

УДК 591.5(595.763.79)

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ И ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ САМОК
ИЗ МОСКОВСКОЙ, БЕЛГОРОДСКОЙ И СОЧИНСКОЙ
ПОПУЛЯЦИЙ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ
HARMONIA AXYRIDIS (PALLAS) (COLEOPTERA,
COCCINELLIDAE)**

© 2021 г. Н. А. Белякова, ^{1*} А. Н. Овчинников, ^{1,2**}
О. С. Безман-Мосейко, ^{2***} С. Я. Резник ^{1,2****}

¹ Всероссийский институт защиты растений РАН
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия

² Зоологический институт РАН

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

*e-mail: belyakovana@yandex.ru, **e-mail: anovchi@gmail.com,

*** e-mail: bezman-moseyko@mail.ru,

****e-mail: reznik1952@mail.ru (автор, ответственный за переписку)

Поступила в редакцию 16.07.2021 г.

После доработки 14.08.2021 г.

Принята к публикации 14.08.2021 г.

Инвазии насекомых нередко сопровождаются изменениями фенотипической структуры популяций и фотопериодических реакций, регулирующих сезонные циклы активности. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* относительно недавно была отмечена в Краснодарском крае и с тех пор наблюдается ее постепенное продвижение в Центральную Россию. Сравнительное исследование особей, собранных в 2020 г. в Сочи, Белгородской и Московской областях, показало, что различия между популяциями по фенотипическому составу недостоверны. Доля светлоокрашенной морфы *succinea* составляла 77–83 %, среди темноокрашенных морф преобладала *spectabilis* (13–20 %). Лабораторные эксперименты показали, что фотопериодические реакции, индуцирующие диапаузу, у самок из всех трех исследованных популяций выражены слабо. При сравнительном анализе у представителей московской и белгородской популяций отмечены лишь небольшое усиление тенденции к индукции диапаузы и некоторое замедление репродуктивного созревания.

Ключевые слова: диапауза, фотопериод, фенотипическая структура, изменчивость, инвазии, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

DOI: 10.31857/S0367144521030011

Объект нашего исследования – хищник-афидофаг и злостный инвайдер, азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae), происходящая из Восточной Азии и к настоящему времени обнаруженная во многих странах Европы, Северной и Южной Америки и Африки (Roy, Wajnberg, 2008; Lombaert et al., 2010; Brown et al., 2011; Roy et al., 2016). В Российской Федерации *H. axyridis* был впервые отмечен на Черноморском побережье Северного Кавказа (Коротяев, 2013; Орлова-Беньковская, 2013; Украинский, 2013; Belyakova, Reznik, 2013) и с тех пор наблюдается постепенное продвижение этого вида на север в центр Европейской России (Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Захаров, 2015; Горячева, Блехман, 2016; Sazhnev et al., 2020). Кроме того, за последние 2–3 года инвазионные популяции азиатской божьей коровки продвинулись на восток до Ульяновской обл. и Казани (Ruchin et al., 2020). При этом современная западная граница естественного ареала *H. axyridis* проходит в районе Екатеринбурга, а по некоторым данным достигает Уфы (Хабибуллин, 2009; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015; Андрианов и др., 2018). Таким образом, расстояние между европейской и сибирской популяциями в настоящее время составляет от 600 до 1000 км. Исходя из скорости продвижения европейской популяции *H. axyridis* на восток, а сибирской – на запад, можно предположить возможность первых контактов инвазионных и автохтонных популяций уже через несколько лет. Целесообразно поэтому оценить специфику европейских инвазионных популяций до момента их встречи с автохтонными сибирскими, чтобы в будущем иметь точку отсчета при отслеживании процессов гибридизации.

Материал для исследований был отобран из московской, белгородской и сочинской популяций, которые находятся на разных стадиях инвазионного процесса: В Сочи и Белгороде азиатская божья коровка выявлена более 10 лет назад, в Москве первые очаги массового размножения обнаружены в 2020 г. Кроме того, данные популяции обитают в разных климатических условиях.

Второй целью нашей работы была сравнительная оценка фенотипической структуры инвазионных популяций азиатской божьей коровки, которой свойствен значительный полиморфизм по рисунку надкрылий. Известны десятки морф *H. axyridis*, различия между которыми определяются множественными аллелями одного аутосомного локуса (Dobzhansky, 1924; Tan, 1946). На Дальнем Востоке доминирует светлоокрашенная морфа *succinea*, в Сибири – темноокрашенная морфа *axyridis*. Фенотипическая структура автохтонных популяций отличается высокой стабильностью: доля доминирующих морфотипов остается неизменной в течение десятилетий (Dobzhansky, 1924; Воронцов, Блехман, 1986; Холин, 1988; Белякова, 2012; Андрианов и др., 2018). Учитывая этот факт, было бы весьма интересно исследовать фенотипическую структуру инвазионных популяций.

Кроме того, было проведено сравнение фотопериодических реакций, индуцирующих диапаузу и тем самым обеспечивающих синхронизацию сезонных циклов развития с динамикой факторов окружающей среды (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Tougeron, 2019). Сезонные циклы насекомых, как правило, адаптированы к особенностям локального климата, и поэтому расселение за пределы естественного (исходного) ареала сопровождается соответствующими изменениями основных параметров фотопериодических реакций (Саулич, 1999). Однако среди насекомых встречаются и исключения из этого правила. Так,

например, широкомасштабная инвазия азиатской божьей коровки из Восточной Азии в Южную, Западную и Центральную Европу сопровождалась не изменением, а ослаблением фотопериодической реакции; основная роль в регуляции сезонного цикла при этом перешла к трофической индукции диапаузы (Reznik et al., 2015).

Целью данной работы был поиск ответов на вопросы: 1) меняется ли фенотипическая структура популяций и 2) сохраняется ли тенденция к ослаблению фотопериодической индукции диапаузы при расширении ареала *H. axyridis* в европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе были использованы три лабораторные популяции *H. axyridis*, происходящие от особей, собранных осенью 2020 г.

1. Сочинская популяция – от 125 имаго, собранных в зимовочных скоплениях в жилом доме в пос. Каткова Щель (Лазаревский р-н Большого Сочи, 43.9° N, 39.4° E) в третьей декаде ноября 2020 г.

2. Белгородская популяция – от 133 имаго, собранных в зимовочных скоплениях в жилом доме в г. Шебекино (Белгородская обл., 50.4° N, 36.9° E) во второй декаде октября 2020 г.

3. Московская популяция – от 184 имаго, куколок и личинок старших возрастов, собранных в очагах тли на деревьях и кустарниках в Московской обл. в г. Раменское (55.6° N, 38.2° E) и пос. Большие Вязёмы (55.6° N, 37.0° E) во второй декаде октября 2020 г.

Фенотипическая структура

Фенотипическую структуру сравниваемых популяций исследовали только по особям, собранным в естественных условиях. Имаго сортировали по рисунку надкрылий, выделяя морфы *succinea* (далее – SUC), *spectabilis* (далее – SPC), *conspiqua* (далее – CON) и *axyridis* (далее – АХУ) (Dobzhansky, 1924). Для сравнения фенотипического состава популяций разного географического происхождения рассчитывали показатель сходства популяций r , который определяется по формуле

$$r = \sqrt{p_1q_1 + p_2q_2 + \dots + p_nq_n},$$

где $p_1, p_2 \dots p_n$ – частоты морф в первой популяции (выборке) (в долях единицы), а $q_1, q_2 \dots q_n$ – частоты соответствующих морф во второй популяции (выборке) (в долях единицы) (Животовский, 1991). Эти подсчеты производили с помощью программы Excel 2010.

Фотопериодические реакции

До опытов коровок на протяжении 2 или 3 поколений разводили в Лаборатории биометода Всероссийского НИИ защиты растений на злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. (Hemiptera, Aphididae) при температуре 20–25 °C и длине дня 18 ч. Эксперименты были проведены в Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН (ЗИН). Личинки всех особей, использованных в опытах, развивались при температуре 25 °C и длине дня 14 ч, питаясь персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.), разводимой на проростках бобов *Vicia faba* L. Куколок содержали при тех же

условиях, а вышедших имаго не более чем через 24 ч после отрождения помещали в пластиковые чашки Петри диаметром 60 и высотой 15 мм и распределяли между фотопериодическими режимами С : Т = 10 : 14, 12 : 12, 14 : 10 и 16 : 8 (приведена продолжительность светлого и темного периода в часах). Температура (25 °С) была одинаковой при всех фотопериодах.

Во время опыта жуков кормили замороженными яйцами зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Oliv.) (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенными 30%-ным раствором сахара к кусочку картона. Кроме того, в каждую чашку Петри была помещена пластиковая пробирка с водой, заткнутая ватным тампоном. Влажность воздуха (около 70 %) во всех вариантах опыта была одинаковой, корм всегда имелся в избытке. Все чашки ежедневно осматривали для определения даты начала откладки яиц. По завершении опыта (через 20 дней) всех самок, не начавших откладку яиц, вскрывали. Возраст самок для вскрытия был выбран на основании результатов предшествующих исследований: в условиях длинного дня к этому времени большинство не диапаузирующих особей начинает откладку яиц (Reznik et al., 2015). При вскрытии состояние яичников и жирового тела оценивали по следующим 4-балльным шкалам.

Стадии развития яичников.

1. Неразвитые. Фолликулы не выражены или их ширина не превышает ширину гермария.
2. Слабо развитые. Ооциты переходят в вителлярый, увеличиваются в размерах, но фолликулы еще прозрачные.
3. Средне развитые. Фолликулы хорошо различимы, непрозрачные.
4. Полностью развитые. В яичниках присутствуют сформированные яйца.

Стадии развития жирового тела.

1. Неразвитое. Жировое тело прозрачное, практически незаметно, хорошо различимы внутренние органы и внутренняя поверхность тергитов брюшка.
2. Слабо развитое. Ткань жирового тела представлена небольшими глобулами, частично заполняющими пространство между внутренними органами.
3. Средне развитое. Ткань жирового тела состоит из собранных в многочисленные лопасти глобул, обволакивает внутренние органы со всех сторон.
4. Полностью развитое. Ткань жирового тела состоит из крупных глобул с включениями, занимает весь свободный объем брюшка жука. Внутренние органы полностью скрыты в складках жирового тела.

Такие или подобные шкалы были использованы для описания состояния яичников и жирового тела в наших предшествующих исследованиях (Reznik et al., 2021) и в работах многих других авторов (Вагина, 1974; Kono, 1982; Sakurai et al., 1992; Osawa, 2005; Esquivel, 2011; Musolin, 2012; Raak-van den Berg et al., 2012; Gao et al., 2019).

В общей сложности в опытах было изучено 689 самок (не менее 50 из каждой популяции при каждом фотопериоде). Особи, погибшие в ходе эксперимента, не учитыва-

лись. Для статистической обработки результатов опытов применяли корреляционный анализ, дисперсионный анализ, пробит-анализ и критерий χ^2 . Все вычисления выполняли с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фенотипическая структура

Достоверных различий по фенотипической структуре между тестируемыми выборками не выявлено. Коэффициент сходства при попарном сравнении популяций составлял 0.994–0.998. Во всех популяциях (Сочи, Белгородская и Московская обл.) с частотой 77–83 % доминировала светлоокрашенная морфа SUC (рис. 1). Среди темноокрашенных морф преобладала SPC (13–20 %). Частота CON не превышала 2–4 %. Редкая для Европы морфа АХУ была выявлена только у одного экземпляра из белгородской популяции.

Судя по этим данным, по фенотипическому составу белгородская, сочинская и московская популяции *H. axyridis* близки к западноевропейским инвазионным и к дальневосточным автохтонным популяциям, которые были исходным источником инвазии (Lombaert et al., 2010). В Западной Европе доля светлоокрашенных особей морфы SUC колеблется от 70 до 97 %, причем какой-либо корреляции между этим показателем и климатическими условиями, сезоном (временем сбора) или биотопическими

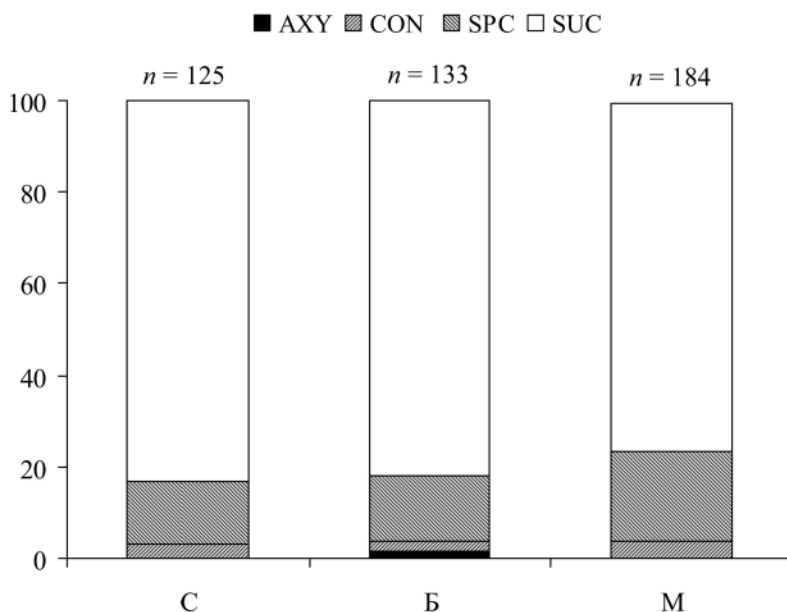


Рис. 1. Фенотипическая структура сочинской, белгородской и московской популяций *Harmonia axyridis* (Pall.).

По горизонтальной оси – популяции (С – сочинская, Б – белгородская, М – московская); по вертикальной оси – процентная доля морф (АХУ – *axyridis*, CON – *conspiqua*, SPC – *spectabilis*, SUC – *succinea*).

Над столбцами гистограммы – объемы выборок.

особенностями мест сбора выявить не удалось (Adriaens et al., 2008; Brown et al., 2008; Honěk et al., 2020). Сходные частоты морф отмечены в удаленных регионах, различающихся по климатическим условиям, например в Испании, Великобритании и Итальянских Альпах, где доля SUC составляет 78–79 % (Honěk et al., 2020). В Белоруссии (Гродно, Брестская обл. и Минск) отмечено значительное доминирование SUC на уровне 96–97 % (Круглова и др., 2020), а в соседней Белгородской области, по нашим данным, этот показатель ниже – 83 % (см. рис. 1). На юго-востоке европейского ареала *H. axyridis* доля SUC составляет 70–80 % в Киеве (Некрасова, Титар, 2016), 80–89 % в Крыму (Захаров, Романов, 2017), около 80 % на равнинных территориях Краснодарского края (Орлова-Беньковская, 2014) и, по нашим данным, 82 % в Сочи (см. рис. 1). Следует отметить, что в целом макрогеографическая изменчивость фенотипического состава *H. axyridis* на территории европейского инвазионного ареала выше, чем в дальневосточных автохтонных популяциях, где в течение десятилетий отмечается стабильное доминирование морфы SUC на уровне 85–90 % (Холин, 1990; Белякова, 2011).

Фотопериодические реакции

Предварительный анализ результатов вскрытия показал, что, как и следовало ожидать, степень развития яичников отрицательно коррелировала со степенью развития жирового тела (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $r = -0.898$, $N = 689$, $p < 0.001$). Для дальнейшего анализа результатов опыта все самки были разделены на 4 категории (табл. 1). Самки с неразвитыми или слабо развитыми яичниками и со средне или полностью развитым жировым телом считались диапаузирующими. Все самки с полностью развитыми яичниками (их было большинство) считались репродуктивно активными. Самки со средне развитыми яичниками рассматривались как находящиеся в промежуточном (переходном) состоянии. И, наконец, единичные особи, у которых неразвитыми или слабо развитыми были и яичники, и жировое тело, рассматривались как неправильно развившиеся, недокормившиеся или больные и были исключены из дальнейшего анализа.

Пробит-анализ всей совокупности данных (табл. 2) показал, что фотопериод достоверно влиял на соотношение количества диапаузирующих и репродуктивно активных самок. Как видно из коэффициентов регрессии, при длинном дне доля диапаузирую-

Таблица 1. Развитие яичников и жирового тела у разных категорий самок *Harmonia axyridis* (Pall.) (в процентах от общего количества самок из всех популяций, развивавшихся при всех фотопериодах, $n = 689$)

Яичники	Жировое тело			
	Неразвитое	Слабо развитое	Средне развитое	Полностью развитое
Неразвитые	1.3 % – исключены из дальнейшего анализа		20.8 % – диапаузирующие	
Слабо развитые				
Средне развитые	5.9 % – промежуточное (переходное) состояние			
Полностью развитые	72.0 % – репродуктивно активные			

Таблица 2. Влияние фотопериода и популяционной принадлежности на процентную долю разных категорий самок *Harmonia axyridis* (Pall.). (результаты пробит-анализа: коэффициент регрессии C , его ошибка и достоверность влияния p , $n = 680$)

Факторы и кодировка	Категории самок		
	Диапаузирующие	Переходное состояние	Репродуктивно активные
Фотопериод (длина дня)	$C = -0.054 \pm 0.025$, $p = 0.028$	$C = -0.053 \pm 0.034$, $p = 0.125$	$C = 0.067 \pm 0.023$, $p = 0.004$
Популяция (1 – Сочи, 2 – Белгород, 3 – Москва)	$C = 0.135 \pm 0.067$, $p = 0.046$	$C = -0.116 \pm 0.093$, $p = 0.213$	$C = -0.073 \pm 0.063$, $p = 0.253$

щих самок была ниже, а доля созревших самок – выше, чем при коротком дне. Впрочем, фотопериодические реакции, регулирующие репродуктивную активность, у представителей всех исследованных популяций были выражены относительно слабо (рис. 2). Доля активных особей достоверно увеличивалась в условиях длинного дня только у самок из белгородской ($p = 0.006$) и московской ($p = 0.034$) популяций, а у самок из сочинской популяции статистическая достоверность этого эффекта была немного ниже пороговой ($p = 0.073$).

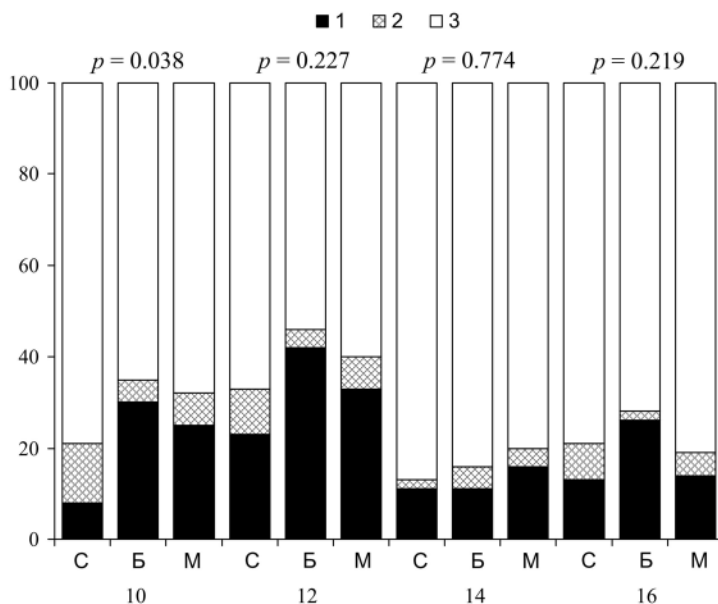


Рис. 2. Процентная доля самок *Harmonia axyridis* (Pall.) сочинской (С), белгородской (Б) и московской (М) популяций в разном репродуктивном состоянии в зависимости от фотопериода.

По горизонтальной оси: верхняя строка – популяции, нижняя строка – фотопериод (длина дня, ч); по вертикальной оси – процент самок разных категорий (1 – диапаузирующие, 2 – переходное состояние, 3 – репродуктивно активные). Над столбцами – достоверность межпопуляционных различий для каждого фотопериода по критерию χ^2 .

Межпопуляционные различия в целом также были слабыми и (с пороговой достоверностью) сказывались только на доле диапаузирувавших самок: особи из северных популяций диапаузировали несколько чаще. Раздельный анализ данных по фотопериодам показал, что межпопуляционные различия были достоверными только при коротком дне (10 ч): среди самок из белгородской и московской популяций доля диапаузирующих была выше, а доля созревших – ниже, чем среди самок из Сочи (рис. 2).

Подавляющее большинство (86.5 %) репродуктивно активных самок начали откладку яиц за время опыта. Двухфакторный дисперсионный анализ всей совокупности данных ($n = 429$) показал, что продолжительность созревания яйцекладущих самок (время от выхода из куколки до откладки первого яйца) с высокой достоверностью зависела от фотопериода ($F = 7.2$, $df = 3$, $p < 0.001$). Различия между популяциями были гораздо менее значимыми ($F = 3.6$, $df = 2$, $p = 0.029$), а взаимодействие этих факторов – недостоверным ($F = 1.5$, $df = 6$, $p = 0.173$). На рис. 3 видно, что самки из Сочи в целом созревали несколько быстрее, чем самки из Белгорода и Москвы, но достоверность этих различий, определенная для данных по отдельным фотопериодам, была ниже пороговой. Продолжительность созревания уменьшалась при длинном дне у представителей всех популяций, но однофакторный дисперсионный анализ показал, что у самок из Белгорода эта закономерность была статистически достоверной ($F = 7.6$, $df = 3$, $N = 126$, $p < 0.001$), а у самок из Сочи ($F = 0.7$, $df = 3$, $N = 156$, $p = 0.533$) и из Москвы ($F = 1.7$, $df = 3$, $N = 147$, $p = 0.181$) – недостоверной.

Анализ межпопуляционной (географической) внутривидовой изменчивости фотопериодических реакций, индуцирующих диапаузу, был осуществлен для многих видов из разных отрядов насекомых. В большинстве случаев выявлены существенные различия, в той или иной степени коррелирующие со спецификой локального климата. Не-

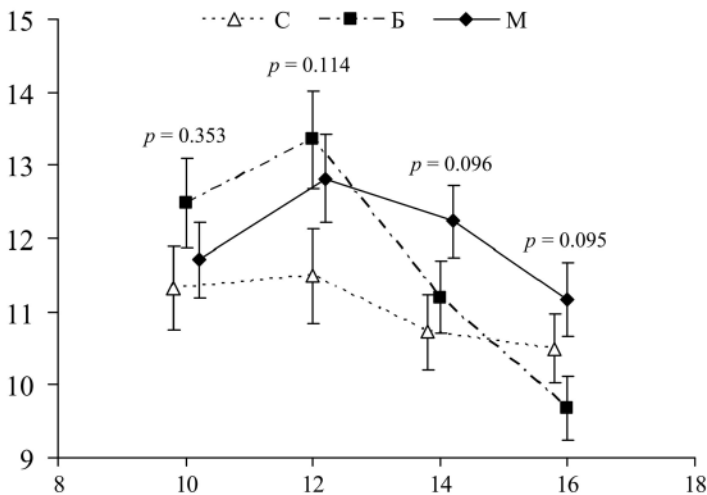


Рис. 3. Время репродуктивного созревания яйцекладущих самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из разных популяций в зависимости от фотопериода.

По горизонтальной оси – фотопериод (длина дня, ч); по вертикальной оси – время от выхода из куколки до начала откладки яиц самками из разных популяций (С – сочинская, Б – белгородская, М – московская; средние арифметические и ошибки средних). Над графиками – достоверность межпопуляционных различий для каждого фотопериода по результатам однофакторного дисперсионного анализа.

редко встречается клинальная изменчивость разных параметров фотопериодических реакций. Исследования, проведенные с широко распространенными видами насекомых, позволили даже сформулировать правило, согласно которому при изменении широты на 5° критический (пороговый) фотопериод сдвигается в среднем на 1.5 ч (Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004). Впрочем, у некоторых насекомых географическая изменчивость фотопериодических реакций не была обнаружена даже при сравнении весьма удаленных друг от друга популяций (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007).

Ряд исследований внутривидовой изменчивости фототермической регуляции диапаузы был проведен на видах сем. Coccinellidae (Hodek, 2012). Кардинально различаются, например, фотопериодические реакции, индуцирующие репродуктивную диапаузу у самок *Chilocorus bipustulatus* L., обитающих в Ленинградской обл. и в Средней Азии (Заславский, 1970). Различия выявлены и между популяциями *Coccinella septempunctata* L., удаленными друг от друга на гораздо меньшее расстояние: у особей, обитающих на о. Хонсю, как правило, индуцируется летняя диапауза, а особи, обитающие немного севернее, на о. Хоккайдо, к ней не способны (Ohashi et al., 2003). Сравнительное исследование фотопериодической индукции зимней диапаузы у представителей популяций *Hippodamia parenthesis* (Say), обитающих в США в диапазоне широт от 40 до 44°, также выявило существенную внутривидовую изменчивость (Obrycki, 2020). Впрочем, при сравнении фотопериодических реакций *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) из трех популяций (Канада, Турция и юг Франции) существенных различий не обнаружено (Obrycki et al., 1993).

Самая северная и самая южная из исследованных нами популяций *H. axyridis* (московская и сочинская) разделены расстоянием более 1300 км, разница в широте оставляет около 12°, среднегодовые температуры различаются более чем на 8°C, но выявленные различия в долях диапаузирующих и репродуктивно активных самок относительно невелики. В целом фотопериодическая индукция диапаузы у самок из всех трех изученных в данной работе инвазионных популяций выражена слабо: более половины особей созревает за время опыта при всех фотопериодах (см. рис. 2) и длительность созревания слабо зависит от длины дня (см. рис. 3), в то время как ранее исследованные самки из автохтонных сибирской и дальневосточной популяций при длинном дне созревают намного быстрее, чем при коротком (Reznik, Vaghina, 2011, 2013; Reznik et al., 2015).

Продвижение инвазионных популяций *H. axyridis* на север и адаптация к более холодному климату, вероятно, сопровождаются жесточайшим отбором: по некоторым данным, смертность зимующих имаго составляет 99.8% (Sazhnev et al., 2020). Возможно, отсутствие значительных различий между фотопериодическими реакциями особей, обитающих в резко различающихся климатических условиях, в данном случае объясняется тем, что в ходе расселения на север инвайдер сохранил относительную независимость сезонного цикла активности от длины светового дня (Reznik et al., 2015). Вероятно, именно поэтому наше исследование смогло выявить у представителей северных популяций азиатской божьей коровки лишь небольшое усиление тенденции к индукции диапаузы и некоторое замедление репродуктивного созревания.

БЛАГОДАРНОСТИ

За сбор материала авторы глубоко признательны Б. А. Борисову (Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Москва) и Л. Н. Бугаевой (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар), за помощь в проведении экспериментов – Л. С. Раменской и Т. Я. Умаровой (ЗИН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант РНФ № 20-66-47010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрианов Б. В., Блехман А. В., Горячева И. И., Захаров-Гезехус И. А., Романов Д. А. 2018. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis*: глобальная инвазия. М.: КМК, 143 с.
- 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. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17047005>
- Белякова Н. А. 2012. Полиморфизм *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в прибайкальской популяции. Зоологический журнал **91** (8): 961–966. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17845632>
- Вагина Н. П. 1974. Влияние фотопериодических условий на развитие яичников у среднеазиатской популяции хилокоруса *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **53** (1): 66–72.
- Виноградова Е. Б. 1991. Диапауза мух и ее регуляция. СПб.: Наука, 256 с.
- Воронцов Н. Н., Блехман А. В. 1986. Феногеография и геногеография окраски надкрылий в популяциях восточноазиатской коровки *Harmonia (Leis) axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae). Доклады АН СССР **286** (1): 205–208.
- Горячева И. И., Блехман А. В. 2016. Генетическая структура нативных и инвазивных популяций *Harmonia axyridis* Pall. в свете глобальной инвазии. Генетика **52** (12): 1358–1370.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 с.
- Животовский Л. А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.
- Заславский В. А. 1970. Географические расы *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae). 1. Два типа фотопериодической реакции, контролирующей имагинальную диапаузу у северной расы. Зоологический журнал **49** (9): 1354–1365.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Захаров И. А. 2015. Гармония в Москве. Природа **11**: 92–93.
- Захаров И. А., Романов Д. А. 2017. Распространение и некоторые биологические особенности инвазивного вида *Harmonia axyridis* на Крымском полуострове. Российский журнал биологических инвазий **4**: 54–56. http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2017_4/Zakharov_17_4.pdf
- 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. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20813881>
- Круглова О. Ю., Антонова А. В., Клышайко Ю. И., Силина А. И. 2020. Мониторинг фенотипического состава инвазивных группировок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) в Беларуси. В кн.: А. П. Гусев (ред.). Трансграничное сотрудничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды. V Международная научно-практическая конференция (Гомель, 4–5 июня 2020 г). Гомель: ГТУ им. Ф. Скорины, с. 167–174. <http://conference.gsu.by/ru/node/181>
- Некрасова О. Д., Титар В. М. 2016. Распространение, фенооблик и сезонные особенности инвазивного вида *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) на территории Украины. Известия Харьковского энтомологического общества **24** (1): 22–30.

- Орлова-Беньковская М. Я. 2013. Опасный инвазионный вид божьих коровок *Harmonia axyridis* (Pallas, 1973) (Coleoptera, Coccinellidae) в Европейской России. Российский журнал биологических инвазий **1**: 75–81. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21091288>
- Орлова-Беньковская М. Я. 2014. Массовое размножение божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) на Кавказе и возможные источники инвазии. Российский журнал биологических инвазий **3**: 73–82. <https://elibrary.ru/item.asp?id=22843374>
- Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство СПбГУ, 247 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 276 с.
- Тыщенко В. П. 1977. Физиология фотопериодизма насекомых. Труды Всесоюзного энтомологического общества **59**: 1–155.
- Украинский А. С. 2013. Азиатская божья коровка *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) на Северном Кавказе. Евразийский энтомологический журнал **12** (1): 35–38. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18937370>
- Хабибуллин А. Ф., Сафина И. И., Хабибуллин В. Ф. 2009. К фауне кокциnellид (Coleoptera: Coccinellidae) промышленной (северной) части Уфы. Вестник Мордовского университета, Серия «Биологические науки» **1**: 74.
- Холин С. К. 1988. Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pall. в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах. В кн.: В. С. Арефин (ред.). Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, с. 106–116.
- Холин С. К. 1990. Стабильность генетического полиморфизма по окраске надкрылий *Harmonia axyridis* Pall. (Coccinellidae, Coleoptera) в Приморском крае. Генетика **26** (12): 2207–2214.
- Adriaens T., San Martin y Gomez G., Maes D. 2008. Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. In: H. E. Roy, E. Wajnberg (eds). From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species. Dordrecht: Springer, p. 69–88. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6939-0_6
- 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. <http://www.eje.cz/pdfs/110/4/699>
- Brown P. M. J., Adriaens T., Bathon H. et al. 2008. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a Non-native coccinellid. BioControl **53** (1): 5–21. <https://doi.org/10.1007/s10526-007-9132-y>
- 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. doi: 10.1007/s10526-011-9379-1
- Danks H. V. 2007. The Elements of seasonal adaptations in insects. The Canadian Entomologist **139** (1): 1–44. <https://doi.org/10.4039/n06-048>
- Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology **47**: 93–122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137>
- Dobzhansky Th. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pallas in ihren Wechselbeziehungen. Biologisches Centralblatt **44** (7): 401–421.
- Esquivel J. F. 2011. Improved visualization of fat body cell conditions and abundance in the southern green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae). Journal of Entomological Science **46** (1): 52–61. doi: 10.18474/0749-8004-46.1.52.
- Gao Q., Wei B.-X., Liu W., Wang J.-L., Zhou X.-M., Wang X.-P. 2019. Differences in the development of internal reproductive organs, feeding amount and Nutrient storage between pre-diapause and pre-reproductive *Harmonia axyridis* adults. Insects **10** (8): 243. doi: 10.3390/insects10080243
- Hodek I. 2012. Diapause / Dormancy. In: I. Hodek, H. F. van Emden, A. Honěk (eds). Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Chichester: Wiley-Blackwell, p. 275–342.
- Honěk A., Brown P. M. J., Martinkova Z. et al. 2020. Factors determining variation in colour morph frequencies in invasive *Harmonia axyridis* populations. Biological Invasions **22** (6): 2049–2062. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02238-0>
- Kono Y. 1982. Change of photoperiodic sensitivity with fat body development during prediapause period in the twenty-eight-spotted spotted lady beetle, *Henosepilachna vigintioctopunctata* Fabricius (Coleoptera: Coccinellidae). Applied Entomology and Zoology **17**: 92–101. <https://doi.org/10.1303/aez.17.92>
- 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>

- Musolin D. L. 2012. Surviving winter: diapause syndrome in the southern green stink bug *Nezara viridula* in the laboratory, in the field, and under climate change conditions. *Physiological Entomology* **37** (4): 309–322. doi: 10.1111/j.1365-3032.2012.00846.x
- Obrzycki J. J. 2020. Comparative studies of reproductive diapause in North American populations of three *Hippodamia* species (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* **49** (5): 1164–1170. doi: 10.1093/ee/nvaa100
- Obrzycki J. J., Orr D. B., Orr C. J., Wallendorf M., Flanders R. V. 1993. Comparative developmental and reproductive biology of three populations of *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* **3** (1): 27–33. <https://doi.org/10.1006/bcon.1993.1005>
- Ohashi K., Kawauchi S. E., Sakuratani Y. 2003. Geographic and annual variation of summer-diapause Expression in the ladybird beetle, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), in Japan. *Applied Entomology and Zoology* **38** (2): 187–196. <https://doi.org/10.1303/aez.2003.187>
- 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
- Osawa N. 2005. The Effect of prey availability on ovarian development and oosorption in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **102** (3): 503–511. doi: 10.14411/eje.2005.072
- Raak-van den Berg C., Hemerik L., de Jong P. W., van Lenteren J. C. 2012. Mode of overwintering of invasive *Harmonia axyridis* in the Netherlands. *BioControl* **57**: 71–84. doi: 10.1007/s10526-011-9394-2
- 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. <http://www.eje.cz/pdfs/eje/2011/03/08.pdf>
- Reznik S. Ya., Vaghina N. P. 2013. Effects of photoperiod and diet on diapause tendency, maturation and fecundity in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* **137** (6): 452–461. doi: 10.1111/jen.12016
- 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. <https://doi.org/10.1111/jen.12158>
- Reznik S. Ya., Ovchinnikov A., Ovchinnikova A., Bezman-Moseyko O., Belyakova N. 2021. Photoperiodic, thermal and trophic responses of a predatory ladybird *Cheilomenes propinqua*. *Journal of Applied Entomology* **145** (1–2): 134–144. doi: 10.1111/jen.12833
- Roy H., Wajnberg E. 2008. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species. *BioControl* **53** (1): 1–4. doi: 10.1007/s10526-007-9127-8
- Roy H. E., Brown P. M., Adriaens T., Berkvens N., Borges I. et al. 2016. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and Ecology. *Biological Invasions* **18** (4): 997–1044. doi: 10.1007/s10530-016-1077-6
- Ruchin A. B., Egorov L. V., Lobachev E. A., Lukiyanov S. V., Sazhnev A. S., Semishin G. B. 2020. Expansion of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) to European part of Russia in 2018–2020. *Baltic Journal of Coleopterology* **20** (1): 51–60. <http://bjc.sggw.waw.pl/arts/2020v20n1/10.pdf>
- Sakurai H., Kawai T., Takeda S. 1992. Physiological changes related to diapause of the lady beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology* **27** (4): 479–487. doi: 10.1303/aez.27.479
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Sazhnev A. S., Anikin V. V., Zolotukhin V. V. 2020. Overwintering and New records of invasive Harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) after mass Expansion to European part of Russia in 2018–2019. *Russian Journal of Ecosystem Ecology* **5** (4): 43–48. doi: 10.21685/2500-0578-2020-4-4
- Tan C. C. 1946. Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. *Genetics* **31** (1): 195–210. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1209323/>
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York: Oxford University Press, 411 p.
- Tougeron K. 2019. Diapause research in insects: historical review and recent work perspectives. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* **167** (1): 27–36. doi: 10.1111/eea.12753
- 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

COMPARATIVE STUDY OF PHENOTYPIC STRUCTURE
AND PHOTOPERIODIC RESPONSES OF FEMALES FROM MOSCOW,
BELGOROD, AND SOCHI POPULATIONS OF THE ASIAN LADYBIRD
HARMONIA AXYRIDIS (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

N. A. Belyakova, A. N. Ovchinnikov, O. S. Bezman-Moseyko, S. Ya. Reznik

Key words: diapause, photoperiod, phenotypic structure, variation, invasions, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

SUMMARY

Insect invasions are often accompanied by changes in phenotypic structure of populations and in photoperiodic responses which regulate seasonal cycles. The Asian ladybird *Harmonia axyridis*, which was rather recently recorded in Krasnodar Territory, at present gradually spreads over Central Russia. Comparative study of individuals collected in 2020 in Sochi, in Belgorod and Moscow provinces showed that interpopulation differences in their phenotypic structures are Not significant. The proportion of the light morph *succinea* was 77–83%; the proportion of the most common dark morph, *spectabilis*, was 13–20%. Laboratory Experiments showed that diapause-inducing photoperiodic responses are weak in females from all studied populations. Comparative analysis revealed in females of the more Northern Moscow and Belgorod populations only a slight increase in the inclination to diapause and some slowdown in reproductive maturation.