинок *H. axyridis* менее пригодным и питательным кормом, чем персиковая тля, что подтверждает полученные ранее данные (Резник, 2010; Резник и др., 2015). Замедление преимагинального развития более заметно при низкой температуре. У *H. axyridis* иркутской популяции оно возрастает от 14 % при 28 °С до 26 % при 17 °С в условиях короткого дня, и от 19 % при 28 °С до 27 % при 17 °С в условиях длинного дня. У особей сочинской популяции задержка развития вследствие питания личинок менее пригодным кормом увеличивается от 8 % при 28 °С до 23 % при 17 °С в короткодневном режиме, и от 9 % при 28 °С до 24 % при 17 °С в длиннодневном режиме. Значит, у *H. axyridis* сочинской популяции замедление развития в результате выкармливания личинки яйцами зерновой моли менее выражено, чем у *H. axyridis* иркутской популяции, особенно при высокой температуре, т. е. относительная пригодность яиц зерновой моли для развития личинок сочинской популяции выше. Таким образом, влияние вида корма на преимагинальное развитие в двух популяциях различается, хотя и в том и в другом случае происходит неравномерная, зависящая от температурных условий, задержка развития.

В обеих популяциях возрастает изменчивость продолжительности развития в случае питания личинок менее пригодным кормом, особенно отчетливое у *H. axyridis* из иркутской популяции (см. табл. 2). Возрастание изменчивости длительности преимагинального развития азиатской божьей коровки при кормлении личинок яйцами зерновой моли было отмечено ранее (Резник и др., 2015). Повышение дисперсии продолжительности развития в результате использования менее питательной диеты отмечено и у других насекомых (Stamp, Bowers, 1990; Na, Ryoo, 2000; Saska, 2005; Lopatina et al., 2014).

Короткодневные фотопериодические условия практически не вызывают изменения продолжительности развития *H. axyridis* из иркутской популяции, хотя в предыдущих исследованиях, проведенных при одной температуре 20 °С, наблюдалось ускорение развития (Резник и др., 2015). Вероятно, это может быть связано с некоторыми различиями в питании личинок в проведенных экспериментах. В то же время, короткодневный режим оказывает ощутимое воздействие на развитие жуков из сочинской популяции. В короткодневном режиме наблюдается ускорение преимагинального развития при температуре 17 °С на 7 и 9 %, когда личинок выкармливают соответственно тлями или яйцами моли, а при температуре 20 °С – на 5 и 8 %. Нетрудно заметить, что в зависимости от получаемой личинками пищи короткодневный фотопериод может оказать большее или меньшее влияние на продолжительность преимагинального развития *H. axyridis*. При более высоких температурах происходит слабое торможение развития (см. табл. 2). Это подтверждает наше предположение о том, что в разных температурных режимах воздействие фотопериодических условий на развитие азиат-

ской божьей коровки может оказаться разнонаправленным. Кроме того, нами получено новое доказательство существования у *H. axyridis* межпопуляционных различий по реакции на вид корма и фотопериодические условия, которые были отмечены в более ранних работах (Резник и др., 2015; Reznik et al., 2015b; Ovchinnikova et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017).

Температурные нормы развития

Наибольшие изменения температурных норм развития *H. axyridis* вызывает диета личинок. Вследствие диспропорциональной задержки развития при выкармливании личинок яйцами зерновой моли и в той, и в другой популяциях происходит повышение температурных порогов развития (линии регрессии скорости развития по температуре смещаются на графике вправо, см. рис. 1). При этом у жуков из иркутской популяции в обоих фотопериодических режимах наблюдается снижение термолабильности развития (угол наклона линии регрессии к оси абсцисс становится меньше).

В то же время, у *H. axyridis* из сочинской популяции температурная чувствительность развития при питании личинок яйцами моли остается практически такой же, как и в случае кормления их тлями, и в короткодневных, и в длиннодневных условиях (угол наклона линий регрессии почти не изменяется). Если снижение термолабильности развития насекомых в результате использования менее благоприятного корма – достаточно обычное явление (Lopatina et al., 2014), то постоянство значений коэффициента регрессии и суммы градусодней при получении личинками малопитательной пищи отмечено нами впервые (см. табл. 4). Это объясняется резко выраженной неравномерностью замедления развития особей сочинской популяции вследствие питания личинок менее пригодным кормом, которое в 3 раза больше при низкой температуре, чем при высокой (см. выше). Таким образом, популяции различаются по характеру трофической пластичности температурных норм развития, т. е. зависимости параметров термолабильности развития от качества пищи.

В нашем эксперименте у *H. axyridis* из иркутской популяции в короткодневных условиях модификации температурных норм развития практически не наблюдается (см. табл. 4). Линии регрессии скорости преимагинального развития по температуре для двух фотопериодических режимов при кормлении личинок тлями и яйцами зерновой моли почти совпадают (см. рис. 1, а). Однако длина дня оказывает ощутимое воздействие на развитие азиатской божьей коровки из сочинской популяции, которое проявляется одинаково при питании личинок разным кормом (см. рис. 1, б). Поскольку в короткодневном режиме наблюдается ускорение преимагинального развития при низких температурах и некоторое замедление при высоких (см. выше), линии регрессии для двух фотопериодических режимов пересекаются. В короткодневном режиме происходит снижение температурного порога и небольшое понижение термолабильности развития, т. е. уменьшение угла наклона линии регрессии к оси абсцисс (см. табл. 4, рис. 1б). Подобный характер фотопериодической пластичности температурных норм развития отмечен у ряда исследованных ранее видов насекомых, в том числе и некоторых божьих коровок (Ali, El-Saeedy, 1981; Aksit et al, 2007; Lopatina et al., 2007; Kutcherov et al., 2011; Резник, Войнович, 2015; MacLean, Gilchrist, 2019). В то же время, у божьей коровки *Coccinella septempunctata brucki* из центральной Японии в условиях короткого дня (10 ч) при низких температурах наблюдалось замедление развития по сравнению с длинным днем (16 ч), а при высоких температурах –

наоборот, ускорение (Sakurai et al., 1991), т. е. реакция на фотопериодические условия оказалась противоположной той, которую мы обнаружили у *H. axyridis* из сочинской популяции. Вероятно, подобная реакция на короткодневный фотопериод связана с формированием у *C. septempunctata brucki* летней диапаузы.

Различия по температурным нормам развития между иркутской и сочинской популяциями *H. axyridis* в целом малы. Наибольшие межпопуляционные различия параметров термоллабильности развития отмечены в длиннодневных фотопериодических условиях при выкармливании личинок яйцами зерновой моли (см. табл. 4). Высокая пластичность преимагинального развития *H. axyridis*, проявляющаяся под влиянием биотических и абиотических факторов среды и их взаимодействия, не дает возможности непосредственно сравнить полученные нами значения температурного порога, коэффициента термоллабильности развития, суммы градусодней и продолжительности развития с данными, имеющимися в литературе (LaMana, Miller, 1998; Koch, 2003; Castro et al., 2011; Ramos et al., 2014). Однако результаты наших исследований не противоречат существующим данным. В целом можно сделать вывод о достаточно слабых межпопуляционных различиях температурных норм развития *H. axyridis*. Тем не менее, проведенный ранее мета-анализ данных по продолжительности развития азиатской божьей коровки и влияющих на нее факторов (Raak-van den Berg, 2017) показывает, что инвазионные популяции *H. axyridis* обладают более высокой температурной чувствительностью развития и развиваются быстрее при высоких температурах (в одних и тех же фотопериодических условиях), чем природные популяции, что подтверждают и результаты нашего исследования.

Как было показано в предыдущих исследованиях (Kutcherov et al., 2015), могут существовать различные способы адаптации насекомых к окружающей среде. В результате эволюционных процессов возникают разнообразные формы трофической и фотопериодической пластичности температурных норм развития. Они постепенно приобретают все большее значение и могут обеспечить тонкую и быструю подстройку к условиям среды в локальных местообитаниях на разных широтах, изменяя характер зависимости скорости развития от температуры в ответ на удлинение или сокращение дня или при переходе на новые виды пищи. Таким образом, ограниченность географической изменчивости температурных норм развития можно частично объяснить разнообразием проявлений их трофических и фотопериодических модификаций.

Вес и линейные размеры имаго

В обеих популяциях *H. axyridis* самки крупнее самцов, что характерно для многих видов насекомых (Stillwell et al., 2010). Температурная пластичность веса и длины заднего бедра, зависящая от фотопериодического режима и диеты личинок, у самок и самцов проявляется одинаково. Длина заднего бедра имаго положительно коррелирует с весом молодых, не начавших питаться, особей и варьирует в зависимости от условий эксперимента таким же образом, как и вес. Поэтому вес не питавшихся имаго *H. axyridis* можно считать в целом характеристикой размеров жуков, что позволяет использовать в дальнейших исследованиях только один параметр для оценки размеров особей.

Популяции различаются особенностями проявления температурной пластичности веса (и размеров) имаго. В целом у *H. axyridis* из иркутской популяции наблюдается

возрастание веса с ростом температуры во всех экспериментальных режимах, более выраженное в случае питания личинок яйцами зерновой моли в короткодневном режиме (см. рис. 2, в). Жуки из сочинской популяции демонстрируют более сложную зависимость веса от температуры. В условиях короткого дня, как и у *H. axyridis* иркутской популяции, происходит увеличение веса имаго с ростом температуры, более заметное при кормлении личинок яйцами зерновой моли. В то же время в длиннодневном режиме с повышением температуры питание личинок тлями приводит к уменьшению веса имаго, а при питании яйцами зерновой моли изменения веса имаго не происходит. Таким образом, в зависимости от фотопериодических условий и диеты личинок особенности проявления температурной пластичности веса (и линейных размеров) имаго могут оказаться диаметрально противоположным и различаться у *H. axyridis* из разных популяций. В нашем эксперименте только в одном случае из восьми (при выкармливании тлями личинок сочинской популяции в длиннодневных условиях: см. рис. 1, б) соблюдается правило о характере зависимости размеров эктотермных организмов от температурных условий («temperature–size rule»), согласно которому особи с большим весом должны появляться при низких температурах (Atkinson, 1994). В короткодневных условиях отмечено увеличение веса имаго с ростом температуры, при которой развивались личинки и куколки, наиболее отчетливое в случае питания личинок яйцами зерновой моли. Аналогичная реверсия правила «температура–размер» отмечена, например, у табачного бражника *Manduca sexta* при выращивании гусениц на неподходящем кормовом растении (Diamond, Kingsolver, 2010). В настоящее время для многих видов насекомых продемонстрированы различные проявления температурной пластичности веса имаго, зависящие от фотопериодических условий и корма при выращивании преимагинальных стадий (Diamond, Kingsolver, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011б; Kutcherov et al., 2011; Лопатина и др., 2011а; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Reznik et al., 2015а; Гусев, Лопатина, 2018). Кроме того, степень выраженности температурной пластичности веса имаго может различаться у особей из разных географических популяций (Kingsolver et al., 2007; Лопатина и др., 2011б; Diamond, Kingsolver, 2012; Hassall, 2013; Kutcherov et al., 2015; Лопатина, Гусев, 2019), что подтверждают результаты нашего исследования.

ВЫВОДЫ

1. Несмотря на достаточно длительное разведение в лаборатории, популяции *H. axyridis* из Сочи и Иркутска продолжают демонстрировать различия в физиологических реакциях на фотопериодические условия и диету личинок.
2. Популяции *H. axyridis* различаются по степени влияния пищи на преимагинальное развитие, которое выражается в изменении соотношения полов вследствие неодинаковой смертности самок из Сочи и Иркутска, вызванной питанием личинок яйцами зерновой моли или тлями.
3. Питание личинок менее подходящим кормом (яйцами зерновой моли) замедляет развитие особей из инвазионной сочинской популяции *H. axyridis* слабее, чем особей из автохтонной иркутской популяции, особенно при высокой температуре. Таким образом, особи из сочинской популяции менее чувствительны к неблагоприятной пище.
4. Фотопериодическая и трофическая пластичность температурных норм развития по-разному проявляется у особей из двух исследованных популяций, что может иметь определяющее значение в процессе адаптации *H. axyridis* к локальным условиям ме-

стообитания. В то же время межпопуляционные различия по температурным нормам развития невелики.

5. Температурная зависимость веса и линейных размеров имаго может проявляться диаметрально противоположным образом в зависимости от фотопериодических условий и питания при развитии личинок и значительно различаться у разных популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н. А. Беляковой (Всероссийский институт защиты растений РАН, С.-Петербург–Пушкин) за предоставление лабораторных популяций *H. axyridis* для проведения экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-04-00185 -а), гранта СПбГУ (проект № 1.40.503.2017) и гостемы ЗИН № АААА-А19-119020690082-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белякова Н. А., Балуева Е. Н. 2007. Перспективы использования полиморфных культур и бессамцовых линий *Harmonia axyridis* для биологической защиты. Информационный бюллетень ВПРС МОББ **38**: 35–39.
- Гусев И. А., Лопатина Е. Б. 2018. Температурный и фотопериодический контроль развития зеленого древесного щитника *Palomena prasina* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) в Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **97** (4): 585–606. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36476694>
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. Энтомологическое обозрение **89** (1): 33–61.
- Кожанчиков И. В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа, 283 с.
- 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.
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011а. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 249–271. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16495807>
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011б. Половой диморфизм по фотопериодической пластичности массы тела у щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula*. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (5): 388–390. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16772825>
- Лопатина Е. Б. 2018. Пластичность температурных норм развития насекомых. Евразийский энтомологический журнал **17** (1): 63–72. doi: 10.15298/euroasentj.17.1.07
- Лопатина Е. Б., Гусев И. А. 2019. Новая форма фенотипической пластичности температурных норм развития у клопа *Graphosoma lineatum* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae). Энтомологическое обозрение **98** (2): 255–280. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38027372>
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. 2011а. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жуужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 491–503. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17047009>
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Дубовиков Д. А., Соколова И. В. 2011б. Адаптивная широтная изменчивость продолжительности и температурных норм развития жуужелицы *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae). Энтомологическое обозрение **90** (4): 723–732.
- Медников Б. М. 1966. Эволюционные аспекты термоллабильности развития насекомых. Успехи современной биологии **61** (2): 247–259.
- Медников Б. М. 1987. Проблемы видообразования и адаптивные нормы. Журнал общей биологии **48**: 15–26.
- Резник С. Я. 2010. О влиянии корма и фотопериода на развитие личинок *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **89** (2): 273–278. https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/addpages/Andrey_Ukrainsky_Library/References_files/Reznik10.pdf

- Резник С. Я., Войнович Н. Д. 2015. Влияние температуры и фотопериода на скорость развития *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **94** (2): 290–299. https://www.zin.ru/labs/expent/PDFs/Reznik_Voinovich_2015_Rus.pdf или <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23770675>
- 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. <https://elibrary.ru/item.asp?id=23220252>
- 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. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29961627>
- Резник С. Я., Овчинников А. Н., Белякова Н. А., Овчинникова А. А. 2019. Устойчивость к голоданию личинок из инвазивной и автохтонной популяций азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **98** (1): 20–34. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37068980>
- Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015а. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **51** (3): 222–234. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23327297>
- Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015б. Температурные нормы развития и их фотопериодическая модификация у брянской популяции бабочки *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Вестник Санкт-Петербургского университета **91** (3): 19–35. <https://cyberleninka.ru/article/n/temperaturnye-normy-razvitiya-i-ih-fotoperiodicheskaya-modifikatsiya-ubryanskoj-populyatsii-babochki-inachis-io-lepidoptera/viewerhttps://www.elibrary.ru/item.asp?id=24307662>
- Aksit T., Cakmak I., Ozer G. 2007. Effect of temperature and photoperiod on development and fecundity of an acarophagous ladybird beetle, *Stethorus gilvifrons*. Phytoparasitica **35** (4): 357–366. <https://doi.org/10.1007/BF02980698>
- Ali M. A., El-Saeedy A. A. 1981. Influence of temperature, photoperiod and hostplant on the bionomics of the melon ladybird *Epilachna chrysomelina* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie **91**: 256–262.
- Angilletta M. J. 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. New York: Oxford University Press, Inc., 304 p.
- Atkinson D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? Advances in Ecological Research **25**: 1–58.
- Belyakova N. A., Reznik S. Ya. 2013. First record of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Caucasus. European Journal of Entomology **110** (4): 699–702. doi: 10.14411/eje.2013.093 или <https://www.eje.cz/pdfs/eje/2013/04/19.pdf>
- Berkvens N., Bonte J., Berkvens D., Tirry L., De Clercq P. 2008. Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). BioControl **53** (1): 211–221. <http://hdl.handle.net/1854/LU-387971>
- Bouton N., Iserbyt A., van Gossum H. 2011. Thermal plasticity in life-history traits in the polymorphic blue-tailed damselfly, *Ischnura elegans*: No differences between female morphs. Journal of Insect Science **11**: 112. <https://doi.org/10.1673/031.011.11201>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9379-1>
- Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. Journal of Applied Ecology **11** (2): 431–438. doi:10.2307/2402197
- Castro C. F., Almeida L. M., Penteadó S. R. C. 2011. The impact of temperature on biological aspects and life table of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Florida Entomologist **94** (4): 923–932. <https://doi.org/10.1653/024.094.0429>
- Castro-Guedes C. F., Almeida L. M., Penteadó S. R. C., Moura M. O. 2016. Effect of different diets on biology, reproductive variables and life and fertility tables of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Revista Brasileira de Entomologia **60** (3): 260–266. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.03.003>
- Court J., Benedict M. Q. 2014. A meta-analysis of the factors influencing development rate variation in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). BMC Ecology **14** (3). <https://doi.org/10.1186/1472-6785-14-3>
- Diamond S. E., Kingsolver J. G. 2010. Environmental dependence of thermal reaction norms: host plant quality can reverse the temperature–size rule. The American Naturalist **175** (1): 1–10. <https://doi.org/10.1086/648602>
- Diamond S. E., Kingsolver J. G. 2012. Host plant adaptation and the evolution of thermal reaction norms. Oecologia **169** (2): 353–360. doi:10.1007/s00442-011-2206-7

- Gotthard K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *Journal of Evolutionary Biology* **11** (1): 21–39. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11010021.x>
- Gotthard K. 2004. Growth strategies and optimal body size in temperate parargini (так! Правильно – parargine. Ред.) butterflies. *Integrative and Comparative Biology* **44** (6): 471–479. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.471>
- Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. 2000. Individual state controls temperature dependence in a butterfly (*Lasiommata maera*). *Proceedings of the Royal Society B* **267** (1443): 589–593. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1042>
- Groeters F. R. 1992. Geographic conservatism of development rate in the milkweed oleander aphid, *Aphis nerii*. *Acta Oecologica* **13**: 649–661.
- Hassall C. 2013. Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. *Ecography* **36**: 894–903. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00018.x
- Honěk A., Brabec M., Martinková Z., Dixon A. F. G., Pekár S., Skuhrovec J. 2019. Factors determining local and seasonal variation in abundance of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Central Europe. *European Journal of Entomology* **116**: 93–103. doi: 10.14411/eje.2019.011 или <https://www.eje.cz/pdfs/eje/2019/01/11.pdf>
- Honěk A., Jarošík V., Martinková Z., Novák I. 2002. Food induced variation of thermal constants of development and growth of *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *European Journal of Entomology* **99** (2): 241–252. doi: 10.14411/eje.2002.033 или <https://www.eje.cz/pdfs/eje/2002/02/13.pdf>
- Ikemoto T., Takai K. 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environmental Entomology* **29** (4): 671–682. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.4.671>
- Kingsolver J. G., Massie K. R., Ragland G. J., Smith M. H. 2007. Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature–size rule. *Journal of Evolutionary Biology* **20** (3): 892–900. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01318.x>
- Kingsolver J. G., Shlichta J. G., Ragland G. J., Massie K. R. 2006. Thermal reaction norms for caterpillar growth depend on diet. *Evolutionary Ecology Research* **8**: 703–715. <http://jgking.web.unc.edu/files/2012/06/Kingsolveretal.EvoEcoResearch.2006.pdf>
- Koch R. L. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science* **3** (32): 1–16. doi: 10.1093/jis/3.1.32
- Koch R. L., Galvan T. L. 2008. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. *BioControl* **53** (1): 23–35. <https://doi.org/10.1007/s10526-007-9121-1>
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology* **57** (7): 892–898. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.028>
- Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. 2015. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **154** (3): 228–241. <https://doi.org/10.1111/eea.12274>
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Balashov S. V. 2018. Convergent photoperiodic plasticity in developmental rate in two species of insects with widely different thermal phenotypes. *European Journal of Entomology* **115**: 624–631. doi: 10.14411/eje.2018.060 или <https://www.eje.cz/pdfs/eje/2018/01/60.pdf>
- Kutcherov D., Lopatina E. B., Yermakov S. 2019. Effects of temperature and photoperiod on the immature development in *Cassida rubiginosa* Müll. and *C. stigmatica* Sffr. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Scientific Reports* **9**, 10047. doi.org/10.1038/s41598-019-46421-3
- LaMana M. L., Miller J. C. 1998. Temperature-dependent development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* **27** (4): 1001–1005. https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/addpages/Andrey_Ukrainsky_Library/References_files/LaMana98.pdf
- Liefting M., Hoffmann A. A., Ellers J. 2009. Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*. *Evolution* **63** (8): 1954–1963. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00683.x>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009743>
- Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. 2007. 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). *European Journal of Entomology* **104**: 23–31. doi: 10.14411/eje.2007.004
- Lopatina E. B., Kutcherov D. A., Balashov S. V. 2014. The influence of diet on the duration and thermal sensitivity of development in the linden-bug *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Physiological Entomology* **39** (3): 208–216. <https://doi.org/10.1111/phen.12063>
- MacLean H. J., Gilchrist G. W. 2019. Temperature, photoperiod and life history traits in *Drosophila subobscura*. bioRxiv preprint doi: <https://doi.org/10.1101/717967>

- Nakamura K., 2002. Effect of photoperiod on the size–temperature relationship in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum*. *Journal of Thermal Biology* **27** (6): 541–546. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00028-1)
- Na J. H., Ryoo M. I. 2000. The influence of temperature on development of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) on dried vegetable commodities. *Journal of Stored Products Research* **36**: 125–129. <http://directory.umm.ac.id/Data%20Elmu/jurnal/J-g/Jurnal%20of%20Stored%20Products%20Research/Vol%2036.Issue2.Apr2000/285.pdf> или DOI:10.1016/S0022-474X(99)00039-9
- Nylin S. 1994. Seasonal plasticity and life-cycle adaptations in butterflies. In: H. V. Danks (ed.). *Insect Life-cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 41–67.
- Nylin S., Gotthard K. 1998. Plasticity in life history traits. *Annual Review of Entomology* **43**: 63–83. doi: 10.1146/annurev.ento.43.1.63
- 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. doi 10.1007/s10530-015-0848-9 или <https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/ukrpdf15.htm>
- 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**: 469–475. doi: 10.14411/eje.2016.061 или <https://www.eje.cz/pdfs/eje/2016/01/61.pdf>
- Padua L. E. M., Parra J. R. P., Rossi M. M. 1996. Relationship between nutritional and thermal requirements of *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879, reared on different hosts. In: *Proceedings of XX International Congress of Entomology*, Firenze, Italy, August 25–31, 1996, p. 329.
- Pazyuk I. M., Musolin D. L., Reznik S. Ya. 2014. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology* **138** (1, 2): 36–44. <https://doi.org/10.1111/jen.12079>
- Petersen C., Woods H. A., Kingsolver J. G. 2000. Stage-specific effects of temperature and dietary protein on growth and survival of *Manduca sexta* caterpillars. *Physiological Entomology* **25** (1): 35–40. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00163.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00849.x>
- Raak-van den Berg C. L., Wopke van der Werf L. Y., de Jong P. W., van Lenteren J. C. 2017. Life history of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: A global meta-analysis. *BioControl* **62**: 283–296. doi: 10.1007/s10526-017-9805-0
- Ramos T. O., Santos-Cividanes T. M., Cividanes F. J., Santos L. C. 2014. *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae): Biological aspects and thermal requirements. *Advances in Entomology* **2** (1): 42–46. <http://www.scirp.org/journal/PaperInformation.aspx?PaperID=41830>
- Ratte H. T. 1985. Temperature and insect development. In: K. H. Hoffmann (ed.). *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer Verlag, p. 33–66.
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P. 2011. Photoperiodic control of development and reproduction in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **108** (3): 385–390. doi: 10.14411/eje.2011.048
- Reznik S. Y., Dolgovskaya M. Y., Ovchinnikov A. N. 2015a. Effect of photoperiod on adult size and weight in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **112** (4): 642–647. doi: 10.14411/eje.2015.081
- Reznik S. Y., Dolgovskaya M. Y., Ovchinnikov A. N., Belyakova N. A. 2015b. Weak photoperiodic response facilitates the biological invasion of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* **139** (4): 241–249. <https://doi.org/10.1111/jen.12158>
- Ricupero M., Dai C., Siscaro G., Russo A., Biondi A., Zappala L. 2020. Potential diet regimens for laboratory rearing of the harlequin ladybird. *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10021-2>
- Roff D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 527 p.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1077-6>
- Sakurai H., Yoshida N., Kobayashi Ch., Takeda S. 1991. Effects of temperature and day length on oviposition and growth of lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii*. *Research Bulletin of the Faculty College of Agriculture, Gifu University* **56**: 45–50.
- Santos N. R. P., Santos-Cividanes T. M., Matos B. A., Anjos A. C. R. 2009. Biological aspects *Harmonia axyridis* fed with two prey and intraguild predation with *Eriopsis connexa*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **44** (11): 554–560. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2013001100001>

- Saska P. 2005. Contrary food requirements of the larvae of two *Curtonotus* (Coleoptera: Carabidae: *Amara*) species. *Annals of Applied Biology* **147** (2): 139–144. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.00016.x>
- Saska P., Honěk A. 2003. Temperature and development of central European species of *Amara* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology* **100** (4): 509–515. <https://www.eje.cz/pdfs/eje/2003/04/10.pdf>
- Sloggett J. J. 2012. *Harmonia axyridis* invasions: Deducing evolutionary causes and consequences. *Entomological Science* **15** (3): 261–273. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2012.00519.x>
- Soares A. O., Coderre D., Schanderl H. 2004. Dietary self-selection behaviour by the adults of the aphidophagous ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Animal Ecology* **73** (3): 478–486. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00822.x>
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 1995. *The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Edition 3. New York: Freeman and Company, 887 p.
- Stamp N. E., Bowers M. D. 1990. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. *Ecology* **71** (3): 1031–1039. <https://doi.org/10.2307/1937371>
- Stearns S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press, 264 p.
- Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox C. W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of body size affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology* **55**: 227–245. doi: 10.1146/annurev-ento-112408-085500
- Teder T. 2014. Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: a meta-analysis in insects. *Functional Ecology* **28** (2): 479–486. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12172>
- Ueno H., 2003. Genetic variation in larval period and pupal mass in an aphidophagous ladybird beetle (*Harmonia axyridis*) reared in different environments. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **106** (3): 211–218. doi: 10.1046/j.1570-7458.2003.00027.x
- 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. doi: 10.1007/s10530-013-0571-3

PHENOTYPIC PLASTICITY OF THE THERMAL REACTION NORMS FOR DEVELOPMENT OF THE MULTICOLORED ASIAN LADYBIRD, *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

E. B. Lopatina, S. Ya. Reznik, A. N. Ovchinnikov, A. A. Ovchinnikova,
O. S. Bezman-Moseyko, E. V. Gritsenko

Key words: *Harmonia axyridis*, Coccinellidae, temperature, photoperiod, diet, developmental rate, weight, the thermal reaction norms for development, phenotypic plasticity.

SUMMARY

Phenotypic plasticity of insect thermal reaction norms (TRN) (thermal threshold, coefficient of thermal sensitivity, and sum of degree-days) ensures precise adjustment of seasonal cycle to local environments by changing the pattern of temperature dependence of the developmental rate. In different geographic populations, the plasticity of TRN can be manifested in different ways. We investigated photoperiodic and trophic plasticity of TRN, weight and structural size (hind femur length) of the Multicolored Asian ladybird, *Harmonia axyridis* from native (Irkutsk) and invasive (Sochi) laboratory populations. Each population was tested in 16 experimental treatments, i. e. combinations of 4 temperatures (17, 20, 24 and 28°C), 2 photoperiods (10 and 16 h of light per day), and 2 larval diets (frozen eggs of the grain moths *Sitotroga cerealella* and larvae and adults of the green peach aphid *Myzus persicae*). Eggs developed at a temperature of 20°C; first instar larvae were distributed among experimental sets. We have demonstrated that under both photoperiodic regimes feeding on low quality diet (eggs of the grain moth) resulted in disproportional (uneven in different temperature regimes, more strongly manifested at low temperature) delay in preimaginal development of individuals from both populations. The temperature thresholds of preimaginal development increased. When larvae were fed with eggs of the grain moth the thermal sensitivity of development in individuals from Irkutsk population of *H. axyridis* decreased (the slope of the regression line to the abscissa axis decreased, which is an indicator of a decline in the temperature sensitivity of development), whereas it did not change in

individuals from Sochi population (the slope of the regression line did not change). In individuals from Irkutsk population of *H. axyridis* photoperiodic plasticity of TRN was practically absent. In individuals from Sochi population with feeding both on aphids and on the moth eggs short day conditions resulted in a decrease in the temperature threshold and in the thermal sensitivity of development: at temperatures of 17 and 20°C, development under the short day conditions was faster than that under the long day conditions, whereas at 28°C, on the contrary, it was slightly slower. In *H. axyridis* from the both studied populations, the temperature plasticity of the adult weight (as well as the hind femur length) manifested itself in different ways and to varying degrees, depending on the photoperiodic conditions of larval rearing and diet. With increasing temperature, the adult weight could decrease, increase, or remain constant. Despite the rather long-term breeding in the laboratory, the *H. axyridis* populations from Sochi and Irkutsk have retained differences in physiological responses to photoperiodic conditions and larval diet.