

**Влияние фотопериода на развитие и созревание особей из европейской
инвазивной популяции *Harmonia axyridis* (Pallas)
(Coleoptera, Coccinellidae)**

С.Я. Резник¹, Н.А. Белякова²

**Photoperiodic effects on development and maturation in the invasive
European population of *Harmonia axyridis* (Pallas)
(Coleoptera, Coccinellidae)**

S.Ya. Reznik¹, N.A. Belyakova²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034, Россия. E-mail: reznik1952@mail.ru

²Всероссийский НИИ защиты растений РАСХН, Пушкин, Санкт-Петербург, 196608, Россия.
E-mail: belyakovana@yandex.ru

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia. E-mail: reznik1952@mail.ru

²All-Russian Institute of Plant protection RAA, Pushkin, St. Petersburg, 196608, Russia. E-mail: belyakovana@yandex.ru

Резюме. Влияние фотопериода на преимагинальное развитие и созревание самок *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) было исследовано в лабораторных условиях при температуре 20°C и длинах дня от 10 до 18 ч. В экспериментах было использовано потомство особей, происходящих из инвазивной европейской популяции, собранных в окр. г. Пардубице (100 км восточнее Праги, Чехия). Личинок и имаго кормили персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.). В условиях короткого светового дня преимагинальное развитие *H. axyridis* несколько ускорялось, а созревание самок, напротив, резко замедлялось. Пороги фотопериодических реакций, влияющих на преимагинальное развитие и на созревание самок, составили соответственно около 13 и около 12 ч. Эти пороговые длины дня были примерно на час короче, чем соответствующие пороги, ранее определенные для особей из заповедника «Кедровая Падь» (50 км западнее Владивостока). Однако в сентябре–октябре, когда у *H. axyridis* обычно индуцируется зимняя диапауза, длина дня и средняя температура в Праге примерно такие же, как и во Владивостоке. По-видимому, фотопериодические реакции инвазивной чешской популяции адаптированы не к местным условиям, а к более теплomu климату Юго-Восточной Азии, являющейся источником инвазии. Впрочем, эта несогласованность фотопериодических реакций с естественной динамикой температуры и длины дня не препятствует успешной инвазии, так как репродуктивная диапауза у *H. axyridis* индуцируется прежде всего отсутствием «основного» корма (тлей), а фотопериод лишь ускоряет или замедляет созревание самок.

Ключевые слова. Фотопериод, развитие, размножение, биологические инвазии, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

Abstract. The effects of photoperiod on preimaginal development and adult maturation of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) were studied in laboratory conditions at 20°C and day lengths from 10 to 18 h. The experiments were conducted with the close descendants of individuals from the in-

vasive European population collected in environs of Pardubice (100 km eastern of Prague, Czech Republic) where this lady beetle is a recent invader. Larvae and adults were fed on the green peach aphid *Myzus persicae* (Sulz.). Under the short-day conditions the preimaginal development was slightly faster, while the reproductive maturation of females, on the contrary, was much slower than under the long-day conditions. The threshold day lengths of the photoperiodic responses that influenced the preimaginal development and the maturation were about 13 and about 12 h, correspondingly. Both thresholds were 1 h shorter than those in the earlier studied laboratory population originated from the environs of Vladivostok (Russia). However, in September–October (when the winter diapause in *H. axyridis* is normally induced) the day length and the average temperature in Prague are almost the same as those in Vladivostok. This suggests that the photoperiodic responses of the Czech population of *H. axyridis* are adapted not to the local environmental conditions, but to the warmer climate of south-east Asia which was the source of the invasion. Yet, these uncoordinated photoperiodic responses do not hinder the fast spread of the invasion, as the main factor which induces the reproductive diapause in *H. axyridis* is the absence of the “essential” food (aphids) while photoperiod merely speeds up or slows down the reproductive maturation.

Key words. Photoperiod, development, reproduction, biological invasions, *Harmonia axyridis*, Coccinellidae.

Введение

Влияние фотопериода на развитие и размножение насекомых многообразно. Фотопериодическая регуляция диапаузы проявляется в переходе насекомого в одно из двух альтернативных состояний: 1) активного развития (размножения) или 2) диапаузы, обычно предназначенной для переживания неблагоприятного периода. Влияние длины дня на скорость развития, как и другие количественные фотопериодические реакции, градуально (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). Заметим, что в обоих случаях фотопериодическая реакция взаимодействует с температурной. В регуляции диапаузы фотопериод обычно доминирует, и роль температуры сводится к «температурной коррекции фотопериодической реакции» (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Саулич, Волкович, 2004). Во влиянии на скорость развития, напротив, решающее значение имеет температура, а фотопериод обычно лишь немного изменяет параметры термолабильности (Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Лопатина и др., 2011).

Независимо от единства или различия физиологических механизмов (Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984, 1996; Saunders, 2010; Denlinger et al., 2012) в природе различные фотопериодические реакции, несомненно, взаимодействуют, определяя сезонные циклы развития насекомых. При этом фотопериодическая индукция диапаузы обычно имеет явный адаптивный смысл (например, индукция зимней диапаузы при осеннем сокращении длины дня), а экологическая роль влияния фотопериода на скорость развития далеко не всегда очевидна. Одно из, по-видимому, адаптивных проявлений влияния фотопериода на параметры термолабильности преимагинального развития насекомых – относительное ускорение развития при сочетании низких температур и короткого дня; тем самым обеспечивается достижение диапаузирующей стадии до наступления неблагоприятного периода (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011).

При анализе влияния длины дня на скорость развития и индукцию диапаузы обычно остается неясным, имеем ли мы дело с двумя относительно независимыми явлениями или с разными проявлениями одной и той же фотопериодической реакции. Одним из способов поиска ответа на этот вопрос является сравнение порогов двух реакций. Ускорение развития целесообразно за некоторое время до индукции зимней диапаузы, т.е. при несколько большей длине дня, поэтому при допущении относительной независимости реакций можно ожидать, что в результате естественного отбора пороговая длина дня, ускоряющая развитие, будет превышать порог фотопериодической реакции, индуцирующей диапаузу. Однако специальные сравнительные исследования фотопериодических реакций, влияющих на индукцию диапаузы и на скорость развития одного и того же вида насекомого, относительно немногочисленны (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский,

1984; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Musolin et al., 2004; Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011).

Специфика объекта нашего исследования – коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) – состоит в том, что у этого вида (как и у некоторых других хищных божьих коровок) репродуктивная диапауза, необходимая для благополучной зимовки, индуцируется не столько фотопериодом, сколько отсутствием тлей или другой «основной» (essential) белковой пищи, пригодной для обеспечения оогенеза самок и развития личинок (Заславский и др., 1998; Evans, Gunther, 2005; Hodek, 2012; Hodek, Evans, 2012). При наличии тлей действие фотопериода проявляется только в некоторой задержке созревания, которую в данном случае можно рассматривать как кратковременную репродуктивную диапаузу (Резник, Вагина, 2006; Hodek, 2012). Исследования, недавно проведенные с дальневосточной популяцией *H. axyridis*, показали, что порог фотопериодической реакции, ускоряющей преимагинальное развитие, составляет около 14 ч, а порог реакции, замедляющей созревание самок, – около 13 ч. Это различие порогов может рассматриваться как свидетельство относительной независимости двух реакций (Reznik, Vaghina, 2011).

Предполагаемый исходный ареал *H. axyridis* включает южную Сибирь и Дальний Восток России, а также Северо-восточный Казахстан, Монголию, Китай, Корею и Японию. Однако в течение последних десятилетий *H. axyridis* успешно акклиматизировалась в Америке и Европе, где она использовалась для борьбы с вредителями в теплицах, а сейчас рассматривается в качестве инвазивного вида (Koch, Galvan, 2008; Roy, Wajnberg, 2008; Brown et al., 2011; Белякова, 2012). Так как независимо от путей инвазии современные европейские популяции *H. axyridis* в конечном счете происходят из Юго-Восточной Азии, то можно ожидать, что пороговый фотопериод, индуцирующий репродуктивную диапаузу, у них короче, чем у особей из дальневосточной популяции, адаптированной к гораздо более раннему наступлению зимы (Reznik, Vaghina, 2011). Однако предшествующие экспериментальные исследования европейских *H. axyridis* были проведены с использованием всего двух контрастных длин дня, что позволило выявить фотопериодические реакции, но не определить их пороги (Ongagna, Iperiti, 1994; Berkvens et al., 2008).

Задачей нашего исследования было определение пороговых длин дня фотопериодических реакций, детерминирующих скорость развития и созревания особей из инвазивной европейской популяции *H. axyridis* с целью сравнить эти пороги как между собой, так и с соответствующими данными, ранее полученными для представителей дальневосточных популяций.

Материал и методы

Материалом для исследования послужила лабораторная популяция *H. axyridis*, происходящая от 25–30 имаго, собранных в г. Пардубице, Чехия (около 50.0° N и 15.7° E) в начале октября 2010 г. во время миграции к местам зимовки. Зимой 2010–2011 гг. жуков хранили в холодильнике, а в мае 2011 г. они были перенесены в инсектарий лаборатории биологического метода защиты растений ВИЗР РАСХН, где содержались при температуре 24–26°C и длине дня 18 ч. Имаго и личинки коровки питались обыкновенной злаковой тлей *Schizaphis graminum* Rond. (Homoptera, Aphidae). В таких условиях развивались 9 поколений, после чего весной 2012 г. случайные выборки кладок яиц 50 самок были переданы в лабораторию экспериментальной энтомологии ЗИН РАН, где вылупляющихся личинок поодиночке рассаживали в пластиковые чашки Петри диаметром 9 см и содержали в климатических камерах при температуре 20 °C и длинах дня 10, 12, 14, 16 и 18 ч. Личинок, а затем и жуков кормили личинками старших возрастов и имаго персиковой тли *Myzus persicae* (Sulz.) (Homoptera, Aphidae), разводимой на кормовых бобах *Vicia faba* L. Свежий корм (тли на проростке боба) предоставляли в избытке и заменяли ежедневно. Через 2–3 дня после выхода из куколки определили пол имаго, и в дальнейшем жуков содержали парами при тех же условиях (в случае нехватки самцов их случайным образом выбирали из других фотопериодических режимов или из основной лабораторной популяции). Учет выходящих имаго и откладываемых самками яиц проводили ежедневно примерно в одно и то же время (через 4–6 ч после включения света). Самок, не начавших откладку яиц в течение 40 дней после выхода из куколки, вскрывали, чтобы оценить состояние их яичников. При этом самок разделяли на 2 группы: 1) диапаузирующие (овариолы содержат только гермарины) и 2) созревающие (ооциты на разных стадиях вителлогенеза).

В каждом фотопериоде было прослежено развитие не менее чем 16 особей каждого пола и созревание не менее чем 18 самок (в общей сложности 97 самцов и 120 самок).

Распределение жуков по продолжительности развития и созревания было близким к нормальному, поэтому для обработки этих показателей использовали дисперсионный анализ, для парного сравнения – критерий Тьюки, а в качестве описательной статистики – средние и их ошибки. Доли самок, начавших откладку яиц в течение 40 дней после выхода из куколки, сравнивали с помощью критерия χ^2 . Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT.

Результаты

Двухфакторный дисперсионный анализ ($n = 217$) показал, что продолжительность преимагинального развития (точнее, развития личинок и куколок, так как отсчет времени начинали с момента выхода личинки первого возраста из яйца) *H. axyridis* достоверно ($F = 14.7, p < 0.001$) зависит от фотопериода. Различия между полами оказались недостоверными ($F = 0.1, p = 0.851$), а взаимодействие двух факторов – слабым, на грани достоверности ($F = 2.4, p = 0.048$), поэтому для дальнейшей статистической обработки данные по самцам и самкам были объединены. Как видно на рис. 1, в условиях короткого фотопериода время преимагинального развития было достоверно меньше, чем при длинном фотопериоде, хотя масштаб эффекта не превышал 1–2 дней. Пороговая длина дня этой фотопериодической реакции составила около 13 ч (порогом фотопериодической реакции мы согласно определению В.А. Заславского (1984) считаем длину дня, которая соответствует среднему между минимальным и максимальным значением исследуемого фактора).

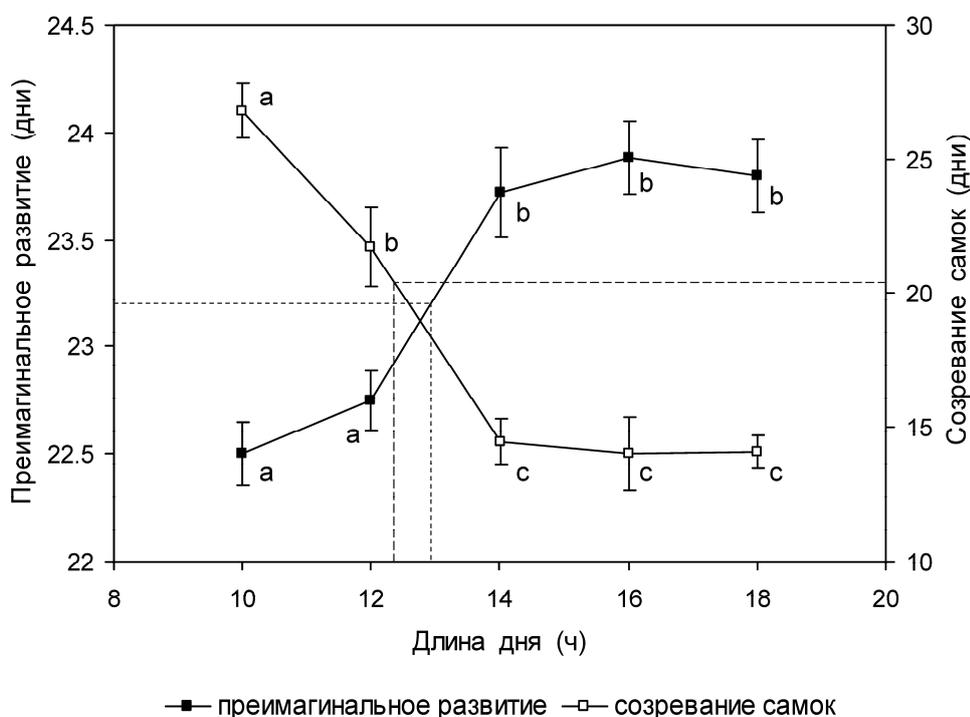


Рис. 1. Влияние фотопериода на продолжительность развития личинок (левая ось ординат) и созревания самок (правая ось ординат) *Harmonia axyridis*. Приведены средние и ошибки средних. Символы, отмеченные на одном графике разными буквами, соответствуют величинам, достоверно ($p < 0.05$) различающимся по тесту Тьюки. Пунктирная линия – определение порога фотопериодической реакции, влияющей на продолжительность развития личинок, штриховая линия – определение порога реакции, влияющей на созревание самок.

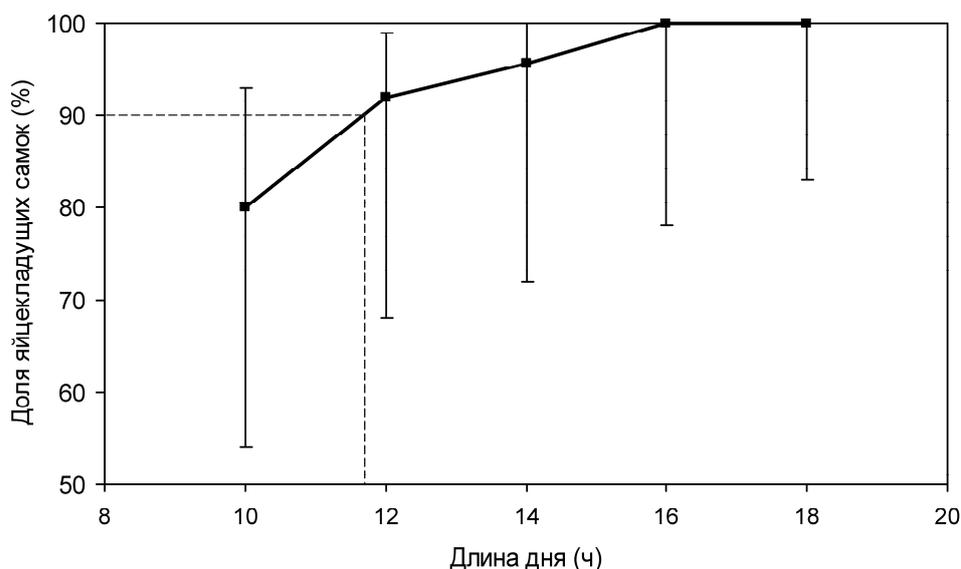


Рис. 2. Влияние фотопериода на долю самок *Harmonia axyridis*, начавших откладку яиц в течение 40 дней после выхода из куколки. Приведены процентные доли и 95 % доверительные интервалы. Штриховая линия – определение порога фотопериодической реакции.

Средняя продолжительность периода созревания самок при коротком дне была почти вдвое больше, чем при длинном дне; порог этой реакции составлял чуть больше 12 ч. Заметим, что при сокращении длины дня от 12 до 10 ч уменьшение длительности развития было недостоверным ($p = 0.833$), но наблюдался высоко достоверный ($p < 0.001$) рост продолжительности периода созревания. Это также свидетельствует о том, что зона чувствительности фотопериодической реакции, влияющей на созревание самок, приходится на относительно меньшие длины дня, чем зона чувствительности реакции, влияющей на преимагинальное развитие.

Согласно методике проведения опыта, наблюдение за созревающими самками продолжалось в течение 40 дней. За это время начали откладку яиц все самки, развивавшиеся и содержавшиеся при длине дня 16–18 ч, но только 80 % самок, развивавшихся и содержавшихся при 10-часовом дне; эти различия хоть и не велики, но достоверны: $p < 0.04$ по критерию χ^2 . Порог этой длиннодневной фотопериодической реакции, судя по имеющимся данным (рис. 2), составляет чуть меньше 12 ч.

Впрочем, вскрытия, проведенные на 40-й день опыта, показали, что яичники еще не откладывавших яйца самок также содержат ооциты на разных стадиях вителлогенеза. По-видимому, все самки независимо от длины дня, при которой они содержались, к этому времени находились в активном состоянии, а не в диапаузе.

Обсуждение

Итак, оба предположения, выдвинутых нами во «Введении», подтвердились. Среднее из двух оценок порога фотопериодической реакции, регулирующей созревание самок, – по времени созревания (рис. 1) и по доле самок, начавших откладку яиц в течение 40 дней (рис. 2), – составило около 12 ч, а порог реакции, влияющей на скорость преимагинального развития (рис. 1), – около 13 ч. Примерно такая же разница была обнаружена между соответствующими порогами у особей из дальневосточной популяции (Reznik, Vaghina, 2011). На широте 45–50° осеннее сокращение длины дня на 1 ч длится около 20 дней, что примерно соответствует продолжительности развития личинок и куколок *H. axyridis*. Такая тесная скоординированность двух фотопериодических реакций, проявляющихся у личинок (влияние на скорость развития) и продолжающихся на стадии имаго (влияние на скорость созревания), скорее всего, объясняется тем, что они основаны на общем для двух стадий развития механизме, воспринимающем длину дня, но различаются на уровне

«реализации» полученной информации (Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984; 1996; Saunders et al., 2002, Saunders, 2010; Denlinger et al., 2012; Hodek, 2012). Заметим, что информация о длине дня, полученная личинками, не только влияет на скорость их развития, но и передается имаго, влияя на скорость созревания самок. Это подтверждается существованием у *H. axyridis* «ступенчатой» фотопериодической реакции: если личинки развивались при длинном дне, а самок содержали при коротком дне, то они приступали к откладке яиц заметно позже, чем особи, у которых при коротком дне содержали и личинок, и имаго (Reznik, Vaghina, 2012). Конечно, ускорение развития всего на 1–2 дня вносит лишь небольшой вклад в увеличение доли успешно перезимовавших особей, но, как уже упоминалось выше, фотопериод лишь в редких случаях ускоряет или замедляет развитие более чем на 10–15 % его продолжительности (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977, 1980; Заславский, 1984; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Musolin et al., 2004; Lopatina et al 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Лопатина и др., 2011; Kutcherov et al., 2011).

Кроме того, как и ожидалось, обе пороговые длины дня у представителей инвазивной европейской популяции примерно на час короче, чем у ранее исследованных (Reznik, Vaghina, 2011) дальневосточных *H. axyridis*. Город Пардубице (100 км восточнее Праги), где был собран материал для данного исследования, расположен севернее заповедника «Кедровая Падь» (50 км западнее Владивостока), откуда происходит ранее исследованная лабораторная популяция. Однако в конце сентября около точки равноденствия, когда (судя по нашим данным) у *H. axyridis* начинается фотопериодическая индукция репродуктивной диапаузы, световой день на широте Праги примерно такой же, как и на широте Владивостока. Темпы осеннего снижения среднесуточной температуры – около 15°C в сентябре и около 10°C в октябре – в Праге и во Владивостоке также практически одинаковы (данные с сайта <http://www.weatheronline.co.uk>). По-видимому, фотопериодическая реакция особей из Чехии, где *H. axyridis* является недавним инвайдером (Koch, Galvan, 2008; Roy, Wajnborg, 2008; Brown et al., 2011; Белякова, 2012), все еще адаптирована не к местным условиям, а к более теплomu климату тех регионов, откуда произошла инвазия (юго-восток Азии, затем юг Европы и / или США). Однако эта несогласованность фототермических реакций с естественной динамикой температуры и длины дня, очевидно, не препятствует успешной инвазии, так как длительная зимняя репродуктивная диапауза у *H. axyridis* индуцируется прежде всего отсутствием «основного» корма (тлей), а фотопериод лишь способствует или препятствует этому процессу, замедляя или ускоряя созревание самок (Заславский и др., 1998; Семьянов, Вагина, 2003; Резник, Вагина, 2006; Hodek, 2012; Hodek, Evans, 2012; Reznik, Vaghina, 2012).

Благодарности

Мы глубоко признательны А.Г. Ковалю (ВИЗР) за предоставление для исследований имаго *H. axyridis*, собранных им в Чехии. Мы благодарны Л.С. Раменской, А.Н. Овчинникову (ЗИН) и Е.Н. Тюхтиной (ВИЗР) за помощь в проведении экспериментов. Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

- Белякова Н.А. 2012. Полиморфизм *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в прибайкальской популяции. *Зоологический журнал*, **91**(8): 961–966.
- Данилевский А.С. 1961. *Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых*. Л.: Издательство ЛГУ. 243 с.
- Заславский В.А. 1984. *Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых*. Л.: Наука. 180 с.
- Заславский В.А. 1996. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма. *Энтомологическое обозрение*, **75**(2): 233–243.
- Заславский В.А., Семьянов В.П., Вагина Н.П. 1998. Пища как сигнальный фактор, контролирующей диапаузу имаго у божьей коровки *Harmonia sedecimnotata*. *Зоологический журнал*, **77**(12): 1383–1388.
- Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. *Энтомологическое обозрение*, **89**(1): 33–61.
- Кучеров Д.А., Кипятков В.Е. 2011. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития шавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). *Энтомологическое обозрение*, **90**(2): 249–271.

- Лопатина Е.Б., Кипятков В.Е., Балашов С.В., Кучеров Д.А. 2011. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жукилицы *Amara communis* (Coleoptera, Scarabidae). *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **47**(6): 491–503.
- Резник С.Я., Вагина Н.П. 2006. Динамика содержания жира в ходе индукции и терминации «пищевой диапаузы» у самок *Harmonia sedecimnotata* Fabr. (Coleoptera, Coccinellidae). *Энтомологическое обозрение*, **85**(1): 3–12.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А. 2004. *Экология фотопериодизма насекомых*. СПб: Издательство СПбГУ. 275 с.
- Семьянов В.П., Вагина Н.П. 2003. Влияние пищевой диапаузы на плодовитость и длительность жизни у тропической божьей коровки *Harmonia sedecimnotata* (Fabr.) (Coleoptera, Coccinellidae). *Энтомологическое обозрение*, **82**(1): 3–5.
- Тыщенко В.П. 1977. *Физиология фотопериодизма насекомых*. Л.: Наука. 156 с.
- Тыщенко В.П. 1980. Сигнальное и витальное действие экологических факторов. *Журнал общей биологии*, **41**(5): 655–677.
- 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.
- Brown P.M.J., 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.
- Denlinger D.L., Yocum G.D., Rinehart J.P. 2012. Hormonal control of diapause. In: Gilbert L.I. (ed.). *Insect Endocrinology*. Amsterdam: Elsevier: 430–463.
- Evans E., Gunther D.I. 2005. The link between food and reproduction in aphidophagous predators: a case study with *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, **102**(3): 423–430.
- Hodek I. 2012. Diapause/dormancy. In: Hodek et al. (eds). *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Chichester: Wiley-Blackwell Publishing: 275–342.
- Hodek I., Evans E.W. 2012. Food relationships. In: Hodek et al. (eds). *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Chichester: Wiley-Blackwell Publishing: 141–274.
- 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.
- 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.
- 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**(1): 23–31.
- Musolin D.L., Tsytsulina K., Ito K. 2004. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthrenidae) and its implications for biological control. *Biological Control*, **31**(1): 91–98.
- Ongagna P., Iperti G. 1994. Influence of temperature and photoperiod on *Harmonia axyridis* Pall. (Col., Coccinellidae): rapidly obtaining fecund adults or in dormancy. *Journal of Applied Entomology*, **117**(3): 314–317.
- 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.
- Reznik S.Ya., Vaghina N.P. 2012. Effects of photoperiod and diet on diapause tendency, maturation and fecundity in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* (published online: doi: 10.1111/jen.12016).
- Roy H., Wajnberg E. 2008. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species. *BioControl*, **53**(1): 1–4.
- Saunders D.S., Steel C.G.H., Vafopoulou X., Lewis R.D. 2002. *Insect clocks*. Amsterdam: Elsevier. 560 pp.
- Saunders D.S. 2010. Photoperiodism in insects: migration and diapause responses. In: Nelson et al. (eds). *Photoperiodism: the biological calendar*. New York: Oxford University Press: 218–257.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. New York: Oxford University Press. 412 pp.