

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А. Х. Саулич, Д.Л. Мусолин

---

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ  
хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say)  
(Heteroptera, Pentatomidae) и возможности  
использования его против колорадского  
жука *Leptinotarsa decemlineata* Say  
(Coleoptera, Chrysomelidae)

---

Учебно-методическое пособие  
к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов  
магистратуры на кафедре энтомологии

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2011

УДК 595.7  
ББК 28.691.89  
С22

Рецензент докт. биол. наук *О. Г. Овчинникова*  
(Зоол. ин-т РАН)

*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
С.-Петербургского государственного университета*

**Саулич А. Х., Д.Л. Мусолин**

С22 Биология и экология хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera, Pentatomidae) и возможности его использования против колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae): Учебно-метод. пособие к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов магистратуры на кафедре энтомологии. — СПб., 2011. — 84 с.

Обобщены сведения по биологии, экологии и географическому распространению хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say). На основе экспериментальных данных проанализированы причины невозможности натурализации интродуцированной популяции подизуса на территории Европы. Предложены методы получения массовой культуры хищника и разработаны регламенты промышленного разведения для использования его против колорадского жука методом наводняющих выпусков. Показано значение научных исследований для теории и практики биологического контроля численности насекомых, вредящих сельскохозяйственным культурам.

Предназначено для студентов энтомологических специальностей университетов, биологических факультетов сельскохозяйственных и лесотехнических вузов.

**ББК 28.691.89**

*Издание осуществлено при финансовой поддержке Федеральной Программы поддержки ведущих научных школ (проект НШ-3332.2010.4) и Благотворительного «Фонда Инессы»*

© А.Х. Саулич,  
Д.Л. Мусолин, 2011  
© С.-Петербургский  
государственный  
университет, 2011

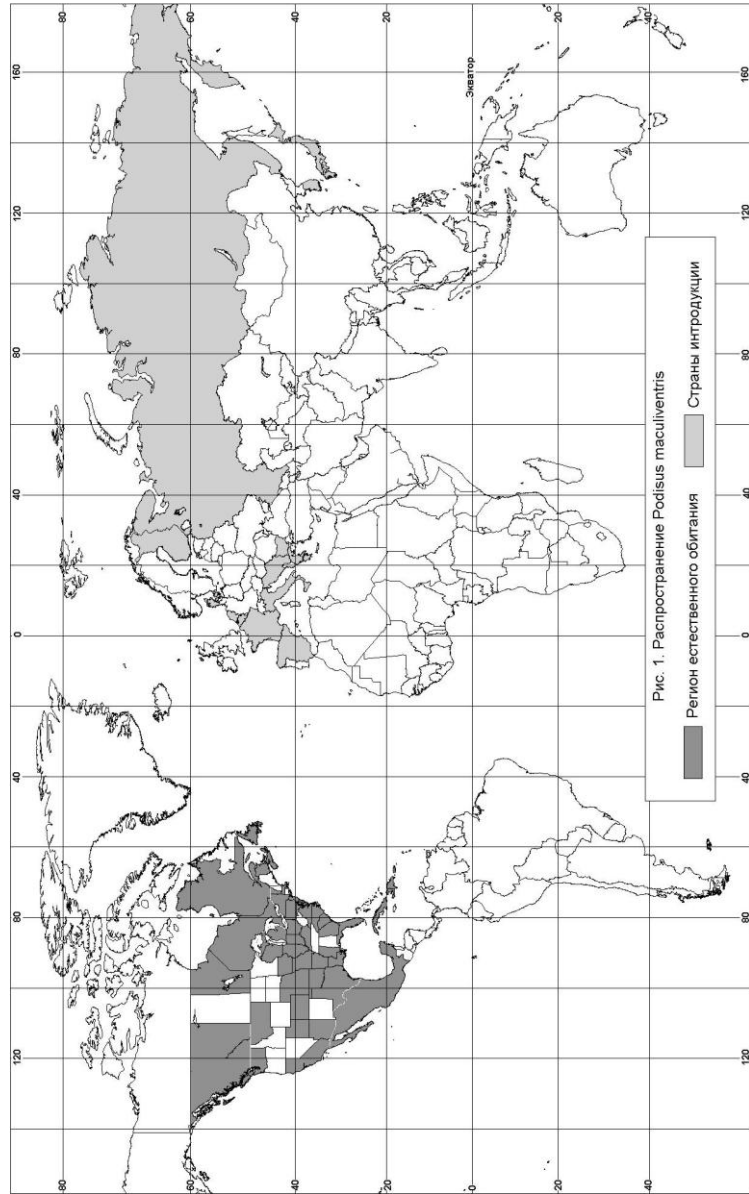
## ВВЕДЕНИЕ

Хищный клоп *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera, сем. Pentatomidae) относится к подсемейству Stiretrinae (Asopinae), все представители которого ведут хищный образ жизни. Это подсемейство насчитывает около 300 распространённых по всему миру видов (Гапон, 2008).

Интерес к этому хищному клопу проявился в связи с обсуждением возможности использовать его для биологического контроля численности многих насекомых, вредящих сельскохозяйственным культурам. Особенное значение подизус может иметь против опасных вредителей – колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say и американской белой бабочки *Huphantria cunea* (Drury) – в их вторичных ареалах (Ижевский, Зискинд, 1981).

Подизус – эндемик Северной Америки. Распространен на территории континента от юго-востока Канады (Квебек) до юго-востока США (Флорида) (рис. 1). Заселяет разнообразные биотопы и играет большую роль в регуляции численности многих лесных, садовых и сельскохозяйственных вредителей у себя на родине (Greenstone et al., 2010). Является полифагом. Среди его жертв известно как минимум 75 видов насекомых из 41 семейства 8 отрядов (McPherson, 1982). Достаточно прожорлив: взрослый клоп способен за сутки уничтожить в среднем 14 личинок колорадского жука I–II возрастов (Зискинд, 1985).

В Канаде, в центральной и северной частях США подизус имеет два поколения в год, южнее – до четырех, в теплых регионах на юге континента клопы активны круглый год (Mukerji, Le Roux, 1965; Warren, Wallis, 1971; Richman, Mead, 1980). Зимуют имаго в лесной подстилке, под камнями, под корой деревьев и в других подобных защищенных местах.



В Европу подизус был впервые интродуцирован в 30-е годы прошлого столетия, сначала во Францию, позже в Германию. Однако дальнейшие работы были прекращены из-за начала Второй мировой войны. Вновь изучение подизуса в Европе возобновилось лишь в 1974 г., когда лабораторная культура хищника была завезена из США в СССР. Эти насекомые были размножены и переданы в различные учреждения страны с целью изучения их массового разведения. В 1979 г. подизус был повторно интродуцирован в нашу страну из полевой популяции штата Миссури (США, 38° с.ш.) (Ижевский, Зискинд, 1981).

На основе метода климатических аналогов были намечены зоны возможной акклиматизации хищника в Западной (Couturier, 1938), а затем и в Восточной Европе (Власова и др., 1980). Зимующие клопы выдерживают охлаждение до  $-7,5$  °С (Couturier, 1936). Личинки и взрослые клопы характеризуются широкой полифагией. Эти свойства теоретически должны давать широкие возможности подизусу для расселения на большей части территории Европы, где в зависимости от температурных условий можно было бы ежегодно ожидать от 1 на севере до 4 поколений на юге.

При реализации программы интродукции нового энтомофага в нашу страну приняли во внимание, что обе потенциальные жертвы подизуса (колорадский жук и американская белая бабочка), имеющие сходные с ним первичные ареалы, натурализовались в Европе, поэтому можно было ожидать, что акклиматизация подизуса на новой территории также завершится положительным результатом. Однако попытки натурализовать подизуса в естественных условиях Краснодарского края, Черновицкой, Воронежской, Киевской и Московской обл. не достигли успеха (Буракова, 1982; Колесниченко, 1980 и др.). Нет указаний

на выживание после попыток акклиматизации и присутствие подизуса в настоящее время в естественных условиях и в странах Западной Европы.

Изучение температурных норм развития традиционно считается наиболее важной предпосылкой для культивирования эктотермных организмов. Для подизуса в литературе имеются данные о влиянии постоянных температур на развитие преимагинальных стадий. В широком диапазоне температур от 14 до 36 °С установлены нижний (13 °С) и верхний (36 °С) температурные пороги развития яиц и личинок, рассчитаны суммы эффективных температур и определена выживаемость этих стадий при разных температурах (Шагов, Шутова, 1977). Приведены уравнения регрессии, описывающие зависимость скорости развития яиц и личинок подизуса от температуры (Зискинд, 1985). Позже обобщение подобных данных проведено в обширной сводке, посвященной возможности использования хищных полужесткокрылых в контроле численности насекомых, вредящих сельскохозяйственным растениям (De Clercq, 2000).

Большой вклад в изучение экологии подизуса внесли оригинальные исследования, проведенные в лаборатории энтомологии Биологического института СПбГУ. Они прояснили многие вопросы, связанные с лабораторным культивированием вида, разработкой регламентов его разведения в промышленных масштабах, а также с обоснованием зоны возможной натурализации интродуцированной из штата Миссури популяции подизуса в пределах Европейской части России (Горышин и др., 1988а,б, 1989; Горышин, Туганова, 1989; Саулич, Волкович, 1989; Волкович и др., 1991; Волкович, Саулич, 1992; Саулич, 1999 и др.).

# 1. ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННЫХ И ПЕРЕМЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР НА РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК И ИМАГО

## 1.1. Личинки

Скорость развития личинок подизуса в интервале температур от 17 до 28 °С вполне удовлетворительно описывается уравнением регрессии  $100/Y = -3,56 + 0,35t$  (рис. 2).

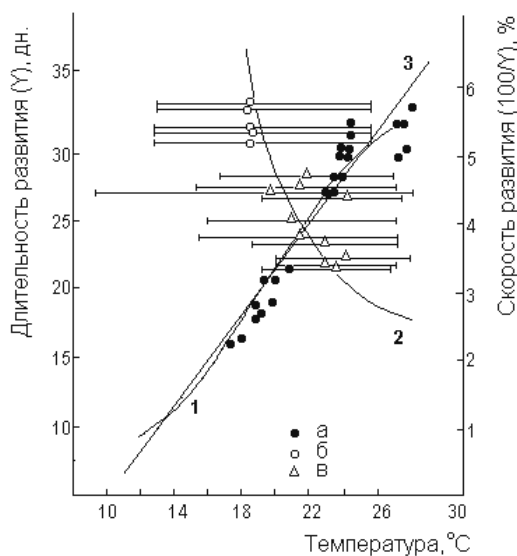


Рис. 2. Влияние температуры на развитие личинок *Podisus maculiventris* (по: Горышин и др., 1988а).

а – скорость развития личинок при константных температурах (1 – сигмоида, 2 – логистическая кривая, 3 – линия регрессии для этих вариантов). Горизонтальные отрезки – амплитуды терморитмов, б – длительность развития личинок в условиях природных терморитмов; в – то же для лабораторных терморитмов. По оси абсцисс символы отмечают среднюю эффективную температуру ритма.

Однако легко заметить, что в диапазоне температур 17–19 °С точки скорости роста располагаются несколько ниже расчетной линии, при 24 °С – наоборот, несколько выше, а при 27–28 °С скорость развития вновь уменьшается, что свидетельствует о том, что эта зависимость отличается от линейной, и для её описания больше подходит уравнение сигмоиды:

$$100/Y = 5,92 / (1 + e^{5,37 - 0,29t}).$$

Тем не менее, в среднем диапазоне использованных температур прямая скорости (3) и сигмоида (1) близки, и лишь при 27–28 °С линейная зависимость нарушается и нарастает торможение развития, что подчеркивает неоптимальность для вида таких температур. В связи с этим температуру 28 °С, рекомендуемую иногда для лабораторного содержания подизуса, едва ли можно рассматривать в качестве оптимальной. Проведя на рис. 2 касательную к средней части сигмоиды, можно получить значение нижнего температурного порога для развития личинок – около 11 °С. Это несколько ниже, чем расчетное значение порога, приводимое в литературе одними авторами (Шагов, Шутова, 1977; Зискинд, 1985; Legaspi, Legaspi, 2005), но близко совпадает с данными других (De Clercq, Degheele, 1992a).

В то же время полученное значение порога лучше согласуется с наблюдаемыми фактами. Так, личинки I возраста клопа при их хранении в условиях 11 °С оказались способными через 2 недели перелинять на следующий возраст. Отмеченный факт свидетельствует о том, что при данной температуре возможен поступательный ход морфогенеза, а это в свою очередь позволяет её считать выше



температурного порога развития личинок подизуса, вычисленного графическим методом.

Построенная на основе сигмоиды логистическая кривая 2 отражает зависимость длительности развития личинок подизуса от температуры. Она дает возможность прямого сравнения развития клопа при терморитмах и соответствующих константных температурах.

Результаты опытов при терморитмах (природных и лабораторных) представлены на рис. 2 горизонтальными отрезками прямой, концы которых относительно температурной шкалы характеризуют амплитуду терморитма, а положение относительно левой шкалы ординат – среднюю длительность развития (начиная с линьки личинок на II возраст). Белые кружки и треугольники отмечают значение средней эффективной температуры в каждом варианте терморитма. Совпадение этих символов с кривой 2 должно свидетельствовать, о том, что длительность развития при терморитмах и постоянных температурах описывается общей закономерностью.

Данные рис. 2 показывают, что продолжительность личиночного развития подизуса в условиях терморитмов в целом мало отличается от величины этого показателя при соответствующих константных температурах: все белые символы – и кружки (опыты в природных терморитмах), и треугольники (лабораторные терморитмы) – расположились вблизи расчетной гиперболы.

Попутно были получены данные о влиянии терморитмов на выживаемость личинок подизуса. Оказалось, что в терморитме 20:28 °С (температура ночью и днём) число окрылившихся клопов практически не отличалось от контроля при 24 °С, но в случае терморитма 15:28 °С или природного ритма с средними значениями для ночи и дня 12,6:25,6 °С выживаемость личинок повышалась в сред-

нем на 10–15%. Наиболее эффективным оказался терморитм 9:28 °С, в котором выживаемость личинок составила 90% против 58,3% в контроле при постоянной температуре 18 °С. Эти результаты подтверждают положительное действие на преимагинальные стадии терморитов, амплитуда которых выходит за пределы нижнего температурного порога развития личинок.

### **1.2. Имаго**

Попарное содержание взрослых насекомых в опытах позволило определить индивидуальную продолжительность созревания самок. Зависимость скорости созревания от температуры имеет линейный характер и описывается уравнением  $100/Y = -11,61 + 0,90t$ . Графически установленное значение нижнего температурного порога созревания составляет 12,5–13 °С. Суточные терморитмы, как показали результаты экспериментов, оказывают стимулирующее влияние и на сроки созревания самок. Ускорение составляло в среднем 4 дня (от 1,5 до 7,5). Одинаково эффективными оказались и лабораторные П-образные ритмы с разными амплитудами, и природные терморитмы, которые действовали на насекомых, содержащихся на экспериментальном участке (подробнее см. Горышин и др., 1988а).

## **2. ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ АКТИВНОГО РАЗВИТИЯ И ДИАПАУЗЫ**

Подизус имеет четко выраженное состояние имагинальной диапаузы, наступление которого контролируется фотопериодической реакцией (ФПР) длиннодневного типа. Она определяет наступление диапаузы в коротком дне

и активное развитие в длиннодневных условиях. Имагинальная диапауза выражается в приостановке функционирования репродуктивной системы. У самок это проявляется в приостановке развития яичников, блокировании оогенеза и, как следствие, в отсутствии яйцекладки. У самцов при наступлении диапаузы подавляется половая активность и приостанавливается развитие семенников и/или придаточных желез.

### **2.1. Влияние постоянной температуры на параметры фотопериодической реакции подизуса**

Фотопериодическая реакция подизуса была детально исследована при постоянных температурах 17,5, 20, 25,5 и 27,5 °С. На рис. 3 приведены усредненные кривые для имеющейся совокупности данных, полученных в разные годы, но всегда в одни и те же сезонные сроки при соблюдении одних и тех же экспериментальных условий.

Фотопериодическая индукция диапаузы наиболее выражена при 20 °С. Самыми эффективными являются короткодневные фотопериоды 10 и 11 ч света в сутки, при которых диапауза возникает практически у всех особей. Несколько меньше количество диапаузирующих клопов в 12 ч (в среднем 91%) и при 8 ч (82%). Критический фотопериод (50% диапаузирующих) близок к 13 ч 24 мин. В зоне критического фотопериода результаты реакции на короткий день наименее устойчивы. Так, при 13 ч света в сутки число диапаузирующих имаго варьировало от 66 до 100%, тогда как при 11 ч – всего от 95 до 100%. Аналогично, по другую сторону порога варьируют результаты при фотопериоде 14 ч, а при 15 и 16 ч все клопы созревают и откладывают яйца.

При других температурных условиях ФП проявляется слабее. При 25,5 °С диапауза у всех особей наблюдалась только в варианте с длиной дня 12 ч. Более короткий день (11 и 10 ч) был менее эффективным (около 80% диапаузирующих), а при 8 ч света в сутки диапаузировали всего 22% особей. Таким образом, тенденция к ослаблению короткодневного эффекта с уменьшением длины дня короче 10 ч, лишь намечившаяся при 20 °С, здесь проявилась значительно сильнее. Этот факт, однако, не имеет какого-либо экологического значения, так как столь короткие фотопериоды в пределах ареала подизуса наблюдаются только зимой.

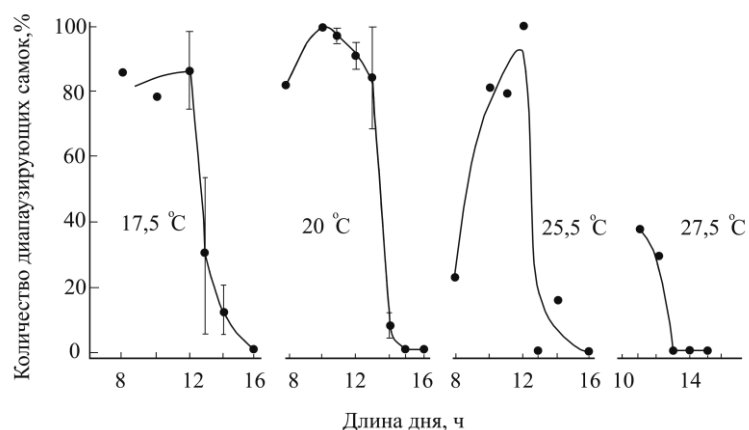


Рис. 3. Влияние постоянной температуры на фотопериодическую реакцию *Podisus maculiventris* (по: Горышин и др., 1988а).

Вертикальные штрихи – диапазон значений в разных повторностях опыта.

Максимальная из испытанных температур 27,5 °С резко снижала возможность индукции диапаузы. Даже при

длине дня 12 и 11 ч, весьма эффективной при 20 и 25,5 °С, здесь диапаузироваи всего 30–38% клопов.

Особенно интересны в сравнении с другими результаты опыта при 17,5 °С. Против ожидания, короткодневная индукция диапаузы в этом случае менее выражена, чем при 20 °С: почти 15–20% самок в вариантах 8, 10 и 12 ч света созревали и откладывали яйца. С другой стороны, количество диапаузирующих особей при длине дня 14 ч (в среднем около 12%) оказалось почти таким же, как при 20 и 25,5 °С, а при 16-часовом режиме во всех температурных условиях диапауза отсутствовала полностью.

В совокупности полученные данные показывают, что у подизуса доминирует настрой на активное развитие, который выражается в высокой стабильности реакции на длиннодневные фотопериоды. Имагинальная диапауза, наоборот, возникает лишь при определенных сочетаниях длины дня и температуры, наиболее эффективных для короткодневной индукции. Признаки ослабления короткодневного эффекта и тенденции к диапаузе при 17,5 °С по сравнению с более высокой температурой 20 °С не являются артефактом. Подобные примеры, когда понижение температуры ингибирует формирование диапаузы, описаны в литературе в частности для хлопковой совки *Helicoverpa armigera* Hbn., восточной плодоярки *Grapholitha molesta* Busck и некоторых других видов (Данилевский, 1961).

## 2.2. Температурный оптимум ФПР

Известно, что ФПР каждого вида насекомых проявляется в определенных температурных пределах. У видов с длиннодневной ФПР обычно высокая температура подавляет индукцию диапаузы, а пониженная – проявление длиннодневного эффекта (активное развитие). В послед-

нем случае диапауза наступает при любой длине дня. Температурный оптимум существенно отличается у разных видов и даже у географических популяций, причем эти отличия отражают адаптацию к локальным фототермическим условиям обитания.

Активное развитие подизуса в длиннодневных условиях инвариантно проявляется при всех испытанных температурах. Поэтому при оценке температурного оптимума ФПР этого вида в качестве основного показателя использовали способность формировать имагинальную диапаузу при наиболее эффективных короткодневных фотопериодах 10, 11 и 12 ч (рис. 4).

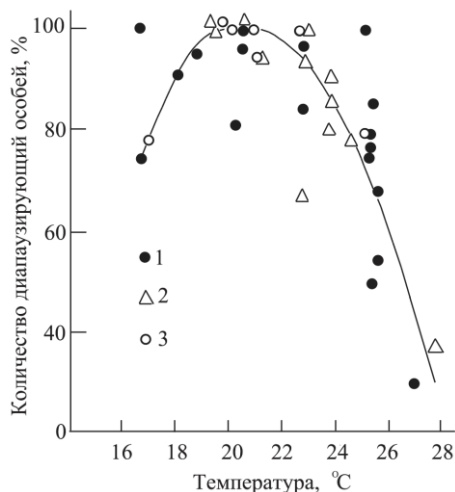


Рис. 4. Температурный оптимум ФПР подизуса (Горышин и др., 1988а).

Кружки и треугольники – доля особей, адекватно реагирующих на длину дня в короткодневных фотопериодах 12 ч (1), 11 ч (2) и 10 ч (3).

Хорошо видно, что фотопериодическая индукция диапаузы наиболее выражена в узкой зоне температур от 19 до 22 °С с максимумом при 20 °С. Как повышение температуры, так и её понижение ослабляют фотопериодический эффект. Такой узкий температурный оптимум ФПР встречается у насекомых сравнительно редко.

### **2.3. Критическая длина дня**

Основной параметр, характеризующий экологическую роль ФПР, – критический фотопериод (длина дня, при которой диапаузирует 50% особей). У многих исследованных насекомых он зависит от температуры. Из сравнения кривых на рис. 2 видно, что у подизуса величина критического фотопериода изменяется слабо и ненаправленно. При 17,5 и 25,5 °С графически определенные его значения совпадают (12 ч 36 мин), при 20 °С оно несколько выше – 13 ч 24 мин. Анализ зависимости критического фотопериода от температуры в интервале от 17 до 26 °С для 18 фотопериодических кривых выявил слабую отрицательную корреляцию (коэффициент корреляции – 0,50), что указывает на относительную термостабильность ФПР. Такое свойство ФПР обнаружено у многих видов насекомых (Саулич, Волкович, 2004).

### **2.4. Влияние температурных ритмов на параметры ФПР**

Суточные температурные циклы играют заметную роль в сезонной биологии насекомых, оказывая влияние на скорость развития и размеры тела, в том числе на накопление жировых резервов в период подготовки к диапаузе, образование криопротекторов, время вылета имаго, плодовитость. Сигнальная функция терморитмов связана с

индукцией диапаузы и может осуществляться как самостоятельно, так и в комбинации с фотопериодом.

Влияние термопериодов на детерминацию диапаузы исследуется в двух основных аспектах – физиологическом и экологическом. В первом случае внимание исследователя направлено на расшифровку физиологического механизма измерения времени. В аperiodических условиях изучают физиологический ответ организма на соотношение теплого (термофаза) и холодного (криофаза) периодов в суточном цикле. Для того, чтобы исключить доминирующее влияние фотопериода насекомых помещают в условия постоянной темноты или постоянного освещения. По аналогии с ФПР наблюдаемая реакция получила название *термопериодической реакции* (ТПР) (Beck, 1982, 1987).

В экологическом плане наиболее важным представляется изучение комплексного влияния фото- и термопериодов на диапаузу и развитие, поскольку в природе эти факторы действуют совместно. Кроме того, известно, что под влиянием терморитма может усиливаться тенденция к диапаузе (Горышин и др., 1980; Горышин и др., 1986) и даже изменяться её глубина и прочность (Menaker, Gross, 1965).

Использование термопериодов совместно с фотопериодами позволяет экспериментатору более точно имитировать сезонные изменения внешних факторов. Обычно фотопериодические ответы в условиях изменяющихся температур сравнивают с реакциями при постоянных температурах, соответствующих температурам термофазы, криофазы и среднему значению ритма. Здесь возможны два подхода: (1) искусственное создание в лаборатории терморитмов, которые могут быть различной конфигурации, и (2) использование природных колебаний темпера-



туры. Но фотопериоды в обоих случаях поддерживаются постоянными.

В лаборатории чаще всего используются терморитмы прямоугольного (П-образного) типа с резкими подъемами и спадами температуры. Значения температуры задаются в зависимости от температурных требований изучаемого объекта и возможностей лаборатории. Изменения температуры обычно осуществляются автоматически, но в наиболее простом случае заданный терморитм можно поддерживать путем переноса живого материала из термостата с низкой температурой в термостат с высокой температурой (и обратно) в определенное время суток. В природе летом температура обычно в течение 11–12 ч превышает среднее значение, а в последующие 13–12 ч опускается ниже средней, поэтому и в лабораторных экспериментах часто создают именно такой ритм, когда 12 ч тепла чередуются с 12 ч холода.

При комплексном изучении влияния суточных терморитмов и длины дня на развитие подизуса использовались две возможности. Во-первых, насекомых выращивали в условиях природного ритма температуры. Условия опыта при этом регистрировали суточным термографом, срочным, минимальным и максимальным термометрами. В этих опытах с помощью полуавтоматической системы затемнителей (Браун, Горышин, 1984) воспроизводились 5 разных вариантов длины дня. Во-вторых, полусуточные П-образные терморитмы создавались в лабораторных условиях. Изменение температуры производили утром и вечером вручную. 12-часовая холодная компонента такого ритма сочеталась со скотофазой (фазой темноты) суточного цикла. При этом в 12-часовом фотопериоде синхронизация с терморитмом была полной; в вариантах с большей продолжительностью светлого периода пониженная тем-

пература захватывала часть фотофазы. Контрольные группы клопов содержались при тех же фотопериодах, но в постоянной температуре, эквивалентной средним температурам ритма (рис. 5).

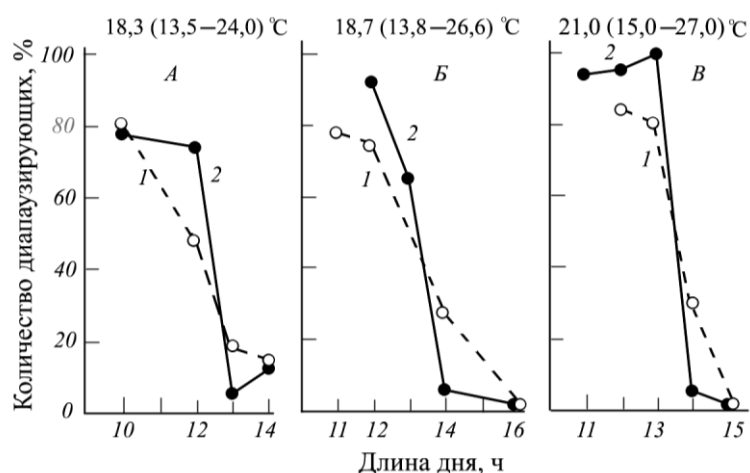


Рис. 5. Влияние природных (*A* и *B*) и лабораторных (*B*) терморитмов на фотопериодическую реакцию подизуса (Горышин и др., 1988а).

1 – ФПР в условиях суточных терморитмов; 2 – то же при постоянной температуре. Вверху – температура, °C: средняя (ночная и дневная).

В первой серии опытов исследовали влияние природного синусоидального терморитма на параметры ФПР. Опыты проводились с использованием полуавтоматической установки, которая обеспечила создание постоянных фотопериодов от 10 до 16 ч света в сутки на фоне природной изменяющейся в течение суток температуры. Средняя температура терморитмов составляла 18,3 °C в одном варианте (амплитуда 13,5–24,0 °C) и 18,7 – в другом (13,8–

26,6 °С). Особенности ФПР в этих условиях выявлялись путем сравнения с ФПР при созданных в лаборатории постоянных температурных режимах 17,0 и 18,6 °С, соответственно.

В условиях природного ритма температуры четкость ФПР (крутизна кривой в зоне порога) заметно ухудшается. В то же время критический фотопериод под влиянием этого фактора изменялся очень слабо – всего на 20 мин (рис. 5, А) или оставался постоянным (рис. 5, Б). Однако проявилась устойчивая тенденция к снижению доли диапазирующих (на 7–20%) в короткодневных режимах и увеличение такой доли (на 13–22%) в длиннодневных, близких к порогу, фотопериодах.

Сходные тенденции проявились и в следующей серии экспериментов при использовании П-образного полусуточного терморитма со средней температурой 21,0 °С (ночная 15,0 °С, а дневная 27,0 °С).

Очевидно, что ухудшение четкости ФПР, обнаруженное в природных и лабораторных терморитмах, связано с тем, что низкая ночная температура выходит за пределы оптимума. Особенно наглядно это проявляется на рис. 5, В. При средней температуре ритма около 21 °С, ночная составляющая не превышала 15 °С, что, несомненно, ослабило влияние короткодневных условий на индукцию диапаузы и определило форму кривой *I*.

## **2.5. Чувствительная стадия и накопление фотопериодической информации**

Восприятие и оценка длины дня осуществляется у насекомых на специфических для каждого вида этапах онтогенеза, тогда как остальные стадии не чувствительны к этому фактору. В настоящее время показано, что чувстви-

тельность к длине дня может проявляться на любой стадии от яйца до имаго или охватывать несколько стадий (Горышин, В. Тыщенко, 1974; Saunders, 1981; Саулич, Волкович, 2004). Обычно восприятие фотопериода происходит на стадии, которая предшествует диапаузирующей. Например, в случае куколочной или проницеальной диапаузы чувствительностью к длине дня обладают, как правило, личинки разных возрастов. При личиночной или имагинальной диапаузе фотопериодическая информация воспринимается и реализуется в пределах одной морфофизиологической системы. В то же время у некоторых видов чувствительная и реагирующая на длину дня стадии относятся даже к разным онтогенетическим циклам. Так, для волнянки *Orgyia antiqua* L. свойственна раннеэмбриональная диапауза, детерминация которой определяется температурными и фотопериодическими условиями развития гусениц предшествующего поколения (Кинд, 1972).

Чувствительная стадия является обязательным компонентом ФПР. В этот период ежедневные фотопериодические сигналы накапливаются, образуя пакет ФП-информации, который сохраняется в звене памяти до его реализации (Горышин, В. Тыщенко, 1974). Число фотопериодических циклов, вызывающее диапаузу или активное развитие у 50 % особей, получило название *критический пакет фотопериодической информации* (Горышин, Г. Тыщенко, 1972), или *required day number* (Saunders, 1976). Этот параметр показывает, сколько дней потребуется для завершения фотопериодической индукции диапаузы (или активного состояния) у половины особей после наступления короткого (или длинного) дня, и вместе с критическим порогом определяет экологическое значение ФПР в природе.

Традиционно для определения чувствительной стадии служат опыты с однократными изменениями альтернатив-

ных фотопериодов на разных этапах онтогенеза. Ниже приводятся данные таких экспериментов, полученные при 24 °С (рис. 6). В контроле при непрерывном содержании личинок и имаго (в течение одного месяца) в коротком дне (вар. 10) диапаузировали 78,9% клопов, тогда как в длинном дне диапауза не формировалась (вар. 1). При воздействии коротким днём только на личинок младших возрастов (вар. 2–4) или только на старшие возрасты и имаго (вар. 8–9) диапауза либо отсутствовала, либо наблюдалась только у единичных особей.

|    | Возраста личинок |   |   |   | Имаго | % диапаузы |
|----|------------------|---|---|---|-------|------------|
|    | 2                | 3 | 4 | 5 |       |            |
| 1  |                  |   |   |   |       | 0          |
| 2  | ■                |   |   |   |       | 0          |
| 3  | ■                | ■ |   |   |       | 4,8        |
| 4  | ■                | ■ | ■ |   |       | 5,8        |
| 5  | ■                | ■ | ■ | ■ |       | 60,0       |
| 6  |                  | ■ | ■ | ■ | ■     | 72,7       |
| 7  |                  |   | ■ | ■ | ■     | 21,7       |
| 8  |                  |   |   | ■ | ■     | 9,1        |
| 9  |                  |   |   |   | ■     | 3,3        |
| 10 | ■                | ■ | ■ | ■ | ■     | 78,9       |

Рис. 6. Чувствительность подизуса к длине дня на разных стадиях онтогенеза (по: Волкович и др., 1991).

Темным цветом обозначен короткий день (11 ч), белым – длинный день (16 ч). Температура 24 °С.

Максимальный короткодневный эффект достигался только в том случае, когда все развитие личинок проходило в коротком дне (вар. 5), но и тогда диапаузу формировали только 60% имаго.

В целом, полученные результаты привели к заключению, что восприятие фотопериодических сигналов осуществляется у подизуса преимущественно на личиночной стадии, начиная с III возраста. Фотопериодический эффект определяется соотношением исходного и конечного фотопериодов. При достаточном количестве короткодневных или длиннодневных сигналов, полученных личинками к моменту имагинальной линьки, судьба клопов оказывается соответственно детерминированной на диапаузу или активное развитие.

Для завершения процесса формирования диапаузы необходимо воздействие короткодневных условий на личиночной стадии в течение последних 16 дней пред окрылением. Одновременно было показано, что устойчивое снижение потребления кислорода (ещё один физиологический показатель наступления диапаузы) наступает у клопов в среднем через 18 дней после имагинальной линьки. Следовательно, весь период формирования диапаузы продолжается в оптимальных условиях около 35 дней, т.е. только через месяц после наступления короткодневных условий клопы уходят в диапаузу. Важность этого вывода будет показана ниже при обсуждении возможной зоны натурализации подизуса при его использовании в целях биологического подавления численности адвентивных видов насекомых.

## **2.6. Сезонная изменчивость параметров ФПР**

Как правило, норма фотопериодических ответов является устойчивым популяционным или видовым признаком и мало изменяется в ряду поколений и в сезоне. Обычно такие изменения невелики, и сводятся к постепенному повышению (реже понижению) порога на не-

скольким минут. Однако у отдельных видов насекомых и клещей реакции на длину дня довольно четко изменяются в течение сезона. Так, у мухи *Drosophila phalerata* (Diptera) высокий процент диапаузирующих наблюдался в осенне-зимний период, а летом увеличивалась тенденция к активному развитию даже в коротком дне (Гейспиз, Симоненко, 1970). У клещика *Tetranychus crataegi* (Trombidiformes) аналогичные изменения имели вид правильного годового ритма, который у ялтинской популяции сохранялся на протяжении более 15 лет. Диапауза индуцировалась короткодневными сигналами только в осенне-зимнее время, а весной и летом клещи не реагировали на внешние сигналы и развивались без диапаузы в любых фотопериодических режимах (Разумова, 1978). Описанная изменчивость тенденции к диапаузе повышает надежность экологического механизма, синхронизирующего цикл развития с сезонным ходом климатических факторов.

Сезонная изменчивость ФПР исследована у популяции подизуса из штата Миссури, США (Перепелица, 1987). При температуре 25 °С в диапаузогенном фотопериодическом режиме максимальное количество диапаузирующих в опытах, проведенных в апреле-мае, не достигало 60%, тогда как в сентябре их количество возросло в 10 ч почти до 80%, в 12 ч – до 100% (рис. 7).

Изменчивость ФПР, проявившаяся в многолетней непрерывно разводимой лабораторной культуре подизуса, позволила предположить наличие у этого вида эндогенных ритмов в реакции на длину дня. Для проверки этой версии в течение полутора лет ежемесячно проверялась ФПР в режиме 12 ч при 25 °С. Каждый раз материал брался из культуры, содержавшейся в постоянных условиях 18 ч и 25 °С, где клопы развивались без диапаузы.

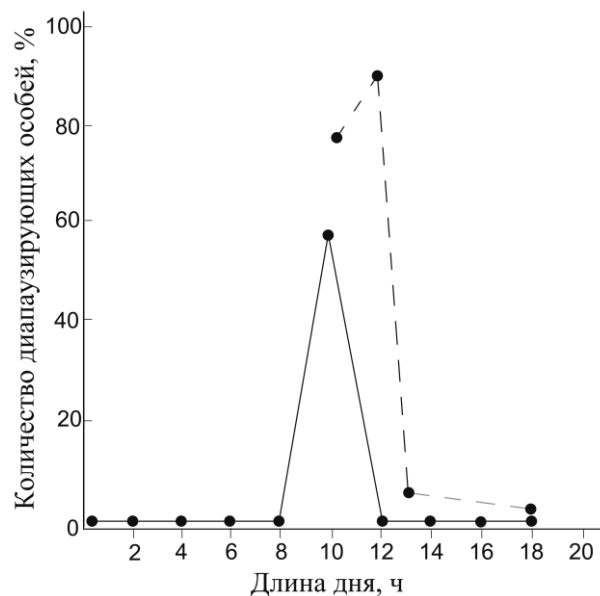


Рис. 7. Сезонная изменчивость параметров ФПР подизуса (по: Перепелица, 1987).

Сплошная линия – весенние опыты, пунктирная – осенние.

ФПР не оставалась постоянной, а изменялась в зависимости от времени года: с января по апрель зафиксирован высокий процент диапаузы (более 90%), который к маю снизился до 46%, затем наблюдалось постепенное нарастание количества диапаузирующих клопов к октябрю (рис. 8). Высокий процент диапаузирующих особей на уровне 90–100% держался до мая, а к июню вновь снизился до 48%. Таким образом, удалось проследить один годовой цикл изменения реакции на длину дня, выраженный в увеличении тенденции к диапаузе в осенне-зимний период года.



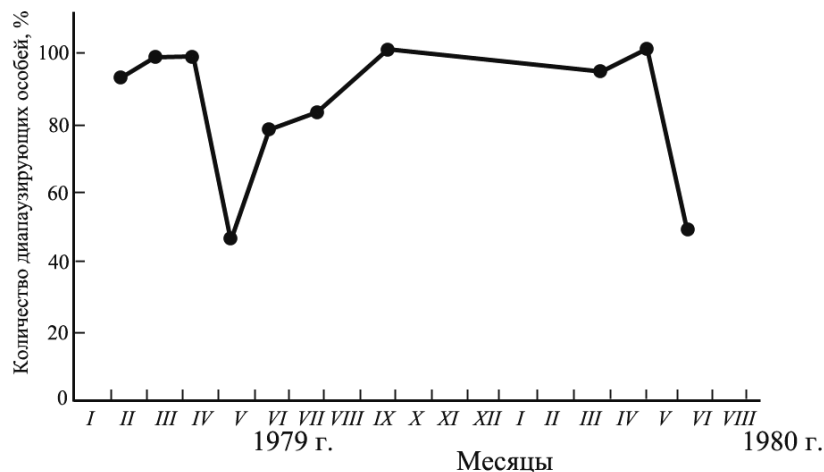


Рис. 8. Окологодовой ритм изменчивости ФПР подизуса (по: Перепелица, 1987).

### 3. ВЛИЯНИЕ ПИЩИ НА РАЗВИТИЕ И ДИАПАУЗУ ПОДИЗУСА

Среди факторов среды, контролирующих развитие насекомых, особое значение имеют условия питания, о чем свидетельствует широкий круг пищевых адаптаций, таких как пищевые режимы и пищевая специализация, адаптации, связанные с поиском пищи, сложные формы поведения энтомофагов и их жертв, сложившиеся в ходе сопряженной эволюции видов, и др. Имеется много данных о влиянии качества корма на выживаемость, рост и длительность развития личинок, плодовитость имаго и многие другие показатели. При этом ухудшение условий питания закономерно приводит к угнетению жизнедеятельности. Менее изучена роль качества корма в регуляции сезонного развития насекомых. Однако, анализ имеющейся литера-

туры свидетельствует о том, что в действии пищевого фактора на насекомых прослеживается общая тенденция – неблагоприятный корм или его недостаток способствует возникновению диапаузы. Вероятно, во многих случаях в природе ухудшение кормовой базы свидетельствует о приближении зимы. Этот вывод приобретает существенное значение при массовом разведении объектов биометода, когда особенно актуальна каждая возможность управлять состоянием культуры, учитывая модифицирующее влияние пищевого фактора на температурные и фотопериодические реакции насекомых.

Наиболее вероятным методом использования подизуса в практических целях является метод сезонной колонизации (Ижевский, Зискинд, 1981; De Clercq 2000). Этот метод основан на промышленной наработке и последующем выпуске насекомых на поля. В этой связи роль пищи в жизнедеятельности подизуса особенно важна: корм должен быть технологически удобным, дешевым и биологически полноценным.

Подизус относится к числу широких полифагов, питается на более, чем 75 видах насекомых и является естественным энтомофагом колорадского жука (McPherson, 1980; 1982). Личинки I возраста, как и у большинства хищных клопов, существуют за счет запасов желтка в их кишечнике и потребляют только воду или высасывают сок растений. Интенсивное питание личинок животной пищей начинается со II возраста, при этом отмечается совместное нападение личинок на довольно крупную добычу.

При разведении подизуса в лабораторных условиях в качестве корма чаще всего используют гусениц большой вошинной моли *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera, Galleriidae), мельничной огневки *Ephestia kuehniella* Z. (Lepidoptera, Phycitidae), личинок большого мучного хрущака

*Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) и гусениц разных видов совок (Lepidoptera, Noctuidae), многие из которых являются вредителями сельскохозяйственных культур – *Spodoptera exigua* (Hbn.), *S. frugiperda* (G.E. Smith), *Heliothis virescens* (F.), *Helicoverpa zea* (Boddie).

Однако используемые в лабораторной практике виды корма неравноценны. Так, экономически выгодные корма, такие как личинки комнатной мухи, оказываются мало пригодными для обеспечения массовой жизнеспособной культуры клопа, а оптимальные с биологической точки зрения – или слишком дороги (гусеницы большой вошинной моли) или технологически неудобны (гусеницы совок).

Предпринимаются новые попытки расширить меню за счет легко культивируемых видов насекомых, обладающих высокой пищевой ценностью, либо разрабатываются всё новые искусственные среды. Так, в лаборатории энтомологии СПбГУ была разработана схема выращивания подизуса на личинках синей мясной мухи *Calliphora vicina* Meig. (Diptera, Calliphoridae). В разных странах предложены полусинтетические питательные среды, включающие компоненты натуральных кормов (Хлистовский и др., 1985; Суменкова, Язловецкий, 1992; Saaverda et al., 1992; Thompson, 1999; Coudron et al., 2002). Хорошие результаты были получены при использовании среды на основе говядины (De Clercq, Degheele, 1992b, 1993; Saaverda, 1997; De Clercq et al., 1998). На такой среде удалось провести более 15 генераций подизуса. Выращенные таким образом клопы не отличались по своим свойствам от особей, постоянно содержащихся на живом корме. Во многих странах постоянно ведутся работы по удешевлению искусственных питательных сред.

### 3.1. Влияние пищи на развитие личинок подизуса

Сравнение пищевой ценности традиционно используемых видов корма позволяют данные рис. 9, А. Наиболее оптимальный корм – гусеницы большой вощинной моли: смертность личинок оказалась минимальной как при 20, так и 25 °С. Весьма благоприятным кормом оказались личинки синей мясной мухи: и при 20, и при 23 °С смертность личинок подизуса не превышала 20% и достоверно не отличалась от таковой на самом благоприятном корме – личинках большой вощинной моли. К числу вполне подходящих рационов можно отнести и личинок большого мучного хрущака. Смертность личинок подизуса не превышала 20% и достоверно не отличалась от таковой на самом благоприятном корме – личинках большой вощинной моли. К числу вполне подходящих рационов можно отнести и личинок большого мучного хрущака.

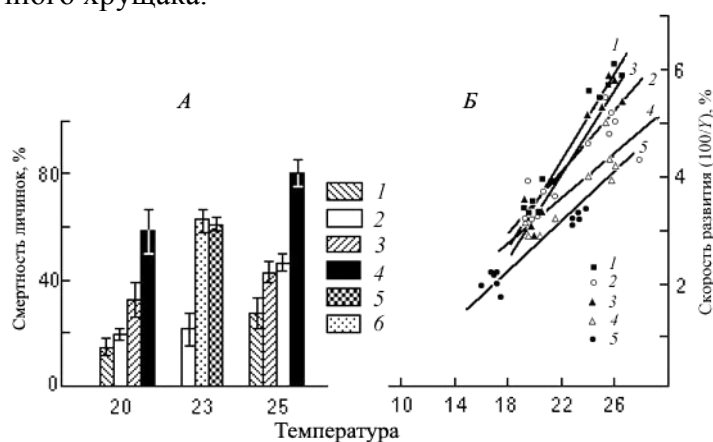


Рис. 9. Зависимость смертности (А) и скорости развития личинок (Б) *Podisus maculiventris* от температуры и условий питания.

Корм: 1 – гусеницы большой вощинной моли; 2 – личинки синей мясной мухи; 3 – личинки большого мучного хрущака; 4 – личинки комнатной мухи; 5 – личинки колорадского жука; 6 – гусеницы разных видов чешуекрылых.

При кормлении подизуса другими видами насекомых смертность резко возрастала. Так, для массовой культуры клопа перспективными представлялись личинки комнатной мухи, разведение которых требует минимального труда и затрат. Однако, даже при комфортной для подизуса температуре 20 °С смертность их на этом виде корма достигала 60%, а при 25 °С она составила 80%. Столь же высокой была смертность при скармливании клопам личинок колорадского жука и гусениц различных чешуекрылых.

Оценка комплексного влияния качества пищи и температуры (см. рис. 9) на смертность личинок выделяет наиболее благоприятный для личинок уровень фактора температуры – 20 °С. Повышение температуры заметно снижает выживаемость личинок подизуса, а вариант 25 °С достигает значения провокационного фона, на котором смертность становится весьма ощутимой даже на самом оптимальном корме.

Влияние вида жертвы на смертность/выживаемость личинок подизуса объективно отражает качественную характеристику пищевого фактора, поскольку количественно пища в опытах не лимитировалась. Степень пригодности корма сходным образом влияет и на другие жизненные функции, и в первую очередь на процессы роста и развития. Результаты опытов отражены на рис. 9, Б, где варианты, отличающиеся по условиям питания личинок подизуса, представлены точками, расположенными в традиционных для такого графика координатах «температура – скорость развития». Положение на графике экспериментальных точек и линий скорости, рассчитанных для каждого вида корма, существенно различается. Точки для вариантов, где личинки подизуса выращивались на гусеницах большой воштинной моли, личинках синей мясной мухи и большого мучного хрущака, смещены вверх, соответст-

венно расположены и линии скорости (линии 1, 2 и 3). Это свидетельствует об ускорении развития при питании названными видами насекомых. Клопы, выращенные на личинках комнатной мухи и, особенно на личинках колорадского жука, развивались медленнее, что проявилось в расположении соответствующих экспериментально полученных точек и линий регрессии. Данные, отражающие степень благоприятности разного корма для питания личинок, вполне коррелируют с данными о влиянии качества корма на выживаемость личинок (см. рис. 9, А).

Влияние корма на выживаемость клопов находит отражение и в изменении угла наклона линий скорости. Их продолжение в сторону оси абсцисс не фокусируется в какой-то одной точке, что свидетельствовало бы о едином температурном пороге развития личинок подизуса. Значение графически определенного порога варьирует от 6 °С у личинок, выращенных на колорадском жуке (линия 5), до 12 °С у личинок, питавшихся гусеницами большой вощинной моли (линия 1).

Аналогичные данные, свидетельствующие об изменении величины нижнего температурного порога развития в зависимости от качества корма, получены и для других видов с разными режимами питания: паразитоидов (Padua et al., 1996), хищников (Hodek, Honěk, 1996), фитофагов (Honěk et al., 2002).

### **3.2. Влияние качества пищи на имаго подизуса**

Потребность в пище у имаго насекомых связана с поддержанием жизнедеятельности, локомоторной активностью, функцией размножения, а при наличии имагинальной диапаузы – и с накоплением резервов для эндогенного питания. Соответственно и экологическое значе-

ние этого фактора для имаго может быть более разнообразным, чем для других стадий; он может оказывать как витальное, так и сигнальное действие.

**3.2.1. Влияние пищи на биологические показатели имаго.** Качество пищи определяет массу имаго, плодовитость и скорость созревания. Сравнение этих показателей при питании клопов разными видами корма при благоприятной температуре 23 °С приведено в таблице 1. Данные таблицы свидетельствуют о том, что все приведенные показатели развития сопряженно изменяются в связи с различиями в пищевом рационе. Наиболее благоприятным кормом были личинки синей мясной мухи. На этом пищевом субстрате зафиксировано наибольшее число окрылившихся имаго, наибольшая масса самок и самцов, наибольшая плодовитость самок. Оптимальность этого корма подтверждается и самой высокой скоростью роста личинок.

*Таблица 1. Влияние корма на некоторые показатели развития подизуса при 23 °С (Горышин и др., 1988б)*

| Корм                      | Длительность развития личинок, дн. | Количество окрылившихся имаго, % | Масса имаго, мг | Плодовитость, кол-во яиц на одну самку |
|---------------------------|------------------------------------|----------------------------------|-----------------|--|
| Личинки синей мясной мухи | 21,8±0,19                          | 77,6                             | 81,1±1,56*      | 81,0±0,79                              |
|                           |                                    |                                  | 63,2±0,96       |  |
| Гусеницы чешуекрылых      | 25,0±0,26                          | 37,8                             | 65,7±1,62       | 48,9±9,88                              |
|                           |                                    |                                  | 47,6±1,11       |  |
| Личинки колорадского жука | 30,9±0,21                          | 38,9                             | 54,2±0,96       | 51,7±4,53                              |
|                           |                                    |                                  | 44,4±0,77       |  |

\* Первая строчка – самки, вторая – самцы.

Минимальную массу имели особи, выращенные на личинках колорадского жука. Соответственно и плодовитость этих клопов была значительно (в среднем на 36%) ниже, чем у клопов, воспитанных на личинках синей мясной мухи. Такая корреляция числа отложенных яиц с размерами самок обнаружена и у особей американской популяции подизуса (Evans, 1982). Как свидетельствуют литературные данные для разных отрядов насекомых, она характерна для большинства членистоногих и отмечалась как в лабораторных культурах, так и в природных популяциях.

Длительность преовипозиционного периода самок (от окрыления до первой яйцекладки), выращенных на разных кормах, подтверждает традиционное представление о роли температуры: скорость созревания возрастала с повышением температуры (рис. 10).

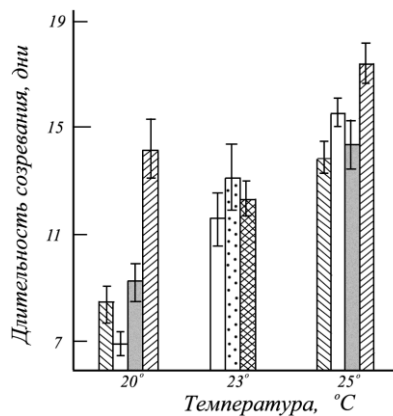


Рис. 10. Длительность созревания самок подизуса в зависимости от температуры и пищи. Обозначения как на рис. 9.



Влияние пищевого фактора проявилось слабее. Длительность периода созревания особей, выращенных на разных кормах, в пределах каждой из испытанных температур была практически одинаковой. Лишь клопы, получавшие в качестве корма личинок большого мучного хрущака, заметно отличались от всех остальных по этому параметру, подтверждая общую закономерность – неоптимальность корма способствует замедлению физиологических процессов.

**3.2.2. Влияние пищи на диапаузу подизуса.** Пища, как отмечалось выше, может влиять не только на биологические показатели насекомых, но и определять их физиологическое состояние, способствуя формированию диапаузы или активного развития. Одними из первых обратили внимание на это явление Штейнберг и Каменский (Steinberg, Kamenskii, 1936). Позже было обнаружено усиление тенденции к диапаузе у паутиных клещей при питании старыми листьями (Lees, 1953). На примере японского щитника *Eurydema rugosum* (Heteroptera, Pentatomidae) показано, что в длиннодневных условиях переход к питанию сухими семенами рапса (*Brassica napus*) вызывает диапаузу у 80% клопов, тогда как при потреблении листьев этого растения все особи оставались активными (Ikeda-Kikue, Numata, 2001). Очень сильное влияние качества пищи было обнаружено у кружевницы *Gargaphia tiliae* (Heteroptera, Tingidae). Возраст листовой кормового растения (липы) влиял на репродукцию сильнее, чем длина дня. При питании на молодой листве самки откладывали яйца, при питании на старой – нет, причём это касалось как перезимовавших, так и молодых самок (Hardin, Tallamy, 1992). Для видов умеренного климата увядающий корм и переход к питанию семенами, видимо,

так же, как короткий день и пониженная температура, служат сигналами приближения осени.

Влияние пищевого режима имеет свои особенности и в отношении хищных насекомых. Например, у щитника *Perrillus bioculatus* (Heteroptera, Pentatomidae), характерной особенностью которого является узкая олигофагия на колорадском жуке, в одном и том же фотопериодическом режиме (16 ч света в сутки) при питании клопов яйцами и личинками колорадского жука все особи были активными, а при питании диапаузирующими жуками все клопы формировали диапаузу (Шагов, 1977).

Позже аналогичные результаты были получены в опытах на популяции этого вида из штата Вашингтон (США, 46,5° с.ш.). В одних и тех же условиях при питании личинками старших возрастов колорадского жука большее количество имаго *P. bioculatus* впадали в диапаузу, чем при питании яйцами и личинками младших возрастов. Таким образом, возрастная структура популяции жертвы являлась сигналом к формированию диапаузы у хищника (Horton et al., 1998).

В отличие от *P. bioculatus* пищевой рацион подизуса, как отмечалось выше, включает более 75 видов насекомых различного систематического положения. В этом случае влияние корма на ФПР проявляется значительно слабее. Лишь в пороговой зоне (и в левой, и в правой части фотопериодической шкалы) отмечено увеличение доли диапаузирующих среди особей, выращенных на неблагоприятном корме – личинках комнатной мухи *Musca domestica*. Неоптимальность этого вида корма подтверждается также очень высокой (до 60%) смертностью личинок клопа. В то же время личинки другой мухи – *Calliphora vicina* – оказались столь же благоприятным кормом, как и гусеницы большой вошинной моли, традиционно используемые при

культивировании этого клопа в лаборатории. Все это свидетельствует о том, что ФПР подизуса мало зависит от условий питания. Доминирующая роль в индукции диапаузы принадлежит фотопериодическим и температурным условиям. Такое соотношение удельного вклада пищевых и фототермических условий при формировании диапаузы свойственно подавляющему большинству исследованных в этом плане насекомых, независимо от типа питания (Саулич, Волкович, 2004).

Итак, вид корма влияет на все основные показатели жизнедеятельности подизуса: смертность и длительность развития личинок, плодовитость имаго, фотопериодическую реакцию и формирование диапаузы. Наилучшие показатели жизнедеятельности обнаружены при питании подизуса гусеницами большой вошинной моли и личинками синей мясной мухи, наименее благоприятным кормом оказались личинки комнатной мухи и колорадского жука. При разработке методов ведения массовой культуры существенным моментом является выбор технологически удобного, дешевого и биологически полноценного корма для хищника. Наиболее перспективным из испытанных видов корма представляются диапаузирующие личинки синей мясной мухи (опарыши). С экономической точки зрения они дешевле и выгоднее вошинной моли. Кроме того, они имеют ряд преимуществ при использовании в автоматизированных линиях по промышленному разведению клопов: они не слипаются и представляют собой, в сущности, «гранулированный» корм, а также не загрязняют садки, в которых разводят хищника, поскольку, в отличие от гусениц вошиной моли, не питаются. Еще одно ценное преимущество этого вида корма – возможность заготовки впрок и длительного хранения при пониженной температуре (до полугода при 0–5 °С).

### 3.3. Роль кормового растения

Известно, что многие хищники используют в своем рационе не только животную, но и растительную пищу. Это свойство полезно при отсутствии подходящей жертвы и при интенсивном расселении, что особенно характерно для подизуса. В изложенных выше материалах оценена роль вида жертвы в жизнедеятельности подизуса как хищника. Однако не менее существенное значение, как оказалось, имеет и растение, на котором питается подизус как на имагинальной, так и личиночной стадиях.

Впервые зависимость развития подизуса не только от вида жертвы, но и кормового растения рассмотрена в работе Б. Лэндиса (Landis, 1937) (табл. 2).

**Таблица 2. Длительность развития (II – V возраст) и смертность личинок подизуса в зависимости от вида жертвы и растения-хозяина (по: Landis, 1937)**

| Вид жертвы                       | Стадия  | Кормовое растение        | Длительность, дни | Смертность, % |
|----------------------------------|---------|--------------------------|-------------------|---------------|
| <i>Lema trilineata</i>           | Личинки | <i>Solanum arboreum</i>  | 19,9              | 14,3          |
| <i>Lema trilineata</i>           | —       | <i>Dalura cornucopia</i> | 20,3              | 75,0          |
| <i>Crioceris asparagi</i>        | —       | аспарагус                | 18,7              | 33,3          |
| <i>Leptinotarsa decemlineata</i> | —       | томат                    | 22,4              | 33,3          |
| — “ — — “ —                      | —       | картофель                | 21,0              | 50,0          |
| — “ — — “ —                      | —       | баклажан                 | 19,4              | 50,0          |
| — “ — — “ —                      | —       | <i>S. atropurpureum</i>  | 20,0              | 88,9          |
| — “ — — “ —                      | —       | <i>S. carolinense</i>    | 24,0              | 89,3          |
| — “ — — “ —                      | —       | <i>S. dulcamara</i>      | 22,6              | 69,7          |
| <i>Plutella maculipennis</i>     | —       | капуста                  | 16,0              | 50,0          |
| <i>Epilachna varivestis</i>      | —       | фасоль                   | -                 | 56,6          |
| <i>Huphantria cunea</i>          | —       | шелковица                | -                 | 78,6          |
| <i>Leptinotarsa decemlineata</i> | Яйца    | картофель                | 18,0              | 88,9          |

В этих опытах длительность развития и смертность личинок подизуса были минимальными в варианте, где в качестве животной пищи использовали личинок листоеда *Lema trilineata*, а растительной пищи – листья паслена *Solanum arboreum*. При замене листьев *S. arboreum* на *Dalura cornucopia* продолжительность преимагинальных стадий практически не менялась (19,9 и 20,3 дн., соответственно), но смертность подизуса резко повышалась от 14,3 до 75%. Точно также возрастала смертность хищника при замене листьев томатов на листья разных видов паслена – *S. dulcamara*, *S. atropurpureum* и *S. carolinense* в вариантах с одинаковым видом животной пищи – личинками колорадского жука.

Позже было показано, что добавление в рацион, включавший личинок колорадского жука и воду, листьев картофеля влияло не только на преимагинальное развитие подизуса, но и на размеры имаго и продолжительность их созревания (Ruberson et al., 1986). Однако в других опытах (Weiser, Stamp, 1998) обнаружилось, что добавление растительного корма в рацион хищника не только не влияло на скорость развития личинок и вес имаго сразу после окрыления, но и оказывало негативное действие на эти показатели. Таким образом, этот вопрос требует дальнейшего выяснения.

#### 4. ТЕРМИНАЦИЯ ДИАПАУЗЫ

Основное назначение диапаузы у насекомых умеренных широт – переживание зимнего периода. Наступление её приводит к торможению процессов биосинтеза и сопровождается резким снижением уровня обмена веществ, накоплением резервных веществ, повышением устойчивости к повреждающим воздействиям, изменениями в фермента-

тивных системах, специфическими особенностями поведения.

Постепенные изменения, происходящие в ходе диапаузы и, в конце концов, приводящие к её изживанию, обозначаются терминами «диапаузное развитие» или «реактивация». Оба термина показывают, что диапауза – не только особое физиологическое состояние, но динамический процесс, завершением которого является восстановление активности. Завершение диапаузы достигается в результате деблокирования нейросекреторных центров в результате спонтанной и индуцированной реактивации.

**Спонтанная реактивация.** В экспериментальных условиях многие насекомые могут возобновлять развитие без внешнего воздействия. Такая спонтанная реактивация, основанная на эндогенных процессах, протекает в тех же условиях, которые индуцировали наступление диапаузы. Как правило, в этом случае диапаузное развитие бывает растянутым и недружным.

Спонтанная реактивация более типична для имагинальной и личиночной диапаузы, но иногда встречается также у видов с куколочной и очень редко с эмбриональной диапаузой. Сроки и темпы спонтанной реактивации зависят от внешних условий и генетических характеристик популяций. Высокая температура, как правило, ускоряет реактивацию.

Продолжительность спонтанной реактивации нередко используется как характеристика прочности диапаузы. Многочисленные примеры указывают на то, что северные географические формы имеют более прочную зимнюю диапаузу, чем южные. Иными словами, они менее склонны к быстрой спонтанной реактивации.

Природные популяции насекомых после формирования диапаузы не остаются в стабильных условиях. Даже в

субтропиках с мягкой и короткой зимой они подвергаются сезонным изменениям длины дня. Поэтому собственно спонтанная реактивация у большинства насекомых, видимо, не играет заметной роли в естественных условиях. В то же время спонтанный процесс, протекающий в ходе диапаузы, вызывает скрытые количественные изменения дальнейших индуктивных процессов.

**Индукцированная реактивация.** Прекращение диапаузы возможно под воздействием низкой температуры (*холодовая реактивация*) или длины дня (*фотопериодическая реактивация*). Реактивирующее действие низкой температуры и фотопериода различается по механизму, но приводит к одному эффекту – восстановлению активности мозга и запуску гормональных процессов, приводящих к метаморфозу. Чешский энтомолог И. Ходек (Hodek, 1983) ввел понятия «*хоротелический*» (медленно протекающий спонтанный) и «*тахителический*» (быстрый) для обозначения процессов, ведущих к завершению диапаузы. Если активация (перенос в высокую температуру или длинный день) происходит рано в процессе диапаузного развития, когда продвинутость хоротелического процесса еще незначительна, то тахителический процесс продолжается дольше. По мере прохождения хоротелического процесса время, занимаемое тахителическим процессом той же интенсивности, сокращается. Менее интенсивный тахителический процесс должен действовать дольше, чем более интенсивный, чтобы вызвать идентичный эффект. Для многих видов с имагинальной или личиночной диапаузой длинный день является более мощным стимулом, чем повышение температуры. Это показано для имаго клопов *Pyrrhocoris apterus* и *Aelia acuminata*: самки, собранные в октябре в природе, после переноса их в благоприятную температуру (25 °C) в основном оставались с незрелыми яйцами в ко-

ротком (12 ч), но все активировались в длинном дне (18 ч) (Hodek, 1971c, 1977, 1983).

**Холодовая реактивация.** Экспериментально установлено, что большинство видов умеренных широт восстанавливает активность после более или менее продолжительного воздействия температур от 0 до 10 °С, хотя у конкретных видов диапазон благоприятных для реактивации температур может быть более узким. Отрицательные температуры, как правило, сильно тормозят процесс реактивации. При температуре выше 15 °С он также не реализуется. Температурные требования диапаузирующих стадий определяются, главным образом, экологическими условиями обитания и географическим происхождением и практически не зависят от стадии, на которой происходит зимовка того или иного вида насекомых.

Условия зимовки и реактивации сказываются на физиологическом состоянии последующих фаз. Даже незначительное отклонение от оптимума реактивации может оказывать существенные негативные последствия на насекомых.

Способность нейросекреторных клеток восстанавливать свои функции определяется продолжительностью холодной экспозиции. Её необходимый срок обычно колеблется у разных видов от 1 до 6 месяцев. Охлаждение постепенно выводит нейроэндокринные центры из заблокированного состояния. После достижения определенной температуры нейросекреторные центры приобретают способность оказывать немедленный стимулирующий развитие эффект при повышении температуры.

**Фотопериодическая реактивация.** Прекращение диапаузы под влиянием фотопериодических условий, альтернативных тем, которые её индуцировали, имеет место у всех насекомых, сохраняющих чувствительность к длине



дня во время диапаузы. Такой способ реактивации типичен для видов с личиночной и имагинальной диапаузой.

В основе фотопериодической реактивации лежит также взаимодействие спонтанных и индуктивных процессов. Об этом свидетельствует неодинаковая длительность активации в длинном дне у насекомых, находящихся на разных этапах диапаузы. В начальный период диапауза является неглубокой, но способность к возобновлению развития оказывается наиболее прочно заблокированной. Поэтому перенос диапаузирующих особей осенью из короткого дня в длинный не вызывает быстрой активации, которая в случае имагинальной диапаузы проявляется в откладке яиц. В дальнейшем, благодаря разворачиванию хормонального процесса, прочность блокирования морфогенеза снижается, и фотопериодическая активация требует все меньше времени для завершения.

Фотопериодические реакции, прекращающие диапаузу, в некоторых случаях проявляют удивительное сходство с реакциями, индуцирующими её, а критические пороги часто совпадают. Совпадение кривых ФПР свидетельствует о том, что реактивирующий эффект фотопериода является результатом того же физиологического механизма, который контролирует наступление диапаузы. В других случаях форма кривых ФПР может несколько различаться. В частности, у соевого клопа *Riptortus pedestris* (= *clavatus*; Heteroptera, Alydidae) критическая длина дня для терминации диапаузы была почти на 1 ч короче, чем для индукции (12,5 и 13,5 ч, соответственно, при 25 °С; Numata, 1987). Похожие данные получены и для другого клопа – *Nezara viridula* (Heteroptera, Pentatomidae) (Musolin et al., 2007). Эти два вида так же, как и многие другие виды южного происхождения, способны к спонтанной реактивации, скорость которой зависит от фотопериода. Предполагает-

ся, что развертывающийся хоротелический процесс ведет к снижению порога для начала тахителического процесса и сокращению времени для его последующего прохождения. Поэтому яйцекладка становится возможной при переносе клопов из диапаузогенного фотопериода (10 ч) в режим короче, чем критический, но с более длинной фотофазой (13 ч).

Хотя длинный день часто ускоряет возобновление развития в эксперименте, немногие насекомые проявляют способность к фотопериодической реактивации в природе. Обычно длительное охлаждение приводит к постоянной или временной фоторефрактерности, т.е. нечувствительности к фотопериоду. Насекомые получают возможность развиваться при любой длине дне. Поэтому весной с наступлением теплых дней независимо от длины дня клопы восстанавливают активную жизнедеятельность и размножаются до конца жизни. Потеря фотопериодической чувствительности после завершения холодовой реактивации характерна для многих исследованных в этом отношении видов. Такая нейтральная реакция на фотопериод впервые была описана у клопа солдатика и поэтому была названа *Pyrhocoris*-like реакция (Hodek, 1971a, 1977).

В противоположность видам, необратимо утрачивающим фотопериодическую чувствительность, некоторые виды теряют её осенью или зимой, но после небольшого периода рефрактерности весной вновь восстанавливают это свойство в начале лета. Этот тип реакции был впервые обнаружен у щитника *Aelia acuminata* и назван *Aelia*-like реакцией или циклической реакцией (recurrent response; Hodek, 1971b). Позже было показано, что подобным свойством обладают многие виды, в частности, *Dolycoris baccarum* (Pentatomidae; Hodek, 1977), *Riptortus pedestris* (=clavatus, Alydidae; Numata, 1987), *Eurydema rugosa*

(Pentatomidae; Ikeda-Kikue, Numata, 1992), *Graphosoma lineatum* (Pentatomidae; Nakamura et al., 1996) и др.

Восстановление фотопериодической чувствительности обеспечивает насекомым возможность формирования диапаузы более одного раза в своей жизни и переход к многолетнему циклу развития.

Тот факт, что чувствительность к длине дня у большинства видов умеренных широт постепенно исчезает в течение зимовки, позволяет заключить, что основное экологическое значение сохранения ФПР при зимней диапаузе заключается в закреплении и поддержании состояния покоя осенью до наступления низких температур. Сроки весеннего возобновления развития насекомых обычно определяются повышением температуры выше нижнего предела развития соответствующей стадии.

Самостоятельное значение приобретает фотопериодическая реактивация при летней диапаузе (эстивации). Независимо от того, возникает ли эстивация облигатно, индуцируется ли длинным днем и высокой температурой или другими факторами, наступление короткого дня и понижение температуры обычно ведет к её завершению. Сохранение условий, её индуцирующих, необходимо для поддержания диапаузы. Возможность прекращения эстивации под влиянием короткого дня показана для многих видов с диапаузой на разных стадиях.

#### **4.1. Спонтанная реактивация**

Как указано выше, при спонтанной реактивации диапауза прекращается в тех же условиях, которые её вызвали. Этот тип реактивации не имеет непосредственного значения для массового культивирования объекта. Однако продолжительность спонтанной реактивации может слу-

жить критерием оценки прочности диапаузы, индуцированной разными фотопериодами, что важно для правильного выбора условий ввода подизуса в диапаузу. Оказалось, что фотопериоды 10 и 11 ч света в сутки индуцировали диапаузу одинаковой прочности: спонтанная реактивация при 24 °С занимала  $78,8 \pm 3,7$  и  $78 \pm 6,0$  дней, соответственно. В 12-часовом режиме при той же температуре формировалась значительно более короткая диапауза, продолжавшаяся всего  $33,6 \pm 0,9$  дня, т.е. уже в среднем через 33,6 дня самки начали откладку яиц.

#### 4.2. Фотопериодическая реактивация

Чувствительность подизуса к фотопериоду на личиночной и имагинальной стадиях позволяет предполагать способность диапаузирующих клопов к фотопериодической реактивации. Согласно схеме опытов, клопы, у которых при длине дня 12 ч и температуре 20 °С была индуцирована диапауза, переносились в 16-часовой режим при 20 и 24 °С (табл. 3).

*Таблица 3. Фотопериодическая реактивация диапаузирующих клопов (Горышин и др., 1989)*

| Температура, °С | Возраст имаго при переносе в 16 ч, дни | Количество |                            | Сроки начала яйцекладки, дни |
|-----------------|--|------------|----------------------------|------------------------------|
|                 |  | пар        | реактивированных особей, % |                              |
| 20              | 18                                     | 25         | 100                        | $23,0 \pm 1,65$              |
|                 | 25                                     | 23         | 100                        | $26,1 \pm 1,37$              |
|                 | 27–29                                  | 11         | 100                        | $25,2 \pm 2,42$              |
| 24              | 25–30                                  | 26         | 100                        | $17,8 \pm 0,93$              |

Как видно из таблицы 3, при 20 °С клопы приступали к яйцекладке в среднем через 23–26 дней после переноса в длинный день. При этом сроки начала яйцекладки практически не зависели от возраста диапаузирующих клопов. С повышением температуры начало яйцекладки ускорилось.

В других опытах с той же популяцией подизуса диапауза была индуцирована в короткодневном режиме 8 ч (КД) света в сутки (Chloridis et al., 1997, рис. 11).

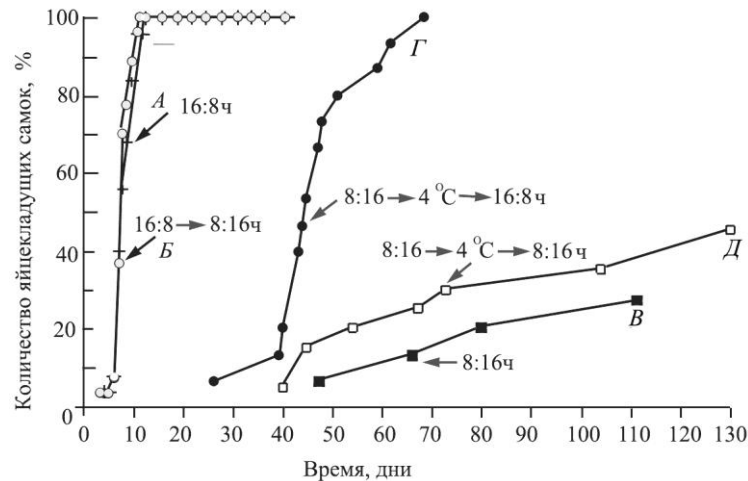


Рис. 11. Динамика яйцекладки самок подизуса в различных фотопериодических режимах. Температура  $23,0 \pm 1,0$  °С (по: Chloridis et al., 1997).

Кривые: *A* – самки от яйца до имаго в ДД; *B* – на 13 день после окрыления самки перенесены из ДД в КД; *Г* – КД, потом 10 дней при 4 °С (в темноте), потом перенос в ДД; *Д* – КД, потом 10 дней при 4 °С (в темноте), потом перенос в КД.

В результате спонтанной реактивации при 23 °С (рис. 11, кривая *B*) самки начали откладывать яйца на

47 день, что также свидетельствует о менее прочной диапаузе, сформированной при 8 ч.

Включение холодного периода на фоне КД (4 °С в течение 10 дней, кривая *Д*) ускоряло начало яйцекладки и увеличивало количество яйцекладущих самок по сравнению с самками, постоянно содержащимися в 23 °С и КД (кривая *В*). Однако даже на 130 день к откладке яиц приступили лишь немногим более 40% самок.

Большой стимулирующий эффект проявился при последовательном действии холода и длинного дня (ДД) (кривая *Г*). Самки начали откладывать яйца уже на 25-й день, и к 70-му дню все самки реактивировались.

Итак, на примере подизуса показано, как взаимодействуют спонтанные и индуцированные процессы при терминании диапаузы. Эти результаты подтверждают также, что подизус сохраняет чувствительность к длине дня во время диапаузы и после холодового воздействия, как и многие другие виды полужесткокрылых насекомых.

Таким образом, непрерывная чувствительность подизуса к фотопериоду, в том числе и при диапаузе, открывает новые возможности управления культурой этого вида. Способность клопов к фотопериодической реактивации позволяет получать к заданному сроку активно размножающихся клопов, а при необходимости, наоборот, затягивать начало яйцекладки, по крайней мере, на месяц, без применения пониженных температур, неблагоприятных для активных имаго.

Интересные результаты получены при воздействии на диапаузирующих клопов длины дня, не превышающей порогового значения. В этих опытах личинки и имаго до формирования диапаузы содержались в короткодневных фотопериодах, затем в возрасте 20 дней имаго переносили из 8-часового режима в 10 и 12 ч, а из 10-часового в 12 ч.

Таким образом имитировалась возрастающая длина дня. В последнем случае предусматривалось как резкое, так и постепенное (+6 мин в сутки) увеличение длины дня. Результаты приведены в таблице 4.

*Таблица 4. Влияние допороговых изменений длины дня на прекращение диапаузы у подизуса, 21–22 °С (Горышин и др., 1989)*

| № | Способ и пределы изменения длины дня | Сроки начала яйцекладки, дни |
|---|--------------------------------------|------------------------------|
|   | <b>Без изменения</b>                 |                              |
| 1 | 8 ч                                  | 48,4±3,19                    |
| 2 | 10 ч                                 | 74,3±5,14                    |
| 3 | 12 ч                                 | 47,5±4,48                    |
|   | <b>Постепенно</b>                    |                              |
| 4 | от 10 до 12 ч                        | 51,0±2,30                    |
|   | <b>Резко</b>                         |                              |
| 5 | от 10 до 12 ч                        | 48,9±2,53                    |
| 6 | от 8 до 12 ч                         | 50,7±2,31                    |
| 7 | от 8 до 10 ч                         | 68,1±2,93                    |

В 12- и 8-часовых режимах (вар. 1 и 3) яйцекладка началась достоверно раньше, чем в 10-часовом режиме (вар. 2). Такая же зависимость сохранялась при резком изменении длины дня (вар. 6 и 7). Это значит, что среди испытанных ФП-режимов 10-часовой фотопериод обладает наименьшей реактивирующей способностью. Постоянство средних сроков яйцекладки в 12-часовом режиме независимо от предшествующих условий содержания клопов (вар. 3, 5 и 6) свидетельствует о том, что в пороговом и короткодневных фотопериодах формируется диапауза с одинаковой прочностью. Более раннее завершение диа-

паузы в 12 ч, отмеченное выше, связано, очевидно, с более быстрым завершением спонтанной реактивации.

При сравнении вариантов 4 и 5 обнаружилось, что сроки начала яйцекладки в них были практически идентичными (51 и 49 дней), независимо от способа изменения длины дня. Существенно, что возрастающая длина дня не проявляла большей эффективности при прекращении диапаузы, чем постоянный 12-часовой режим (вар. 3), являющийся в этих экспериментах конечным.

Приведенные здесь материалы, несмотря на отсутствие в них явного прикладного значения, важны тем, что демонстрируют возможности подизуса как одного из перспективных объектов эколого-физиологических исследований по проблеме регуляции развития и диапаузы.

#### **4.3. Реактивирующее действие низких температур**

Для изучения холодовой реактивации используют два методических подхода. Во-первых, диапаузирующих насекомых в разные сроки переносят из природы в лабораторию, где содержат в условиях постоянной благоприятной (обычно 20–25 °С) температуры и короткого или длинного дня. Во-вторых, насекомых, у которых диапауза была индуцирована в экспериментальных условиях, помещают в термостаты с низкими температурами. После разного срока холодовой экспозиции их возвращают в благоприятную температуру. В обоих случаях учитывают количество особей, у которых появились признаки завершения диапаузы (яйцекладка при имагинальной диапаузе, линька на очередной возраст или окукливание при личиночной диапаузе и т.п.).

Схема опытов по определению сроков реактивации и реактивирующих температур включала 4 уровня темпера-



туры от 0 до +15 °С, в которых диапаузирующие клопы выдерживались в течение разных сроков (от 40 до 150 дней). По завершении холодной экспозиции материал перемещался для инкубации в камеру с температурой 23 °С, где выдерживался до конца опыта.

Независимо от продолжительности холодного воздействия минимальная смертность отмечена при содержании клопов в 10 °С. Экспозиция как при более высокой (+15 °С), так и при более низкой (+5 и 0 °С) температуре вызывало увеличение числа погибших клопов (рис. 12). Таким образом, оптимальная температура для реактивации расположена в зоне +10 °С.

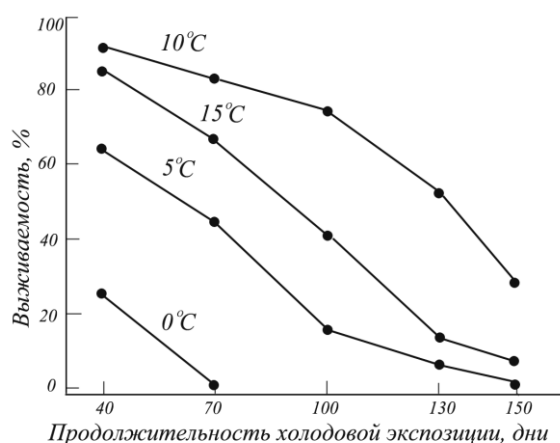


Рис. 12. Влияние низких температур на выживаемость диапаузирующих клопов (Горышин и др., 1989).

Повреждающее действие холода усиливается с увеличением времени холодной экспозиции. Так, выживаемость при 10 °С через 40 дней составила 91,3%, через 70 и 100 дней она была еще достаточно высокой – 83,0 и 74,2%, соответственно. При дальнейшем содержании клопов в

этой температуре смертность увеличивалась, и через 150 дней оставались живыми только 28,3% клопов. Температуры 0 и 5 °С отрицательно сказались на выживаемости клопов: в 0 °С через 70 дней все клопы погибли.

В экспериментах с более дробными температурными интервалами – 6, 8 и 10 °С было показано, что наилучшие показатели выживаемости характерны для клопов, содержащихся при 8 °С. Эта температура была рекомендована для долгосрочного хранения диапаузирующих клопов.

Выживаемость клопов при действии низких температур в большей степени определялась их возрастом в момент переноса в условия холода (рис. 13). В опытах использованы клопы, выращенные при 20 °С и фотопериоде 12 ч света в сутки.

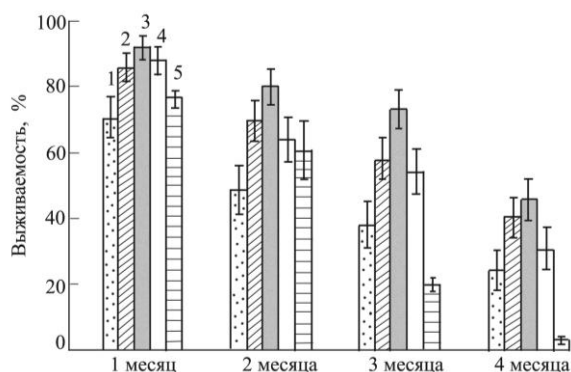


Рис. 13. Влияние возраста самок подизуса на их выживаемость при низких температурах (Горышин и др., 1989).

Возрастные группы самок (дней после окрыления): **1** – 11–13; **2** – 14–16; **3** – 17–19; **4** – 20–22; **5** – 22–25. Температура 8 °С, влажность 90–95%.

Независимо от сроков холодной экспозиции наибольшую выживаемость проявили клопы, поставленные в

холод в возрасте 17–19 суток после линьки на имаго. Эти результаты свидетельствует о том, что именно к этому моменту заканчивается преддиапаузное питание клопов и происходит окончательное формирование состояния диапаузы. Клопы, не достигшие этого возраста, так же как перешедшие этот рубеж, проявили меньшую устойчивость к действию неблагоприятных условий во время зимовки.

Условия зимовки, как правило, сказываются на физиологическом состоянии последующих фаз. При этом важным показателем, характеризующим оптимальность условий зимовки, является плодовитость перезимовавших самок. В таблице 5 приведены средние сроки созревания самок в условиях инкубации (23 °С), процент яйцекладущих самок и их средняя плодовитость.

**Таблица 5. Некоторые показатели после 3-х месяцев содержания диапаузирующих имаго подизуса в разных температурах (Горышин и др., 1989)**

| Корм              | Температура, °С | Сроки созревания самок, дни | Длительность жизни яйцекладущих самок, дни | Количество отложенных яиц |
|-------------------|-----------------|-----------------------------|--|---------------------------|
| Личинки калифорны | 8,2             | 6,3±0,4                     | 31,9±2,3                                   | 238,4±28,5                |
|                   | 6,8             | 7,0±0,1                     | 35,5±5,5                                   | 275,7±67,2                |
|                   | 10,9            | 7,4±1,2                     | 32,1±5,0                                   | 185,7±36,9                |
| Личинки галлерии  | 8,2             | 6,2±0,5                     | 42,2±6,5                                   | 379,7±74,0                |
|                   | 6,8             | 6,4±0,3                     | 44,1±5,3                                   | 390,0±51,4                |
| Личинки хрущака   | 8,2             | 6,6±0,3                     | 36,7±3,1                                   | 328,4±45                  |

Анализ приведенных данных показывает, что особенно большое значение для выживания клопов в период зи-

мовки имеет пищевой рацион в период подготовки к диапаузе. В том случае, когда развитие личинок и преддиапаузное питание имаго проходило на личинках большой вошинной моли, все перечисленные показатели жизнедеятельности оказались лучше, чем на остальных видах корма. Именно эти самки раньше других приступали к откладке яиц (в среднем через 6,2 дня после содержания при 8,2 °С и 6,4 – при 6,8 °С). Их плодовитость и продолжительность жизни также были наибольшими: 379,7 (8,2 °С) и 390,0 яиц (6,8 °С) и 42,2 и 44,1 дня, соответственно.

Возможность длительного хранения имаго подизуса исследована и у популяции из Флориды (США, Гейнсвилл, 30° с.ш.), характеризующейся отсутствием диапаузы (De Clercq, Degheele, 1993a).

У большинства исследованных видов географическая изменчивость в широтном направлении проявляется в уменьшении тенденции к формированию диапаузы у южных популяций по сравнению с северными. При этом сокращается количество диапаузирующих особей в короткодневных условиях и уменьшается значение порога ФПР (Данилевский, 1961 и др.). В некоторых случаях зимняя диапауза замещается летней, но сама способность формировать диапаузу обычно не исчезает.

Для популяции подизуса из Флориды фототермические условия, обычно индуцирующие формирование диапаузы у гетеродинамных видов с факультативной диапаузой (низкая температура и короткий день), оказались неэффективными, и все самки активно размножились в течение всей жизни. В связи с этим исследовано влияние низких температур (4 и 9 °С) при относительной влажности 75 % на выживаемость, плодовитость и другие параметры развития только активных особей (табл. 6).

**Таблица 6. Выживаемость, продолжительность жизни и плодовитость подизуса после длительной экспозиции в низких температурах (по: De Clercq, Degheele, 1993 а)**

| Показатель                        | Контроль | Температура хранения, °С |          |          |          |
|-----------------------------------|----------|--------------------------|----------|----------|----------|
|                                   |          | 4                        |          | 9        |          |
|                                   |          | 1 месяц                  | 2 месяца | 1 месяц  | 2 месяца |
| Выживаемость                      |          | 72,5                     | 38,0     | 96,7     | 73,3     |
| Продолжительность жизни:          |          |                          |          |          |          |
| - самки                           | 64,5±5,4 | 34,5±4,1                 | 41,5±6,5 | 36,3±2,8 | 35,4±2,7 |
| - самцы                           | 78,2±5,9 | 57,1±5,5                 | 48,6±4,9 | 37,0±6,3 | 51,6±5,0 |
| Плодовитость                      | 563±137  | 345±70                   | 405±64   | 241±27   | 281±72   |
| Кол-во яиц на одну самку / в день | 12,2±1,0 | 12,8±1,5                 | 11,0±0,2 | 13,1±1,7 | 12,1±1,5 |
| Отрождаемость личинок             | 51,7     | 51,4                     | 43,2     | 49,7     | 44,5     |

Данные таблицы 6 свидетельствуют о возможности длительного (по крайней мере, 2-х-месячного при 4 и 9 °С) хранения и активных особей подизуса. Однако, устойчивость активных особей к низким температурам все же ниже устойчивости диапаузирующих клопов. Так, при хранении диапаузирующих клопов в 10 °С в течение 4 месяцев (см. рис. 12) более половины из них оставались живыми и даже в 5 °С через 2 месяца выживали более 40% особей.

Однако нельзя исключать значение и других факторов, в частности, тот факт, что сравниваемые данные относятся к клопам, различающимся не только физиологическим состоянием, но и географическим происхождением. Разница в широтном отношении между исследованными популя-

циями подизуса составляет 8° (38° и 30° с.ш., соответственно). Кроме того, как показано выше, большую роль при подготовке материала к хранению играют все сопутствующие условия – это и температура, и длина дня, и влажность, и вид корма, и, вероятно, какие-то неучтенные факторы, которые могли различаться и влиять на полученные результаты. Вместе с тем в литературе имеется множество публикаций, подтверждающих значение физиологического состояния особей в устойчивости к действию всех неблагоприятных факторов среды.

## 5. ДИНАМИКА ХОЛОДОСТОЙКОСТИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПДИЗУСА

Подизус зимует на стадии диапаузирующих имаго и относится к разряду достаточно холодостойких видов. Для оценки возможности его зимовки в условиях сезонности климата с выраженным морозным периодом, что характерно для большей части центральной и восточной Европы, необходимо оценить предельную холодостойкость клопа на разных стадиях его развития.

Насекомые умеренной зоны, обитающие в климате с выраженной сезонностью климата, в той или иной степени подвержены регулярному воздействию отрицательных температур зимой. Зимующие насекомые используют две основные стратегии устойчивости к холоду: они либо избегают замерзания (*freeze avoidance*, *freeze intolerance*, *freezing susceptible*), либо переносят образование льда в теле, как правило, внеклеточное (*freeze tolerance*). В отечественной литературе приняты 3 термина, характеризующие разные процессы устойчивости к действию низких температур. **Холодоустойчивость** характеризует общую устойчивость организма к холоду. *Холодостойкость* – си-

ноним англоязычному термину *freeze avoidance*, термин *морозостойкость* используется в тех случаях, когда речь идет о видах, способных к замерзанию. То есть это синоним английского *freeze tolerance*.

Избегающие замерзания насекомые переносят значительное охлаждение, оставаясь в физическом смысле незамерзшими (т.е. без образования льда). Это достигается благодаря как снижению температуры замерзания жидкостей тела вследствие повышения их осмотической концентрации, так и увеличению способности к переохлаждению. Замерзание губительно для этой группы. Напротив, способные выдерживать замерзание насекомые восстанавливают все жизненные функции после оттаивания. У обеих групп устойчивость к воздействию низких температур подвержена сезонной изменчивости.

Подизус переносит низкие температуры в состоянии переохлаждения.

В лабораторных условиях процесс охлаждения насекомых и определение температуры максимального переохлаждения производят при помощи специального прибора (Горышин, 1966). В простейшем виде – это термopapa, на которую помещается объект исследования. Для того, чтобы охлаждение шло медленнее, объект вместе с термopapой изолируют от внешней среды материалом с малой теплопроводностью, например пенопластом. В качестве холодильной камеры используют бытовой холодильник, который может охлаждаться до  $-35...-40$  °C. Регистрирующим устройством является зеркальный гальванометр, соединенный с термopapой и считывающий изменение температуры объекта. Визуально наблюдают за движением «зайчика» по шкале гальванометра. Сначала он движется равномерно от температуры примерно 20 °C (это начальная температура объекта), затем в какой-то момент

резко возвращается в сторону положительной температуры (температурный скачок) и останавливается примерно около  $-2...-3$  °С. Температура, от которой начался возврат «зайчика» к положительным температурам и есть искомая температура максимального переохлаждения, а та температура, до которой поднимается зайчик – это температура замерзания. После этого температура объекта медленно понижается, сравниваясь с температурой внешней среды.

На первом отрезке охлаждения до «критической точки», т.е. до начала температурного скачка, насекомое находится в состоянии холодового оцепенения, не претерпевая никаких физических изменений. Будучи извлечено из охлажденной среды на этом этапе охлаждения, оно легко возвращается к жизни. Температурный скачок совпадает с началом выделения тепла при кристаллизации воды.

Исследования холодостойкости, проведенные позже, показали, что большинство насекомых погибает уже в самом начале выпадения кристаллов льда в жидкостях тканей, однако встречаются объекты, жизнеспособность которых сохраняется до вторичного достижения критической точки.

По данным Борисенко (1987) максимальной устойчивостью к холоду подизус обладает на стадии яйца, хотя диапауза приурочена к стадии имаго. Высокая способность яиц к переохлаждению не является специфической адаптацией, а обусловлена их малыми размерами и особенностями химического состава.

Холодостойкость личинок также была весьма значительной. У личинок I возраста она составила  $-29,3 \pm 0,66$  °С в начале периода развития и  $-28,8 \pm 0,51$  в середине, а личинок II возраста, соответственно,  $-19,9 \pm 0,86$  °С и  $-21,8 \pm 0,61$  °С. Предельная холодостойкость личинок дос-



товерно снижалась от I к IV возрасту, а в V возрасте немного возрастала по сравнению с IV (табл. 7).

*Таблица 7. Температура переохлаждения и замерзания яиц и личинок подизуса, выращенных при разных фотопериодах (по: Борисенко, 1987)*

| Возраст яиц и личинок | Длина дня:<br>10 ч (КД),<br>18 ч (ДД) | Температура переохлаждения (ТП), °С | Температура замерзания (ТЗ), °С |
|-----------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|
| <b>Яйца</b>           |                                       |                                     |                                 |
| 1-е сутки             | ДД                                    | -34,7±0,27                          | -25,9                           |
| 4-е сутки             | ДД                                    | -34,1±0,28                          | -27,4                           |
| 5-е сутки             | ДД                                    | -33,3±0,29                          | -25,4                           |
| <b>Личинки</b>        |                                       |                                     |                                 |
| I                     | ДД                                    | -29,0±0,40                          | -21,1                           |
| II                    | ДД                                    | -21,0±0,52                          | -12,8                           |
| III                   | ДД                                    | -16,7±0,41                          | -2,0                            |
| IV                    | ДД                                    | -7,6±0,37                           | -2,0                            |
|                       | КД                                    | -7,3±0,38                           | -2,0                            |
| V:                    |                                       |                                     |                                 |
| 2-е сутки             | ДД                                    | -10,4±0,45                          | -2,1                            |
|                       | КД                                    | -10,7±0,41                          | -1,9                            |
| V:                    |                                       |                                     |                                 |
| 5-е сутки             | ДД                                    | -8,3±0,43                           | -0,8                            |
|                       | КД                                    | -13,4±0,20                          | -3,4                            |

Согласно экспериментальным данным, личинки подизуса начинают воспринимать длину дня с III возраста. Видимо, поэтому холодостойкость личинок в IV и начале V возраста из ДД и КД практически не различалась. Однако к середине V возраста зависимость их холодостойкости от фотопериода проявилась достаточно четко.

Большую устойчивость к холоду имели короткодневные личинки, температура переохладения которых была на 5,1 °С ниже. На стадии личинки происходит постепенное повышение температуры замерзания от –25,9 °С до –2,0 °С с I по III возраст включительно. В дальнейшем эта величина остается неизменной до середины периода развития личинок V возраста. На 5-е сутки развития этих личинок температура замерзания, так же как и температура переохладения, становится зависимой от фотопериодических условий содержания личинок: у короткодневных она понижается до –3,4 °С, а у длиннодневных повышается до –0,8 °С. Замораживание оказалось смертельным для всех личинок I–IV возрастов. Среди личинок V возраста после оттаивания выживали лишь те, которые выращивались в коротком дне. Однако и они были не способны продолжать развитие и вскоре погибали.

Различия в предельной холодостойкости активных и диапаузирующих клопов невелики (табл. 8). Состояние диапаузы сначала усиливало способность взрослых клопов к переохладению. Так в возрасте 10–14 суток холодостойкость диапаузирующих клопов была выше ( $P < 0,01$ ) холодостойкости активных самок на 2,8 °С, самцов – на 2,7 °С. Однако повышенная способность к переохладению у диапаузирующих особей вскоре утрачивалась. Не позднее, чем на 20–22 сутки жизни, холодостойкость диапаузирующих особей возвращалась к «норме» свойственной активным клопам. В это время яичники диапаузирующих самок оставались недоразвитыми (II стадия по шкале Ходека; Hodek, 1971a), что подтверждает диапаузное состояние самок.

Таблица 8. Температура переохлаждения и замерзания активных и диапаузирующих имаго подизуса (по: Борисенко, 1987)

| Пол и возраст имаго | Состояние активности (А) или диапаузы (Д) | Температура переохлаждения, °С | Температура замерзания, °С |
|---------------------|---|--------------------------------|----------------------------|
| Самки, 1 сутки      | А   | -5,6 ± 0,30                    | -0,9                       |
| Самки, 5 суток      | А   | -12,1 ± 0,64                   | -1,4                       |
| Самки, 8 суток      | А   | -15,6 ± 0,84                   | -5,1                       |
| Самки, 10–14 суток  | А   | -15,0 ± 0,60                   | -5,1                       |
| Самки, 20–22 суток  | А   | -14,5 ± 0,83                   | -4,5                       |
| Самцы, 8 суток      | А   | -15,1 ± 0,68                   | -5,3                       |
| Самцы, 20–22 суток  | А   | -11,5 ± 0,33                   | -1,3                       |
| Самки, 10–14 суток  | Д   | -17,8 ± 0,46                   | -5,4                       |
| Самки, 20–22 суток  | Д   | -15,2 ± 0,44                   | -4,5                       |
| Самцы 10–14 суток   | Д   | -17,8 ± 0,34                   | -6,6                       |
| Самцы, 20–22 суток  | Д   | -14,9 ± 0,70                   | -4,3                       |

Полученные данные не является неожиданным. Известно много примеров, свидетельствующих о сходстве холодостойкости активных и диапаузирующих особей. В частности, и у летних, и у зимующих куколок американской белой бабочки *Huphantria cunea* (Lepidoptera, Artctiidae), температура максимального переохлаждения близка к -17...-18 °С (Родионова, Чеснек, 1969). Куколки хлопковой совки *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) независимо от их физиологического состояния переохлаждаются до -12...-15 °С (Горышин, 1958), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera, Chrysomelidae) до -7...-9 °С (Колорадский картофельный жук..., 1981). Но у всех этих видов стабильность переохлажденного состояния так же, как способность длительно выживать за счет эндогенного питания, в активном состоянии неизмеримо меньше, чем при диапаузе.

У северных популяций некоторых видов обнаружена способность к закалке, постепенному усилению способности к переохлаждению в течение зимовки. Так, диапаузирующие куколки географических популяций щавелевой совки *Acronicta rumicis* (Lepidoptera, Noctuidae) имеют перед зимовкой одинаковую исходную температуру переохлаждения – в среднем  $-23,5$  °С. В декабре (при зимовке в природных условиях Ленинградской обл.) этот показатель не изменился у сухумских куколок, но у ленинградских увеличился до  $-29,2$  °С (Симакова, 1971).

Однако у подизуса такой способности к закалке не обнаружено, хотя измерение температуры переохлаждения проводили на 20 и 30 день содержания при 0 и  $+2$  °С (Борисенко, 1987). Вероятно, это связано с южным происхождением исследованной популяции. Взрослые клопы (как самки, так и самцы) после измерения температуры переохлаждения и оттаивания в большинстве своем оживали, но вскоре погибали, не возобновляя питания.

Полученные данные о наличии лишь небольших и кратковременных различий в предельной холодостойкости между активно развивающимися и диапаузирующими особями подизуса, 100%-ная смертность в результате кристаллизации жидкостей тела на всех стадиях развития, отсутствие способности к холодовой закалке позволяют очертить круг регионов в Восточной Европе, в которых имеет смысл продолжать попытки акклиматизировать интродуцированную популяцию подизуса. Вероятно, это предгорные районы Краснодарского и Ставропольского краёв с субтропическим климатом. Остальные регионы, признанные перспективными для натурализации в них подизуса, очевидно, не пригодны для интродуцированной популяции клопа в силу зимних температур до  $-18$  °С и ниже.

## **6. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛИВШИЕ НЕВОЗМОЖНОСТЬ НАТУРАЛИЗАЦИИ В ЕВРОПЕ ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПОДИЗУСА**

Адаптации насекомых к новым условиям обитания определяются различными эколого-физиологическими особенностями вида, и потенции разных видов в отношении натурализации сильно различаются. Несомненно, главными факторами, определяющими возможность проникновения иммигрантов на новую территорию, являются подходящий корм и сумма эффективных температур, достаточная для развития хотя бы одного поколения в год. В умеренном климате обязательна также и диапауза или иная адаптация, обеспечивающая выживание в зимний период. При наличии этих трёх составляющих возможно первичное проникновение и выживание в новых условиях. Дальнейшая натурализация зависит от способности вида к полной перестройке всей временной организации годового цикла и идет на основе подгонки сезонного цикла к конкретным фототермическим условиям.

*Podisus maculiventris* был завезен в Европу для биологического контроля численности колорадского жука и американской белой бабочки, всеми стадиями которых он, характеризующийся как широкий полифаг, питается у себя на родине. Первичные ареалы этих трех видов в Северной Америке почти совпадают. Поскольку и американская белая бабочка, и колорадский жук успешно акклиматизировались в Европе, вероятность положительного результата при реализации программы интродукции нового энтомофага была очень велика. Однако интродуцированная популяция подизуса пока не натурализовалась. Изучив ос-

новые её особенности, попытаемся понять причину неудачи.

Для развития одного поколения подизуса требуется около 400 град.-дн. при нижнем температурном пороге развития 11 °С. Зимующие клопы выдерживают охлаждение до –15 °С. Личинки и взрослые клопы характеризуются широкой полифагией. Все эти свойства могли бы обеспечить натурализацию подизуса на значительной части европейского континента, где в зависимости от температурных условий можно было ожидать от 1 на севере до 4 поколений на юге. Однако свойства ФПР завезенной популяции клопа из штата Миссури (38° с.ш.) таковы, что не позволяют сформировать диапаузу в нужные сроки, что ставит под сомнение самую возможность выживания в климате умеренных широт.

Действительно, чувствительность подизуса к фотопериоду начинается уже с III личиночного возраста, т.е. с этой стадии развития для формирования зимней диапаузы личинки должны находиться в условиях длины дня, короче критической (13 ч 30 мин). Длительность развития личинок IV и V возрастов при температуре 20 °С составляет 14–16 дней. Кроме того, преддиапаузное питание для полного формирования состояния диапаузы продолжается, по экспериментальным данным, еще 18 дней. Таким образом, с момента наступления критической длины дня в природе до ухода клопов в диапаузу необходимо, по крайней мере, месяц с благоприятной температурой не ниже 15–16 °С.

Критический для ФПР подизуса фотопериод с учетом гражданских сумерек наступает на всех широтах северного полушария примерно в одно время (23–25 сентября). Этот факт значительно упрощает выделение зоны возможной акклиматизации подизуса на территории нашей

страны. Для клопа благоприятны регионы с теплой продолжительной осенью, где температура октября превышает 15–16 °С. Такие условия в России создаются только на крайнем юге Краснодарского края. Например, в Сочи переход температуры через 12 °С происходит 30 октября, а сумма температур выше 11 °С за вегетационный сезон составляет примерно 2000 гр.-дн. Такая сумма эффективных температур обеспечивает развитие 4 поколений подизуса, из которых четвертое попадает в фототермические условия, индуцирующие диапаузу. Температурные требования диапаузирующих имаго также удовлетворяются. Это вселяет надежду на то, что на этой территории подизус сможет акклиматизироваться. Вероятно, значительно большие возможности для натурализации на территории Европы будут иметь более северные популяции подизуса, например, с юга Канады.

## **7. СПОСОБЫ ПРИМЕНЕНИЯ ПОДИЗУСА ПРОТИВ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА И НАКОПЛЕНИЕ НЕОБХОДИМОГО БИОМАТЕРИАЛА**

### **7.1. Возможности использования подизуса против колорадского жука**

Интродуцированные виды или их популяции, неспособные в силу каких-то климатических причин обосноваться на новых территориях, могут оказаться полезными для использования в искусственном климате закрытого грунта или для применения в природных местообитаниях методом сезонной колонизации или методом наводняющих выпусков.

Суть их заключается в том, что в агроценозах искусственно изменяют количественное соотношение пара-

зит : хозяин или хищник : жертва путем выпуска большого количества энтомофагов, полученных в искусственных условиях, например на биофабриках.

Метод наводняющих выпусков отличается кратностью выпусков энтомофага. В некотором смысле он даже напоминает химический метод, поскольку применяется как пожарная мера, хотя и не загрязняя окружающую среду, но полностью разрушая биоценотические связи. Методом массового наводнения используют виды, которые по каким-то причинам не выживают в местах выпусков. Именно к таким видам относится и подизус. Его личинки, выпускаемые на картофельные поля против колорадского жука во II–III возрастах, держатся на картофеле до окрыления, а перелиняв на имаго активно разлетаются. Это типичный полифаг, а как было показано выше, личинки колорадского жука – пища мало привлекательная для подизуса. Кроме того, искусственно созданное перенасыщение картофельного поля энтомофагами создает сильнейшую конкуренцию среди них и способствует интенсивному расселению.

Уже первые попытки применения подизуса в полевых условиях на посадках раннего картофеля и баклажана методом сезонной колонизации и методом наводняющих выпусков показали, что он может подавлять численность вредителя без применения ядохимикатов (Ижевский и др., 1984; De Clercq, 2000 и др.). Рентабельность применения биометода в большой мере зависит от рациональной технологии массового разведения хищника и от возможности управления его культурой, с целью получения выпускаемой в природу стадии развития хищника к заданному сроку.

Как показали полевые испытания, высокая эффективность достигается при 2–4 кратном выпуске личинок хищ-



ника II–III возрастов (Ижевский и др., 1984; Зискинд, 1985; Филиппов и др., 1986). Каждый выпуск требует накопления энтомофага в больших количествах. Кроме того, сроки выпусков должны проводиться с учетом стадии и плотности популяции вредителя, фенофазы защищаемой культуры, сроков предшествующих химических обработок, а также погодных и прочих условий, т.е. в строго определенные сроки. В связи с этим важным моментом в разработке технологии промышленного разведения энтомофага является создание надежных методов хранения биоматериала, предназначенного для выпусков.

## **7.2. Краткосрочное хранение яиц**

Уникальную возможность для длительного хранения насекомых без ухудшения их жизнеспособности обеспечивает диапауза. Это физиологическое состояние характеризуется повышенной устойчивостью к повреждающим воздействиям внешней среды. Однако, диапауза у каждого вида приурочена к определенной стадии онтогенеза и не может быть индуцирована на другой. В то же время в лабораторной практике довольно широко применяется хранение насекомых на разных стадиях и активного их развития при пониженных температурах. Для энтомофагов это чаще всего те стадии, на которых проводится выпуск энтомофага, или предшествующие им. Поскольку выпуск подизуса рекомендуется проводить на стадии личинок II–III возрастов, то наиболее целесообразно было бы приурочить краткосрочное хранение к стадии яйца или личинок I–II возрастов. По результатам предварительных испытаний, максимальной холодостойкостью подизус обладает на стадии яйца (Борисенко, 1987). Кроме того, эта стадия

развивается за счет эндогенных резервов и менее зависит от окружающей среды, чем личинки.

Для выяснения возможности хранения яиц с минимальным повреждающим эффектом были проведены специальные эксперименты, в которых предусматривались разные сроки экспозиции яиц (от 1 до 4 недель) к широкому диапазону температур (Selke, Winning, 1939; Зискинд, 1985; Горышин, Туганова, 1989; Jenkins et al., 1998 и др.). Испытывались как субпороговые, так и надпороговые температуры, близкие к порогу (11–12 °С). Первые блокировали эмбриогенез, вторые – лишь тормозили его. Однако и те, и другие оказались не пригодными для достаточно существенного срока хранения яиц. При всех испытанных в разных экспериментах температурах (от 1 до 15 °С) и самой благоприятной относительной влажности (близкой к 100%) после одной недели хранения жизнеспособность 3–5 дневных яиц была очень низкой или близкой к нулю. Немного лучше оказались результаты для 1–2-дневных яиц (Горышин, Туганова, 1989).

Сам факт изменения чувствительности к экстремальным температурным условиям у яиц разного возраста заслуживает внимания. Можно предполагать, что относительная резистентность яйца в начале дробления связана со слабой дифференциацией его структуры. В среднем возрасте (3-й день) процессы биосинтеза, дифференциации тканей и формирование зародыша достигают наибольшего напряжения, а к концу эмбриогенеза (на стадии сформировавшейся личинки) вновь несколько ослабевает. Соответственно изменяется и чувствительность эмбриона к повреждающим воздействиям пониженной температуры. Эта тенденция особенно четко проявляется в последствии воздействия пониженной температуры хранения на последующее личиночное развитие при 25 °С. Даже при

100% относительной влажности после недельного хранения яиц количество личинок, способных завершить развитие, было выше у однодневных яиц и минимально у трехдневных. С увеличением срока действия пониженных температур, в том числе и наиболее щадящих (13–15 °С), возрастная изменчивость в резистентности яиц сохранялась, хотя их жизнеспособность уменьшалась. Сходные тенденции проявлялись при изменении условий влажности: пониженная влажность (до 60%) оказывала иссушающее действие, усиливавшееся с ростом экспозиции (Горышин, Туганова, 1989).

## **8. РЕГЛАМЕНТЫ ПРОМЫШЛЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ ПОДИЗУСА**

Методы культивирования подизуса постоянно совершенствуются, создавая предпосылки к снижению стоимости массового разведения энтомофага (De Clercq, 2000).

На рис. 14 представлена одна из таких схем, разработанная на основе изучения фото-термических реакций подизуса в лаборатории энтомологии бывшего Биологического института СПбГУ.

Схема включает два принципиально различных звена: поддержание маточной культуры и массовую выкормку клопов с наработкой личинок для выпуска в поле. Она построена с учетом календарных сроков развития колорадского жука и рассчитана на получение 15 миллионов личинок II возраста подизуса для борьбы с вредителем на площади 100 га.

Основное внимание уделено содержанию маточной культуры, биопотенциал которой в значительной степени определяет успех всего мероприятия. Годовой цикл маточной культуры включает три последовательных блока

(I, II, III), каждый из которых соответствует одной генерации подизуса.

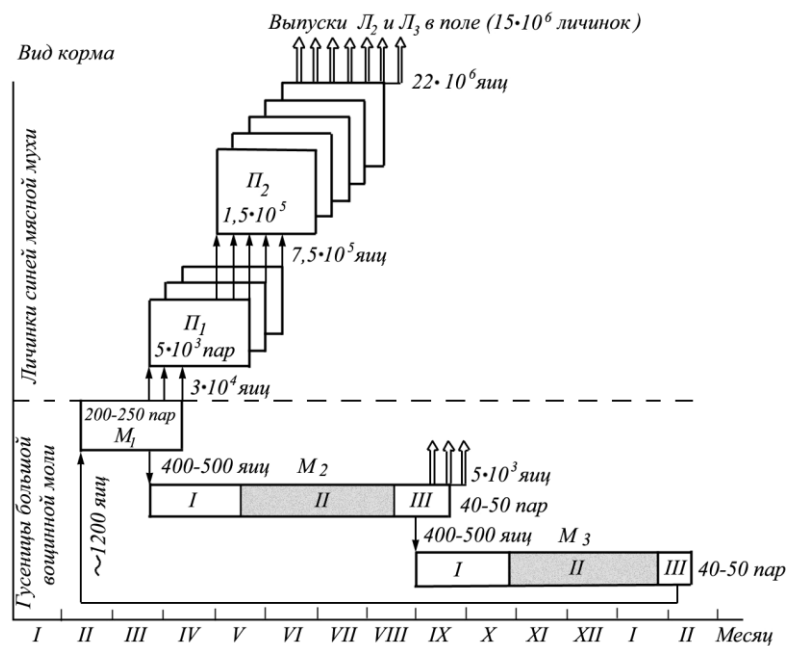


Рис. 14. Блок-схема промышленного разведения подизуса (Волкович, Саулич, 1992). Пояснения в тексте.

Схема не предусматривает непрерывного (поколение за поколением) разведения клопов. Наличие у энтомофага имагинальной диапаузы позволяет в тот период, когда яйцекладки для дальнейшего воспроизведения не нужны, вводить клопов в диапаузу. Поэтому в схеме наряду с блоком М<sub>1</sub> («активно развивающаяся культура») представлены два блока М<sub>2</sub> и М<sub>3</sub>, получившие название «первый и

второй периоды покоя» (см. рис. 14 – затемненные участки).

К сожалению, культивируемая в нашей стране популяция подизуса характеризуется непродолжительной диапаузой, и даже в оптимальных условиях хранить клопов дольше трех месяцев нецелесообразно, поскольку такое длительное хранение в дальнейшем приводит к ослаблению культуры – снижению плодовитости и выживаемости клопов. Введение в схему двух последовательных покоящихся этапов позволяет решать одновременно две задачи: максимально увеличить срок хранения культуры и обеспечить её высокий биопотенциал. В этом принципиальное отличие предлагаемой технологической схемы от других известных моделей разведения подизуса.

Рассмотрение отдельных блоков удобно начать с  $M_1$ , численность популяции в котором в конце зимы–начале весны увеличивается в 5–6 раз. Наиболее благоприятна для содержания активно размножающихся клопов температура 23–25 °С в сочетании с относительной влажностью 60–75% и длинным световым днем (16–18 ч). Основная масса яиц, собранных в течение месяца от активных самок, поступает в блок  $\Pi_1$  и используется для массовой выкормки клопов. Небольшая доля (около 2%) остается в маточной культуре и поступает в блок  $M_2$ . В нем работу проводят в три (*I, II, III*) этапа на протяжении 160–165 дней при строгом соблюдении технологических регламентов. Первый этап (на рис. – *I*) включает подготовку клопов к диапаузе, для которой оптимальна температура 20–22 °С и короткий световой день – 11ч. В таких условиях клопы должны содержаться до завершения преддиапаузного питания имаго. Через 18–20 дней после окрыления клопов переводят в холодильник, и начинается второй этап (*II*) – хранение в течение трех месяцев диапаузирующих имаго

при температуре 7–9 °С и высокой влажности воздуха – 90–95%. По истечении трех месяцев клопов переносят в условия, благоприятные для активных стадий (как в М<sub>1</sub>) и здесь начинается третий этап (*III*) – возобновление развития и размножение.

Процессы в блоке М<sub>2</sub> приходятся на летние месяцы, когда производится массовая выкормка клопов и выпуск их в поле. Как показали эксперименты, формирование диапаузы в начале лета не сказывается отрицательно на выживаемости и других биологических показателях при хранении. Однако при этом экономится время, поскольку клопы в этот период требуют минимум забот.

Яйца, отобранные из блока М<sub>2</sub> предназначены для работ в блоке М<sub>3</sub> (часть их можно использовать для получения личинок, выпускаемых в поле в конце сезона). Характер и продолжительность работ в М<sub>3</sub>, такие же, как и в М<sub>2</sub>, но приурочены они к осенне-зимнему сезону. В дальнейшем яйца, отложенные реактивированными самками, вновь поступают в блок М<sub>1</sub>.

В качестве корма при выращивании клопов маточной культуры лучше на всех этапах использовать гусениц большой вошинной моли, обладающих высокой пищевой ценностью. Потребность в них составляет 20–25 тыс. особей в год.

Наиболее трудоемка массовая выкормка клопов, включающая два последовательных пассажирования (блоки П<sub>1</sub> и П<sub>2</sub>) и проводимая в оптимальных для активных стадий условиях. Перед выпусками личинок нужно подращивать до II–III возрастов. При необходимости накопления биоматериала и выравнивания возрастного состава личинок II возраста можно кратковременно (не более недели) содержать при пониженных (8–10 °С) температурах

и влажности воздуха 95–100 %, что оказалось более экономичным, чем хранение яиц.

Для выкормки клопов при промышленном их производстве возникает потребность в дешевом и технологичном корме. В качестве такового могут использоваться диапаузирующие личинки синей мясной мухи, которые по влиянию на скорость развития личинок, выживаемость и плодовитость клопов не уступает традиционно используемым гусеницам большой вощинной моли. Преимущество данного корма в том, что его можно заготавливать впрок и хранить при низких температурах в течение полугода.

## Литература

Борисенко И.А. Динамика холодостойкости в онтогенезе хищного клопа *Podisus maculiventris* Say // Бюлл. Всесоюз. НИИ защ. раст. 1987. Т. 69. С. 12–16.

Браун В.А., Горышин Н.И. Установка для фотопериодических исследований в условиях ритма температуры // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 272–276.

Буракова В.И. Энтомофаг колорадского жука – клоп подизус – в условиях Воронежской области // Биологические и химические методы защиты растений. Воронеж, 1982. С. 28–29.

Власова В.А., Зискинд Л.А., Голубева Н.Н., Ижевский С.С. О возможности акклиматизации подизуса // Защита раст. 1980. Вып. 4. С. 46–47.

Волкович Т.А., Саулич А.Х. Новое в биотехнологии массового разведения подизуса // Защита раст. 1992. Вып. 1. С. 41–42.

Волкович Т.А., Саулич А.Х., Горышин Н.И. Чувствительная к длине дня стадия и накопление фотопериодической информации у хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera: Pentatomidae) // Энтномол. обозр. 1991. Т. 70, вып. 1. С. 14–22.

Гапон Д.А. Таксономический обзор мировой фауны клопов-щитников (Heteroptera: Pentatomidae) подсемейств Asopinae и Podopinae // Автореф. .. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2008. 27 с.

Гейспиц К.Ф., Симоненко Н.П. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig. (Diptera, Drosophilidae) // Энтномол. обозр. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 83–69.

Горышин Н.И. Экологический анализ сезонного цикла развития хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) в север-



ных районах её распространения // Уч. зап. ЛГУ. 1958. Т. 240. С. 3–20.

Горышин Н.И. Техническое оснащение экологических исследований в энтомологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. 235 с.

Горышин Н.И., Волкович Т.А., Саулич А.Х. Некоторые итоги исследований в заповеднике «Лес на Ворскле» по проблеме фотопериодизма насекомых // Комплексные исследования лесостепной дубравы. Л., 1986. С. 74–92.

Горышин Н.И., Волкович Т.А., Саулич А.Х., Вагнер М., Борисенко И.А. Роль температуры и фотопериода в контроле развития и диапаузы хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1988а. Т. 67, вып. 8. С. 1149–1161.

Горышин Н.И., Волкович Т.А., Саулич А.Х. и др. Экология хищного клопа *Podisus maculiventris* // Рукопись депонирована в ВИНТИ. 1989. 08.01.90. 115-В-90. 49 с.

Горышин Н.И., Саулич А.Х., Волкович Т.А., Абдель-Хамид М.А. Роль температуры и фотопериода в регуляции развития и диапаузы лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 4. С. 533–545.

Горышин Н.И., Саулич А.Х., Волкович Т.А., Борисенко И.А., Симоненко Н.П. Влияние пищевого фактора на развитие и фотопериодическую реакцию хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1988б. Т. 67, вып. 9. С. 1324–1332.

Горышин Н.И., Туганова И.А. Оптимизация условий краткосрочного хранения яиц хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 6. С. 111–119.

Горышин Н.И., Тыщенко В.П. Звено памяти и его место в механизме фотопериодической реакции насекомых // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, вып. 4. С. 518–528.

Горышин Н. И., Тыщенко Г. Ф. Экспериментальный анализ процесса фотопериодической индукции диапаузы у насекомых // Тр. Биол. НИИ ЛГУ. 1972. Т. 21. С. 68—89.

Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.

Зискинд Л.А. Хищный клоп *Podisus maculiventris* Say и его совместное использование с пестицидами против колорадского жука / Автореф. .. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1985. 15 с.

Ижевский С.С., Зискинд Л.А. Перспективы использования интродуцированных хищных клопов *Perillus bioculatus* (Fabr.), *Podisus maculiventris* (Say) и *Oplomus nigripennis* var. *pulcher* Dull. (Pentatomidae: Hemiptera) против *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae: Coleoptera) // Биологическое подавление карантинных вредителей и сорняков. М., 1981. С. 20—37.

Ижевский С.С., Зискинд Л.А., Филиппов Н.А. Методические указания по разведению и производственному испытанию хищного клопа подизуса против колорадского жука на раннем картофеле и баклажанах. М., 28 с.

Кинд Т.В. Эндокринная детерминация эмбриональной диапаузы у античной волнянки *Orgyia antiqua* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л., 1972. С. 210—228.

Колесниченко Л.И. Сравнительная фенология подизуса и колорадского жука в условиях Черновицкой области // Исслед. по энтомол. и акарол. на Украине. Тез. докл. 2-го съезда УЭО. Ужгород, 1980. Киев, 1980. С. 104—105.

Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* Say / Ред. Р.С. Ушатинская. М.: Наука. 1981. 375 с.

Перепелица Л.В. Фотопериодическая реакция клопа *Podisus maculiventris* Say // Интродукция, акклиматизация

и селекция энтомофагов. Сб. научн. трудов ВИЗР, 84. Л., 1987. С. 35–41.

Разумова А.П. Эндогенный окологодовой цикл изменчивости фотопериодической реакции у боярышникового клеща // Зоол. журн. 1978. Т. 57. С. 530–539.

Родионова Л.З., Чеснек С.И. Сравнительная устойчивость к низким температурам куколок *Huphantria cunea* Drury летней и зимней генераций // Периодичность индивидуального развития насекомых. М. Изд-во Наука, 1969. С. 237–250.

Саулич А.Х. Значение абиотических факторов при формировании вторичных ареалов у адвентивных видов насекомых // Энтومол. обзор. 1994. Т. 73, вып. 3. С. 591–605.

Саулич А.Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. 248 с.

Саулич А.Х., Волкович Т.А. Блок схема массового разведения подизуса // Материалы Второй Всесоюзной конф. по промышленному разведению насекомых. М., 1989. С. 36–37.

Саулич А.Х., Волкович Т.А. Зависит ли полевая эффективность подизуса от предшествующих условий питания? // В сб.: Карантинные вредители, болезни и сорняки. М., 1991. Ч.2. С.184–189.

Саулич А.Х., Волкович Т.А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 276 с.

Симакова Т.П. Географическая изменчивость реакций на условия зимовки у совки *Acronicta rumicis* // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып.3. С. 373–382.

Суменкова В.В., Язловецкий И.Г. Простая искусственная питательная среда для хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 12. С. 56–57.

Филиппов Н.А., Гусев Г.В. и др. Полевая эффективность сезонной колонизации клопов периллюса и подизуса в борьбе с колорадским жуком // Биологическая регуляция численности вредных организмов. М., 1986. С. 257–267.

Хлистовский Е.Д., Олещенко И.Н., Ширинян Ж.А., Исмаилов В.Я. Искусственные питательные среды для выращивания личинок хищных клопов семейства Pentatomidae // Зоол. журн., 1985. Т. 64, вып. 1. С. 117–123.

Шагов Е.М. Фотопериодическая реакция хищного клопа периллюса и её изменчивость // Экология. 1977. Т. 4. С. 751–753.

Шагов Е.М., Шутова Н.Н. Развитие подизуса в условиях постоянных температур // Защита раст. 1977. Вып. 4. С. 48–49.

Beck S.D. Thermoperiodic induction of larval diapause in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* // J. Insect Physiol. 1982. Vol. 28. P. 273–277.

Beck S.D. Thermoperiod-photoperiod interactions in the determination of diapause in *Ostrinia nubilalis* // J. Insect Physiol. 1987. Vol. 33, No 10. P. 707–712.

Chloridis A.S., Koveos D.S., Stamopoulos D.C. Effect of photoperiod on the induction and maintenance of diapause and the development of the predatory bug *Podisus maculiventris* (Hem.: Pentatomidae) // Entomophaga. 1997. Vol. 42, No 3. P. 427–434.

Coudron T.A., Wittmeyer J., Kim Y. Life history and cost analysis for continuous rearing of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) on a zoophytophagous artificial diet // J. Econ. Entomol. 2002. Vol. 95. P. 1159–1168.

Couturier M. Observations biologiques sur *Podisus maculiventris* Say Hemiptère prédateur américain du Doryphore // Rev. Zool. Agr. Appl. 1936. Vol. 35. P. 47.

Couturier M. Contribution a l'étude biologique de *Podisus maculiventris* Say, prédateur américain du Doryphore // Ann. Epiph. Phytogén. 1938. Vol. 4. P. 95–165.

Danks H.V. *Insect Dormancy: an Ecological Perspective*. Ottawa: Biol. Survey of Canada, 1987. 439 pp.

De Clercq P. Predaceous stinkbugs (Pentatomidae: Asopinae) // Schaefer C.W., Panizzi A.R. (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton: CRC Press, 2000. P. 737–789.

De Clercq P., Degheele D. Development and survival of *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus sagitta* (Fab.) (Heteroptera) at various constant temperature // Can. Entomol. 1992a. Vol. 124. P. 125–133.

De Clercq P., Degheele D. A meat-based diet for rearing the predatory stinkbugs // Entomophaga. 1992b. Vol. 37. P. 149–157.

De Clercq P., Degheele D. Cold storage of the predatory bugs *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus sagitta* (Fabricius) (Heteroptera: Pentatomidae) // Parasitica. 1993a. Vols 1–2. P. 27–41.

De Clercq P., Degheele D. Quality assessment of the predatory bugs *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus sagitta* (Fabricius) (Heteroptera, Pentatomidae) after prolonged rearing on a meat-based artificial diet // Biocontrol Sci. Technol. 1993b. Vol. 3. P. 133–139.

De Clercq P., Merlevede F., Tirry L. Unnatural prey and artificial diets for rearing *Podisus maculiventris* (Heteroptera, Pentatomidae) // Biol. Control. 1998. Vol. 12. P. 137–142.

Dingle H., Alden B.M., Blakley N.R., Kopec D., Miller E.R. Variation in photoperiodic response within and among species of milkweed bugs (*Oncopeltus*) // Evolution. 1980. Vol. 34, No 2. P. 356–370.

Evans E.W. Consequences of body size for fecundity in the predatory stink bug *Podisus maculiventris* (Hemiptera,

Pentatomidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1982. Vol. 75, No 4. P. 418–420.

Greenstone M.H., Szendrei Z., Payton M.E., Rowley D. L., Coudron T.C., Weber D. C. Choosing natural enemies for conservation biological control: use of the prey detectability half-life to rank // Entomol. Exp. Appl. 2010. Vol. 136. P. 97–107.

Hardin, M.R. Tallamy, D.W. Effect of predators and host phenology on the maternal and reproductive behaviors of *Gargaphia* lace bugs (Hemiptera: Tingidae) // J. Insect Behav. 1992. Vol. 5. No 2. P. 177–192.

Hodek I. Induction of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* L. by short cold exposure // Oecologia (Berlin). 1971a. Vol. 6. P. 109–117.

Hodek I. Sensitivity to photoperiod in *Aelia acuminata* (L.) after adult diapause // Oecologia (Berlin). 1971b. Vol. 6. P. 152–155.

Hodek I. Termination of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) in the field // Entomol. Exp. Appl. 1971c. Vol. 14, N 2. P. 212–222.

Hodek I. Photoperiodic response in spring in three Pentatomidae (Heteroptera) // Acta Entomol. Bohemoslov. 1977. Vol. 74. P. 209–218.

Hodek I. Role of environmental factors and endogenous mechanisms in the seasonality of reproduction in insects diapausing as adults // Brown V.K., Hodek I. (eds). *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. (Series Entomologica. Vol. 23). 1983. P. 9–33.

Hodek I., Honěk A. *Ecology of Coccinellidae*. Dordrecht, Kluwer, 1996. 464 pp.

Honěk A., Jarošík V., Martinková Z., Novák I. Food induced variation of thermal constants of development and

growth of *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae // Eur. J. Entomol. 2002. Vol. 99, No 2. P. 241–252.

Horton D.R., Hinojosa T., Olson S.R. Effect of photoperiod and prey type on diapause tendency and preoviposition period in *Perillus bioculatus* (Hemiptera: Pentatomidae) // Can. Entomol. 1998. Vol. 130. P. 315–320.

Ikeda-Kikue K., Numata H. Effects of diet, photoperiod and temperature on the postdiapause reproduction in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* // Entomol. Exp. Appl. 1992. Vol. 64. P. 31–36.

Ikeda-Kikue K., Numata H. Timing of diapause induction in the cabbage bug *Eurydema rugosum* (Heteroptera: Pentatomidae) on different host plants // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 2001. Vol. 65. P. 197–205.

Jenkins D.J., Hough-Goldstein J., Pesek J.D. Jr. Novel application of gels as potential carriers for beneficial insects // J. Econ. Entomol. 1998. Vol. 91. P. 419–427.

Landis B.J. Insect hosts and nymphal development of *Podisus maculiventris* and *Perillus bioculatus* (Hemiptera: Pentatomidae) // Ohio J. Sci. 1937. Vol. 37, No 4. P. 252–259.

Lees A.D. Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite *Metatetranychus ulmi* Koch // Ann. Appl. Biol. 1953. Vol. 40, No 3. P. 449–486.

Legaspi J.C., Legaspi B.C., Jr. Life table analysis for *Podisus maculiventris* immatures and female adult under four constant temperatures // Environ. Entomol. 2005. Vol. 34, No 5. P. 990–998.

McPherson J.E. A list of the prey species of *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) // Great Lakes Entomol. 1980. Vol. 13. P. 17–24.

McPherson J.E. Pentatomoidea (Hemiptera) of Northeastern North America. South Illinois Univ. Press., 1982. Carbondale and Edwardsville, Illinois, U.S.A. 240 pp.

Menaker M., Gross G. Effect of fluctuating temperature on diapause induction in the pink ballworm // J. Insect Physiol. 1965. Vol.11, No 7. P. 911–914.

Mukerj M.K., Le Roux E.J. Laboratory rearing of a Quebec strain of the pentatomid predator, *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) // Phytoprotection. 1965. Vol. 46. P. 40–60.

Musolin D.L., Fujisaki K., Numata H. Photoperiodic control of diapause termination, colour change and postdiapause reproduction in the southern green stink bug, *Nezara viridula* // Phys. Entomol. 2007. Vol. 32. P. 64–72.

Nakamura K., Hodek I., Hodková M. Recurrent photoperiodic response in *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae) // Eur. J. Entomol. 1996. Vol. 93. P. 519–523.

Numata H. Photoperiodic sensitivity after diapause termination in the bean bug, *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Alydidae) // Appl. Entomol. Zool. 1987. Vol. 22. P. 352–357.

Richman D.V., Mead F.W. Stages in the life cycle of a predatory stink bug, *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) // Entomol. Circ. 216 (Florida Dept. Agric. Consumer Serv), 1980.

Ruberson J.R., Tauber M.J., Tauber C.A. Plant feeding by *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae): Effect on survival, development and preoviposition period // Environ. Entomol., 1986. Vol. 15. P. 894–897.

Saavedra J.L.D., Zanuncio J.C., Della Lucia T.M.C., Reis F.P. Efeito da dieta artificial na fecundidade e fertilidade do predador *Podisus connexivus* Bergroth (Hemiptera: Pentatomidae) // An. Soc. Entomol. Brazil. 1992. Vol. 21. P. 69–76.



Saavedra J.L.D., Zanuncio J.C., Zanuncio T.V., Guedes R.N.C. Prey capture ability of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera, Pentatomidae) reared for successive generations on a meridic diet // J. Appl. Entomol. 1997. Vol. 121. P. 327–330.

Saunders D.S. (with Steel C.G.H., Vafopoulou X., Lewis R.D.) *Insect Clocks*. 3rd edn. Amsterdam, Elsevier Science B.V., 2002.

Saunders D.S. Insect photoperiodism: the clock and the counter – review // Physiol. Entomol. 1981. Vol. 6. P. 99–116.

Sellke K., von Winning E. Zuchtversuche mit der Raubwanze *Podisus maculiventris* Say (Pentatomidae; Asopinae) unter Berücksichtigung ihrer Eignung als natürlicher Feind des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Arb. Phys. Angew. Entomol. 1939. Bd. 6. S. 329–342.

Steinberg D.M., Kamenskii S.A. (Штейнберг Д.М., Каменский С.А.) Les prémisses oecologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* L. // Bull. Biol. Paris. 1936. Vol. 70, No 2. P. 145–183.

Thompson S.N. Nutrition and culture of entomophagous insects // Annu. Rev. Entomol. 1999. Vol. 44. P. 561–592.

Warren L.O., Wallis G. Biology of the spined soldier bug, *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) // J. Georgia Entomol. Soc. 1971. Vol. 6. P. 109–116.

Weiser L.A., Stamp N.E. Combined effects of allelochemicals, prey availability, and supplemental plant material on growth of a generalist insect predator // Entomol. Exp. Appl. 1998. Vol. 87. P. 181–189.

## Содержание

|   |    |
|---|----|
| <b>Введение</b>   | 3  |
| <b>1. Влияние постоянной и переменной температуры на развитие личинок и имаго</b>                     | 7  |
| 1.1. Личинки  | 7  |
| 1.2. Имаго  | 10 |
| <b>2. Фотопериодический контроль активного развития и диапаузы</b>                                    | 10 |
| 2.1. Влияние постоянной температуры на параметры ФПР  | 11 |
| 2.2. Температурный оптимум ФПР  | 13 |
| 2.3. Критическая длина дня  | 15 |
| 2.4. Влияние температурных ритмов на параметры ФПР  | 15 |
| 2.5. Чувствительная стадия и накопление фотопериодической информации                                  | 19 |
| 2.6. Сезонная изменчивость параметров ФПР   | 22 |
| <b>3. Влияние пищи на развитие и диапаузу подизуса</b>  | 25 |
| 3.1. Влияние пищи на развитие личинок подизуса  | 28 |
| 3.2. Влияние качества пищи на имаго подизуса  | 30 |
| 3.2.1. Влияние пищи на биологические показатели имаго   | 30 |
| 3.2.2. Влияние пищи на диапаузу подизуса  | 32 |
| 3.3. Роль кормового растения  | 36 |
| <b>4. Терминация диапаузы</b>   | 37 |
| 4.1. Спонтанная реактивация   | 43 |
| 4.2. Фотопериодическая реактивация  | 43 |
| 4.3. Реактивирующее действие низких температур  | 48 |
| <b>5. Динамика холодостойкости в онтогенезе подизуса</b>  | 54 |
| <b>6. Факторы, определившие невозможность натурализации интродуцированной популяции в Европе</b>      | 61 |
| <b>7. Способы применения подизуса против колорадского жука и накопление необходимого биоматериала</b> | 63 |
| 7.1. Возможности использования подизуса против колорадского жука                                      | 63 |
| 7.2. Краткосрочное хранение яиц подизуса  | 65 |
| <b>8. Регламенты промышленного разведения подизуса</b>  | 67 |
| <b>Литература</b>   | 72 |
| <b>Содержание</b>   | 82 |

Учебное издание

*Аида Хаматовна Саулич  
Дмитрий Леонидович Мусолин*

**Биология и экология хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say)  
(Heteroptera, Pentatomidae) и возможности его использования  
против колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera,  
Chrysomelidae)**

*Учебно-методическое пособие  
к курсу «Сезонные циклы насекомых» для студентов магистратуры  
на кафедре энтомологии*

Обложка *А.В. Калининой*  
Компьютерная верстка *А. Х. Саулич*

Подписано в печать с оригинал-макета автора 2011  
Ф-т 60x84/16. Печать офсетная. Усл. печ. л. .  
Тираж 50 экз. Заказ №

Типография Издательства СПбГУ  
199061. С.-Петербург, Средний пр., 41