

УДК 591.5(595.763.79)

**О РЕПРОДУКТИВНОЙ ДИАПАУЗЕ ХИЩНОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ
CHEILOMENES SEXMACULATA (FABRICIUS, 1781)
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)**

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

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: reznik1952@mail.ru (автор, ответственный за переписку);

e-mail: anovchi@gmail.com; *e-mail: antoninaovch@gmail.com;

****e-mail: bezman-moseyko@mail.ru; *****e-mail: belyakovana@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.01.2021 г.

После доработки 19.01.2021 г.

Принята к публикации 19.01.2021 г.

Экспериментально исследована способность к индукции репродуктивной диапаузы у самок лабораторной популяции хищной божьей коровки *Cheilomenes sexmaculata*, происходящей от особей, собранных в Непале в условиях субтропического муссонного климата. В опытах было использовано 12 режимов, представляющих собой комбинации двух температур (20 и 24 °С), трех фотопериодов (длина дня 10, 12 и 14 ч) и двух диет (персиковая тля *Myzus persicae* и яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella*). Диапаузирующими считались самки с неразвитыми яичниками и хорошо развитым жировым телом. Доля диапаузирующих самок достоверно зависела только от температуры, составляя 0.8 % при 24 °С и 7.4 % при 20 °С. Эта присущая лишь небольшой части особей исследованной популяции способность к индукции репродуктивной диапаузы, судя по литературным данным, могла послужить существенной предпосылкой расселения *C. sexmaculata* на север, в зону умеренного климата.

Ключевые слова: диапауза, температура, фотопериод, изменчивость, *Cheilomenes sexmaculata*, Coccinellidae.

DOI: 10.31857/S0367144521010019

Факультативная диапауза, обеспечивающая переживание неблагоприятных периодов и индуцируемая за некоторое время до их наступления сигнальными факторами окружающей среды, – одна из наиболее важных сезонных адаптаций насекомых (Tauber et al., 1986; Danks, 2007; Tougeron, 2019). У видов, обитающих в умеренном и арктическом поясах, обычна зимняя диапауза, индуцируемая чаще всего коротким световым днем и / или низкой температурой и приводящая к снижению интенсивности

метаболизма, остановке развития или размножения, увеличению холодоустойчивости и прочим изменениям, без которых благополучная зимовка у большинства насекомых практически невозможна. Процесс индукции зимней диапаузы поэтому жестко контролируется естественным отбором, обеспечивающим точную адаптацию к специфике локального климата (Данилевский, 1961; Заславский, 1984, 1996; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). У насекомых, обитающих в поясе субтропиков, где зимнее снижение температуры и сопутствующее этому процессу ухудшение условий окружающей среды выражены слабо, селективная ценность способности к зимовке не так высока. Тем не менее, у многих субтропических насекомых также отмечена факультативная зимняя диапауза, индуцируемая коротким днем и низкой температурой, хотя и не такая глубокая и прочная, как у представителей того же или близких видов, обитающих в условиях умеренного и арктического климата. При этом нередко наблюдается не только снижение интенсивности диапаузы, но и уменьшение ее частоты: даже при наиболее «сильном» сочетании факторов, индуцирующих диапаузу, она индуцируется далеко не у всех особей. Хорошо известно, что эта индивидуальная изменчивость способности к диапаузе не только важна для выживания популяции в сезоны с экстремальными условиями, но и служит существенной предпосылкой для расселения в регионы с более холодным климатом (Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004).

Объект нашего исследования, хищная божья коровка *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius, 1781) (= *Menochilus sexmaculatus*) (Coleoptera, Coccinellidae) широко распространена в тропических и субтропических регионах Южной Азии (Афганистан, Пакистан, Индия, Индонезия, Филиппины и др.) и Австралии (Ifikhar et al., 2018), а в настоящее время расселяется на север вплоть до центральной Японии (Kawakami et al., 2016, 2017). Будучи широко распространенным полифагом, этот вид приобрел известность как важный естественный агент биологического контроля разнообразных сосущих насекомых-вредителей (Pandi et al., 2012; Ifikhar et al., 2018), поэтому основные особенности его биологии детально исследованы (Campbell et al., 1980; Omkar et al., 2005; Pandi et al., 2012; Wang et al., 2013; Mirhosseini et al., 2015; Zhao et al., 2015; Singh et al., 2016; Ifikhar et al., 2018). В частности, было показано, что длительность созревания самок зависит не только от температуры, но и от фотопериода (Wang et al., 2013) и, кроме того, длина дня влияет на среднюю скорость преимагинального развития (Singh et al., 2016), но способность к индукции репродуктивной диапаузы в этих исследованиях не была выявлена. Фенологические наблюдения, проведенные в естественных условиях на популяциях *Ch. sexmaculata*, обитающих в Японии у северной границы видового ареала, позволяют предполагать, что жуки зимуют в состоянии репродуктивной диапаузы (Kawakami et al., 2016, 2017), но специальными опытами, проведенными в лабораторных условиях, этот факт подтвержден не был. Индуцировать диапаузу яйцекладущих самок лабораторной линии, происходящей от особей, собранных в Пакистане, переносом в условия короткого дня также не удалось (Campbell et al., 1980).

Нами была предпринята попытка индуцировать репродуктивную диапаузу у самок лабораторной линии *Ch. sexmaculata*, происходящей от особей, собранных в Непале в условиях субтропического муссонного климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *Ch. sexmaculata*, происходящая от 30 жуков, собранных в мае 2013 г. в Непале, в окрестностях Саураха (27.5848° с. ш., 84.5038° в. д.) на высоте 189 м над ур. м. Климат в Саурахе субтропический муссонный: средние температуры в декабре–январе – около 16 °С, в мае–августе – около 29 °С; засушливый период с ежемесячными осадками менее 20 мм длится с ноября по март (данные сайта <https://ru.climate-data.org/>).

На протяжении нескольких лет коровок разводили в Лаборатории биометода Всероссийского НИИ защиты растений (ВИЗР) на злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. (Hemiptera, Aphididae) при температуре 20–25 °С и длине дня 18 ч. Эксперименты были проведены в Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН (ЗИН). Перед этим коровок на протяжении 1 или 2 поколений разводили при температуре 24 °С и длине дня 14 ч, личинок и жуков кормили персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.), разводимой на проростках бобов *Vicia faba* L. Личинки и куколки особей, использованных в опыте, развивались при тех же условиях.

В начале опыта (не более чем через 24 ч после отрождения) имаго *Ch. sexmaculata* взвешивали на электронных весах с точностью до 0.1 мг и попарно (самец и самка) помещали в пластиковые чашки Петри диаметром 60 и высотой 15 мм. После этого чашки поровну распределяли между 12 экспериментальными режимами, представляющим собой комбинации двух температур (20 и 24 °С), трех фотопериодов (длина дня 10, 12 и 14 ч) и двух диет: 1) личинки и имаго персиковой тли на проростке боба или 2) замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Oliv.) (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенные 30%-ным раствором сахара к кусочку картона, и пластиковая пробирка с водой, заткнутая ватным тампоном. Влажность воздуха (около 70 %) во всех вариантах опыта была одинакова, корм всегда имелся в избытке. Все чашки ежедневно осматривали для определения даты начала откладки яиц. По завершении опыта (через 10 дней при 24 °С и через 15 дней при 20 °С) самок снова взвешивали и после этого вскрывали. Возраст самок для вскрытия был выбран на основании результатов предшествующих исследований: в оптимальных условиях к этому времени большинство особей начинает откладку яиц (Campbell et al., 1980; Omkar et al., 2005; Wang et al., 2013; Mirhosseini et al., 2015; Zhao et al., 2015). Состояние яичников оценивали по простейшей шкале: «развиты» (фолликулы шире гермария, хорошо заметны созревшие ооциты) или «не развиты» (виден только гермарий, фолликулы отсутствуют или визуально едва определяются), жировое тело также оценивали как «развитое» или «неразвитое».

Таким образом, для каждой выжившей самки определяли степень развития яичников и жирового тела, а также относительное увеличение веса, подсчитываемое по формуле $DW = (W_2 - W_1) / W_1$, где W_1 – вес самки в начале опыта (сразу после отрождения), а W_2 – ее вес в конце опыта (перед вскрытием). Кроме того, для каждой самки, откладывавшей яйца, определяли ее возраст к моменту начала кладки. Всего в опыте было использовано 249 самок (от 18 до 24 на каждый из 12 режимов опыта).

Для статистической обработки результатов опыта применяли множественную линейную регрессию, пробит-анализ, ранговый коэффициент корреляции Спирмена и критерий χ^2 . В качестве описательной статистики использовали среднее арифметическое и его ошибку. Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость самок *Ch. sexmaculata* за время опыта (10 и 15 дней при температуре соответственно 24 и 20 °С) в целом была довольно высокой (93.2 %, $n = 249$) и не зависела ни от температуры, ни от фотопериода (табл. 1), но увеличивалась с начальным весом самки и, кроме того, при питании тлями была выше, чем при питании яйцами зерновой моли (99.2 и 87.8 % соответственно).

Таблица 1. Влияние температуры, фотопериода, диеты и исходного веса на выживаемость самок, индукцию диапаузы, начало откладки яиц и динамику веса самок *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius)

Фактор	Выживаемость самок ($n = 249$) ¹	Доля диапаузирующих самок ($n = 227$) ¹	Доля самок, начавших откладку яиц ($n = 227$) ¹	Возраст в момент начала откладки яиц ($n = 176$) ²	Относительное увеличение веса ($n = 227$) ²
Температура	$C = 0.122 \pm 0.088,$ $p = 0.111$	$C = -0.292 \pm 0.128,$ $p = 0.023$	$C = -0.020 \pm 0.058,$ $p = 0.727$	$C = -0.723 \pm 0.077,$ $p < 0.001$	$C = -0.887 \pm 0.548,$ $p = 0.107$
Фотопериод	$C = 0.0142 \pm 0.089,$ $p = 0.878$	$C = 0.057 \pm 0.117,$ $p = 0.625$	$C = -0.017 \pm 0.064,$ $p = 0.790$	$C = -0.008 \pm 0.082,$ $p = 0.919$	$C = 0.762 \pm 0.579,$ $p = 0.190$
Диета	$C = -1.320 \pm 0.427,$ $p = 0.002$	$C = 4.23 \pm 52.49,$ $p = 0.936$	$C = -1.516 \pm 0.239,$ $p < 0.001$	$C = 3.329 \pm 0.281,$ $p < 0.001$	$C = -14.37 \pm 1.93,$ $p < 0.001$
Исходный вес самки	$C = 0.243 \pm 0.112,$ $p = 0.030$	$C = 0.027 \pm 0.123,$ $p = 0.824$	$C = -0.014 \pm 0.067,$ $p = 0.836$	$C = 0.219 \pm 0.089,$ $p = 0.015$	$C = -2.238 \pm 0.613,$ $p < 0.001$
Индукция диапаузы	–	–	–	–	$C = -18.739 \pm 5.027,$ $p = 0.002$

Примечания. ¹Представлены результаты пробит-анализа: коэффициент регрессии C , его ошибка и достоверность влияния p .

²Представлены результаты регрессионного анализа: коэффициент регрессии C , его ошибка и достоверность влияния p .

Анализ результатов вскрытия (табл. 2) показал, что у подавляющего большинства самок яичники были развиты, а жировое тело – нет. Эти самки, как и немногочисленные особи, характеризовавшиеся хорошим развитием и яичников, и жирового тела, были отнесены к категории репродуктивно активных. Диапаузируемыми считались только самки с неразвитыми яичниками и развитым жировым телом. И, наконец, у единичных самок не были развиты ни яичники, ни жировое тело, эти особи были исключены из дальнейшего анализа. В целом наблюдалась сильная отрицательная корреляция между развитием яичников и жирового тела ($\chi^2 = 71.2$, $df = 1$, $p < 0.001$; коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.55$).

Доля диапаузирующих самок зависела только от температуры (см. табл. 1), составляя 0.8 и 7.4 % при 24 и 20 °C соответственно. Однако не все самки, оказавшиеся репродуктивно активными при вскрытии, начали за время опыта (т. е. за 10 дней при температуре 24 °C и за 15 дней при 20 °C) откладку яиц. Доля самок, начавших откладку яиц, составила 80.7 % репродуктивно активных (или 77.5 % всей выборки) и достоверно зависела только от диеты (см. табл. 1): при питании тлями и яйцами зерновой моли яйцекладку за время опыта начали соответственно 95.7 и 58.2 % самок. Зато возраст самки к моменту откладки первого яйца достоверно зависел и от температуры (5.9 ± 0.2 дня при 24 °C и 8.5 ± 0.3 дня при 20 °C), и от диеты (6.0 ± 0.2 дня при питании тлями и 9.3 ± 0.3 дня при питании яйцами зерновой моли) (см. табл. 1). При температуре 20 °C яйцекладку за время опыта начали 86 % самок с развитыми яичниками и неразвитым жировым телом и только 50 % самок, у которых к моменту вскрытия были развиты не только яичники, но и жировое тело (различия достоверны: $\chi^2 = 5.5$, $df = 1$, $p = 0.019$).

Относительный прирост массы тела самок *Ch. sexmaculata* за время опыта не зависел ни от температуры, ни от фотопериода, но с высокой достоверностью был обратно пропорционален исходной массе тела (см. табл. 1). Кроме того, увеличение веса самок существенно зависело от диеты, составив в среднем при питании тлями и яйцами зерновой моли 59.0 и 41.9 % соответственно. При этом среднее относительное увеличение веса репродуктивно активных самок было достоверно (см. табл. 1) выше, чем диапаузирующих: 52.3 и 29.0 % соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

С учетом влияния температуры и пищевой ценности корма (вида тлей) средний возраст самок *Ch. sexmaculata* к моменту начала откладки яиц, наблюдавшийся в наших опытах, близок к результатам предшествующих исследований: 3.2 дня (Omkar et al., 2005), от 4.9 до 9.2 дня, в зависимости от фотопериода (Wang et al., 2013), и 8.8 дня (Zhao et al., 2015) при 25 °C, 5.6 дня при 27 °C (Campbell et al., 1980), и от 2.7 до 4.1 дня

Таблица 2. Соотношение степени развития яичников и жирового тела у самок *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (в процентах от общего количества вскрытых особей, $n = 232$)

Яичники	Жировое тело	
	Не развито	Развито
Не развиты	2.2 % – исключены из дальнейшего анализа	3.9 % – диапаузирующие
Развиты	90.5 % – репродуктивно активные	3.4 % – репродуктивно активные

в зависимости от корма при 27.5 °C (Mirhosseini et al., 2015). При этом в нашей работе около 20 % самок, оказавшихся при вскрытии репродуктивно активными, так и не начали откладку яиц за время опыта. Судя по этим данным, продолжение опыта привело бы к увеличению средней длительности периода, предшествующего началу яйцекладки.

Однако немногочисленные самки, отнесенные по результатам вскрытия к категории диапаузирующих, никоим образом не должны рассматриваться просто как очень долго задерживающие начало откладки яиц. Во-первых, блокировка развития яичников сопровождается у них развитием жирового тела, что является главным признаком репродуктивной диапаузы у насекомых (Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007) и, в частности, у кокцинеллид (Hodek, 2012). Во-вторых, доля диапаузирующих особей зависит только от температуры, в то время как доля самок, начавших откладку яиц, существенно зависит от диеты, а возраст в момент начала кладки – еще и от веса самки. Такое различие между реакциями на факторы окружающей среды позволяет предполагать соответствующее различие между их механизмами. Самки, у которых к концу опыта были развиты не только яичники, но и жировое тело, достоверно отличались более редким началом откладки яиц до завершения опыта. Вероятно, у этих относительно немногочисленных особей начинается индукция диапаузы (чем и обусловлен рост жирового тела), но затем происходит переключение программы развития и – с некоторым опозданием – начинается созревание.

В совокупности эти факты свидетельствуют том, что некоторые из исследованных нами самок *Ch. sexmaculata* не просто созревают медленнее других, но пребывают в качественно ином состоянии – в репродуктивной диапаузе. При этом диапауза индуцируется лишь у небольшой доли особей и к тому же нестабильна (легко обратима). Такая относительно кратковременная и легко обратимая репродуктивная диапауза отмечена и у некоторых других видов хищных божьих коровок (Hodek, Iperiti, 1983; Резник, Вагина, 2006; Hodek, 2012; Reznik et al., 2015a). Исследования, проведенные с субтропическими популяциями ряда видов насекомых из других таксонов, также показали, что даже при наиболее «сильном» сочетании факторов, индуцирующих диапаузу, диапаузируют не все, а лишь определенная, иногда относительно небольшая доля особей (Pullin, Knight, 1992; Sota, 1994; Shimizu, Kawasaki, 2001; Schmidt et al., 2005; Musolin, Ito, 2008).

Внешние проявления репродуктивной диапаузы у *Ch. sexmaculata*, судя по результатам нашего исследования, ограничиваются прекращением откладки яиц: вес самок не только не увеличивается, как это нередко бывает при репродуктивной диапаузе у коровок (Резник, Вагина, 2006; Hodek, 2012; Reznik et al., 2015b; Овчинникова и др., 2016), но, напротив, достоверно снижается. Очевидно, в данном случае индукция диапаузы сопровождается не накоплением, а лишь перераспределением ресурсов, и рост жирового тела происходит только за счет прекращения роста и развития яичников.

В ходе нашего исследования способность к индукции репродуктивной диапаузы отмечена лишь у весьма небольшой доли исследованной нами лабораторной популяции хищной божьей коровки *Ch. sexmaculata*. В условиях субтропического муссонного климата адаптивная ценность этой способности – судя по небольшому количеству обладающих ею особей – невелика. Возможно, прекращение яйцекладки позволяет сберечь ресурсы во время зимней засухи, характерной для этого типа климата. Однако при расселении на север, в более холодные регионы, способность к индукции зимней

диапаузы становится высоко адаптивной и, судя по исследованиям, проведенным в Японии (Kawakami et al., 2016, 2017), обнаруживается уже у всех или у подавляющего большинства особей *Ch. sexmaculata*. Таким образом, свойственная единичным особям способность к индукции репродуктивной диапаузы, вероятно, послужила существенной предпосылкой естественного расширения видového ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Л. С. Раменской и Т. Я. Умаровой (ЗИН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 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.
- Овчинникова А. А., Овчинников А. Н., Резник С. Я., Долговская М. Ю., Белякова Н. А. 2016. Динамика веса самок из инвазионной и автохтонной популяций *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) в ходе индукции репродуктивной диапаузы. Энтомологическое обозрение **95** (4): 717–728. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28372116>
- Резник С. Я., Вагина Н. П. 2006. Динамика содержания жира в ходе индукции и терминции «пищевой диапаузы» у самок *Harmonia sedecimnotata* Fabr. (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **85** (1): 3–12.
- 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.
- Campbell R. K., Farris T. N., Perring T. M., Leonard M. E., Cartwright B. O., Eikenbary R. D. 1980. Biological observations of *Menochilus sexmaculatus*, reared on *Schizaphis graminum*. Annals of the Entomological Society of America **73** (2): 153–157.
- 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>
- 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.
- Hodek I., Ipert G. 1983. Sensitivity to photoperiod in relation to diapause in *Semiadalia undecimnotata* females. Entomologia Experimentalis et Applicata **34** (1): 9–12.
- Iftikhar A., Aziz M. A., Naeem M., Ahmad M., Mukhtar T. 2018. Effect of temperature on demography and predation rate of *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) reared on *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae). Pakistan Journal of Zoology **50** (5): 1885–1983. doi: 10.17582/journal.pjz/2018.50.5.1885.1893
- Kawakami Y., Yamazaki K., Ohashi K. 2016. Population dynamics, seasonality and aphid prey of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in an urban park in central Japan. European Journal of Entomology **113**: 192–199. doi: 10.14411/eje.2016.023
- Kawakami Y., Yamazaki K., Ohashi K. 2017. Protogyny after hibernation and aestivation in *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in central Japan. European Journal of Entomology **114**: 275–278. doi: 10.14411/eje.2017.033

- Mirhosseini M. A., Hosseini M. R., Jalali M. A. 2015. Effects of diet on development and reproductive fitness of two predatory coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **112** (3): 446–452. doi: 10.14411/eje.2015.051
- Musolin D. L., Ito K. 2008. Photoperiodic and temperature control of nymphal development and induction of reproductive diapause in two predatory *Orius* bugs: interspecific and geographic differences. *Physiological Entomology* **33** (4): 291–301. doi: 10.1111/j.1365-3032.2008.00628.x
- Omkar, Mishra G., Singh K. 2005. Effects of different wavelengths of light on the life attributes of two aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **102** (1): 33–37. doi: 10.14411/eje.2005.005
- Pandi G., Paul B., Vivek S., Shankarganesh K. 2012. Feeding potential and biology of coccinellid predator *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (Coleoptera) on aphid hosts. *Indian Journal of Entomology* **74** (4): 388–393.
- Pullin A. S., Knight T. M. 1992. Induction and termination of reproductive diapause in a Neotropical beetle, *Chelymorpha altermans* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Zoology* **227** (3): 509–516.
- Reznik S. Ya., Dolgovskaya M. Yu., Ovchinnikov A. N., Belyakova N. A. 2015a. 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. Y., Dolgovskaya M. Y., Ovchinnikov A. N. 2015b. Effect of photoperiod on adult size and weight in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* **112** (4): 642–647. doi: 10.14411/eje.2015.081
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Schmidt P. S., Matzkin L., Ippolito M., Eanes W. F. 2005. Geographic variation in diapause incidence, life-history traits, and climatic adaptation in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **59** (8): 1721–1732. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01821.x>
- Shimizu T., Kawasaki K. 2001. Geographic variability in diapause response of Japanese *Orius* species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **98** (3): 303–316. doi: 10.1023/A:1018943409650
- Singh N., Mishra G., Omkar. 2016. Effect of photoperiod on slow and fast developing individuals in aphidophagous ladybirds, *Menochilus sexmaculatus* and *Propylea dissecta* (Coleoptera: Coccinellidae). *Insect Science* **23** (1): 117–133. doi: 10.1111/1744-7917.12182
- Sota T. 1994. Larval diapause, size, and autogeny in the mosquito *Aedes togoi* (Diptera, Culicidae) from tropical to subarctic zones. *Canadian Journal of Zoology* **72** (8): 1462–1468.
- 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. <https://doi.org/10.1111/eea.12753>
- Wang S., Tan X. L., Guo X. J., Zhang F. 2013. Effect of temperature and photoperiod on the development, reproduction, and predation of the predatory ladybird *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Economic Entomology* **106** (6): 2621–2629.
- Zhao J., Li S., Gao X. W., Zhang F., Wang S. 2015. Comparison of life tables of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under laboratory and greenhouse conditions. *Journal of Economic Entomology* **108** (4): 1700–1707. doi: 10.1093/jee/tov178

ON THE REPRODUCTIVE DIAPAUSE IN A PREDATORY LADYBIRD
CHEILOMENES SEXMACULATA (FABRICIUS, 1781) (COLEOPTERA,
COCCINELLIDAE)

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

Key words: diapause, temperature, photoperiod, variation, *Cheilomenes sexmaculata*, Coccinellidae.

SUMMARY

The ability to enter reproductive diapause was experimentally studied in females of the laboratory population of a predatory ladybird *Cheilomenes sexmaculata* originated from individuals collected in Nepal in a region of subtropical monsoon climate. The experiment included 12 regimes, i. e. combinations of 2 temperatures (20 and 24 °C), 3 photoperiods (day lengths of 10, 12, and 14 h), and 2 diets (the green peach aphid *Myzus persicae* and eggs of the grain moth *Sitotroga cerealella*). Females with undeveloped ovaries and well developed fat body were considered as diapausing. The proportion of diapausing females was significantly dependent only on temperature being 0.8% at 24 °C and 7.4% at 20 °C. Although found in only a small fraction of the studied population, the ability to enter reproductive diapause (as suggested by literature data) possibly was an important prerequisite for *Ch. sexmaculata* spread northwards to the temperate zone.