

УДК 591.5(595.763.79)

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ГРУППОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ИНТЕНСИВНОСТИ ДНЕВНОЙ И НОЧНОЙ ДВИГАТЕЛЬНОЙ  
АКТИВНОСТИ ИМАГО *CHEILOMENES PROPINQUA* (MULSANT)  
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)**

© 2023 г. С. Я. Резник, <sup>1, 2\*</sup> А. Н. Овчинников, <sup>1, 2\*\*</sup>  
А. А. Овчинникова, <sup>1\*\*\*</sup> Н. А. Белякова <sup>2\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН

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

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

\*\*e-mail: anovchi@gmail.com, \*\*\*e-mail: antoninaovch@gmail.com

<sup>2</sup> Всероссийский институт защиты растений РАН

шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия

\*\*\*\*e-mail: belyakovana@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.06.2023 г.

После доработки 6.08.2023 г.

Принята к публикации 6.08.2023 г.

Лабораторные опыты выявили существенную индивидуальную изменчивость интенсивности дневной и ночной двигательной активности голодающих и питающихся имаго хищной божьей коровки *Cheilomenes propinqua*. Статистический анализ результатов опытов показал, что 1) параметры имаго *Ch. propinqua*, определяющие индивидуальную изменчивость дневной и ночной двигательной активности, различаются, 2) внешние факторы также по-разному влияют на размах индивидуальной изменчивости дневной и ночной двигательной активности, и 3) влияние температуры и голодания на групповую изменчивость дневной и ночной двигательной активности тоже различно. Судя по этим данным, дневная и ночная двигательная активность имаго *Ch. propinqua* определяются разными физиологическими механизмами.

*Ключевые слова:* циркадные ритмы, суточные ритмы, двигательная активность, индивидуальная изменчивость, групповая изменчивость, *Cheilomenes propinqua*, температура, голодание, фотопериод, биометод.

DOI: 10.31857/S0367144523030012, EDN: YDLMOK

Суточная динамика параметров окружающей среды, затрагивающая практически все живые организмы, требует выработки соответствующих адаптаций. Многим животным, в том числе и насекомым, свойственны суточные, а точнее – околосуточные (циркадные) ритмы, позволяющие, в частности, приурочить активность к наиболее благоприятному времени суток (Ашофф, 1984; Чернышев, 1984, 1996; Saunders et al., 2002; Numata, Tomiоса, 2023). Однако характер суточных ритмов окружающей среды меняется как во времени (в ходе изменений климата), так и в пространстве (например,

в зависимости от высоты над уровнем моря и от широты местности). Это приводит к необходимости новых, в том числе и локальных, адаптаций, выработка которых возможна только за счет внутривидовой изменчивости.

Изменчивость циркадных ритмов двигательной активности была обнаружена и детально исследована у многих видов насекомых из разных отрядов. Чаще всего изучалась групповая (модификационная) изменчивость, т. е. влияние различных факторов на «дневную» (во время фотофазы, светлой части фотопериода) и «ночную» (во время скотофазы, темной части фотопериода) двигательную активность (Saunders et al., 2002; Numata, Tomiosa, 2023). Сравнительные исследования были обычно посвящены межвидовой (Young, 1972; Schoener, 1974; Дан, 1984; Monti et al., 1995; Зотов, 2009; Giannoni-Guzmán et al., 2014, 2020; Cartagena, 2021; Cartagena et al., 2021) или межпопуляционной (межлинейной) (Neumann, 1967; Зиновьева, Полякова, 1987; Pittendrigh, Takamura, 1989; Lankinen, 1993; Fleury et al., 1995; Pompanon et al., 1999; Kaiser et al., 2011; Kauranen et al., 2012; Быковская, Войтко, 2015) изменчивости суточных ритмов. Индивидуальная (внутрипопуляционная, внутрителинейная) изменчивость, за исключением поиска мутантов для генетических исследований (Дан, 1984; Конопка, 1984), изучалась реже (Lipton, Sutherland, 1970; Ball, 1972; Cymborowski, 1973; Fleury et al., 1995; Giannoni-Guzmán et al., 2014, 2020; Cartagena, 2021; Cartagena et al., 2021; Sakura, Numata 2021; Hyun, Han, 2023). Однако индивидуальная изменчивость физиологических процессов (различия между особями, наблюдаемые при одних и тех же условиях окружающей среды), при анализе результатов лабораторных экспериментов, как правило, воспринимаемая лишь как дисперсия вокруг «нормальных» средних величин, в природе выполняет две важнейшие функции: 1) обеспечивает выживание хотя бы части особей в случае кратковременных экстремальных значений каких-либо внешних факторов и 2) служит основой для микроэволюционных процессов, для адаптации к более длительным изменениям окружающей среды (Chown, 2001; Zilles, Amunts, 2013.).

Исследование суточных ритмов активности насекомых заметно осложняется тем, что они постоянно взаимодействуют с другими физиологическими процессами: например, «циркадианный ритм локомоции существенно изменяется под влиянием голода, а реакция на пищу заметно варьирует в зависимости от циркадианного времени» (Брэйди, 1984). Более того, воздействие одного и того же внешнего или внутреннего фактора на разные стадии циркадного ритма может быть существенно различным (Brady, 1972; Truman, 1973; Brady, Crump, 1978; Jones, Gubbins, 1978; Hyun, Han, 2023). Учитывая этот факт, для каждого конкретного суточного ритма двигательной активности можно предложить две альтернативные гипотезы: 1) дневная и ночная активность определяются одними и теми же факторами среды (например, температурой) и одними и теми же параметрами насекомого (например, размерами тела), а циркадные ритмы только модифицируют этот «базовый» уровень активности; 2) индивидуальная изменчивость дневной и ночной активности определяется разными факторами среды и разными параметрами насекомого. Если верна первая гипотеза, то можно ожидать, что а) на уровне индивидуальной изменчивости между интенсивностями дневной и ночной двигательной активности одной и той же особи будет наблюдаться положительная корреляция и б) на уровне групповой изменчивости соотношение интенсивностей дневной и ночной двигательной активности будет более или менее постоянным, независимым от факторов окружающей среды. Если же верна вторая гипотеза, то а) корреляция между интенсивностями дневной и ночной двига-

тельной активности одной и той же особи будет отсутствовать и б) соотношение интенсивностей дневной и ночной двигательной активности будет существенно зависеть от факторов окружающей среды.

Наша предшествующая публикация (Ovchinnikov et al., 2022) была посвящена влиянию голодания, температуры и фотопериода на двигательную активность самцов и самок *Cheilomenes propinqua* (Mulsant) (Coleoptera, Coccinellidae), хищной божьей коровки, потенциально пригодной для борьбы с вредными насекомыми в теплицах. Исследование было сугубо прикладным, сравнительный анализ групповой и индивидуальной изменчивости дневной и ночной двигательной активности не входил в круг его задач. Однако обнаруженная в ходе опытов индивидуальная изменчивость весьма велика и, по нашему мнению, заслуживает специального рассмотрения, которому и посвящено данное исследование.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лабораторная популяция *Cheilomenes propinqua*, использованная в работе, происходит от 42 жуков, собранных в 2015 г. в Александрии (Египет), и с этого времени разводится в Лаборатории биологической защиты растений Всероссийского института защиты растений на злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. (Hemiptera, Aphididae) при температуре 24 °С и длине дня 16 ч. Перед опытами коровок на протяжении нескольких поколений разводили в Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН при той же температуре и длине дня 14 ч на персиковой тле *Myzus persicae* (Sulz.).

В начале опыта группа личинок, вышедших на протяжении 24 ч из яиц, отложенных 10–20 самками *Ch. propinqua*, развивалась при 25 °С и длине дня 12 ч, питаясь персиковой тлёй. Вышедших жуков содержали 5 дней группами по 30–50 особей при тех же условиях для спаривания и репродуктивного созревания. После этого самцов и самок поодиночке рассаживали в чашки Петри размером 90 × 15 мм и распределяли по 6 вариантам опыта, различающимся температурой, поддерживаемой в термостатированной камере (20, 25 или 30 °С), и режимом питания (голодание или кормление яйцами зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенными 30%-ным сахарным сиропом к кусочку картона). Кроме того, и голодающие, и питающиеся жуки в качестве источника влаги получали смоченный водой ватный шарик. Ватные шарики и карточки с яйцами зерновой моли заменяли ежедневно примерно через 4 ч после включения света, эта замена длилась не более 10–15 сек. на особь.

Длина дня во всех вариантах опыта, использованных в данной работе, составляла 12 ч, свет включался в то же время, что и в камерах, в которых происходили развитие личинок и созревание жуков. Кроме того, все камеры круглосуточно освещались инфракрасным светом (850 нм). Поведение подопытных жуков постоянно записывалось с помощью видеокамер Logitech HD Pro Webcam C920, для чего использовалась программа iSpy v7.2.1.0 (<https://www.ispyconnect.com>). Обработку видеозаписей производили с помощью программы ToxTrac v.2.96, при этом каждую чашку Петри рассматривали как отдельную арену (Rodriguez et al., 2017, 2018). Опыт длился 5 дней, запись начинали с момента включения света в первый день опыта, для анализа видеозапись делили на 30 четырехчасовых отрезков, интенсивность двигательной активности оценивали по средней скорости перемещения жуков. В конце опыта с точностью до 0.05 мм измеряли максимальную ширину тела жуков (со сложенными элитрами).

Каждый из 6 вариантов опыта был проведен с 12 самцами и 12 самками, но одна самка была потеряна, поэтому суммарный объем выборки составил 143 особи. Соотношение дневной и ночной двигательной активности ( $C_{д/н}$ ) определяли в процентах по формуле  $C_{д/н} = 100 \times A_{д} / (A_{д} + A_{н})$ , где  $A_{д}$  и  $A_{н}$  – соответственно средняя интенсивность дневной и средняя интенсивность ночной двигательной активности, оцениваемые по средней скорости движения. Для статистической обработки результатов исследования применяли дисперсионный анализ, корреляционный

анализ и общее линейное моделирование (GLM), индивидуальную изменчивость измеряли с помощью коэффициента вариации, для всех расчетов использовали программу SYSTAT 10.2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальная изменчивость интенсивности дневной и ночной двигательной активности голодающих и питающихся самцов и самок *Cheilomenes propinqua* была статистически достоверной практически во всех вариантах опыта (табл. 1). Судя по коэффициентам вариации, изменчивость дневной и ночной двигательной активности также была достаточно велика (табл. 2). При этом изменчивость дневной активности самцов и самок была примерно одинаковой, уменьшалась с температурой и увеличивалась при голодании, а изменчивость ночной активности не зависела от факторов опыта, но у самцов была достоверно выше, чем у самок (табл. 3).

Как видно из табл. 4, корреляция между средними интенсивностями двигательной активности одной и той же особи за первые три дня опыта была положительной. Хотя эта корреляция была статистически достоверной только в 24 из 72 случаев, все достоверные коэффициенты корреляции, равно как и средние коэффициенты корреляции, подсчитанные для всех вариантов опыта, были положительными. Корреляция интенсивности дневной и ночной двигательной активности с размерами жука, напротив, была статистически недостоверной или малодостоверной ( $p = 0.03$  в одном из 12 вариантов опыта), средние коэффициенты корреляции были близки к нулю вне зависимости от факторов эксперимента (см. табл. 2 и 3).

**Таблица 1.** Достоверность индивидуальной изменчивости двигательной активности имаго *Cheilomenes propinqua* (Mulsant) (результаты дисперсионного анализа)

Температура, °C	Режим питания	Пол особи	Достоверность индивидуальной изменчивости: критерий Фишера $F$ , объем выборки $n$ , достоверность различий $p$	
			Дневная двигательная активность	Ночная двигательная активность
20	Голодающие	Самцы	$F = 2.5, n = 177, p = 0.005$	$F = 7.5, n = 176, p < 0.001$
		Самки	$F = 4.9, n = 180, p < 0.001$	$F = 8.7, n = 177, p < 0.001$
	Питающиеся	Самцы	$F = 14.4, n = 180, p < 0.001$	$F = 16.3, n = 180, p < 0.001$
		Самки	$F = 5.1, n = 180, p < 0.001$	$F = 5.4, n = 180, p < 0.001$
25	Голодающие	Самцы	$F = 3.2, n = 152, p = 0.001$	$F = 0.8, n = 165, p < 0.001$
		Самки	$F = 3.2, n = 152, p = 0.001$	$F = 3.2, n = 152, p = 0.001$
	Питающиеся	Самцы	$F = 13.2, n = 180, p < 0.001$	$F = 4.3, n = 180, p < 0.001$
		Самки	$F = 3.4, n = 165, p < 0.001$	$F = 1.5, n = 165, p = 0.133$
30	Голодающие	Самцы	$F = 1.5, n = 81, p = 0.155$	$F = 11.7, n = 66, p < 0.001$
		Самки	$F = 4.8, n = 108, p < 0.001$	$F = 3.6, n = 91, p < 0.001$
	Питающиеся	Самцы	$F = 17.7, n = 180, p < 0.001$	$F = 4.1, n = 180, p < 0.001$
		Самки	$F = 2.2, n = 180, p = 0.016$	$F = 8.1, n = 180, p < 0.001$

**Таблица 2.** Влияние температуры, трофического режима и пола особи на параметры индивидуальной изменчивости двигательной активности имаго *Cheilomenes propinqua* (Mulsant)

Температура, °С	Трофический режим	Пол	Коэффициент вариации		Коэффициент корреляции $R$ , объем выборки $n$ и достоверность влияния $p$		
			Дневной двигательной активности	Ночной двигательной активности	Между дневной и ночной активностью	Между дневной активностью и размерами особи	Между ночной активностью и размерами особи
20	Голодающие	Самцы	0.398	0.755	$R = 0.592$ $n = 12$ $p = 0.042$	$R = 0.535$ $n = 12$ $p = 0.073$	$R = 0.213$ $n = 12$ $p = 0.506$
		Самки	0.611	0.577	$R = -0.009$ $n = 12$ $p = 0.977$	$R = 0.175$ $n = 12$ $p = 0.587$	$R = -0.268$ $n = 12$ $p = 0.400$
	Питающиеся	Самцы	1.025	0.935	$R = 0.460$ $n = 12$ $p = 0.132$	$R = 0.273$ $n = 12$ $p = 0.391$	$R = 0.278$ $n = 12$ $p = 0.381$
		Самки	0.640	0.414	$R = 0.006$ $n = 12$ $p = 0.984$	$R = 0.218$ $n = 12$ $p = 0.495$	$R = 0.547$ $n = 12$ $p = 0.066$
25	Голодающие	Самцы	0.327	0.789	$R = 0.249$ $n = 12$ $p = 0.434$	$R = -0.064$ $n = 12$ $p = 0.842$	$R = -0.623$ $n = 12$ $p = 0.030$
		Самки	0.272	0.265	$R = 0.134$ $n = 12$ $p = 0.679$	$R = -0.312$ $n = 12$ $p = 0.323$	$R = 0.104$ $n = 12$ $p = 0.747$
	Питающиеся	Самцы	0.473	0.486	$R = 0.380$ $n = 12$ $p = 0.223$	$R = 0.190$ $n = 12$ $p = 0.555$	$R = 0.367$ $n = 12$ $p = 0.240$
		Самки	0.433	0.252	$R = -0.008$ $n = 11$ $p = 0.982$	$R = -0.019$ $n = 11$ $p = 0.956$	$R = 0.077$ $n = 11$ $p = 0.823$
30	Голодающие	Самцы	0.244	1.236	$R = -0.288$ $n = 12$ $p = 0.364$	$R = 0.313$ $n = 12$ $p = 0.322$	$R = 0.293$ $n = 12$ $p = 0.355$
		Самки	0.326	0.448	$R = 0.527$ $n = 12$ $p = 0.078$	$R = 0.131$ $n = 12$ $p = 0.684$	$R = 0.370$ $n = 12$ $p = 0.237$
	Питающиеся	Самцы	0.622	0.680	$R = 0.507$ $n = 12$ $p = 0.093$	$R = -0.399$ $n = 12$ $p = 0.198$	$R = -0.182$ $n = 12$ $p = 0.572$
		Самки	0.428	0.485	$R = 0.419$ $n = 12$ $p = 0.175$	$R = 0.061$ $n = 12$ $p = 0.850$	$R = 0.289$ $n = 12$ $p = 0.362$
Средний коэффициент и среднее отклонение			0.483 ± 0.217	0.610 ± 0.286	0.247 ± 0.277	0.092 ± 0.262	0.122 ± 0.329

**Таблица 3.** Достоверность влияния температуры, режима питания и пола особи на параметры индивидуальной и групповой изменчивости интенсивности двигательной активности имаго *Cheilomenes propinqua* (Mulsant): результаты общего линейного моделирования (GLM) – коэффициент регрессии  $C$ , его ошибка и достоверность влияния  $p$

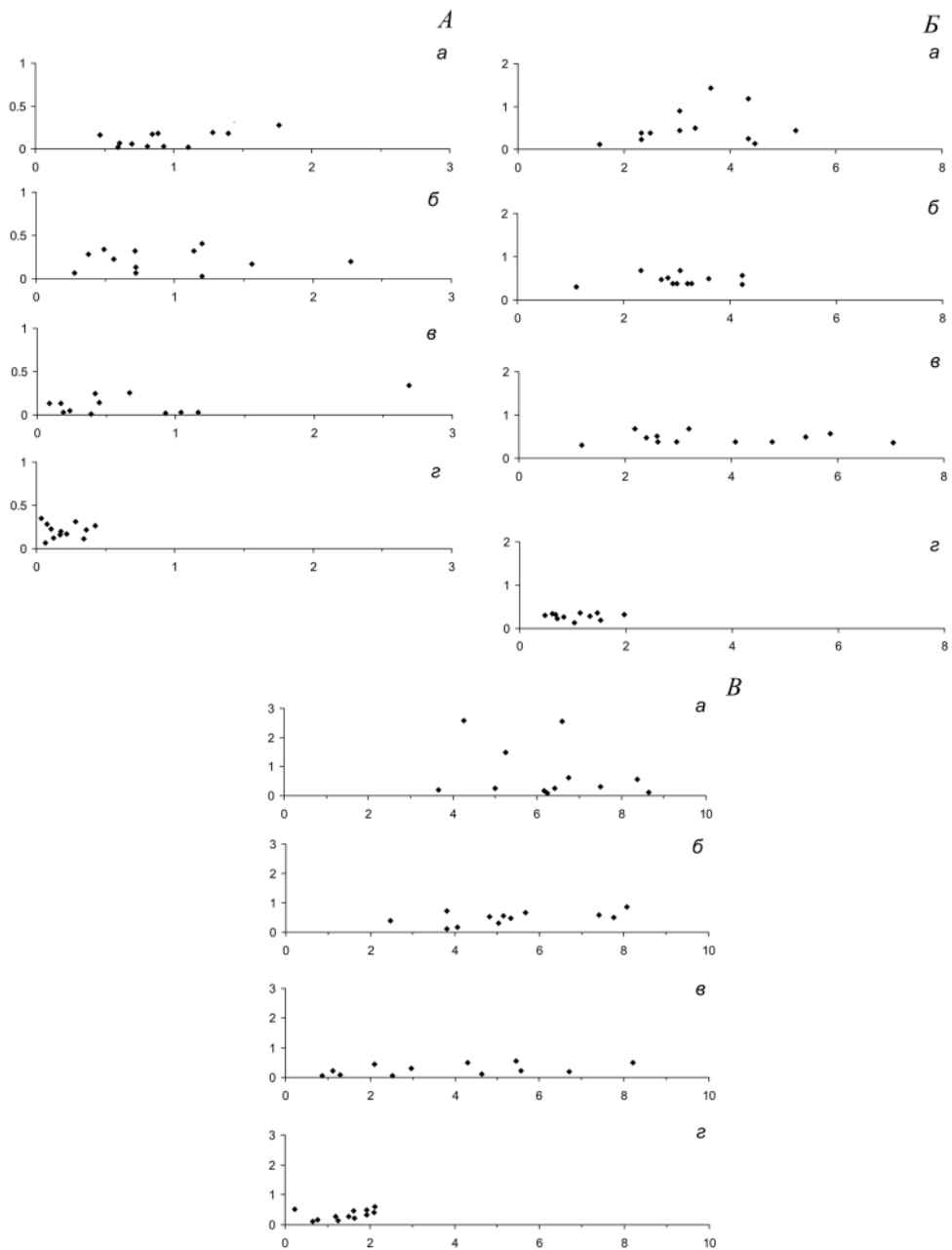
Параметр и объем выборки ( $n$ )	Фактор		
	Температура, °C	Режим питания (кодировки: 0 – голодающие, 1 – питающиеся)	Пол (кодировки: 0 – самцы, 1 – самки)
Коэффициент вариации интенсивности дневной активности, $n = 12$	$C = -0.026 \pm 0.011$ , $p = 0.043$	$C = -0.240 \pm 0.090$ , $p = 0.028$	$C = -0.063 \pm 0.090$ , $p = 0.501$
Коэффициент вариации интенсивности ночной активности, $n = 12$	$C = 0.004 \pm 0.015$ , $p = 0.782$	$C = -0.136 \pm 0.120$ , $p = 0.288$	$C = -0.407 \pm 0.120$ , $p = 0.009$
Коэффициент корреляции между интенсивностью дневной активности и размером особи, $n = 12$	$C = -0.027 \pm 0.019$ , $p = 0.181$	$C = -0.076 \pm 0.152$ , $p = 0.633$	$C = -0.099 \pm 0.152$ , $p = 0.534$
Коэффициент корреляции между интенсивностью ночной активности и размером особи, $n = 12$	$C = 0.000 \pm 0.025$ , $p = 1.000$	$C = 0.214 \pm 0.205$ , $p = 0.325$	$C = 0.129 \pm 0.205$ , $p = 0.547$
Коэффициент корреляции между интенсивностями дневной и ночной активности, $n = 12$	$C = 0.003 \pm 0.022$ , $p = 0.897$	$C = 0.093 \pm 0.178$ , $p = 0.615$	$C = -0.138 \pm 0.178$ , $p = 0.459$
Процентное соотношение интенсивностей дневной и ночной активности, $n = 143$	$C = 1.431 \pm 0.270$ , $p < 0.001$	$C = -4.513 \pm 1.107$ , $p < 0.001$	$C = -12.129 \pm 2.213$ , $p < 0.001$

В контексте нашего исследования особый интерес представляет тот факт, что корреляция между дневной и ночной активностью особей, содержащихся в одних и тех же условиях, не зависела от температуры и пищевого режима, была статистически недостоверной или малодостоверной ( $p = 0.042$  в одном из 12 вариантов), а средний коэффициент этой корреляции был хоть и положителен, но невелик (см. табл. 2 и 3). На рис. 1 также видно, что хотя интенсивности дневной и ночной активности жуков в пределах одного и того же варианта опыта были весьма изменчивы, корреляция между ними отсутствовала. Соотношение интенсивностей дневной и ночной двигательной активности (показатель групповой изменчивости) было непостоянным (рис. 2): возрастало с температурой, у голодающих особей было выше, чем у питающихся, а у самцов – выше, чем у самок (см. табл. 3).

**Таблица 4.** Корреляция между средними значениями двигательной активности имаго *Cheilomenes propinqua* (Mulsant) в разные дни опыта

Температура, °С	Режим питания	Пол особей	Коэффициент корреляции $R$ , объем выборки $n$ , достоверность корреляции $p$					
			Дневная двигательная активность			Ночная двигательная активность		
			1-й и 2-й дни опыта	1-й и 3-й дни опыта	2-й и 3-й дни опыта	1-й и 2-й дни опыта	1-й и 3-й дни опыта	2-й и 3-й дни опыта
20	Голодающие	Самцы	$R = 0.425$ , $n = 12$ , $p = 0.168$	$R = 0.192$ , $n = 12$ , $p = 0.551$	$R = 0.906$ , $n = 12$ , $p < 0.001$	$R = 0.573$ , $n = 12$ , $p = 0.052$	$R = 0.283$ , $n = 12$ , $p = 0.373$	$R = 0.167$ , $n = 12$ , $p = 0.604$
		Самки	$R = 0.806$ , $n = 12$ , $p = 0.002$	$R = 0.745$ , $n = 12$ , $p = 0.005$	$R = 0.927$ , $n = 12$ , $p < 0.001$	$R = 0.526$ , $n = 12$ , $p = 0.079$	$R = 0.363$ , $n = 12$ , $p = 0.246$	$R = 0.258$ , $n = 12$ , $p = 0.417$
	Питающиеся	Самцы	$R = 0.948$ , $n = 12$ , $p < 0.001$	$R = 0.893$ , $n = 12$ , $p < 0.001$	$R = 0.947$ , $n = 12$ , $p < 0.001$	$R = 0.557$ , $n = 12$ , $p = 0.060$	$R = 0.511$ , $n = 12$ , $p = 0.090$	$R = 0.817$ , $n = 12$ , $p = 0.001$
		Самки	$R = 0.767$ , $n = 12$ , $p = 0.004$	$R = 0.625$ , $n = 12$ , $p = 0.030$	$R = 0.563$ , $n = 12$ , $p = 0.597$	$R = 0.656$ , $n = 12$ , $p = 0.020$	$R = 0.647$ , $n = 12$ , $p = 0.023$	$R = 0.560$ , $n = 12$ , $p = 0.058$
25	Голодающие	Самцы	$R = 0.553$ , $n = 12$ , $p = 0.062$	$R = 0.573$ , $n = 8$ , $p = 0.138$	$R = 0.913$ , $n = 8$ , $p = 0.002$	$R = 0.117$ , $n = 12$ , $p = 0.716$	$R = 0.699$ , $n = 8$ , $p = 0.054$	$R = 0.457$ , $n = 8$ , $p = 0.255$
		Самки	$R = 0.370$ , $n = 12$ , $p = 0.236$	$R = 0.225$ , $n = 12$ , $p = 0.482$	$R = 0.321$ , $n = 12$ , $p = 0.309$	$R = -0.171$ , $n = 12$ , $p = 0.595$	$R = 0.179$ , $n = 12$ , $p = 0.578$	$R = -0.318$ , $n = 12$ , $p = 0.313$
	Питающиеся	Самцы	$R = 0.875$ , $n = 12$ , $p < 0.001$	$R = 0.506$ , $n = 12$ , $p = 0.093$	$R = 0.666$ , $n = 12$ , $p = 0.018$	$R = 0.621$ , $n = 12$ , $p = 0.031$	$R = 0.537$ , $n = 12$ , $p = 0.072$	$R = 0.622$ , $n = 12$ , $p = 0.031$
		Самки	$R = 0.528$ , $n = 11$ , $p = 0.095$	$R = 0.498$ , $n = 11$ , $p = 0.119$	$R = 0.856$ , $n = 11$ , $p = 0.001$	$R = 0.745$ , $n = 11$ , $p = 0.008$	$R = 0.334$ , $n = 11$ , $p = 0.315$	$R = 0.153$ , $n = 11$ , $p = 0.654$
30	Голодающие	Самцы	$R = 0.178$ , $n = 12$ , $p = 0.579$	$R = 0.864$ , $n = 5$ , $p = 0.059$	$R = 0.282$ , $n = 5$ , $p = 0.646$	$R = 0.749$ , $n = 9$ , $p = 0.020$	– <sup>1</sup>	– <sup>1</sup>
		Самки	$R = 0.401$ , $n = 12$ , $p = 0.196$	$R = 0.368$ , $n = 11$ , $p = 0.265$	$R = 0.604$ , $n = 11$ , $p = 0.049$	$R = 0.114$ , $n = 12$ , $p = 0.724$	$R = 0.812$ , $n = 7$ , $p = 0.027$	$R = 0.726$ , $n = 7$ , $p = 0.065$
	Питающиеся	Самцы	$R = 0.748$ , $n = 12$ , $p = 0.005$	$R = 0.692$ , $n = 12$ , $p = 0.013$	$R = 0.469$ , $n = 12$ , $p = 0.124$	$R = 0.224$ , $n = 12$ , $p = 0.483$	$R = 0.163$ , $n = 12$ , $p = 0.613$	$R = -0.101$ , $n = 12$ , $p = 0.756$
		Самки	$R = 0.282$ , $n = 12$ , $p = 0.375$	$R = 0.170$ , $n = 12$ , $p = 0.597$	$R = 0.155$ , $n = 12$ , $p = 0.630$	$R = 0.086$ , $n = 12$ , $p = 0.791$	$R = 0.683$ , $n = 12$ , $p = 0.014$	$R = 0.018$ , $n = 12$ , $p = 0.957$
Средний коэффициент корреляции и среднее отклонение			$0.57 \pm 0.25$	$0.53 \pm 0.25$	$0.63 \pm 0.28$	$0.40 \pm 0.31$	$0.47 \pm 0.22$	$0.31 \pm 0.36$

<sup>1</sup>Примечание. – нет данных.

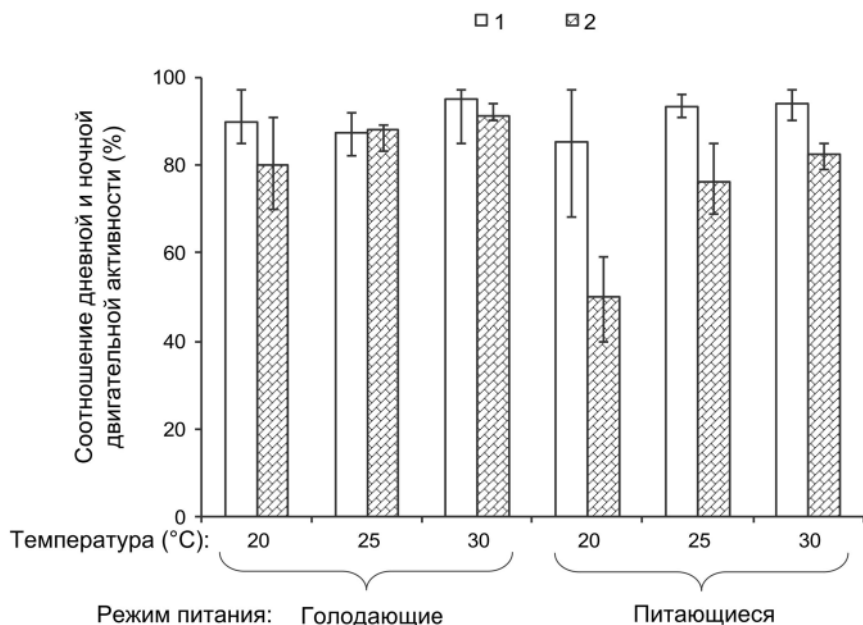


**Рис. 1.** Индивидуальная изменчивость дневной и ночной двигательной активности голодающих и питающихся самцов и самок *Cheilomenes propinqua* (Mulsant) при разной температуре.

По горизонтальной оси – средняя скорость движения особей днем (мм/сек). По вертикальной оси – средняя скорость движения ночью (мм/сек). Температура: А – 20 °С, В – 25 °С, В – 30 °С.

а – голодающие самцы, б – голодающие самки, в – питающиеся самцы, г – питающиеся самки. Каждый символ соответствует одной особи. Коэффициенты корреляции и вариации – в табл. 2.





**Рис. 2.** Соотношение дневной и ночной активности голодающих и питающихся самцов и самок *Cheilomenes propinqua* (Mulsant) при разной температуре.

По горизонтальной оси – температура и режим питания. По вертикальной оси – соотношение дневной и ночной двигательной активности (%). 1 – самцы, 2 – самки. Приведены медианы и квартили.

Данные о достоверности влияния температуры и режима питания на соотношение дневной и ночной двигательной активности – в табл. 3.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Индивидуальная изменчивость дневной и ночной двигательной активности голодающих и питающихся самцов и самок *Cheilomenes propinqua* была достаточно велика и статистически достоверна практически во всех вариантах опыта. Значительная индивидуальная изменчивость суточных ритмов двигательной активности была ранее выявлена у многих видов из разных отрядов насекомых, например, у американского таракана *Periplaneta americana* L. (Blattodea, Blattidae) (Lipton, Sutherland, 1970), у домашнего и мангрового сверчков *Acheta domesticus* L. и *Apteronomobius asahinai* Yamasaki (Orthoptera, Gryllidae) (Cymborowski, 1973; Sakura, Numata, 2021), у клопов *Amphibolus venator* (Klug) (Heteroptera, Reduviidae) (Matsumura et al., 2018) и *Nepa hoffmanni* Esaki (Heteroptera, Nepidae) (Hyun, Han, 2023), у нескольких видов пчел сем. Halictidae (Hymenoptera) (Cartagena, 2021; Cartagena et al., 2021), у домашней пчелы *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae) и у ос *Polistes crinitus* Felton и *Mischocyttarus phthisicus* (Fabricius) (Hymenoptera, Vespidae) (Giannoni-Guzmán et al., 2014, 2020).

Судя по результатам наших опытов, корреляция между средними интенсивностями двигательной активности одной и той же особи за первые три дня опыта была поло-

жительной. Это свидетельствует о том, что наблюдаемая индивидуальная изменчивость интенсивности двигательной активности была вызвана не случайным воздействием неконтролируемых внешних факторов и не ошибками при регистрации данных, а какими-то особенностями подопытных жуков; подобный эффект обнаружен также, например, у клопа *Amphibolus venator* (Matsumura et al., 2018). Корреляция между средними интенсивностями дневной и ночной двигательной активности одной и той же особи, напротив, была очень слабой и к тому же зависимости этих параметров от температуры и пищевого режима заметно различались. Влияние температуры и пищевого режима на интенсивность дневной и ночной двигательной активности на уровне групповой изменчивости также было различным. Ранее различия во влиянии температуры на дневную и на ночную двигательную активность были выявлены у самцов китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* G.-M. (Lepidoptera, Saturniidae) (Truman, 1973). Голодание меняет суточный ритм двигательной активности божьей коровки *Coccinella californica* Mannerheim (Coleoptera, Coccinellidae) (Frazer, Gil, 1981) и по-разному влияет на дневную и ночную активность самцов и самок комара *Anopheles gambiae* Giles (Diptera, Culicidae) (Jones, Gubbins, 1978) и мухи цеце *Glossina morsitans* Westw. (Diptera, Glossinidae) (Brady, 1972; Brady, Crump, 1978). Впрочем, у ряда других видов насекомых, таких, как малый хрущак *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera, Tenebrionidae) (Matsumura et al., 2022), божья коровка *Coccinella septempunctata bruckii* (Mulsant) (Coleoptera, Coccinellidae) (Nakamuta, 1987) и паразитоид-яйцеед *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera, Trichogrammatidae) (Pomranon et al., 1999), суточный ритм (соотношение дневной и ночной двигательной активности) не меняется при повышении или понижении среднесуточной активности, что свидетельствует о примерно одинаковом влиянии среды на разные фазы суточного ритма. Следует заметить, что в предыдущих исследованиях различия во влиянии внешних факторов на дневную и на ночную двигательную активность были выявлены только на уровне групповой изменчивости, в то время как в нашей работе этот результат получен при анализе не только групповой, но и индивидуальной изменчивости.

Размеры тела жука, вопреки ожиданиям, не влияли на среднюю скорость его движения, используемую в наших опытах как индикатор двигательной активности. Предыдущие исследования выявили положительную корреляцию между размерами тела и скоростью передвижения, например, у перепончатокрылого паразитоида *Megarhyssa nortoni* (Cresson, 1864) (Hymenoptera, Ichneumonidae) (Fischbein et al., 2018), а вот влияние размеров на ритм двигательной активности клопа *Amphibolus venator* оказалось статистически недостоверным (Matsumura et al., 2018).

Подводя итоги данного исследования, можно заключить, что его результаты поддерживают скорее вторую, чем первую из выдвинутых нами гипотез. Корреляция между интенсивностями дневной и ночной двигательной активности самцов и самок, использованных в одном и том же варианте опыта, была невелика и статистически недостоверна в 11 из 12 вариантов. Кроме того, зависимости как степени изменчивости, так и средних значений интенсивности дневной и ночной двигательной активности от температуры, пищевого режима и пола особи были совершенно разными и, очевидно,

в результате этого процентное соотношение интенсивностей дневной и ночной двигательной активности было непостоянным.

В совокупности результаты наших опытов свидетельствуют о том, что 1) параметры имаго *Ch. propinqua*, определяющие индивидуальную изменчивость дневной и ночной двигательной активности, различаются (вопрос о природе этих параметров остается открытым и заслуживает дальнейшего исследования), 2) внешние факторы также по-разному влияют на размах индивидуальной изменчивости дневной и ночной двигательной активности и 3) на уровне групповой изменчивости дневная и ночная двигательная активность самцов и самок по-разному зависят от таких важных факторов, как температура и голодание. Судя по этим данным, дневная и ночная двигательная активность имаго *Ch. propinqua* определяются разными физиологическими механизмами.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Л. С. Раменской, О. С. Безман-Мосейко и Т. Я. Умаровой (ЗИН).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ашофф Ю. 1984. Обзор биологических ритмов. В кн.: Ю. Ашофф (ред.). Биологические ритмы. Т. 1. М.: Мир, с. 12–21.
- Брэйди Д. 1984. Ритмы поведения у беспозвоночных. В кн.: Ю. Ашофф (ред.). Биологические ритмы. Т. 1. М.: Мир, с. 125–151.
- Быковская Н. В., Войтко Л. Д. 2015. Двигательная активность *Drosophila melanogaster* как модель для изучения генетики поведения. В кн.: Животный и растительный мир Дальнего Востока. Т. 26. Владивосток: Дальневосточный федеральный университет, с. 17–22.
- Дан С. 1984. Ежедневные приспособительные стратегии поведения. В кн.: Ю. Ашофф (ред.). Биологические ритмы. Т. 1. М.: Мир, с. 315–347.
- Зиновьева К. Б., Полякова Д. И. 1987. Влияние фото- и терморитмов на суточный ритм отрождения селекционированных линий синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). Энтомологическое обозрение **66** (2): 236–245.
- Зотов В. А. 2009. Циркадианный ритм активности как фактор репродуктивной изоляции у близкородственных видов пустынных жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae). Зоологический журнал **88** (1): 27–30.
- Конопка Р. 1984. Генетика и развитие циркадианных ритмов беспозвоночных. В кн.: Ю. Ашофф (ред.). Биологические ритмы. Т. 1. М.: Мир, с. 188–199.
- Чернышев В. Б. 1984. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Издательство МГУ, 216 с.
- Чернышев В. Б. 1996. Экология насекомых. М.: Издательство МГУ, 304 с.
- Ball H. J. 1972. Photic entrainment of circadian activity rhythms by direct brain illumination in the cockroach *Blaberus craniifer*. Journal of Insect Physiology **18** (12): 2449–2455.  
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(72\)90188-6](https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90188-6)
- Brady J. 1972. Spontaneous circadian components of tsetse fly activity. Journal of Insect Physiology **18** (3): 471–484.  
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(72\)90078-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90078-9)

- Brady J., Crump A. J. 1978. The control of circadian activity rhythms in tsetse flies: environment or physiological clock? *Physiological Entomology* **3** (3): 177–190.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1978.tb00147.x>
- Cartagena S. M. 2021. Inter-individual Variation in Circadian Rhythm across Species of Halictid Bees: Characterizing Varying Clocks and Motif Classification. Río Piedras (Puerto Rico): University of Puerto Rico, 108 p.
- Cartagena S. M., Ortiz-Alvarado C. A., Ordoñez P., Cordero-Martínez C. S., Ambrose A. F., Roman Lizasoain L. A., Santos M. A., Acevedo J. P., Gibbs J., Petanidou T., Agosto-Rivera J. L. 2021. Relationship between inter-individual variation in circadian rhythm and sociality: A case study using halictid bees. *bioRxiv* 2021.09.03.458748.  
<https://doi.org/10.1101/2021.09.03.458748>
- Chown S. L. 2001. Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications. *Journal of Insect Physiology* **47** (7): 649–660.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(00\)00163-3](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00163-3)
- Cymborowski B. 1973. Control of the circadian rhythm of locomotor activity in the house cricket. *Journal of Insect Physiology* **19** (7): 1423–1440.  
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(73\)90173-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90173-X)
- Fischbein D., Villacide J. M., De La Vega G., Corley J. C. 2018. Sex, life history and morphology drive individual variation in flight performance of an insect parasitoid. *Ecological Entomology* **43** (1): 60–68.  
<https://doi.org/10.1111/een.12469>
- Flcury F., Allemand R., Fouille P., Boulétreau M. 1995. Genetic variation in locomotor activity rhythm among populations of *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae), a larval parasitoid of *Drosophila* species. *Behavior Genetics* **25** (1): 81–89.  
<https://doi.org/10.1007/BF02197245>
- Frazer B. D., Gill B. 1981. Hunger, movement, and predation of *Coccinella californica* on pea aphids in the laboratory and in the field. *Canadian Entomologist* **113** (11): 1025–1033.  
<https://doi.org/10.4039/Ent1131025-11>
- Giannoni-Guzmán M. A., Avalos A., Perez J. M., Loperena E. J. O., Kayım M., Medina J. A., Massey S. E., Kence M., Kence A., Giray T., Agosto-Rivera J. L. 2014. Measuring individual locomotor rhythms in honey bees, paper wasps and other similar-sized insects. *Journal of Experimental Biology* **217** (8): 1307–1315.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.096180>
- Giannoni-Guzmán M. A., Aleman-Rios J., Moreno A. M. M., Hernandez G. D., Perez M., Loubriel D., Giray T., Agosto-Rivera J. L. 2020. The role of temperature on the development of circadian rhythms in honey bee workers. *BioRxiv*, 2020.08.17.254557.  
<https://doi.org/10.1101/2020.08.17.254557>
- Hyun H., Han C. S. 2023. Jekyll and Hyde: Day–night personality differences in the water scorpion *Nepa hoffmanni*. *Behavioral Ecology* **34** (2): 278–286.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/ara123>
- Jones M. D. R., Gubbins S. J. 1978. Changes in the circadian flight activity of the mosquito *Anopheles gambiae* in relation to insemination, feeding and oviposition. *Physiological Entomology* **3** (3): 213–220.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1978.tb00151.x>
- Kaiser T. S., Neumann D., Heckel D. G. 2011. Timing the tides: genetic control of diurnal and lunar emergence times is correlated in the marine midge *Clunio marinus*. *BMC Genetics* **12** (1): 1–12.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.074534>
- Kauranen H., Menegazzi P., Costa R., Helfrich-Förster C., Kankainen A., Hoikkala A. 2012. Flies in the north: locomotor behavior and clock neuron organization of *Drosophila montana*. *Journal of Biological Rhythms* **27** (5): 377–387.  
<https://doi.org/10.1177/0748730412455916>
- Lankinen P. 1993. North–south differences in circadian eclosion rhythm in European populations of *Drosophila subobscura*. *Heredity* **71** (2): 210–218.  
<https://doi.org/10.1038/hdy.1993.126>
- Lipton G. R., Sutherland D. J. 1970. Activity rhythms in the American cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Physiology* **16** (8): 1555–1566.  
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(70\)90254-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(70)90254-4)
- Matsumura K., Ito R., Miyatake T. 2018. Pace-of-life: Relationships among locomotor activity, life history, and circadian rhythm in the assassin bug, *Amphibolus venator*. *Ethology* **125** (3): 127–132.  
<https://doi.org/10.1111/eth.12831>

- Matsumura K., Abe M. S., Miyatake T. 2022. Responses to artificial selection of dispersal activity in the circadian rhythm of the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *Journal of Ethology* **40** (3): 285–290. <https://doi.org/10.1007/s10164-022-00757-y>
- Monti L., Lalanne-Cassou B., Lucas P., Malosse C., Silvain J. F. 1995. Differences in sex pheromone communication systems of closely related species: *Spodoptera latifascia* (Walker) and *S. descoinsi* Lalanne-Cassou & Silvain (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Chemical Ecology* **21** (5): 641–660. <https://doi.org/10.1007/BF02033707>
- Nakamura K. 1987. Diel rhythmicity of prey-search activity and its predominance over starvation in the lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii*. *Physiological Entomology* **12** (1): 91–98. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1987.tb00727.x>
- Neumann D. 1967. Genetic adaptation in emergence time of *Clunio* populations to different tidal conditions. *Helgoland Marine Research* **15** (1): 163–171. <https://hmr.biomedcentral.com/counter/pdf/10.1007/BF01618>
- Numata H., Tomioka K. (eds.). 2023. *Insect Chronobiology*. Singapore: Springer, 357 p.
- Ovchinnikov A., Reznik S., Bezman-Moseyko O., Belyakova N. 2022. Walking activity of a predatory ladybird, *Cheilomenes propinqua*: impacts of photoperiod, temperature, and starvation. *BioControl* **67** (5): 513–522. <https://doi.org/10.1007/s10526-022-10159-1>
- Pittendrigh C. S., Takamura T. 1989. Latitudinal clines in the properties of a circadian pacemaker. *Journal of Biological Rhythms* **4** (2): 105–123.
- Pompanon F., Fouillet P., Bouletreau M. 1999. Physiological and genetic factors as sources of variation in locomotion and activity rhythm in a parasitoid wasp (*Trichogramma brassicae*). *Physiological Entomology* **24** (4): 346–357. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.1999.00150.x>
- Rodriguez A., Zhang H., Klaminder J., Brodin T., Andersson P. L., Andersson M. 2017. ToxId: an algorithm to track the identity of multiple animals. *Scientific Reports* **7** (1): 14774.
- Rodriguez A., Zhang H., Klaminder J., Brodin T., Andersson P. L., Andersson M. 2018. ToxTrac: a fast and robust software for tracking organisms. *Methods in Ecology and Evolution* **9** (3): 460–464. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12874>
- Sakura K., Numata H. 2021. Locomotor activity rhythms in laboratory-reared adults of the mangrove cricket, *Apteronomobius asahinai*. *Entomological Science* **24** (3): 247–255. <https://doi.org/10.1111/ens.12470>
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science* **185** (4145): 27–39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>
- Truman J. W. 1973. Temperature sensitive programming of the silkworm flight clock: a mechanism for adapting to the seasons. *Science* **182** (4113): 727–729. <https://doi.org/10.1126/science.182.4113.727>
- Young A. M. 1972. Community ecology of some tropical rain forest butterflies. *American Midland Naturalist* **87** (1): 146–157. <https://doi.org/10.2307/2423888>
- Zilles K., Amunts K. 2013. Individual variability is not noise. *Trends in Cognitive Sciences* **17** (4): 153–155. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.02.003>

INDIVIDUAL VARIABILITY AND MODIFICATIONS OF DAY AND NIGHT  
MOVEMENT ACTIVITY IN *CHEILOMENES PROPINQUA* (MULSANT)  
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE) ADULTS

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

*Key words:* circadian rhythms, daily rhythms, movement activity, individual variability, modifications, *Cheilomenes propinqua*, temperature, starvation, photoperiod, biological control.

## SUMMARY

Laboratory experiments revealed individual variability in the intensity of day and night movement activity of starved and fed adults of a predatory ladybird *Cheilomenes propinqua*. Statistical analysis of the experimental data showed that (1) individual variability of day and night movement activity is determined by different parameters of *Ch. propinqua* adults, (2) environmental factors also have different impacts on the rate of individual variability of day and night movement activity, and (3) effects of temperature and starvation on modifications of day and night movement activity are also different. These results suggest that day and night movement activities of *Ch. propinqua* adults are determined by different physiological mechanisms.