

УДК 595.754 : 591.54

© А. Х. Саулич и Д. Л. Мусолин

**ДИАПАУЗА В СЕЗОННОМ ЦИКЛЕ ЩИТНИКОВ
(HETEROPTERA, PENTATOMIDAE) УМЕРЕННОГО ПОЯСА**[A. Kh. SAULICH a. D. L. MUSOLIN. DIAPAUSE IN THE SEASONAL CYCLE OF STINK BUGS
(HETEROPTERA, PENTATOMIDAE) FROM THE TEMPERATE ZONE]

Согласно современным представлениям, диапауза — это гормонально обусловленное состояние организма, которое характеризуется комплексом морфологических, физиологических и поведенческих особенностей, известным как «синдром диапаузы» (Tauber et al., 1986). Явления, аналогичные диапаузе, обнаружены в разных группах растений и животных. Они могут существенно различаться по ряду признаков, но решают одну и ту же экологическую задачу — приспособление к ритму климата. В настоящее время эта эколого-физиологическая адаптация в большей степени изучена у насекомых, чем у других организмов, о чем свидетельствует обширная литература, касающаяся как самой проблемы, так и особенностей этого состояния в различных группах членистоногих. Однако степень изученности отдельных систематических групп даже среди насекомых сильно различается. Так, полужесткокрылые (Heteroptera) заметно уступают в этом отношении таким отрядам как чешуекрылые (Lepidoptera) или двукрылые (Diptera) и по количеству изученных видов, и по глубине исследования, хотя относятся к числу наиболее крупных отрядов насекомых, характеризуются чрезвычайным разнообразием сезонных адаптаций и имеют большое экономическое значение (Schuh, Slater, 1995; Мусолин, Саулич, 1996; Panizzi et al., 2000; Саулич, Мусолин, 2007а). В данной статье впервые в мировой литературе рассмотрены особенности диапаузы и сопряженных с ней явлений у представителей отдельного семейства — щитников (Pentatomidae).

Щитники — третье по размеру семейство полужесткокрылых, включающее примерно 4700 видов (более 10 % от состава всего отряда) 900 родов из 8—11 подсемейств (Гапон, 2008; Henry, 2009; Винокуров и др., 2010). Несмотря на относительно крупные размеры щитников и широкую доступность для изучения видов этого семейства, более или менее подробно исследовано лишь небольшое их число из 3 подсемейств — Asopinae (= Stiretrinae), Podopinae и Pentatominae. Два первых подсемейства представляют собой сравнительно небольшие и морфологически цельные группы, насчитывающие не более чем по 300 видов, тогда как Pentatominae с более чем 3000 видов, видимо, представляет собой сборную группу (Гапон, 2008).

Цель настоящей работы — обобщить литературные и собственные экспериментальные данные об особенностях диапаузы и ее регуляции у представителей указанных 3 подсемейств щитников и оценить степень сходства или различия сезонных схем, формирующихся на основе диапаузы у видов разных таксонов в пределах одного семейства. Наибольшее внимание уделе-

но обитателям областей с умеренным климатом, диапауза которых направлена главным образом на переживание зимнего периода и изучена лучше, чем у тропических видов.

Из 43 видов щитников, у которых изучена диапауза (табл. 1), подавляющее большинство (38 видов) зимует на стадии имаго, 2 вида — *Picromeris bidens*

Таблица 1

Характеристика диапаузы и сопутствующих адаптаций, обеспечивающих синхронизацию сезонного цикла с внешними условиями, у видов сем. Pentatomidae

Вид	Тип диапаузы	Индущирующие диапаузу факторы	Диапаузирующая стадия	Источник данных
Подсем. PODOPINAE				
Триба Graphosomatini				
<i>Graphosoma lineatum</i> L.	Ф	ФП, Т, ФП-регуляция окраски имаго	Имаго	Мусолин, Саулич, 1995; Nakamura et al., 1996; Musolin, Saulich, 2001; Tullberg et al., 2008; Gamberale-Stille et al., 2010; Johansen et al., 2010
<i>G. rubrolineatum</i> (Westwood)	Ф	Север: ФП, Т; юг: ФП, П	Имаго	Nakamura, Numata, 1999
<i>Dybowskyia reticulata</i> (Dallas)	Ф	ФП, Т	Имаго	Nakamura, Numata, 1997a, 1998; Numata, 2004
Триба Scotinopharini				
<i>Scotinophara lurida</i> (Burmeister)	Ф	ФП, Т	Имаго	Fernando, 1960; Lee et al., 2001; Cho et al., 2007; Cho et al., 2008
Подсем. ASOPINAE				
Триба Amyoteini				
<i>Apateticus cynicus</i> (Say)	О	—	Яйцо	Whitmarsh, 1916; Jones, Coppel, 1963; Javahery, 1994
<i>Arma custos</i> (F.)	Ф	ФП, Т, ФП-регуляция окраски личинок	Имаго	Волкович, Саулич, 1994
<i>Podisus maculiventris</i> (Say)	Ф	ФП, Т	Имаго	Горышин и др., 1988; Волкович и др., 1991
Триба Jallini				
<i>Perillus bioculatus</i> F.	Ф	ФП, Т, П	Имаго	Jasič, 1967, 1975; Шагов, 1977; Ижевский, Зискинд, 1981; Волкович и др., 1990; Horton et al., 1998
<i>Zicrona coerulea</i> L.	Ф	ФП, Т	Имаго	Саулич, неопубл. данные; McPherson, 1982

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Тип диа-паузы	Индукцирующие диапаузу факторы	Диапаузирующая стадия	Источник данных
Триба <i>Platinopini</i>				
<i>Andrallus spinidens</i> (F.)	Ф	Т	Имаго	Shintani et al., 2010
<i>Picromerus bidens</i> L.	О	— (эстивация имаго — Ф)	Яйцо	Leston, 1955; Larivière, Larochelle, 1989; Мусолин, 1996; Musolin, Saulich, 2000
Подсем. PENTATOMINAE				
Триба <i>Aeliini</i>				
<i>Aelia acuminata</i> (L.)	Ф	ФП, Т	Имаго	Honěk, 1969; Hodek, 1971a, 1977
<i>Ae. fieberi</i> Scott	Ф	ФП, Т	Имаго	Nakamura, Numata, 1995, 1997b
<i>Ae. rostrata</i> Boh.	Ф	О (эстивация имаго — О)	Имаго	Dikyar, 1981; Cakmak et al., 2008
<i>Ae. sibirica</i> Reut.	Ф	ФП, Т	Имаго	Буров, 1962
Триба <i>Antestiini</i>				
<i>Plautia stali</i> Scott	Ф	ФП, ФП-регуляция окраски личинок и имаго	Имаго	Kotaki, 1998a, 1998b; Kotaki, Yagi, 1987; Numata, Kobayashi, 1994
Триба <i>Carpocorini</i>				
<i>Dichelops melacanthus</i> (Dallas)	Ф	ФП, ФП-регуляция роста личинок и окраски имаго	Имаго	Chocorosqui, Panizzi, 2003
<i>Dolycoris baccarum</i> L.	Ф	ФП, ФП-регуляция роста личинок	Имаго	Перепелица, 1971; Conradi-Larsen, Sømme, 1973; Hodková et al., 1989; Hodek, Hodková, 1993; Nakamura, 2003
<i>Palomena angulosa</i> Motschulsky	О	ФП-регуляция роста личинок	Имаго	Hori, 1986; Hori, Kimura, 1993
<i>P. prasina</i> L.	О	ФП-регуляция роста личинок, сезонное изменение окраски имаго	Имаго	Southwood, Leston, 1959; Saulich, Musolin, 1996; Саулич, Мусолин, 2007a
Триба <i>Eysarcorini</i>				
<i>Carbula humerigera</i> Uhler	Ф	ФП, ФП-регуляция роста личинок (эстивация имаго — Ф)	Личинка	Kiritani, 1985a, 1985b
<i>Eysarcoris aeneus</i> Scop.	Ф	ФП	Имаго	Yao, 2002

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Тип диа-паузы	Индущирующие диапаузу факторы	Диапаузирующая стадия	Источник данных
<i>Ey. lewisi</i> Distant	Ф	ФП, ФП-регуляция роста личинок	Имаго	Hori, Inamura, 1991; Hori, Kimura, 1993
<i>Ey. ventralis</i> (Westwood)	Ф	ФП	Имаго	Noda, Ishii, 1981; Nakazawa, Hayashi, 1983
Триба Menidini				
<i>Menida scotti</i> Putton	О	—	Имаго	Koshiyama et al., 1993, 1994; Koshiyama et al., 1997
Триба Pentatomini				
<i>Acrosternum hilare</i> (Say)	Ф	ФП, Т	Имаго	Wilde, 1969; Javahery, 1990; McPherson, Tecic, 1997
<i>Euschistus conspersus</i> Uhler	Ф	ФП, ФП-регуляция окраски имаго	Имаго	Cullen, Zalom, 2000, 2006; Toscano, Stern, 1980
<i>Eu. heros</i> F.	Ф	То же	Имаго	Panizzi, Niva, 1994; Mourao, Panizzi, 2000, 2002
<i>Eu. ictericus</i> L.	Ф	» »	Имаго	McPherson, 1984
<i>Eu. servus</i> (Say)	Ф	» »	Имаго	Borges et al., 2001
<i>Eu. tristigmus tristigmus</i> (Say)	Ф	» »	Имаго	McPherson, 1975, 1979, 1982
<i>Nezara antennata</i> Scott	Ф	ФП (эстивация имаго — Ф)	Имаго	Noda, 1984
<i>N. viridula</i> (L.)	Ф	ФП, ФП-регуляция роста личинок и окраски имаго	Имаго	Musolin, Numata, 2003a, 2003b; Musolin et al., 2007
<i>Oebalus poecilus</i> (Dallas)	Ф	ФП, ФП-регуляция окраски имаго	Имаго	Santos et al., 2003; Greve et al., 2003; Albuquerque, 1993
<i>Oe. ypsilon-griseus</i> (De Geer)	Ф	То же	Имаго	Vecchio et al., 1994
<i>Pentatoma rufipes</i> L.	О	—	Личинка	Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961; Саулич, неопубл. данные
<i>Thyanta calceata</i> (Say)	Ф	ФП, ФП-регуляция окраски имаго	Имаго	Oetting, Yonke, 1971; McPherson, 1977, 1982
Триба Piezodorini				
<i>Piezodorus hybneri</i> (Gmelin)	Ф	ФП	Имаго	Higuchi, 1994; Endo et al., 2007
Триба Strachiini				
<i>Bagrada hilaris</i> (Burmeister) (= <i>B. cruciferarum</i> Kirkaldy)		Гомодинамное развитие		Singh, Malik, 1993

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Тип диапаузы	Индукцирующие диапаузу факторы	Диапаузирующая стадия	Источник данных
<i>Eurydema oleracea</i> L.	Ф	ФП	Имаго	Фасулати, 1979
<i>Eu. rugosum</i> Motschulsky	Ф	ФП, П	Имаго	Numata, Yamamoto, 1990; Ikeda-Kikue, Numata, 1994, 2001
Триба Rhynchocorini				
<i>Rhynchocoris humeralis</i> (Thunberg) (= <i>Biprorulus bibax</i> Breddin)	Ф	ФП	Имаго	James, 1990a, 1990b, 1991, 1993
Триба Sappaeini				
<i>Halyomorpha halys</i> Stål	Ф	ФП	Имаго	Watanabe, 1980; Niva, Takeda, 2003; Hoebeke, Carter, 2003; Toyama et al., 2006

Примечание. Ф — диапауза факультативная, О — диапауза облигатная, ФП — фотопериод, Т — температура, П — пища.

(Larivière, Larochelle, 1989) и *Apateticus cynicus* (Jones, Coppel, 1963) — зимуют на стадии яйца, и 2 — *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985a, 1985b) и *Pentatoma rufipes* — на стадии личинки. Способность диапаузироваь на разных стадиях отмечена только у *P. rufipes* (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961). У некоторых видов, например у *Perillus bioculatus* (Jasič, 1975) и *Graphosoma lineatum* (Пучков, 1961; Nakamura et al., 1996), отдельные особи, возможно, могут зимовать повторно. Предполагается, что *Bagrada cruciferarum* физиологически активен круглый год (т. е. не формирует диапаузы), по крайней мере в Индии (Singh, Malik, 1993). Такое распределение зимующих стадий примерно соответствует общей ситуации среди полужесткокрылых, где явно доминируют виды с диапаузой на имагинальной стадии (Ruberson et al., 1998; Саулич, Мусолин, 2007a).

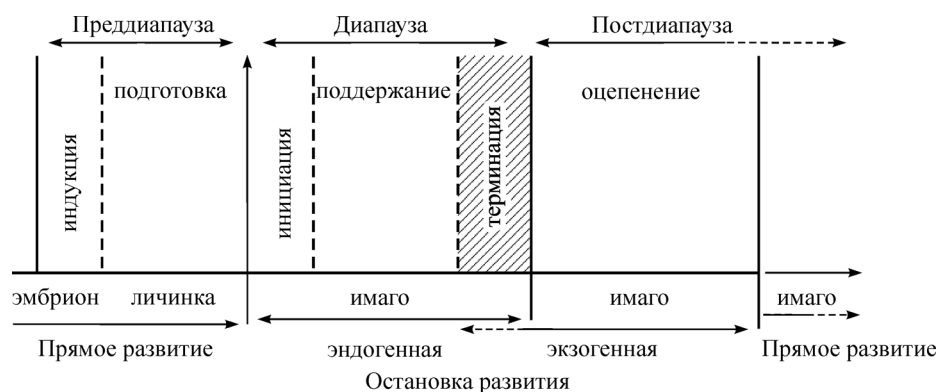


Рис. 1. Схема последовательных этапов развития диапаузы (на примере видов с имагинальной диапаузой; по: Košťál, 2006, с изменениями).

Диapaуза у насекомых может быть *облигатной*, когда она наследственно закреплена и формируется в каждом поколении независимо от внешних условий, или *факультативной*, когда ее наступление контролируется внешними факторами и, таким образом, она присутствует не в каждом поколении. Среди щитников, исследованных экспериментально, только 6 видов (примерно 14 %) имеют облигатную диapaузу (табл. 1).

Не вызывает сомнения, что диapaуза — это сложный динамический процесс, в котором обычно выделяют отдельные этапы (рис. 1): подготовка к диapaузе, ее индукция, становление, диapaузное развитие, терминация диapaузы, постдиapaузное оцепенение и, наконец, возобновление активного развития (Hodek, 1996; Саулич, Волкович, 2004; Košťál, 2006; Волкович, 2007; Саулич, Мусолин, 2007а; Белозеров, 2009, и др.). Рассмотрим эти последовательные этапы на примере диapaузы у щитников.

ИНДУКЦИЯ ДИАПАУЗЫ

В качестве внешних сигналов, индуцирующих наступление диapaузы, могут выступать различные факторы абиотической и биотической природы. У большинства видов щитников с зимней диapaузой доминирующая роль в индукции диapaузы принадлежит длине дня (табл. 1).

Фотопериод

Короткий день и пониженная температура служат сигналами приближения осени. Наступление факультативной зимней диapaузы в этом случае контролируется фотопериодической реакцией (ФПР) длиннодневного типа.

Первый этап индуктивных процессов связан с чувствительной к длине дня стадией и накоплением фотопериодической информации. Известно, что восприятие фотопериодических сигналов осуществляется на строго определенной для каждого вида стадии, обычно непосредственно предшествующей той, на которой этот вид диapaузирует (Saunders, 1976; Саулич, Волкович, 2004). К настоящему времени показано, что чувствительность к длине дня у разных видов может проявляться на разных стадиях онтогенеза от яйца до имаго или охватывать несколько стадий. Наибольшим разнообразием положения чувствительной стадии отличается имагинальная диapaуза, которая свойственна и большинству щитников. Даже при одинаковом типе диapaузы чувствительность может возникать на разных этапах онтогенеза и иметь разную продолжительность (табл. 2; Musolin, Saulich, 1999).

Продолжительность и положение чувствительной стадии в онтогенезе во многом определяют характер всего сезонного развития и адаптивные возможности вида (Саулич, 1994).

Чувствительная стадия является обязательным компонентом ФПР. В этот период ежедневные фотопериодические сигналы накапливаются, формируя так называемый *пакет фотопериодической информации*. Число фотопериодических циклов, вызывающее диapaузу или активное развитие у 50 % особей, получило название *критический пакет фотопериодической информации* (Горышин, Тыщенко, 1972), или *required day number* (Saunders, 1976). Этот параметр показывает, сколько дней необходимо для фотопериодической индукции диapaузы или активного состояния у половины особей после наступления альтернативной длины дня, и вместе с фотопериодическим порогом является важным элементом ФПР насекомых.

Процесс накопления фотопериодических сигналов изучен лишь у немногих видов щитников, но во всех случаях определенное состояние (будь то

Таблица 2

Чувствительные к длине дня стадии развития при фотопериодической индукции зимней диапаузы у видов сем. Pentatomidae

Стадия	Вид
Личиночная диапауза	
Личинки	<i>Carbula humerigera</i> (Pentatominae; Kiritani, 1985a, 1985b)
Имагинальная диапауза	
Личинки II возраста	<i>Oebalus poecilus</i> (Pentatominae; Albuquerque, 1993)
Личинки, начиная с III возраста	<i>Podisus maculiventris</i> (Pentatominae; Волкович и др., 1991)
Личинки последних (IV и V) возрастов или последнего (V) возраста и имаго	<i>Dolycoris baccarum</i> (Pentatominae; Перепелица, 1971); <i>Eysarcoris lewisi</i> (Pentatominae; Hori, Kimura, 1993)
Главным образом имаго	<i>Graphosoma lineatum</i> (Podopinae; Мусолин, Майсов, 1998); <i>Arma custos</i> (Asopinae; Саулич, Волкович, 1996); <i>Perillus bioculatus</i> (Asopinae; Jasič, 1967, 1975); <i>Aelia acuminata</i> (Pentatominae; Hodek, 1971a); <i>Acrosternum hilare</i> (Pentatominae; Wilde, 1969); <i>Nezara viridula</i> (Pentatominae; Ali, Ewiess, 1977); <i>Plautia stali</i> (Pentatominae; Kotaki, Yagi, 1987)

диапауза или активное развитие) достигается только при заполнении соответствующего короткодневного (КД) или длиннодневного (ДД) пакета фотопериодической информации. В частности, экспериментально определенный КД пакет информации у *Podisus maculiventris* составил 10 или 11 дней. Для индукции диапаузы при более высокой температуре такое количество дней пребывания в коротком дне оказалось недостаточным. Лишь увеличение периода действия короткодневных условий до 16 дней вызывало диапаузу у 30 % самок. Снижение количества диапаузирующих особей *P. maculiventris* при высоких температурах связано именно со значительной величиной КД пакета информации. При +24 °С продолжительность личиночного развития уменьшается до 21 дня, а при +28 °С — до 16 дней. Поскольку личинки приобретают чувствительность к длине дня только начиная с III возраста, необходимая для индукции диапаузы сумма КД сигналов успевает накопиться при высоких температурах лишь у небольшой части особей (Волкович и др., 1991).

Установить, когда завершается становление диапаузы, не всегда удается. Хорошим индикатором того, что диапауза окончательно сформировалась, служит уровень выживаемости диапаузирующих особей при пониженной температуре. Например, наибольшая выживаемость подизуса в период хранения при благоприятной для зимовки температуре +8 °С наблюдалась у особей, перенесенных в холод через 17—19 сут после имагинальной линьки (рис. 2), из чего можно заключить, что именно к этому моменту заканчивается преддиапаузное питание клопов и происходит окончательное формирование состояния диапаузы. Клопы, не достигшие этого возраста, так же как и прошедшие его, проявили меньшую устойчивость к действию неблагоприятных условий во время зимовки.

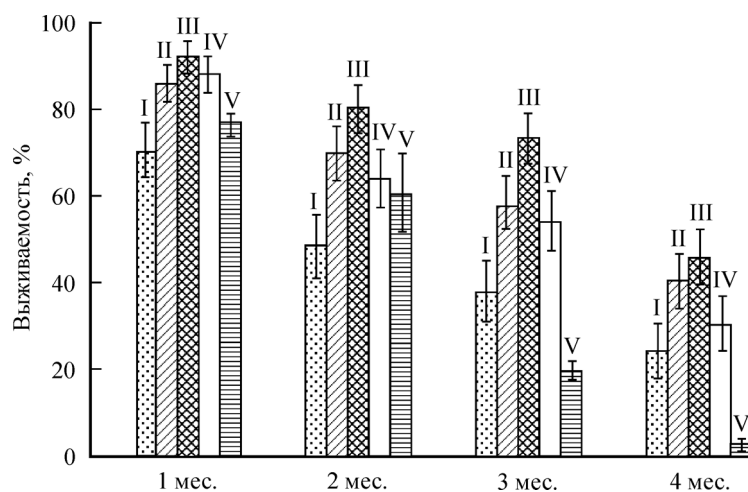


Рис. 2. Влияние возраста *Podisus maculiventris* на выживаемость самок при низких температурах (+8 °С; влажность 90—95 %; по: Горышин и др., 1989; длительность воздействия холода — 1—4 мес.).

I—V — возрастные группы самок (число дней после окрыления): I — 11—13; II — 14—16; III — 17—19; IV — 20—22; V — 22—25.

Температура

Температура обычно лишь модифицирует воздействие фотопериода при индукции диапаузы, но известно, что у некоторых видов насекомых она является главным фактором при индукции диапаузы. Наиболее отчетливо ее ведущая роль в качестве индуктора диапаузы была показана у тропических мух (Denlinger, 1986). Среди исследованных щитников только у *Andrallus spinidens* зимняя имагинальная диапауза явно регулируется температурой: при температуре ниже +25 °С независимо от длины дня у части особей всегда индуцировалась диапауза (рис. 3; Shintani et al., 2010).

Таких примеров, однако, немного; чаще температура действует как модификатор эффекта фотопериода при индукции диапаузы. Роль этой функции температуры заключается главным образом в оптимизации сроков наступления диапаузы в сезоне. В жаркие годы благодаря тому, что температура снижает порог ФПР, зимняя диапауза наступает позже, а в холодные годы, наоборот, происходит более ранняя индукция диапаузы. В целом повышение температуры подавляет тенденцию к диапаузе, а понижение температуры способствует ее формированию. Однако не всегда удается отделить сигнальную функцию температуры от витальной, когда происходит прямое подавление процессов жизнедеятельности вследствие низких температур. Во многих случаях, особенно у южных видов, зимующих на стадии имаго, отсутствие яйцекладки связано не с наступлением репродуктивной диапаузы, а с прямым торможением созревания и/или яйцекладки низкой температурой окружающей среды (Саулич, Мусолин, 2009).

Большое значение для проявления ФПР имеет ее температурный оптимум, который определяет эффективность ФПР в природных условиях. Чем он шире, тем большее значение в регуляции сезонного развития приобретает длина дня. Диапазон температур, при которых адекватно проявляется реакция на длину дня, очень сильно различается у разных видов. Вероятно, он формируется в тесной взаимосвязи с другими внешними факторами, имеющими критическое значение. Например, у хищного клопа *Arma custos* узкий температурный оптимум ФПР (рис. 4), приуроченный

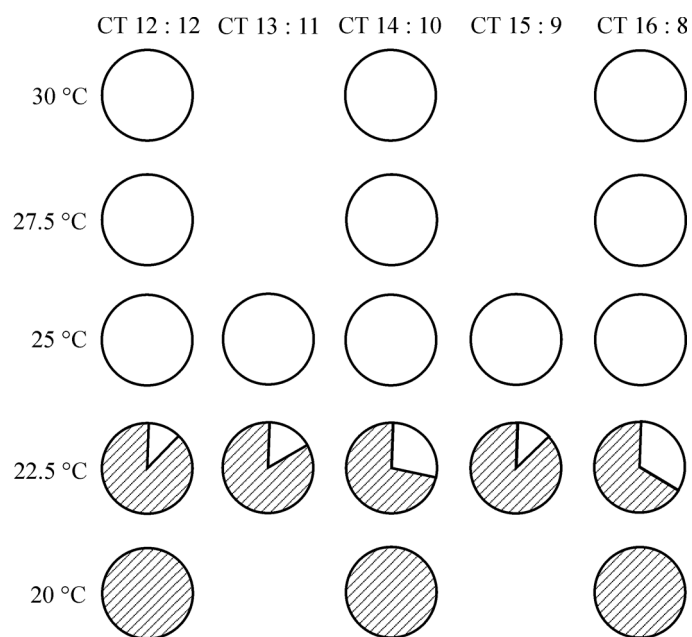


Рис. 3. Роль фотопериода и температуры (°C) в индукции диапаузы у *Andrallus spinidens* (по: Shintani et al., 2010).

Светлые секторы — активные самки, заштрихованные — диапаузирующие самки.

к области высокой температуры, даже в условиях длинного дня допускает активное развитие только при температуре выше +27 °C (Волкович, Саулич, 1994).

Пища

Взаимодействие фотопериода и температуры создает надежный экологический механизм, регулирующий своевременное наступление диапаузы в сезоне. Однако обнаружены примеры, когда в этот тандем включается еще один фактор — пища.

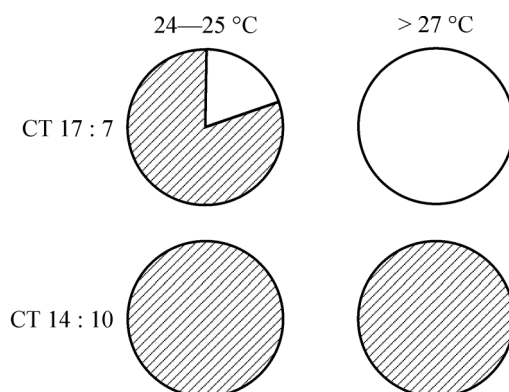


Рис. 4. Роль фотопериода и температуры (°C) при индукции диапаузы у *Arma custos* из Белгородской обл. (по: Волкович, Саулич, 1994; Саулич, Мусолин, 2007а).

Светлые секторы — активные самки, заштрихованные — диапаузирующие самки.

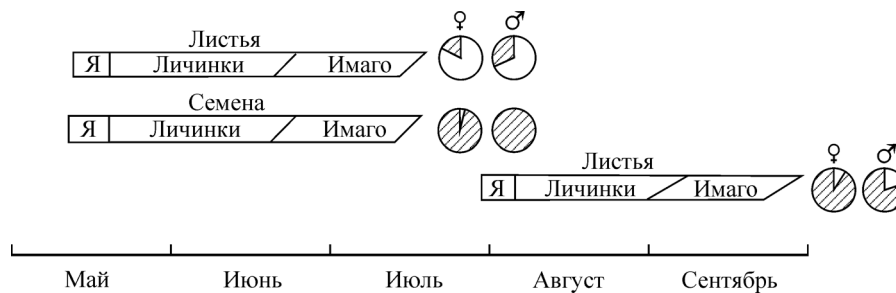


Рис. 5. Влияние корма на индукцию диапаузы у *Eurydema rugosum* в Японии (Осака) в квази-природных условиях (по: Ikeda-Kikue, Numata, 2001).

Светлые секторы — активное развитие, заштрихованные — диапауза.

Сигнальное значение пищевого фактора в регуляции сезонного развития очень подробно исследовано у щитника *Eurydema rugosum* с имагинальной диапаузой. В Японии (34° с. ш.) личинки этого вида могут питаться как листьями, так и семенами различных крестоцветных (Cruciferae). Особи первого поколения клопов питаются на дикорастущих крестоцветных (горчице), которые отмирают уже в начале лета. Имаго окрыляются в середине июня, и большая их часть формирует диапаузу. На всех культивируемых растениях (например, редис и капуста) зеленые листья сохраняются значительно дольше, и большинство живущих на них имаго первого поколения активно размножается, а зимующий запас формируется за счет диапаузирующих имаго второго поколения, окрыляющихся в конце лета (Ikeda-Kikue, Numata, 2001). Для того чтобы выявить роль отдельных факторов в регуляции сезонного развития этого вида личинок выращивали на листьях и семенах рапса в экспериментальных условиях, близких к природным (рис. 5).

Развитие личинок *Eu. rugosum* в июне проходило на фоне длинного дня и на разных видах корма шло синхронно. Большинство имаго обоих полов, окрылившиеся в июле и выращенные на листьях, были активными; самки отложили яйца и дали начало второму поколению. А имаго, отродившиеся в это же время, но на семенах, почти все сформировали диапаузу. Далее личинок второго поколения также выращивали на листьях рапса, но большинство окрылившихся в сентябре имаго были диапаузирующими (рис. 5). Таким образом, четко видно, что доминирующую роль в индукции зимней диапаузы играет фотопериод, но в середине лета пищевая база в значительной степени модифицирует ответ и, таким образом, влияет на вольтинизм популяции. В лабораторных опытах (рис. 6) было показано, что у этого вида пища выполняет сигнальную функцию только на фоне длинного дня, а в коротком дне независимо от пищи все самки формируют диапаузу (Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004).

Роль кормового растения в индукции диапаузы известна для многих видов насекомых-фитофагов. Обычно недостаток корма или снижение его качества увеличивают тенденцию к наступлению диапаузы. Однако у *Eu. rugosum* условия питания (на семенах рапса), способствующие наступлению диапаузы, не менее благоприятны, чем питание на листьях рапса: и выживаемость, и вес личинок, питавшихся семенами, были выше, чем у личинок, питавшихся листьями (Numata, Yamamoto, 1990). Следовательно, фенофаза растения, а не его питательная ценность, играет роль сигнального фактора для индукции диапаузы у этого щитника. Доступность для питания только семян выступает экологическим сигналом приближения конца вегетационного сезона и необходимости формирования зимней диапаузы.

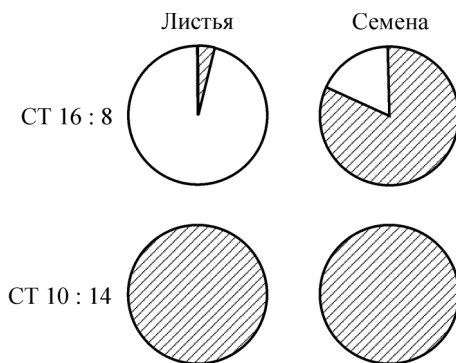


Рис. 6. Роль фотопериода и пищи в индукции диапаузы у самок *Eurydema rugosum* в Японии (Осака) при температуре +25 °С (по: Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004).

Светлые секторы — активные самки, заштрихованные — диапаузирующие самки.

Экспериментально показано, что диапауза, индуцированная коротким днем при питании листьями или семенами (короткодневная диапауза), по свойствам отличалась от диапаузы, сформированной клопами при питании семенами рапса в длиннопдневных условиях («пищевая» диапауза). Короткодневная диапауза прекращалась под действием низких температур, что свойственно большинству видов с зимней диапаузой, и клопы полностью теряли чувствительность к длине дня. «Пищевая» диапауза не терминировалась под действием низких температур, и клопы сохраняли фотопериодическую чувствительность даже после холодового воздействия (Ikeda-Kikue, Numata, 1994).

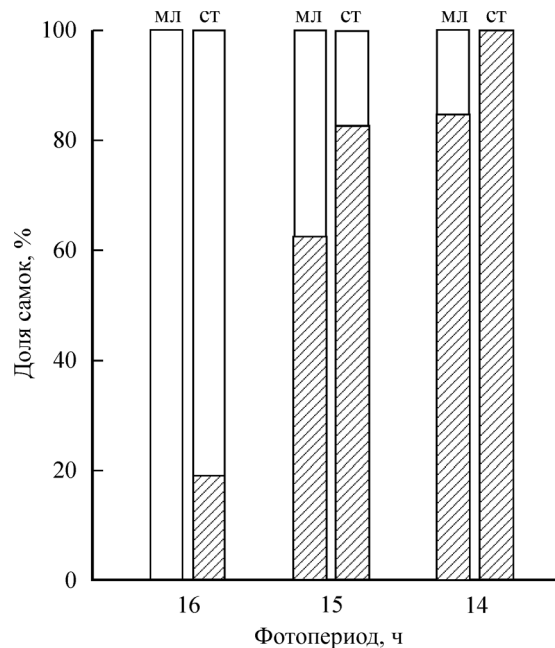


Рис. 7. Влияние фотопериода и пищи (яйца и личинки разных возрастов колорадского жука) на индукцию диапаузы у самок *Perillus bioculatus* из США при температуре +23 °С (по: Horton et al., 1998a).

мл — яйца и личинки младших (I—III) возрастов; ст — личинки старшего (IV) возраста. Светлые столбцы — репродуктивные самки, заштрихованные — диапаузирующие самки.

Влияние пищи на ФПР имеет специфические черты и у хищных клопов. Например, у щитника *Perillus bioculatus* (лабораторная культура, полученная из Канады, ~ 46° с. ш.) в одном и том же фотопериодическом режиме (16 ч) при питании яйцами и личинками колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* все особи были активными, а при питании диапаузирующими имаго все клопы формировали диапаузу (Шагов, 1977). Позже аналогичные результаты были получены в опытах с популяцией из США (46.5° с. ш.): в одних и тех же фотопериодах (16, 15 и 14 ч) при питании личинками старших возрастов колорадского жука большее количество имаго *P. bioculatus* формировало диапаузу, чем при питании яйцами и личинками младших возрастов (рис. 7). Таким образом, возрастная структура популяции жертвы является сигналом к формированию диапаузы у хищника (Horton et al., 1998). Однако так же, как и у фитофагов, сигнальная роль пищи проявлялась только на фоне длинного дня.

В отличие от олигофага *P. bioculatus* пищевой рацион полифага *Podisus maculiventris* включает не менее 75 видов насекомых из 8 отрядов (McPherson, 1982). У этого вида влияние корма на ФПР, как и ожидалось, проявилось значительно слабее. Лишь в пороговой зоне отмечено увеличение доли диапаузирующих насекомых среди особей, выращенных в лабораторных условиях на неблагоприятном корме — личинках комнатной мухи *Musca domestica*.

СОБСТВЕННО ДИАПАУЗА

Как было отмечено (табл. 1), зимовка у подавляющего большинства щитников происходит на имагинальной стадии. Диапауза с такой онтогенетической приуроченностью исследована в основном у самок. Она проявляется в приостановке развития яичников, блокировании оогенеза и отсутствии яйцекладки. У самцов при наступлении диапаузы обычно (но не всегда!) подавляются половая активность и выработка феромонов, а также приостанавливается развитие семенников и/или придаточных желез. У обоих полов активно накапливается жировое тело, меняется биохимический состав тканей и снижается потребление кислорода.

У многих видов полужесткокрылых на зимовку уходят особи обоих полов, и в случае факультативной диапаузы параметры ее фотопериодической индукции у самок и самцов значимо не различаются. Это показано для *Dybowskyia reticulata* (Nakamura, Numata, 1998), *Nezara viridula* (рис. 8; Musolin, Numata, 2003a; Takeda et al., 2010) и многих других видов. Деятельность половых желез у обоих полов задерживается до окончания диапаузы и зимовки (Takeda et al., 2010).

У некоторых видов физиологическое состояние самцов и самок во время зимовки различно. Так, диапауза у *Menida scotti* облигатная, но самцы имеют зрелую сперму уже осенью и при спаривании, которое происходит даже во время зимовки, передают самкам питательные вещества, вероятно, повышая этим шансы самок на успешную зимовку (Koshiyama et al., 1993, 1994).

Известно, что диапауза обеспечивает общую неспецифическую устойчивость насекомых к действию неблагоприятных внешних условий, в том числе к холоду. Вопросам выживаемости насекомых в условиях низких температур в последнее время уделяется достаточно большое внимание (Leather et al., 1993; Bale, 1993, 1996; Hodková, Hodek, 2004, и др.), однако данных по полужесткокрылым получено немного. У насекомых известны 3 стратегии переживания низких отрицательных температур: холодостойкость (freeze avoidance), морозостойкость (freeze tolerance) и холодозащитное иссу-

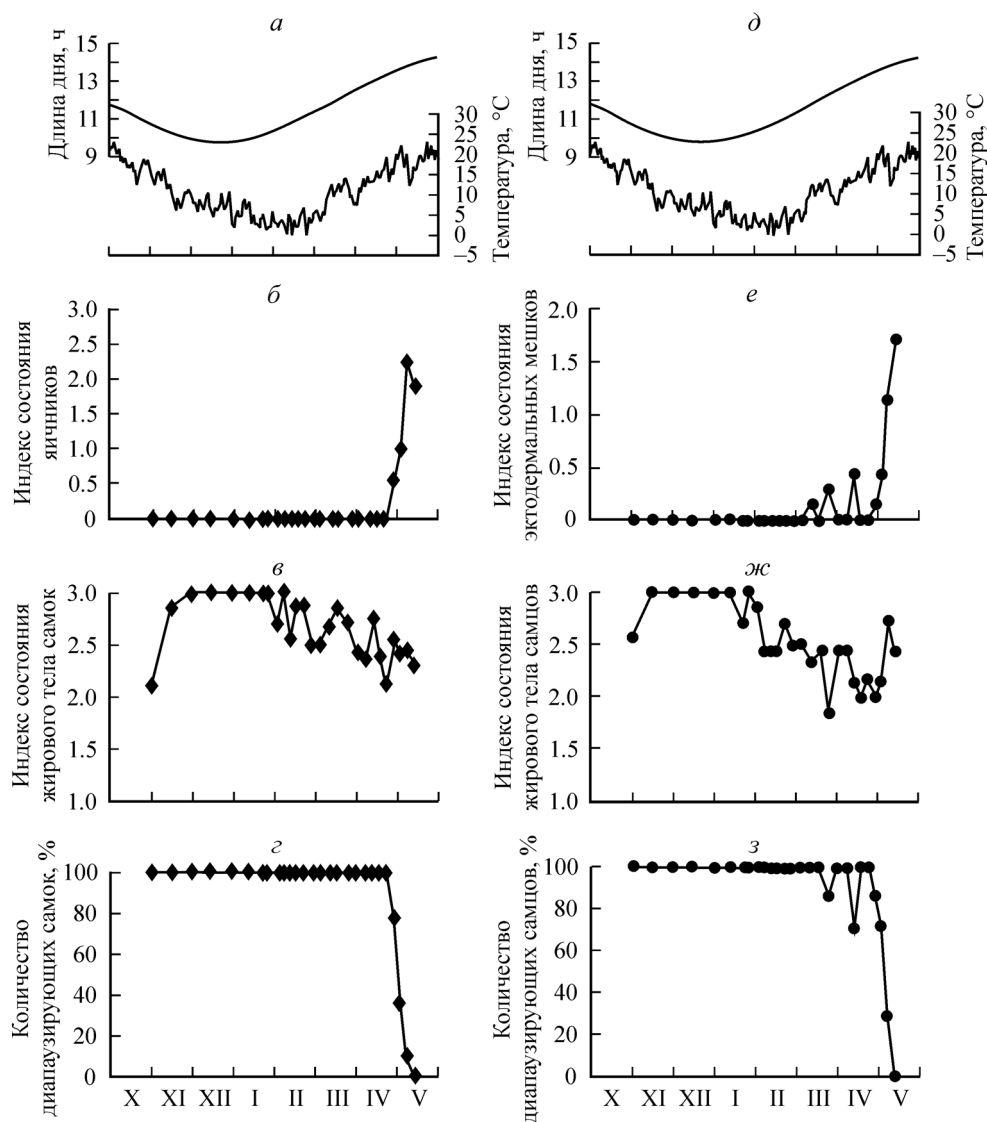


Рис. 8. Динамика физиологических показателей во время зимовки в квази-природных условиях у самок и самцов *Nezara viridula* в Японии (Киото) (по: Takeda et al., 2010, с изменениями).

а, д — длина дня и температура; *б* — состояние яичников у самок: от индекса 0 при прозрачных овариолах без ооцитов в гермариуме (диапауза) до индекса 3 при полупрозрачных овариолах с развитыми яйцами (репродукция); *в, ж* — состояние жирового тела: от индекса 1 при небольшом, неплотном, слаборазвитом жировом теле (репродукция) до индекса 3 при расширенном, массивном, плотном, хорошо развитом (диапауза); *з* — количество диапаузирующих самок и *з* — количество диапаузирующих самцов; *е* — состояние эктодермальных мешков самцов: от индекса 0 при прозрачных, пустых, компактных (диапауза) до индекса 3 при расширенных, больших, заполненных полупрозрачным бело-желтым секретом (репродукция).

шение (cryoprotective dehydration) (Zachariassen, 1985; Bale, 2002; Sinclair et al., 2003). Большинство видов насекомых (включая полужесткокрылых) использует первую стратегию: они избегают замерзания благодаря способности к переохлаждению без образования льда в клетках. Вместе с тем есть насекомые, выживающие при полном замерзании жидкостей тела. Видов,

использующих вторую и третью стратегии, среди полужесткокрылых пока не обнаружено.

Для сравнительной оценки устойчивости насекомых к холоду в экспериментальных условиях используют *температуру переохлаждения* (ТП, или SCP), которую измеряют термоэлектрическим методом. На примере нескольких видов показано, что ТП не остается постоянной в течение года. Так, у *Graphosoma lineatum* в Чехии ТП была на уровне -7°C в мае—июне, понижалась до $-14\text{...}-12^{\circ}\text{C}$ в августе—октябре, достигала -18°C в декабре—январе и затем повышалась к весне (Šlachta et al., 2002). Аналогичный характер изменения ТП был обнаружен у *Scotinophara lurida* в Корее (Cho et al., 2007).

Однако сезонные тренды не всегда проявляются так отчетливо. Например, у *Podisus maculiventris* (лабораторная культура, полученная из США, 38° с. ш.), ТП недиапаузирующих яиц и личинок I возраста составляла $-34.1 \pm 0.28^{\circ}\text{C}$ и $-29.0 \pm 0.40^{\circ}\text{C}$ соответственно, хотя этот вид зимует на имагинальной стадии. В то же время ТП диапаузирующих и активных самок была очень близкой ($-17.8 \pm 0.46^{\circ}\text{C}$ и $-15.0 \pm 0.60^{\circ}\text{C}$) (Борисенко, 1987). Почти не было разницы в ТП также у диапаузирующих ($-11.7 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$) и недиапаузирующих ($-10.4 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$) имаго *Nezara viridula* (Южная Каролина, США; Elsey, 1993). Эти данные свидетельствуют об отсутствии или слабости связи между холодостойкостью и состоянием диапаузы у указанных видов.

Вопрос о взаимосвязи диапаузы и холодостойкости был рассмотрен в ряде специальных работ (Denlinger, 1991; Danks, 2000; Vale, 2002, и др.). В целом считается, что формирование диапаузы обычно необходимо для повышения холодостойкости и успешной зимовки насекомых умеренной зоны с факультативной зимней диапаузой, хотя из этого правила есть немало исключений (Denlinger, 1991; Šlachta et al., 2002).

ДИАПАУЗНОЕ РАЗВИТИЕ И ТЕРМИНАЦИЯ ДИАПАУЗЫ

Постепенные изменения, происходящие в течение диапаузы и, в конце концов, приводящие к ее изживанию, обозначают 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 или индуцированной реактивации.

Особенности диапаузного состояния и процессы, протекающие во время диапаузы, изучены слабо. На основе исследования постепенных изменений, происходящих во время имагинальной диапаузы, Ходек (Hodek, 1983) предложил различать хоротелические (медленно протекающие, спонтанные) и тахителические (быстрые, индуцированные) процессы в диапаузном развитии. В последнем случае прекращение диапаузы возможно вследствие действия низкой температуры (холодовая реактивация) или длины дня (фотопериодическая реактивация).

Холодовая реактивация

Экспериментально установлено, что для большинства видов насекомых умеренных широт основное значение имеет *холодовая реактивация*. Для восстановления активности необходимо воздействие температур от 0 до $+10^{\circ}\text{C}$, хотя у отдельных видов диапазон благоприятных для терминации

Таблица 3

Показатели развития и плодовитости самок *Podisus maculiventris* после 3 месяцев содержания диапаузирующих имаго при разных температурах (средние \pm S. E., по: Горышин и др., 1989)

Корм	Температура, °C	Преовипозиционный период, дни	Продолжительность жизни яйцекладущих самок, дни	Количество отложенных яиц
Личинки <i>Calliphora vicina</i>	+8.2	6.3 \pm 0.4	31.9 \pm 2.3	238.4 \pm 28.5
	+6.8	7.0 \pm 0.1	35.5 \pm 5.5	275.7 \pm 67.2
	+10.9	7.4 \pm 1.2	32.1 \pm 5.0	185.7 \pm 36.9
Личинки <i>Galleria mellonella</i>	+8.2	6.2 \pm 0.5	42.2 \pm 6.5	379.7 \pm 74.0
	+6.8	6.4 \pm 0.3	44.1 \pm 5.3	390.0 \pm 51.4
Личинки <i>Tribolium castaneum</i>	+8.2	6.6 \pm 0.3	36.7 \pm 3.1	328.4 \pm 45.0

температур может быть более узким. Отрицательные температуры, как правило, сильно тормозят процесс реактивации. При температуре выше +15 °C он также обычно не реализуется. Температурные требования диапаузирующих стадий определяются преимущественно условиями обитания и географическим происхождением и практически не зависят от стадии, на которой происходит зимовка того или иного вида насекомых (Саулич, Волкович, 2004).

Условия зимовки и реактивации сказываются на физиологическом состоянии последующих фаз. Даже незначительное отклонение от оптимума реактивации может оказывать существенные негативные последствия на насекомых. Например, диапауза у *Podisus maculiventris* наиболее успешно преркачалась при +6...+8 °C. Такие условия обеспечивали также максимальную выживаемость имаго, а в дальнейшем — и высокую плодовитость самок (табл. 3).

Продолжительность холодовой экспозиции, необходимая для терминации диапаузы, варьирует у разных видов от 1 до 6 месяцев. Охлаждение постепенно выводит нейроэндокринные центры из заблокированного состояния, и они приобретают способность оказывать немедленный стимулирующий развитие эффект при повышении температуры.

Спонтанная терминация диапаузы

Этот тип реактивации основан на эндогенных процессах и может протекать в тех же условиях, при которых была индуцирована диапауза. Спонтанная реактивация наиболее успешно завершается у видов с непрочной диапаузой, свойственной, как правило, видам тропического и субтропического происхождения. Поскольку в природной обстановке условия не остаются постоянными, полноценную спонтанную реактивацию можно наблюдать только в стабильных экспериментальных условиях. Возможность возобновления развития при сохранении условий, индуцировавших диапаузу, показана для многих полужесткокрылых, в том числе для щитников *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985b), *Plautia stali* (Kotaki, 1998a, 1998b), *Nezara viridula* (Musolin et al., 2007) и др.

Как правило, при спонтанной реактивации диапаузное развитие бывает затянутым, и разные особи завершают диапаузу и возобновляют актив-

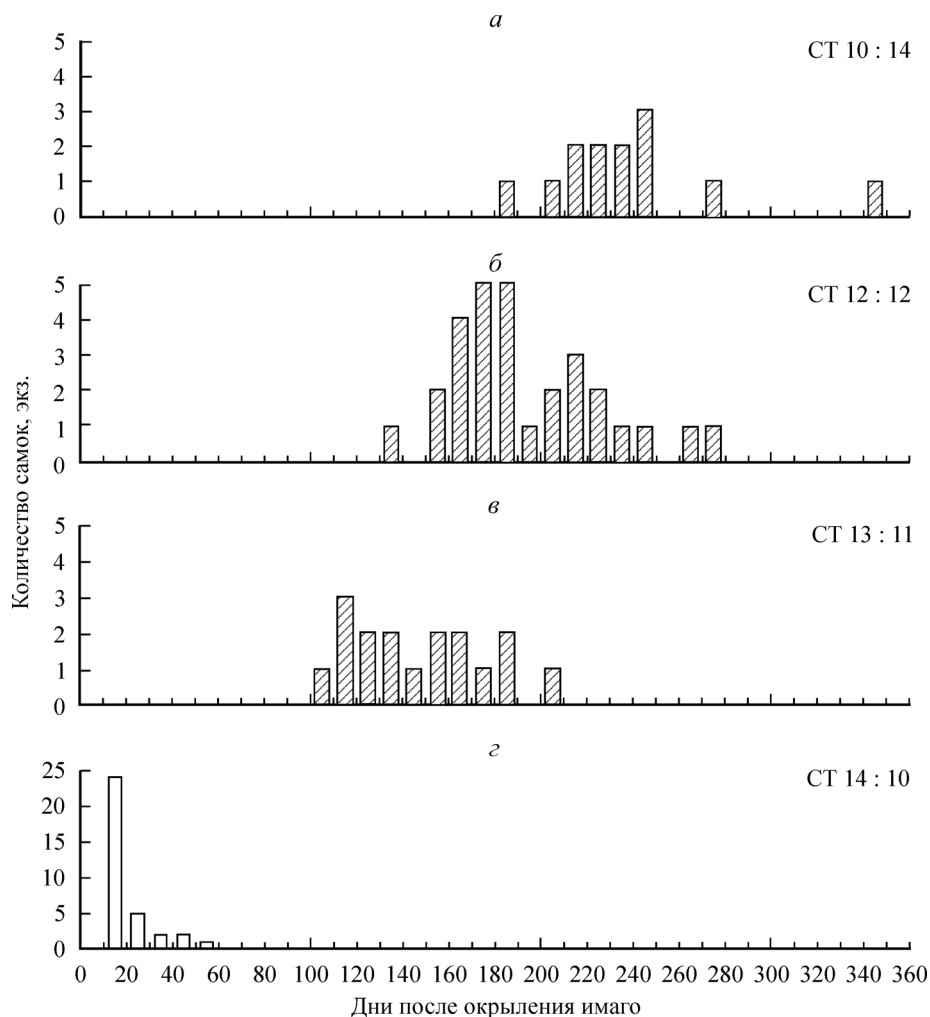


Рис. 9. Преовипозиционный период у самок *Nezara viridula* в разных фотопериодических режимах при температуре +25 °С (по: Musolin et al., 2007).
 а—г — разные фотопериоды; г — по: Musolin, Numata, 2003а.

ную жизнедеятельность не одновременно. Так, разница в возрасте начала яйцекладки между самыми ранними и самыми поздними самками *N. viridula* в разных короткодневных режимах при +25 °С варьировала от 106 (13 ч; рис. 9, в) до 158 дней (10 ч; рис. 9, а), тогда как без диапаузы при той же температуре этот диапазон составил 43 дня (рис. 9, г). В случае зимовки в природных условиях разница в возрасте начала яйцекладки между первыми и последними самками составила всего 23 дня (Musolin et al., 2007).

Скорость спонтанной реактивации у *N. viridula* зависела от фотопериодических условий индукции диапаузы и последующего содержания имаго. Иными словами, диапауза, индуцированная и поддерживаемая в разных фотопериодах, различалась по прочности: чем короче фотофаза, тем прочнее была диапауза и тем позже самки начинали откладывать яйца (рис. 9, а—в).

Фотопериодическая реактивация

Прекращение диапаузы под влиянием фотопериодических условий, альтернативных тем, которые ее индуцировали, происходит 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* также лежит взаимодействие спонтанных и индуктивных процессов. Об этом свидетельствует неодинаковая продолжительность периода активации в длинном дне у насекомых на разных этапах диапаузы. В начальный период диапауза неглубокая, но способность к возобновлению развития оказывается наиболее прочно заблокированной. Поэтому перенос диапаузирующих особей осенью из короткого дня в длинный не вызывает быстрой активации, проявляющейся, например, в откладке яиц в случае имагинальной диапаузы. В дальнейшем благодаря развитию хоротелического процесса прочность блокирования морфогенеза снижается, и фотопериодическая активация требует все меньшего времени для завершения.

Фотопериодические реакции, прекращающие диапаузу, в некоторых случаях проявляют удивительное сходство с реакциями, индуцирующими ее, а критические пороги часто совпадают. Совпадение кривых ФПР может свидетельствовать 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, как, например, у *Nezara viridula* (Musolin et al., 2007).

Взаимодействие спонтанных и индуцированных процессов при терминации диапаузы показано на примере *Podisus maculiventris*. Клопы, у которых длина дня 12 ч при температуре +20 °С индуцировала диапаузу, были затем перенесены в 16-часовой режим при +20 и +24 °С (табл. 4). При +20 °С клопы приступали к яйцекладке в среднем через 23—26 дней после переноса в длинный день, и сроки начала яйцекладки практически не зависели от возраста диапаузирующих особей. С повышением температуры наступление яйцекладки сдвигалось на более ранние сроки (табл. 4).

В других опытах с той же популяцией подизуса диапауза была индуцирована в короткодневном режиме 8 ч света в сутки (рис. 10; Chloridis et al., 1997). В результате спонтанной реактивации при +23 °С (рис. 10, кривая В) самки начали откладывать яйца на 47-й день, что также свидетельствует о менее прочной диапаузе, сформированной при 8 ч. Включение холодного периода на фоне КД (+4 °С в течение 10 дней: рис. 10, кривая Д) ускорило начало яйцекладки и увеличивало количество яйцекладущих самок по сравнению с вариантом опыта, в котором самок постоянно содержали при

Таблица 4

Фотопериодическая реактивация диапаузирующих имаго *Podisus maculiventris* (по: Горышин и др., 1989)

Температура, °С	Возраст имаго при переносе в 16 ч, дни	Количество		Сроки начала яйцекладки, дни (средние ± S. E.)
		пар	реактивированных особей, %	
+20	18	25	100	23.0 ± 1.65
	25	23	100	26.1 ± 1.37
	27—29	11	100	25.2 ± 2.42
+24	25—30	26	100	17.8 ± 0.93

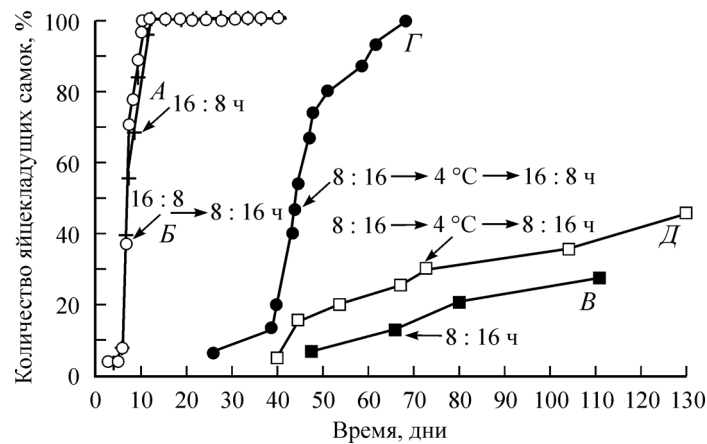


Рис. 10. Динамика яйцекладки у самок *Podisus maculiventris* в различных фотопериодических режимах при температуре +23 °C (по: Chloridis et al., 1997).

А — самки от яйца до имаго в длинном дне (СТ 16 : 8 ч); Б — на 13-й день после окрыления самки перенесены из длинного дня в короткий день (СТ 8 : 16 ч); В — постоянно в коротком дне (СТ 8 : 16 ч); Г — в коротком дне (СТ 8 : 16 ч), потом 10 дней при +4 °C (в темноте), затем в длинном дне (СТ 16 : 8 ч); Д — в коротком дне (СТ 8 : 16 ч), потом 10 дней при +4 °C (в темноте), затем в длинном дне (СТ 16 : 8 ч).

+23 °C и КД (рис. 10, кривая В). Однако даже на 130-й день к откладке яиц приступило лишь немногим более 40 % самок. Большой стимулирующий эффект проявился при последовательном действии холода и ДД (рис. 10, кривая Г): самки начали откладывать яйца уже на 25-й день, и к 70-му дню все самки реактивировались.

Эти результаты показывают сохранение у подизуса чувствительности к длине дня во время диапаузы, что создает предпосылки для ее фотопериодической терминации. Кроме того, они свидетельствуют о сохранении чувствительности к длине дня после холодового воздействия. Видимо, сохранение чувствительности к фотопериоду во время диапаузы свойственно многим видам, зимующим на имагинальной стадии. В частности, это обнаружено у *Graphosoma lineatum* (Nakamura et al., 1996) и *Eysarcoris lewisi* (Hori, Kimura, 1993). Интересно отметить, что для индукции диапаузы у подизуса необходимо воздействие короткого дня, начиная с III личиночного возраста (см. выше), у *Ey. lewisi* — с V возраста, тогда как для фотопериодической терминации диапаузы у обоих видов достаточно воздействия длинного дня только на имагинальной стадии. Таким образом, существует определенная разница в продолжительности чувствительной стадии при индукции и терминации диапаузы: индуктивные процессы требуют значительно более длительного действия сигнального фактора и связаны с более глубокой настройкой эндокринной системы, чем процессы, вызывающие возобновление активности.

ПОСТДИАПАУЗНЫЙ ПЕРИОД

На примере разных видов насекомых умеренного климата показано, что у большинства из них в природных условиях диапауза заканчивается уже в декабре, а наиболее суровый период зимы они находятся в состоянии постдиапаузного оцепенения (Данилевский, 1961; Hodek, 1971b, 1996; Hodková, 1982; Ушатинская, 1990; Саулич, Волкович, 2004; Košťál, 2006; Саулич, Мусолин, 2007а, и др.). Очень точное определение этого состояния дал Коштал (Košťál, 2006: с. 121): «Состояние постдиапаузного оцепенения — это экзогенно вызванное угнетение развития и метаболизма, которое следует

после завершения диапаузы в условиях, неблагоприятных для возобновления развития». Постдиапаузное оцепенение обеспечивает обе функции диапаузы — выживание и синхронизацию развития, не подменяя при этом диапаузу, а лишь дополняя ее, повышая точность механизмов сезонной синхронизации развития (Veerman, 1985; Белозеров, 2009). Среди внешних факторов, контролирующих весеннее возобновление развития, для насекомых умеренных широт наибольшее значение имеют фотопериод, температура и наличие пищи, т. е. те же факторы, которые регулируют наступление диапаузы осенью.

Фотопериод

В экспериментальных условиях длинный день часто ускоряет возобновление развития, но, вероятно, только 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 теплой погоды большинство видов клопов восстанавливает активную жизнедеятельность независимо от длины дня и размножается до конца жизни. Такая нейтральная реакция на фотопериод после диапаузы впервые была описана у клопа-солдатика и поэтому была названа реакцией типа *Pyrrhocoris* (*Pyrrhocoris*-like; Hodek, 1971b, 1977).

В противоположность видам, необратимо утрачивающим фотопериодическую чувствительность, многие виды теряют ее 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 реакцией типа *Aelia* (*Aelia*-like), или циклической реакцией (recurrent response; Hodek, 1971a). Позже было показано, что подобным свойством обладают и другие щитники, например *Dolycoris baccarum* (Hodek, 1977), *Eurydema rugosum* (Ikeda-Kikue, Numata, 1992), *Graphosoma lineatum* (Nakamura et al., 1996). Восстановление фотопериодической чувствительности, вероятно, может обеспечивать насекомым возможность формирования диапаузы более одного раза в течение жизни и, таким образом, перехода к многолетнему циклу развития. Это предполагается и у *Perillus bioculatus* (Jasič, 1967).

Температура

Хорошо известно, что возобновление развития весной контролируется повышением температуры. Однако температурный фон весной очень неустойчив, поэтому некоторые виды, зимующие на личиночной или имагинальной стадии и имеющие тесные связи с кормовыми растениями или определенными фенофазами растений (моно- или олигофаги), могли бы использовать в качестве триггеров весеннего возобновления развития более точные внешние сигналы, в частности длину дня, как и при индукции диапаузы. Тем не менее по имеющимся сведениям большинство видов, для которых в лабораторных условиях была показана способность к фотопериодической терминации диапаузы, в течение зимовки необратимо утрачивает чувствительность к длине дня. Поэтому весной с наступлением теплой погоды клопы вне зависимости от длины дня восстанавливают активную жизнедеятельность и размножаются до конца жизни.

На примере *Eurydema rugosum* показано, что диапауза у перезимовавших самок к началу апреля в центральной Японии полностью терминирует-

ся. К этому моменту они находятся в состоянии постдиапаузного оцепенения и не начинают размножение из-за тормозящего воздействия низкой температуры. Ни наличие пищи, ни длинный день не снимают этого температурного порога постдиапаузного морфогенеза, самки начинают откладывать яйца (Ikeda-Kikue, Numata, 1992). Точно так же самки *Aelia fieberi*, перенесенные в конце марта или начале апреля в лабораторные условия (+25 °C), при наличии подходящего корма независимо от длины дня начинали откладывать яйца намного раньше, чем в природных условиях, где главным фактором, тормозящим начало откладки яиц, оставалась низкая температура (Nakamura, Numata, 1997b). При этом яйцекладка продолжалась до конца жизни самок.

Пища

Одним из важных компонентов внешней среды, имеющим значение для весенней активизации насекомых, является наличие полноценной кормовой базы. Особенно отчетливо ее роль проявляется в регуляции постдиапаузного развития видов, питающихся семенами и плодами растений. Роль пищи как триггера весеннего размножения была показана в экспериментах с *Dybowskyia reticulata* (Nakamura, Numata, 1997a). Самки, собранные в природе и перенесенные в лабораторию в марте, начинали яйцекладку и в коротком, и в длинном дне, но только при наличии пищи (рис. 11).

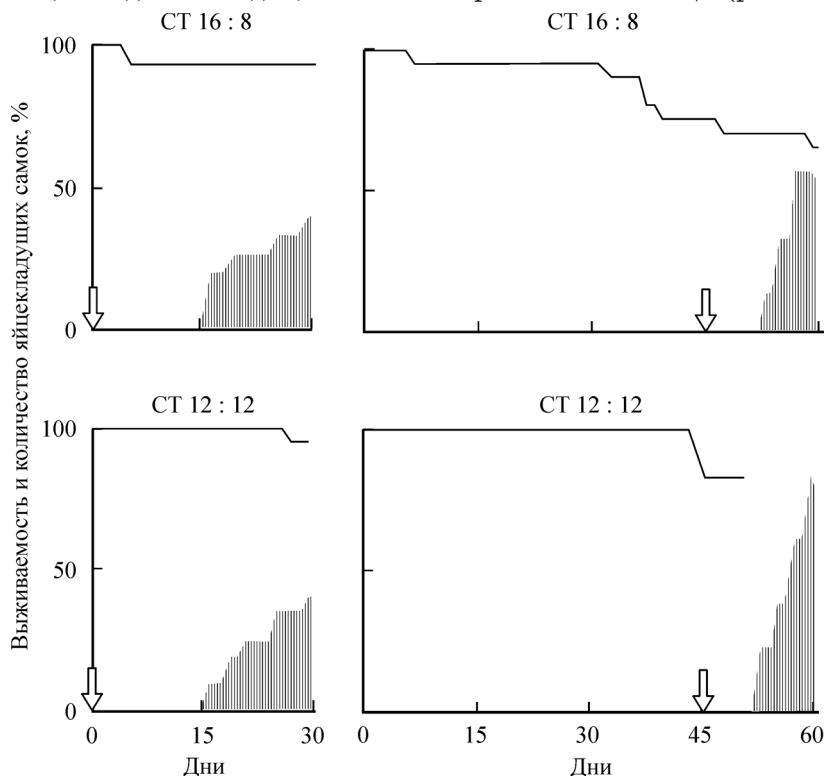


Рис. 11. Выживаемость и яйцекладка у самок *Dybowskyia reticulata* при переносе из природных условий в лабораторные в конце марта при температуре +25 °C, Япония (Осака) (по: Nakamura, Numata, 1997a; Numata, 2004).

Светлое поле — самки, не откладывающие яйца; заштрихованные участки — самки, приступившие к откладке яиц. Стрелки показывают момент, когда пища стала доступной.

Отсутствие пищи задерживало яйцекладку на длительный срок в обоих режимах. Доступность пищи стимулировала размножение (на рис. 11 время, когда пища становилась доступной, показано *стрелкой*). Таким образом, ни температура, ни фотопериод весной не контролируют начало размножения у этого вида. Только доступность пищи имеет определяющее значение. Если летом наличие пищи и ее качество чаще служат лишь второстепенными сигнальными факторами, то весной отсутствие пищи становится основным тормозом для созревания гонад.

ДРУГИЕ АДАПТАЦИИ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ СИНХРОНИЗАЦИИ СРОКОВ ИНДУКЦИИ И ТЕРМИНАЦИИ ЗИМНЕЙ ДИАПАУЗЫ В СЕЗОНЕ

Большинство полужесткокрылых умеренных широт проводит лето в активном состоянии, которое включает рост, развитие, размножение и расселение, а также подготовку к зимовке. Лишь немногие виды проводят часть летнего сезона в состоянии покоя, сдвигая период размножения на начало или конец лета. У полужесткокрылых обнаружены разнообразные сезонные адаптации, позволяющие им синхронизировать все протекающие летом этапы жизненного цикла с оптимальными для этого периодами сезона.

Регуляция скорости роста личинок

Безусловно, на скорость развития личинок, а следовательно, и на продолжительность личиночного периода, в первую очередь влияет внешняя температура: в пределах температурного оптимума повышение температуры ускоряет развитие личинок, а понижение — замедляет его. Однако скорость развития зависит и от других факторов. Так, одна из важных сезонных адаптаций у насекомых — фотопериодическая регуляция скорости роста личинок: личиночное развитие может протекать быстрее в одних фотопериодических условиях и медленнее — в других. У большего числа видов ускорение развития наблюдается в короткодневных условиях — с осенним уменьшением длины дня и приближением зимы скорость роста личинок возрастает и обеспечивает возможность достижения зимующей стадии до ухудшения внешних условий. Такая адаптация впервые была описана у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Saunders, 1983; Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993). В дальнейшем она была обнаружена у щитников *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994) и *Palomena prasina* (Saulich, Musolin, 1996; Musolin, Saulich, 1999), а также у многих других видов клопов (Мусолин, Саулич, 1997).

Однако фотопериодическая регуляция скорости роста не универсальна, несмотря на ее явную адаптивность. У некоторых видов личинки растут быстрее в условиях длинного, а не короткого дня, реакция на длину дня может быть диаметрально противоположной у разных популяций одного вида. Такие различия были обнаружены, в частности, у популяций *Dolycoris baccarum* из Норвегии и Японии (Conradi-Larsen, Sømme, 1973; Nakamura, 2003) и *Nezara viridula* из Египта и Японии (Ali, Ewiess, 1977; Musolin, Numata, 2003a). Подобные примеры свидетельствуют о том, что данная адаптация проявляется на популяционном уровне и обеспечивает высокую степень приспособленности локальной популяции к условиям ее обитания. Наряду с этим существуют виды, скорость личиночного роста которых не зависит от фотопериодических условий. Например, не обнаружено закономерной связи между изменениями длительности развития и фотопериодическими условиями содержания личинок у *Podisus maculiventris* (Горышин и др.,

19886), *Picromerus bidens* (Мусолин, Саулич, 1997) и некоторых других видов.

Физиологический механизм, лежащий в основе этой адаптации, пока до конца не ясен. Дальнейшие исследования необходимы для понимания того, что конкретно вызывает фотопериод — ускорение развития в одних условиях или задержку в других, и как эти явления связаны с летней диапаузой.

Летняя диапауза

У насекомых диапауза не только обеспечивает выживание в зимний период, но также может выполнять защитную и синхронизирующую функции летом. В этом случае диапауза формируется в условиях длинного дня и высокой температуры. Она может быть облигатной и наступать ежегодно в каждом поколении, или факультативной и находиться под контролем внешних факторов, например ФПР короткодневного типа (Саулич, Волкович, 1996). Летняя диапауза, или эстивация, чаще встречается у насекомых в областях с тропическим и субтропическим климатом (Masaki, 1980), однако есть примеры видов с такой диапаузой и в умеренном климате, в том числе среди пентатомид — *Nezara antennata* (Noda, 1984) и *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985a, 1985b). Имаго некоторых видов перелетают для эстивации в горы (*Aelia rostrata* — на высоту около 1500 м в Турции: Şişli, 1965).

Недавно эстивация была обнаружена у *Picromerus bidens*, и эксперименты показали, что в ее индукции участвует короткодневная ФПР (Мусолин, 1996; Мусолин, Саулич, 1996; Musolin, Saulich, 2000). В короткодневных режимах 12 и 14 ч все самки синхронно в среднем на 15-й день после окрыления приступили к откладке яиц, тогда как в остальных лабораторных режимах и в природе в июле клопы не размножались (рис. 12, а, б). Самки,

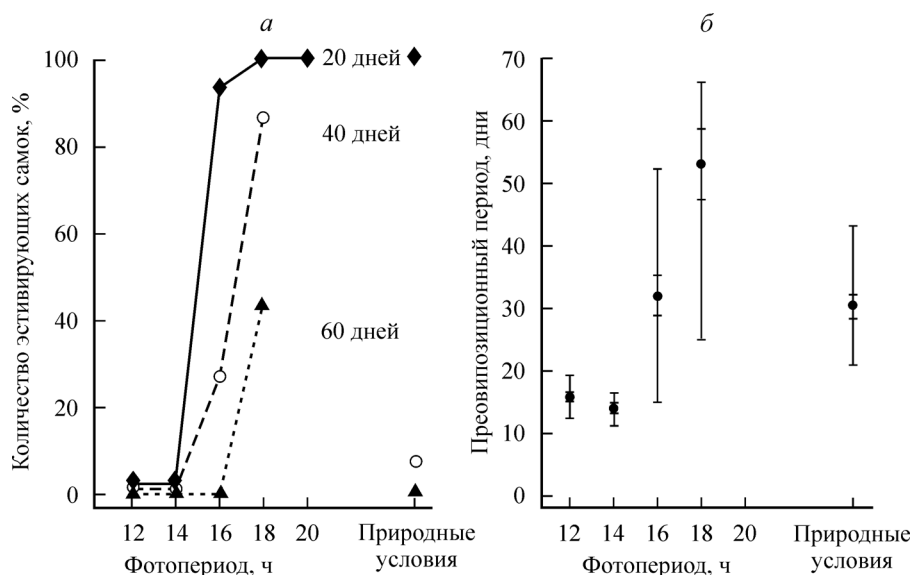


Рис. 12. Фотопериодическая индукция летней диапаузы у *Picromerus bidens* (по: Musolin, Saulich, 2000).

а — ФПР индукции летней диапаузы в лабораторных (+24,5 °С) и природных условиях в Белгородской обл. (преовипозиционный период пришелся на период между 6 июля и 23 августа). ФПР определена на 20, 40 и 60-й дни после окрыления; б — длительность преовипозиционного периода в тех же условиях (среднее ± S. E. и максимальное и минимальное значения).

которых постоянно содержали в длиннодневных режимах, а также самки в природных условиях (где длина дня в период окрыления имаго составляла около 16 ч 30 мин) постепенно реактивировались и через два месяца практически все начали откладывать яйца.

Сезонные изменения окраски

Изменения окраски тела в течение сезона характерны для многих полужесткокрылых и нередко находятся под фотопериодическим контролем (Мусолин, Саулич, 1996; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007a). В одних случаях они наблюдаются на диапаузирующей стадии, в других — на предшествующей стадии и, вероятно, вообще не связаны с диапаузой.

Наличие двух цветовых форм описано у щитника *Thyanta calceata* (McPherson, 1977). Сезонные формы у *Euschistus tristigmus tristigmus* (McPherson, 1979) и *Oebalus ypsilon* (Vecchio et al., 1994) настолько сильно различаются по структурным признакам и окраске, что некоторое время их считали самостоятельными видами.

Изменение окраски на стадии имаго часто встречается у клопов и обычно все же связано с диапаузным состоянием (Мусолин, Саулич, 1996). Так, у *Nezara viridula* имаго при окрылении всегда окрашены либо в зеленый, либо в желтый цвет (в зависимости от принадлежности к той или иной генетической морфе). Эта же окраска сохраняется и при репродукции. Однако особи диапаузирующего поколения вскоре после окрыления меняют цвет на коричневый (рис. 13; Musolin, Numata, 2003a), сохраняющийся до полного завершения диапаузы весной. Изменение окраски регулируется длиной дня и скоррелировано с физиологическим состоянием особи (Harris et al., 1984; Musolin, Numata, 2003a; Musolin et al., 2007).

Аналогичное связанное с диапаузой изменение окраски имаго в условиях короткого дня было показано у щитников *Plautia stali* (Kotaki, Yagi, 1987) и *Euschistus servus* (Borges et al., 2001). Имаго *Graphosoma lineatum* имеют перед зимовкой более бледную и матовую окраску, чем весной (Tull-

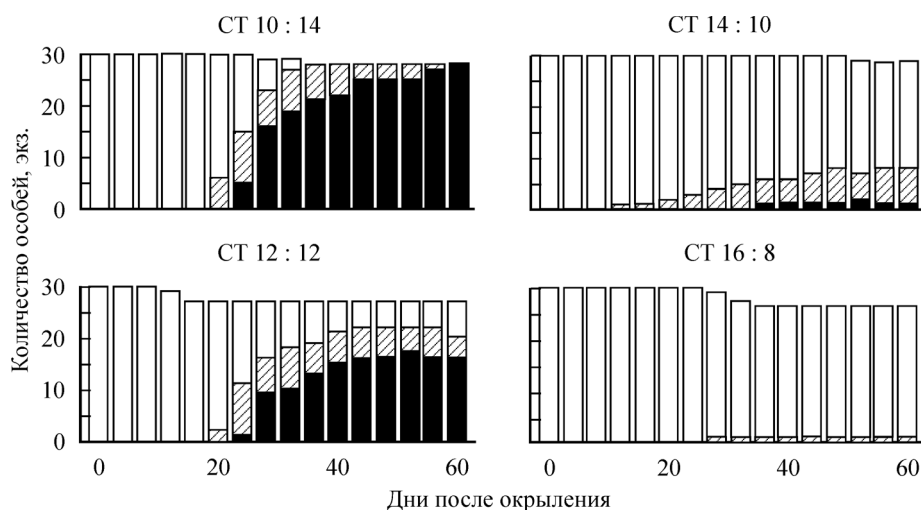


Рис. 13. Влияние длины дня на окраску самок *Nezara viridula* в Японии (Осака) при температуре +20 °С (по: Musolin, Numata, 2003a).

Незаштрихованные столбики — зеленые имаго; заштрихованные — имаго с окраской промежуточной категории; залитые черным — коричневые имаго.

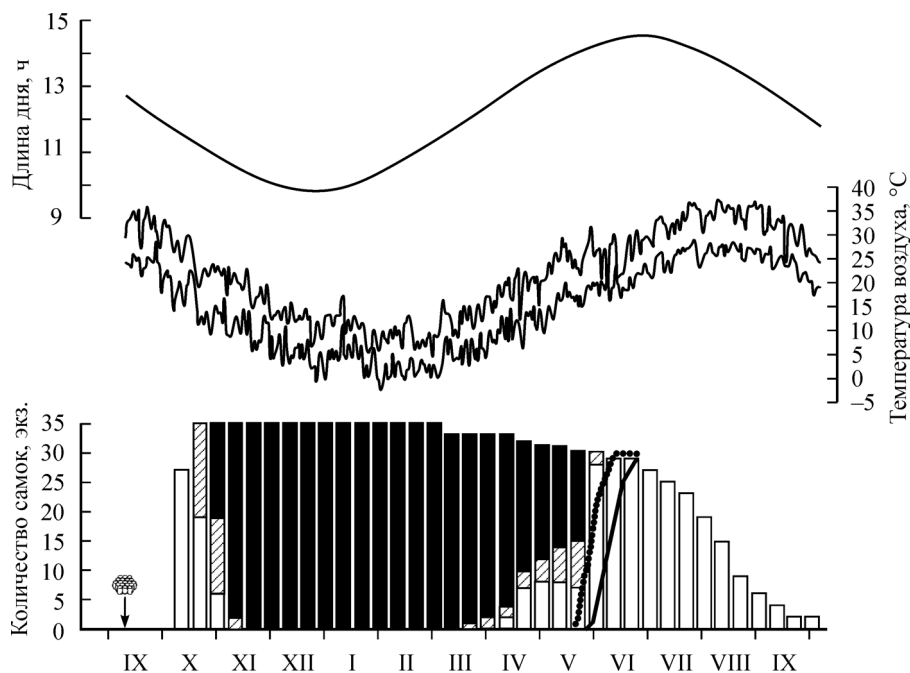


Рис. 14. Сезонные изменения окраски у самок *Nezara viridula* в природных условиях в Японии (Осака) (по: Musolin, Numata, 2003b, с изменениями).

Стрелкой показано, когда кладки яиц были выставлены в природные условия. Личиночное развитие и самцы не показаны. Гистограмма показывает количество и цвет самок, пунктирная линия — общее количество спаривающихся самок, сплошная линия — яйцекладущих самок. Температура показана как суточные минимумы и максимумы. Римскими цифрами обозначены месяцы. Остальные обозначения — см. рис. 13.

berg et al., 2008). У *Podisus maculiventris* степень меланизации тоже меняется в течение сезона, и клопы летом светлее, чем весной или осенью, однако показано, что регулируется это в большей степени температурой, чем длиной дня (Aldrich, 1986).

При анализе приведенных примеров сезонного изменения окраски у насекомых легко прослеживается основная тенденция: преобладание коричневых тонов или матовой поверхности у покровов зимующих насекомых. Это делает их менее заметными, обеспечивая пассивную защиту от хищников (сезонный камуфляж). Нельзя исключать и возможность того, что темная окраска дает некоторые адаптивные преимущества и в терморегуляции, даже зимой. Особенно возрастает роль сезонной смены окраски у видов, образующих большие скопления малоподвижных особей в местах зимовки и/или эстивации, что нередко встречается у щитников.

У некоторых видов сезонный полифенизм по окраске необратим. У других изменение цвета происходит постепенно и связано с индукцией имагинальной диапаузы. Такая сезонная смена окраски может быть обратимой. Подобное весеннее восстановление окраски имаго было исследовано, например, у щитника *Nezara viridula* при содержании клопов в природных условиях в центральной Японии (Musolin, Numata, 2003b; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010). В начале зимовки имаго, не приступая к репродукции, меняли цвет с зеленого на коричневый и оставались такими всю зиму. Весной наблюдалось восстановление первоначальной зеленой окраски, и только после этого самки приступали к репродукции (рис. 14).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный обзор материалов по диапаузе у экспериментально исследованных щитников (43 вида) умеренной зоны не выявил четких закономерностей в приуроченности зимующей стадии (эмбриональной, личиночной или имагинальной) или типичной формы диапаузы (облигатной или факультативной) к определенным таксономическим группам в пределах сем. Pentatomidae. В то же время проведенный анализ позволяет в первом приближении оценить степень сходства сезонных адаптаций щитников, относящихся к разным таксономическим группам.

Подсем. Podopinae объединяет виды (табл. 1), зимующие в состоянии имагинальной диапаузы, наступление которой регулируется длиной дня и температурой. Все они питаются семенами, и характер их сезонного развития во многом определяется доступностью корма. Однако такие же тип питания и характер сезонного развития свойственны многим видам подсем. Pentatominae (в частности, большинству представителей трибы Aeliini).

Все виды подсем. Asopinae — хищники. Среди них 2 вида из разных триб — *Picromerus bidens* из Platinopini и *Apateticus cynicus* из Amyoteini — имеют редко встречающуюся у полужесткокрылых облигатную диапаузу на эмбриональной стадии. В то же время относящиеся к одной трибе *A. cynicus* и *Podisus maculiventris* имеют различные типы диапаузы: у первого — облигатная эмбриональная диапауза, а у второго — факультативная имагинальная. Для остальных исследованных видов этого подсемейства характерна факультативная имагинальная диапауза, контролируемая длиной дня и температурой. Исключение составляет только *Andrallus spinidens*, имагинальная диапауза которого регулируется температурой, а реакция на длину дня, возможно, имеет второстепенное значение. Таким образом, несмотря на сходный образ жизни и режим питания видов подсем. Asopinae (все они хищники), диапауза у них приурочена к различным стадиям, и ее наступление определяется разными факторами.

Большинство представителей подсем. Pentatominae, наоборот, несмотря на разнообразие типов растительного питания, зимует на имагинальной стадии, и наступление диапаузы у них регулируется длиннодневной ФПР. Но и в этом подсемействе есть отдельные виды с облигатной диапаузой, определяющей моновольтинизм, например *Palomena prasina*, *P. angulosa*, *Menida scotti*. У последнего обнаружена необычная особенность: облигатную репродуктивную диапаузу имеют только самки, а самцы остаются физиологически активными в течение всей зимовки (Koshiyama et al., 1994, 1997). Неожиданной кажется принадлежность *Pentatoma rufipes* с облигатной личиночной диапаузой и *Nezara viridula* с факультативной имагинальной диапаузой к одной трибе Pentatomini. В трибе Aeliini среди исследованных видов лишь у *Aelia rostrata* обнаружена облигатная имагинальная диапауза, а моновольтинный сезонный цикл с эстивацией и выраженными сезонными миграциями вполне идентичен сезонному развитию клопов-черепашек (сем. Scutelleridae).

Таким образом, анализ сезонного развития щитников показал, что эволюция сезонных адаптаций не всегда точно соответствует филогенезу, но в пределах отдельных родов (например, *Palomena* с облигатной диапаузой и фотопериодической регуляцией скорости роста личинок или *Euschistus* с фотопериодически регулируемым цветовым полиморфизмом) и небольших триб (как Aeliini) или даже подсемейств (Podopinae) появляются однотипные комплексы сезонных адаптаций. Наряду с этим существует большое подсемейство Pentatominae, представляющее собой группу явно сборную и при этом однообразную по типу диапаузы — факультативной имагинальной у большинства видов.

Знание экологических особенностей вида и типа его сезонного развития может, вероятно, помочь уточнить его систематическое положение. Например, *Dybowskyia reticulata* одни авторы (Винокуров и др., 2010) относят к трибе Tarisini, другие (Гапон, 2008) — к Graphosomatini. По экологическим признакам *D. reticulata* близок к видам, включенным в трибу Graphosomatini.

Щитникам в большей степени, чем другим полужесткокрылым, свойственна сезонная смена окраски (преимущественно видам с имагинальной диапаузой). Однако такие широко распространенные в некоторых семействах клопов сезонные адаптации, как полиморфизм крыльев и/или крыловой мускулатуры (Саулич, Мусолин, 2007), у пентатомид пока не обнаружены.

В целом приходится отметить, что несмотря на интенсивное исследование сезонных адаптаций пентатомид и других семейств полужесткокрылых в последние десятилетия, доля видов, у которых изучены диапауза и экологические механизмы ее регуляции, пока не достигает даже 1 % от общего количества известных видов щитников.

Работа выполнена при финансовой помощи Федеральной программы поддержки ведущих научных школ (проект НШ-3332.2010.4), Благотворительного «Фонда Инессы» и проекта ISEFOR (No 245268; The FP7-KBBE-2009-1-2-08).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белозеров В. Н. Новые аспекты исследований диапаузы и недиапаузных форм покоя у насекомых и других членистоногих // Энтومол. обозр. 2009. Т. 88, вып. 1. С. 3—15.
- Борисенко И. А. Динамика холодостойкости в онтогенезе хищного клопа *Podisus maculiventris* Say // Бюл. Всесоюз. НИИ защ. раст. 1987. Т. 69. С. 12—16.
- Буров В. Н. Факторы, определяющие динамику численности и вредоносности остроголовых клопов *Aelia* (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтومол. обозр. 1962. Т. 41, вып. 2. С. 262—273.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 2010. 320 с.
- Волкович Т. А. Диапауза в жизненных циклах златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae) // Тр. Биол. НИИ СПбГУ (Стекольников А. А. [ред.]. Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды). 2007. Т. 53. С. 234—304.
- Волкович Т. А., Колесниченко Л. И., Саулич А. Х. Роль терморитмов в развитии хищного клопа *Perillus bioculatus* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 6. С. 70—81.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х. Хищный клоп *Arma custos*: фотопериодический и температурный контроль диапаузы и окраски // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 10. С. 26—37.
- 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) // Энтومол. 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. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2008. 27 с.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х. и др. Экология хищного клопа *Podisus maculiventris*. М., 1989. Деп. в ВИНТИ. 08.01.90, № 115-В-90. 49 с.
- 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., 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., 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.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Ижевский С. С., Зискинд Л. А. Перспективы использования интродуцированных хищных клопов *Perillus bioculatus* (Fabr.), *Podisus maculiventris* (Say), *Oplomus nigripennis* var. *pulcher* Dull. (Pentatomidae: Hemiptera) против *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae: Coleoptera) // Биологическое подавление карантинных вредителей и сорняков. М., 1981. С. 20—37.
- Мусолин Д. Л. Фотопериодическая индукция эстивации у щитника *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae). Предварительное сообщение // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 12. С. 1901—1904.
- Мусолин Д. Л., Майсов А. В. Чувствительность к длине дня при индукции и терминации диапаузы у щитника *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae) // Медведев Г. С. и др. (ред.). Проблемы энтомологии в России: Сб. научн. трудов XI Съезда Русского энтомол. общ-ва (СПб., 23—29 сентября 1997 г.). СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1998. Т. 2. С. 44.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтومол. обозр. 1995. Т. 74, вып. 4. С. 736—743.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодическая регуляция сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) // Энтومол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 489—506.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодический контроль скорости роста личинок настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 5. С. 530—540.
- Перепелица Л. В. Роль фотопериода в развитии *Dolycoris bassarum* // Бюл. ВНИИ защ. раст. 1971. Т. 21. С. 11—13.
- Пучков В. Г. Фауна Украины. Т. 21. Щитники. Вип. 1. Киев: Изд-во АН УРСР, 1961. 338 с.
- Саулич А. Х. Значение абиотических факторов при формировании вторичных ареалов у адвентивных видов насекомых // Энтومол. обозр. 1994. Т. 73, вып. 3. С. 591—605.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Моновольтинизм и его регуляция у насекомых // Энтومол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 244—258.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 276 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А., Нумата Х. Температурный и фотопериодический контроль развития клопа-солдатика *Pyrhocoris apterus* (Hemiptera, Pyrrhocoridae) в природных условиях // Вестн. СПбГУ. Сер. 3 (Биология). 1993. Вып. 4. С. 31—39.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // Тр. Биол. НИИ СПбГУ (Стекольников А. А. [ред.]. Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды). 2007а. Т. 53. С. 25—106.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Сезонное развитие водных и околородных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: Изд-во СПбГУ, 2007б. 205 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Сезонное развитие и экология антокорид (Heteroptera, Anthocoridae) // Энтومол. обозр. 2009. Т. 88, вып. 2. С. 257—201.
- Ушатинская Р. С. Скрытая жизнь и анабиоз. М.: Наука, 1990. 182 с.

- Фасулати С. Р. Фотопериодическая реакция и окраска рапсового клопа *Eurydema oleracea* L. (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтомол. обзор. 1979. Т. 57, вып. 1. С. 15—23.
- Шагов Е. М. Фотопериодическая реакция хищного клопа периллюса и ее изменчивость // Экология. 1977. Т. 4. С. 751—753.
- Aldrich J. R. Seasonal variation of black pigmentation under the wings in a true bug (Hemiptera: Pentatomidae): a laboratory and field study // Proc. Ent. Soc. Wash. 1986. Vol. 88, N 3. P. 409—421.
- Albuquerque G. S. Planting time as a tactic to manage the small rice stink bug, *Oebalus poecilus* (Hemiptera, Pentatomidae), in Rio Grande do Sul, Brazil // Crop Protection. 1993. Vol. 12, N 8. P. 627—630.
- Ali M., Ewiess M. A. Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae) // Zeit. Angew. Ent. 1977. Vol. 84. P. 256—264.
- Bale J. S. Classes of insect cold hardiness // Functional Ecol. 1993. Vol. 7. P. 751—753.
- Bale J. S. Insect cold hardiness: A matter of life and death // Eur. J. Ent. 1996. Vol. 93. P. 369—382.
- Bale J. S. Insect and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance // Phil. Trans. R. Soc. London. B. 2002. Vol. 357. P. 849—862.
- Borges M., Zhang A. J., Camp M. J., Aldrich J. R. Adult diapause morph of the brown stink bug, *Euschistus servus* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) // Neotrop. Ent. 2001. Vol. 30, N 1. P. 179—182.
- Çakmak O., Bashan M., Kocak E. The influence of life-cycle on phospholipid and triacylglycerol fatty acid profiles of *Aelia rostrata* Boheman (Heteroptera: Pentatomidae) // J. Kans. Ent. Soc. 2008. Vol. 81, N 3. P. 261—275.
- 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, N 3. P. 427—434.
- Cho J. R., Lee M., Kim H. S., Boo K. S. Effect of photoperiod and temperature on reproductive diapause of *Scotinophara lurida* (Burmeister) (Heteroptera: Pentatomidae) // J. Asia-Pacific Ent. 2008. Vol. 11. P. 53—57.
- Cho J. R., Lee M., Kim H. S., Kim Y., Boo K. S. Cold hardiness in the black rice bug, *Scotinophara lurida* // Physiol. Ent. 2007. Vol. 32. P. 167—174.
- Chocorosqui V. R., Panizzi A. R. Photoperiod influence on the biology and phenological characteristics of *Dichelops melacanthus* (Dallas, 1851) (Heteroptera: Pentatomidae) // Braz. J. Biol. 2003. Vol. 63, N 4. P. 655—664.
- Conradi-Larsen E. M., Sømme L. Notes on the biology of *Dolycoris baccarum* L. (Het., Pentatomidae) // Nor. Ent. Tidssk. 1973. Vol. 20. P. 245—247.
- Cullen E. M., Zalom F. G. Phenology-based field monitoring for consperse stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) in processing tomatoes // Environm. Ent. 2000. Vol. 29, N 3. P. 560—567.
- Cullen E. M., Zalom F. G. *Euschistus conspersus* female morphology and attraction to methyl (2E,4Z)-decadienoate pheromone-baited traps in processing tomatoes // Ent. Exp. Appl. 2006. Vol. 119, N 2. P. 163—173.
- Danks H. V. Dehydration in dormant insects // J. Insect Physiol. 2000. Vol. 46. P. 837—852.
- Denlinger D. L. Dormancy in tropical insects // Annu. Rev. Ent. 1986. Vol. 31. P. 239—264.
- Denlinger D. L. Relationship between cold hardiness and diapause // Lee R. E., Jr., Denlinger D. L. (eds). Insect at Low Temperature. New York: Chapman & Hall, 1991. P. 174—198.
- Dikyar R. Biology and control of *Aelia rostrata* in central Anatolia // Bull. Organ. Europ. Mediter. Protect. Plant. 1981. Vol. 11, N 2. P. 39—41.
- Elsley K. D. Cold tolerance of the southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) // Environm. Ent. 1993. Vol. 22. P. 567—570.
- Endo N., Yasuda T., Matsukura K., Wada T., Muto S., Sasaki R. Possible function of *Piezodorus hybneri* (Heteroptera: Pentatomidae) malepheromone: Effects of adult age and diapause on sexual maturity and pheromone production // Appl. Ent. Zool. 2007. Vol. 42, N 4. P. 637—641.

- Fernando H. E. A biological and ecological study of the Pentatomid bug, *Scotinophara lurida* (Burm.) in Ceylon // Bull. Ent. Res. 1960. Vol. 51. P. 559—576.
- Gamberale-Stille G., Johansen A. I., Tullberg B. S. Change in protective coloration in the striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): predator avoidance and generalization among different life stages // Evol. Ecol. 2010. Vol. 24, N 2. P. 423—432.
- Greve C., Fortes N. D. F., Grazia J. Immatures stages of *Oebalus poecilus* (Heteroptera, Pentatomidae) // Iheringia. Ser. Zool. 2003. Vol. 3, N 1. P. 89—96.
- Harris V. E., Todd J. W., Mullinix B. G. Color change as an indicator of adult diapause in the southern green stink bug, *Nezara viridula* // J. Agric. Ent. 1984. Vol. 1, N 1. P. 82—91.
- Henry T. J. Biodiversity of Heteroptera // Footitt R. G., Adler P. H. (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. Oxford (Hoboken): Blackwell Publ., 2009. P. 223—263.
- Higuchi H. Photoperiodic induction of diapause, hibernation and voltinism in *Piezodorus hybneri* (Heteroptera: Pentatomidae) // Ent. Sci. 1994. Vol. 29, N 4. P. 585—592.
- Hodek I. Sensitivity to photoperiod in *Aelia acuminata* (L.) after adult diapause // Oecologia (Berlin). 1971a. Vol. 6. P. 152—155.
- Hodek I. Termination of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) in the field // Ent. Exp. Appl. 1971b. Vol. 14, N 2. P. 212—222.
- Hodek I. Photoperiodic response in spring in three Pentatomidae (Heteroptera) // Acta Ent. 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. The Hague: Dr. W. Junk Publ. (Ser. Entomologica. Vol. 23), 1983. P. 9—33.
- Hodek I. Diapause development, diapause termination and the end of diapause // Eur. J. Ent. 1996. Vol. 93. P. 475—487.
- Hodek I., Hodková M. Role of temperature and photoperiod in diapause regulation in Czech populations of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera, Pentatomidae) // Eur. J. Ent. 1993. Vol. 90. P. 95—98.
- Hodková M. Interaction of feeding and photoperiod in regulation of the corpus allatum activity in females of *Pyrrhocoris apterus* L. (Hemiptera) // Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere. 1982. Vol. 86. P. 477—488.
- Hodková M., Hodek I. Photoperiod, diapause and cold-hardiness // Eur. J. Ent. 2004. Vol. 101. P. 445—458.
- Hodková M., Hodek I., Sømme L. Cold is not a prerequisite for the completion of photoperiodically induced diapause in *Dolycoris baccarum* from Norway // Ent. Exp. Appl. 1989. Vol. 52. P. 185—188.
- Hoebeker E. R., Carter M. E. *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America // Proc. Ent. Soc. Wash. 2003. Vol. 105, N 1. P. 225—237.
- Honěk A. Induction of diapause in *Aelia acuminata* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) // Acta Ent. Bohemoslov. 1969. Vol. 66. P. 345—351.
- Hori K. Effect of photoperiod on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. 1986. Vol. 21, N 4. P. 597—605.
- Hori K., Inamura R. Effects of stationary photoperiod on reproductive diapause, nymphal growth, feeding and digestive physiology of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. 1991. Vol. 26, N 4. P. 493—499.
- Hori K., Kimura A. Effect of stationary photoperiod on diapause induction of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) and the developmental stage sensitive to stimulus for reproductive diapause // Appl. Ent. Zool. 1993. Vol. 28. P. 53—58.
- 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. Ent. 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* // Ent. Exp. Appl. 1992. Vol. 64, N 1. P. 31—36.

- Iked a-Kikue K., Numata H. Effect of low temperature on the termination of photoperiodic and food-mediated diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* Motschulsky (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1994. Vol. 29, N 2. P. 229—236.
- Iked a-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.
- James D. G. Energy reserves, reproductive status and population biology of overwintering *Biprorulus bibax* (Hemiptera: Pentatomidae) in southern New South Wales citrus groves // *Austral. J. Zool.* 1990a. Vol. 38, N 4. P. 415—422.
- James D. G. Seasonality and population development of *Biprorulus bibax* Breddin (Hemiptera: Pentatomidae) in southwestern New South Wales // *Gen. Appl. Ent.* 1990b. Vol. 22. P. 61—66.
- James D. G. Maintenance and termination of reproductive dormancy in an Australian stink bug, *Biprorulus bibax* // *Ent. Exp. Appl.* 1991. Vol. 60, N 1. P. 1—5.
- James D. G. Apparent overwintering of *Biprorulus bibax* Breddin (Hemiptera: Pentatomidae) on *Eremocitrus glauca* (Rutaceae) // *Austral. Ent.* 1993. Vol. 20, N 40. P. 129—132.
- Jasič I. A contribution to the knowledge of the diapause in *Perillus bioculatus* (Fabr.) (Heteroptera, Pentatomidae) // *Acta Ent. Bohemoslov.* 1967. Vol. 64. P. 333—334.
- Jasič I. On the life cycle of *Perillus bioculatus* // *Acta Ent. Bohemoslov.* 1975. Vol. 72, N 6. P. 383—390.
- Javahery M. Biology and ecological adaptation of the green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) in Quebec and Ontario // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1990. Vol. 83, N 2. P. 201—206.
- Javahery M. Development of eggs in some true bugs (Hemiptera-Heteroptera). Part I. Pentatomidae // *Can. Ent.* 1994. Vol. 126. P. 401—433.
- Johansen A. I., Exnerová A., Svádová K. H., Štys P., Gamberale-Stille G., Tullberg B. S. Adaptive change in protective coloration in adult striated shieldbugs *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): Test of detectability of two colour forms by avian predators // *Ecol. Ent.* 2010. Vol. 35, N 5. P. 602—610.
- Jones P. A., Coppel H. C. Immature stages of *Apateticus cynicus* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) // *Can. Ent.* 1963. Vol. 95. P. 770—779.
- Kiritani Y. Timing of oviposition and nymphal diapause under the natural day-lengths in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1985a. Vol. 20. P. 252—256.
- Kiritani Y. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1985b. Vol. 20. P. 257—263.
- Koshiyama Y., Fujisaki K., Nakasuji F. Mating and diapause in hibernating adults of *Menida scotti* Puton (Heteroptera: Pentatomidae) // *Res. Pop. Ecol. (Kyoto)*. 1994. Vol. 36. P. 87—92.
- Koshiyama Y., Fujisaki K., Nakasuji F. Effect of mating during hibernation on life history traits of female adults of *Menida scotti* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Chugoku Kontyu.* 1997. Vol. 11. P. 11—18.
- Koshiyama Y., Tsumuki H., Muraji M., Fujisaki K., Nakasuji F. Transfer of male secretions to females through copulation in *Menida scotti* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1993. Vol. 28. P. 325—332.
- Košťál V. Eco-physiological phases of insect diapause // *J. Insect Physiol.* 2006. Vol. 52. P. 113—127.
- Kotaki T. Age-dependent change in effects of chilling on diapause termination in the brown-winged green bug, *Plautia crossota stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) // *Ent. Sci.* 1998a. Vol. 1, N 4. P. 485—489.
- Kotaki T. Effects of low temperature on diapause termination and body colour change in adults of a stink bug, *Plautia stali* // *Physiol. Ent.* 1998b. Vol. 23, N 1. P. 53—61.
- Kotaki T., Yagi S. Relationship between diapause development and coloration change in brown-winged green bug, *Plautia stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) // *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 1987. Vol. 31, N 4. P. 285—290.

- Larivière M.-C., Laroche A. *Picromerus bidens* (Heteroptera: Pentatomidae) in North America, with a world review of distribution and bionomics // Ent. News. 1989. Vol. 100, N 4. P. 133—146.
- Leather S. R., Walker K. F. A., Bale J. S. The Ecology of Insect Overwintering. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. 255 p.
- Lee K.-Y., Ahn K.-S., Kang H.-J., Park S.-K., Kim T.-S. Host plants and life cycle of rice black bug, *Scotinophara lurida* (Burmeister) (Heteroptera: Pentatomidae) // Korean J. Appl. Ent. 2001. Vol. 40, N 4. P. 309—313.
- Leston D. The life-cycle of *Picromerus bidens* (L.) (Hem., Pentatomidae) in Britain // Ent. Month. Mag. 1955. Vol. 91. P. 109.
- Masaki S. Summer diapause // Annu. Rev. Ent. 1980. Vol. 25. P. 1—25.
- McPherson J. E. Life history of *Euschistus tristigmus tristigmus* (Hemiptera: Pentatomidae) with information on adult seasonal dimorphism // Ann. Ent. Soc. Amer. 1975. Vol. 68, N 2. P. 333—334.
- McPherson J. E. Effect of developmental photoperiod on adult color and pubescence in *Thyanta calceata* (Hemiptera: Pentatomidae) with information on ability of adults to change color // Ann. Ent. Soc. Amer. 1977. Vol. 70. P. 373—376.
- McPherson J. E. Effects of various photoperiods on morphology in *Euschistus tristigmus tristigmus* (Hemiptera: Pentatomidae) // Great Lakes Ent. 1979. Vol. 12, N 1. P. 23—26.
- McPherson J. E. Pentatomoidea (Hemiptera) of Northeastern North America. Carbondale and Edwardsville (Illinois, U. S. A.): South Illinois Univ. Press, 1982. 240 p.
- McPherson J. E. Life history and laboratory rearing of *Euschistus ictericus* (Hemiptera: Pentatomidae), with descriptions of immature stages // J. New York Ent. Soc. 1984. Vol. 92, N 1. P. 53—60.
- McPherson J. E., Tecic D. L. Notes on the life histories of *Acrosternum hilare* and *Cosmopepla bimaculata* (Heteroptera: Pentatomidae) in southern Illinois // Great Lakes Ent. 1997. Vol. 30. P. 79—84.
- Mourao A. P. M., Panizzi A. R. Diapause and different seasonal morphs of *Euschistus heros* (Fabr.) (Hemiptera: Pentatomidae) in Northern Parana State // Anais Soc. Ent. Brasil. 2000. Vol. 29, N 2. P. 205—218.
- Mourao A. P. M., Panizzi A. R. Photophase influence on the reproductive diapause, seasonal morphs, and feeding activity of *Euschistus heros* (Fabr., 1798) (Hemiptera: Pentatomidae) // Revista Bras. Biol. 2002. Vol. 62, N 2. P. 231—238.
- 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* // Physiol. Ent. 2007. Vol. 32. P. 64—72.
- Musolin D. L., Numata H. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula* // Physiol. Ent. 2003a. Vol. 28, N 2. P. 65—74.
- Musolin D. L., Numata H. Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: Is it costly to expand the distribution range? // Ecol. Ent. 2003b. Vol. 28, N 6. P. 694—703.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone // Ent. Sci. 1999. Vol. 2, N 4. P. 623—639.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Summer dormancy ensures univoltinism in the predatory bug *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae) // Ent. Exp. Appl. 2000. Vol. 95. P. 259—267.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* in the forest-steppe zone (Heteroptera: Pentatomidae) // Ent. Gen. 2001. Vol. 25, N 4. P. 255—264.
- Musolin D. L., Tougou D., Fujisaki K. Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // Global Change Biol. 2010. Vol. 16, N 1. P. 73—87.
- Nakamura K. Effect of photoperiod on development and growth in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum* // Ent. Sci. 2003. Vol. 6, N 1. P. 11—16.
- Nakamura K., Hodek I., Hodková M. Recurrent photoperiodic response in *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae) // Eur. J. Ent. 1996. Vol. 93. P. 519—523.

- Nakamura K., Numata H. Photoperiodic sensitivity in adult of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Eur. J. Ent.* 1995. Vol. 92. P. 609—613.
- Nakamura K., Numata H. Effects of environmental factors on diapause development and postdiapause oviposition in a phytophagous insect, *Dybowskyia reticulata* // *Zool. Sci.* 1997a. Vol. 14. P. 1021—1026.
- Nakamura K., Numata H. Seasonal life cycle of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1997b. Vol. 90. P. 625—630.
- Nakamura K., Numata H. Alternative life cycles controlled by temperature and photoperiod in the oligophagous bug, *Dybowskyia reticulata* // *Physiol. Ent.* 1998. Vol. 23. P. 69—74.
- Nakamura K., Numata H. Environmental regulation of adult diapause of *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (Heteroptera: Pentatomidae) in southern and northern populations of Japan // *Appl. Ent. Zool.* 1999. Vol. 34, N 3. P. 323—326.
- Nakazawa K., Hayashi H. Bionomics of the stink bugs and allied bugs causing the pecky rice. 1. Development and occurrence of diapausing females in *Eysarcoris ventralis* Westwood and *Cletus punctiger* (Dallas) // *Bull. Hiroshima Pref. Agr. Exp. Station.* 1983. Vol. 46. P. 21—32. (In Japanese; with English summary).
- Niva C. C., Takeda M. Effects of photoperiod, temperature and melatonin on nymphal development, polyphenism and reproduction in *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Zool. Sci.* 2003. Vol. 20, N 8. P. 963—970.
- Noda T. Short day photoperiod accelerates the oviposition in the oriental green stink bug, *Nezara antennata* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1984. Vol. 19, N 1. P. 119—120.
- Noda H., Ishii T. Effect of photoperiod and temperature on the ovarian development of the white-spotted stink bug, *Eysarcoris ventralis* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 1981. Vol. 25, N 1. P. 33—38.
- Numata H. Environmental factors that determine the seasonal onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan // *Appl. Ent. Zool.* 2004. Vol. 39, N 4. P. 565—573.
- Numata H., Kobayashi S. Threshold and quantitative photoperiodic responses exist in an insect // *Experientia.* 1994. Vol. 50. P. 969—971.
- Numata H., Saulich A. H., Volkovich T. A. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions // *Zool. Sci.* 1993. Vol. 10. P. 521—527.
- Numata H., Yamamoto K. Feeding on seeds induces diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* // *Ent. Exp. Appl.* 1990. Vol. 57. P. 281—284.
- Oetting R. D., Yonke T. R. Biology of some Missouri stink bugs // *J. Kansas Ent. Soc.* 1971. Vol. 44. P. 446—459.
- Panizzi A. R., McPherson J. E., James D. G., Javahery M., McPherson R. M. Stink bugs (Pentatomidae) // Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, U. S. A.: CRC Press, 2000. P. 421—474.
- Panizzi A. R., Niva C. C. Overwintering strategy of the brown stink bug in northern Parana // *Pesquisa Agr. Brasil.* 1994. Vol. 29, N 3. P. 509—511.
- Ruberson J. R., Kring T. J., Elkassabany N. Overwintering and the diapause syndrome of predatory Heteroptera // Coll M., Ruberson J. R. (eds.). *Predatory Heteroptera: Their Ecology and Use in Biological Control*. Lanham, MD: Thomas Say Publ. in Entomology, Ent. Soc. of America, 1998. P. 49—69.
- Santos R. S. S., Redaelli L. R., Diefenbach L. M. G., Romanowski H. P., Prando H. F. Characterization of the imaginal reproductive diapause of *Oebalus pocius* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae) // *Revista Brasil. Biol.* 2003. Vol. 63, N 4. P. 695—703.
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) // *Eur. J. Ent.* 1996. Vol. 93, N 3. P. 507—518.
- Saunders D. S. *Insect Clocks*. Oxford: Pergamon Press, 1976. 280 p.
- Saunders D. S. A diapause induction-termination asymmetry in the photoperiodic responses of the linden bug *Pyrrhocoris apterus* and the effect of near critical photoperiods on development // *J. Insect Physiol.* 1983. Vol. 29, N 5. P. 399—405.
- Schuh R. T., Slater J. A. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History*. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995. 336 p.

- Shintani Y., Masuzawa Y., Hirose Y., Miyahara R., Watanabe F., Tajima J. Seasonal occurrence and diapause induction of a predatory bug *Andrallus spinidens* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae) // Ent. Sci. 2010. Vol. 13. P. 273—279.
- Sinclair B. J., Vernon P., Klok C. J., Chown S. L. Insects at low temperatures: an ecological perspective // Trends Ecol. Evol. 2003. Vol. 18, N 5. P. 257—262.
- Singh Z. Southern Green Stink Bug and Its Relationship to Soybeans: Bionomics of the Southern Green Stink Bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Central India. Delhi, India: Metropolitan Book Co. (PVT) Ltd, 1973. 106 p.
- Singh Z., Malik V. S. Biology of painted bug (*Bagrada cruciferarum*) // Indian J. Agric. Sci. 1993. Vol. 63, N 10. P. 672—674.
- Şişli M. N. The effect of the photoperiod on the induction and termination of the adult diapause of *Aelia rostrata* Boh. (Hemiptera: Pentatomidae) // Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara. 1965. Vol. 10. P. 62—69.
- Šlachta M., Vambera J., Zahradničkova H., Košťál V. Entering diapause is a prerequisite for successful cold-acclimation in adult *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae) // J. Insect Physiol. 2002. Vol. 48, N 11. P. 1031—1039.
- Southwood T. R. E., Leston D. Land and Water Bugs of the British Isles. London: Frederick Warne and Co., 1959. 436 p.
- Takeda K., Musolin D. L., Fujisaki K. Dissecting insect responses to climate warming: overwintering and post-diapause performance in the southern green stink bug, *Nezara viridula*, under simulated climate-change conditions // Physiol. Ent. 2010. Vol. 35, N 4. P. 343—353.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects. New York: Oxford Univ. Press, 1986. 412 p.
- Toscano N. C., Stern V. M. Seasonal reproductive condition of *Euschistus conspersus* // Ann. Ent. Soc. Amer. 1980. Vol. 73, N 1. P. 85—88.
- Toyama M., Ihara F., Yaginuma K. Formation of aggregations in adults of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): The role of antennae in short-range locations // Appl. Ent. Zool. 2006. Vol. 41, N 2. 309—315.
- Tullberg B., Gamberale-Stille G., Bohlin T., Merilaita S. Seasonal ontogenetic colour plasticity in the adult striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera) and its effect on detectability // Behav. Ecol. Sociobiol. 2008. Vol. 62. P. 1389—1396.
- Vecchio M. C., Grazia J., Albuquerque G. S. Seasonal dimorphism in *Oebalus ypsilon* (De Geer, 1773) (Hemiptera, Pentatomidae) and a new synonym // Revista Bras. Ent. 1994. Vol. 38, N 1. P. 101—108.
- Veerman A. Diapause // Helle W., Sabelis M. W. (eds). Spider Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol. 1A. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ., 1985. P. 279—316.
- Watanabe M. Study of the life cycle of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha mista* // Insectarium. 1980. Vol. 17. P. 168—173.
- Whitmarsh R. D. Life-history notes on *Apateticus cynicus* and *maculiventris* // J. Econ. Ent. 1916. Vol. 9. P. 51—53.
- Wilde G. E. Photoperiodism in relation to development and reproduction in the green stink bug // J. Econom. Ent. 1969. Vol. 62, N 3. P. 629—630.
- Zachariassen K. E. Physiology of cold tolerance in insects // Physiol. Rev. 1985. Vol. 65. P. 799—832.
- Yao M. Development, number of annual generations, and the relationship of effective heat unit and to abundance of overwintered adults in the following year of the white-spotted spined bug, *Eysarcoris aeneus* (Scopoli) (Heteroptera: Pentatomidae) // Jpn. J. Appl. Ent. Zool. 2002. Vol. 46, N 1. P. 15—21.

Санкт-Петербургский
государственный университет
и Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет
имени С. М. Кирова.

Поступила 15 VI 2011.

SUMMARY

For the first time in the world literature, this paper reviews the data on diapause and related phenomena in stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae). The family includes about 4700 species (i. e. more than 10 % of the described world Heteroptera fauna). Using stink bugs as examples, the consecutive stages of the complex dynamic process of diapause (such as diapause preparation, induction, initiation, maintenance, termination, post-diapause quiescence, and resumption of direct development) are described and discussed.

Out of 43 pentatomid species studied in relation to diapause in the Temperate Zone up to date, the majority (38 species) overwinter as adults, two species — as eggs, and another two species — as nymphs. *Pentatoma rufipes* is believed to be able to overwinter at different stages of its life cycle. Less than 5 % of pentatomid species are probably able to overwinter twice. Only five species have obligate diapause, others have the facultative one. Day-length and temperature are the main diapause inducing factors in the majority of species. The role of food in the control of seasonal development is essential in the pentatomid species feeding on plant seeds. In different species, different stages are sensitive to day-length. Some pentatomids retain sensitivity to photoperiod even after diapause, others lose it and become photo-refractory (temporarily or permanently). In the pentatomid family, such seasonal adaptations as photoperiodic control of nymphal growth rates, seasonal body colour change, migrations, and summer diapause (aestivation) are widely represented, whereas wing and/or wing muscle polymorphism has not been reported yet.

Species from the subfamily Podopinae overwinter in adult diapause and induction of facultative reproductive winter is under the control of photoperiod and temperature. All of these species feed on seeds and their seasonal development to a great extent reflects availability of food. However, the same food preferences and pattern of seasonal development are characteristic to many species from the subfamily Pentatominae (in particular, to most members of the tribe Aeliini).

All species of the subfamily Asopinae are predators. Among them, *Picromerus bidens* and *Apateticus cynicus* have obligate embryonic (egg) winter diapause, which is rare among true bugs, although these two species belong to different tribes (Platinopini and Amyoteini, respectively). At the same time, *A. cynicus* and *Podisus maculiventris* belong to the same tribe (Amyoteini) but have different types of diapause: obligate embryonic diapause in *A. cynicus* and facultative adult diapause in *P. maculiventris*. Other Asopinae species studied up to date have facultative adult diapause controlled by photoperiod and temperature. Probably, there is only one exception: in *Andrallus spinidens*, adult diapause is controlled by temperature, and photoperiod plays only a secondary role. Thus, in spite of the similar habits and feeding types among Asopinae (all of them are predators), the species within this subfamily have different types of diapause and the latter is controlled by different factors.

In the subfamily Pentatominae, on the contrary, most of the species overwinter as adults and induction of their diapause is controlled the long-day type photoperiodic response, in spite of the differences in their feeding preferences (within phytophagy). However, there are some exceptions in this subfamily, too: *Palomena prasina*, *P. angulosa* and *Menida scotti* have obligate diapause, which conditions univoltinism in these pentatomids. In *M. scotti*, only females have obligate adult diapause, whereas males remain physiologically active through the whole winter, this pattern being unusual for Heteroptera. The presence of *Pentatoma rufipes* with obligate nymphal diapause and *Nezara viridula* with facultative adult diapause in the same tribe Pentatomini seems unexpected. Among all studied species in the tribe Aeliini, only *Aelia rostrata* has

obligate adult diapause. The univoltine seasonal cycle of this species with summer diapause (aestivation) and apparent migrations is similar to that of shield bugs (Scutelleridae).

According to the analysis of seasonal development, the evolution of seasonal adaptations in Pentatomidae does not directly reflect their phylogeny. However, individual genera (e. g., *Palomena* with obligate diapause and photoperiodic control of nymphal growth rates or *Euschistus* with photoperiodic control of coloration), small tribes (such as Aeliini) or even subfamilies (Podopinae) have similar complexes of seasonal adaptations. At the same time, Pentatominae is a large and apparently collected taxon, but most of species in this subfamily have the same facultative adult diapause.

In general, in spite of the intensive studies of seasonal adaptations in Pentatomidae and other Heteroptera families during the recent decades, diapause and ecological mechanisms of its regulation are still studied in less than 1 % of described pentatomid species.