

Санкт-Петербургский государственный университет

---

*На правах рукописи*

МУСОЛИН  
Дмитрий Леонидович

СЕЗОННЫЕ ЦИКЛЫ  
ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (НЕТЕРОПТЕРА):  
РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Специальность: 03.00.09 - энтомология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
1997

Подписано к печати 27.02.97 г. Заказ 221. Тираж 100 экз. Объем 1,0 п.л.  
Отдел оперативной полиграфии НИИХ СПбГУ.  
198904, Санкт-Петербург, Ст. Петергоф, Университетский пр. 2.

## Общая характеристика работы

Работа выполнена в лаборатории энтомологии Биологического научно-исследовательского института Санкт-Петербургского государственного университета.

Научный руководитель - кандидат биологических наук, старший научный сотрудник А.Х.Саулич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, главный научный сотрудник Е.Б.Виноградова  
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Д.Х.Шашенкова

Ведущее учреждение:

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений.

Защита диссертации состоится \_\_\_\_\_ 1997г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета К 063.57.14 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук в Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, биолого-почвенный факультет, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им. М.Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан \_\_\_\_\_ 1997г.

Ученый секретарь диссертационного совета кандидат биологических наук

С.И.Сухарева

Актуальность темы. Изучение факторов, регулирующих сезонное развитие насекомых, и в первую очередь - рост и развитие активных стадий и формирование диапаузы или другого состояния покоя, имеет важное как теоретическое, так и практическое значение. Знание общих закономерностей фотопериодизма и биохронометрии может найти непосредственное применение в научно обоснованной системе защиты растений, прогнозе численности вредителей и в биотехнологии.

Несмотря на то, что фотопериодизм и закономерности сезонного развития насекомых исследуются уже несколько десятилетий, степень изученности как фотопериодических реакций, так и регуляции сезонного развития в разных систематических группах насекомых далеко не равновесна. К числу малоизученных в отношении сезонно-циклических адаптаций, несомненно, принадлежит отряд полужесткокрылых (*Netelortega*). Лишь немногих представителей этого крупнейшего отряда можно отнести к изученным в большей или меньшей степени. Никогда не делалось попыток обобщить немногочисленные и разрозненные материалы по фотопериодической регуляции качественных и количественных признаков у клопов, собрать и проанализировать данные о разнообразии сезонных схем и механизмов регуляции сезонного развития в пределах отряда.

Важная роль, которую играют полужесткокрылые в естественных экосистемах и агроценозах, и неадекватная ей изученность экологической регуляции сезонного развития у представителей отряда определяют актуальность темы исследования.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы является сравнительно-экологическое исследование и анализ сезонно-циклических адаптаций у полужесткокрылых.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- экспериментально исследовать фотопериодические реакции и сезонно-циклические адаптации у клопов с разными типами диапаузы и сезонных циклов;
- обобщить и проанализировать разнообразие качественных и количественных признаков, регулируемых фотопериодическими условиями;

- выявить экологические механизмы реализуемых в природе схем сезонного развития.

Научная новизна. Исследованы фотопериодические реакции и сезонно-циклические адаптации у шести видов из четырёх семейств полужесткокрылых с разными сезонными циклами. Доказан облигатный характер имагинальной диапаузы у *Coleus marginalis* (Coleidae) и *Palomena prasina* (Pentatomidae) и личиночной диапаузы - у *Scutellium scutellatum* (Platasridae). Выявлены основные параметры фотопериодической реакции индукции имагинальной диапаузы у *Gyarhosoma lineatum* (Pentatomidae). Впервые выявлена и исследована факультативная имагинальная летняя диапауза у *Picromerus bidens* (Pentatomidae), которая в совокупности с облигатной эмбриональной диапаузой обеспечивает моноультимный сезонный цикл. Проведено сравнение сезонного развития вне ареала двух адвентивных видов - *Riptortus clavatus* (Alydidae) и *Podisus maculiventris* (Pentatomidae) - и показана определяющая роль фотопериодических адаптаций при натурализации насекомых. Впервые обобщены и проанализированы качественные и количественные признаки, регулируемые фотопериодическими условиями, и разнообразие реализуемых в природе схем сезонного развития у полужесткокрылых.

Практическая ценность. Результаты исследований могут быть использованы в научно обоснованной системе защиты растений при решении многих прикладных вопросов, связанных с анализом и прогнозом фенологии и распространения полужесткокрылых, среди которых немало как приносящих вред сельскому хозяйству фитофагов, так и полезных хищников.

Апробация результатов и публикации. Материалы диссертации докладывались на Чтениях памяти проф. А.С.Данилевского (С.-Петербург, 1996), II Европейском симпозиуме по экофизиологии беспозвоночных (Прага, 1995), на научных семинарах кафедры зоологии С.-Петербургской лесотехнической академии (1995, 1996), кафедры и лаборатории энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета (1995, 1997). По теме диссертации опубликовано 6 работ, ещё 3 находятся в печати.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, четырёх глав, выводов, списка цитированной литературы (197 работ, из них 122 - на иностранных языках).

В приложении приведён список полужесткокрылых, исследованных в отношении фотопериодических адаптаций.

Диссертация изложена на 168 страницах (из них 145 - основного текста), содержит 47 рисунков и 4 таблицы.

Автор глубоко и искренне признателен Аиде Хаматовне Саулич за чуткое и внимательное руководство работой, Татьяне Анатольевне Волкович за неоценимую помощь и деятельное участие, а также всем, кто помогал мне делом, советом или просто добрым отношением в поле или лаборатории в процессе подготовки диссертации.

## Содержание работы

### Глава 1. Материал и методика

В главе изложены сведения о распространении, особенностях биологии и известные по литературе данные о фенологии и основных чертах сезонного развития шести видов полужесткокрылых, которые являлись объектами данного исследования.

Подробно описаны методы изучения фотопериодических реакций (ФПР) и сезонно-циклических адаптаций, которые включали три основных методических блока: фенологические наблюдения, лабораторные и природные эксперименты. Лабораторные эксперименты проводили с использованием фототермостатных климатизированных камер с программным управлением постоянного режима температуры и фотопериода (Браун, Горышин, 1978). В экспериментах на фоне природного ритма температуры константные фотопериоды задавали с помощью полуавтоматической системы затенителей (Браун, Горышин, 1984). Моделирование сезонной динамики длины дня осуществлялось с помощью специальной установки (Браун, Горышин, 1980).

Природные эксперименты проводили по методике сквозного тестирования среды на возможность индукции диапаузы или активного развития (Данилевский, Кузнецова, 1968). При этом периодически в разные сроки в течение сезона на определённой стадии онтогенеза насекомых помещали в природные условия, где они продолжали метаморфоз и давали начало следующему поколению или формировали диапаузу. Это позволяло определить характер

развития насекомых и фенологическую приуроченность основных элементов сезонного цикла.

### Глава 2. Фотопериодическая регуляция качественных признаков у полужесткокрылых

В главе проанализированы известные примеры фотопериодической регуляции качественных признаков у представителей отряда. Наиболее важными и распространёнными реакциями этого типа являются сезонный диморфизм и наступление или прекращение диапаузы.

Сезонный диморфизм встречается среди полужесткокрылых нередко. В основном он проявляется в крыловом диморфизме и цветковых формах.

Фотопериодическая индукция диапаузы известна не менее, чем у 30 видов клопов. На основе совокупности имеющихся данных в главе рассмотрены такие характеристики реакции, индуцирующей диапаузу, как величина порога ФПР, температурная и географическая изменчивость реакции, её температурный оптимум, роль терморитмов и изменяющейся длины дня в процессе индукции диапаузы, модифицирующее влияние пищевого режима, онтогенетическая приуроченность чувствительной к длине дня стадии и количество свето-темновых циклов, необходимых для индукции диапаузы.

### Глава 3. Фотопериодическая регуляция количественных признаков у полужесткокрылых

По мере развития наших представлений о природе фотопериодизма становится всё более очевидным разнообразие проявлений и важность экологического значения ФПР, регулирующих количественные признаки - многие биологические градуально меняющиеся показатели. В диссертации приведена таблица, где перечислены обнаруженные у насекомых примеры 13 категорий признаков, количественное проявление которых контролируется ФПР. Часть из них характерна и для полужесткокрылых.

Рассмотрены примеры фотопериодической регуляции длины крыльев, анализ которых позволил констатировать, что в природе встречаются не только две крайние формы (как в случае крылового диморфизма), а гамма промежуточных состояний.

Перечислены и проанализированы известные случаи фотопериодической регуляции окраски личинок и имаго, параметров диапаузы и репродукции у полужесткокрылых.

Подробно на материале собственных и литературных данных по 15 видам клопов рассмотрена фотопериодическая регуляция длительности личиночного развития.

Как оказалось, задержки личиночного развития в короткодневных условиях отмечаются сравнительно редко. В наших лабораторных опытах это было обнаружено лишь у *Riptortus clavatus*: при температуре 20,5°C в фотопериодах 13-15ч личинки развивались 39-41,5 дня, а при длине дня 16-17ч развитие завершалось за 31,8-34,2 дня.

У большинства исследованных в этом отношении видов задержки личиночного развития наблюдались не в коротком, а в длинном дне и составляли 10-20% (*Arma custos*, *Graphosoma lineatum*, *Eurydema oleracea*, *Eysarcoris lewisi*, *Coreus marginatus*), 30-40% (*Palomena prasina*), 50-60% (*Palomena angulosa*, *Pyrthocoris apterus*) по сравнению с длительностью личиночного развития в условиях короткого дня.

Проанализированы особенности этого явления. Показано, что основная индуцируемая фотопериодом задержка в росте приходилась на наиболее продолжительный - последний (V) личиночный возраст. У некоторых видов личиночное развитие самцов и самок занимает разное время. Если это явление носит выраженный характер в обычных условиях, то оно проявляется и при фотопериодической регуляции длительности личиночного развития (как, например, у *Pyrthocoris apterus*). Во всех известных случаях повышение температуры (как постоянной, так и терморитма) ослабляло реакцию: при более высоких температурах индуцируемые фотопериодом задержки в развитии личинок проявлялись в меньшей степени, чем при более низких. У двух исследованных в этом отношении видов задержки развития проявились и в условиях изменяющейся длины дня.

Экологическая роль фотопериодической регуляции длительности личиночного развития различна у видов с поли- и моновольтинным типами сезонного развития. Обсуждаемая реакция позволяет при поливольтинизме полностью использовать температурные и пищевые ресурсы, реализуя максимально возможное количество поколений в вегетационном сезоне. Так, личинки

*Pyrrhocoris apterus* при двухгенерационном типе сезонного развития в лесостепной зоне в короткодневные условия попадают дважды - весной и осенью. Это ускоряет личиночное развитие и повышает шансы успешно завершить цикл, что особенно важно в начале осени при неизбежном понижении температуры (Саулич и др., 1993).

У видов с моновольтинным типом сезонного развития экологическое значение такой реакции сводится, вероятно, к синхронизации появления имаго и последующего формирования диапаузы с наиболее благоприятными для этого сроками в сезоне.

#### Глава 4. Сезонные циклы и их регуляция у некоторых полужесткокрылых:

экспериментальные данные и наблюдения в природе

##### 4.1. Разнообразие сезонных циклов и механизмов их регуляции у полужесткокрылых

В этом разделе обобщены литературные данные по разнообразию и механизмам регуляции сезонного развития более чем 30 видов полужесткокрылых, имеющих сезонные циклы с эмбриональной, личиночной или имагинальной диапаузой, с двумя периодами покоя в одном цикле, с двух- или многолетними циклами. Среди этих видов лишь у немногих регуляция сезонного развития была исследована детально: *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985a, b), *Pyrrhocoris apterus* (Саулич и др., 1993 и др.) и *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994).

В следующих разделах приведены результаты оригинальных исследований.

##### 4.2. Сезонный цикл с облигатной имагинальной диапаузой

###### 4.2.1. *Coreus marginatus*

Сезонное развитие этого вида проходит по моновольтинному типу с облигатной имагинальной диапаузой. Особенности эмбрионального, личиночного и имагинального развития были исследованы в лабораторных и природных экспериментах.

Личиночное развитие при константных фотопериодах на фоне природного ритма температуры заняло в среднем от  $43,7 \pm 0,26$  до  $48,8 \pm 0,61$  дня.

Из окрылившихся в разных режимах 148 самок ни одна не приступила к яйцекладке. В результате вскрытия по состоянию гонад и жирового тела было сделано заключение о формировании диапаузы у 100% особей, что является доказательством облигатного характера репродуктивной диапаузы у *C. marginatus*.

Сезонный цикл вида в лесостепной зоне выглядит следующим образом: зимуют взрослые клопы, весной после непродолжительного периода питания они приступают к яйцекладке, которая продолжается более месяца. Отрождающиеся личинки питаются, медленнее растут и к началу августа окрыляются. После периода питания все клопы формируют репродуктивную диапаузу.

##### 4.2.2. *Patomea prasina*

По многим параметрам сезонное развитие этого вида аналогично предыдущему. Роль длины дня в личиночном и имагинальном развитии была исследована при 20, 26 и 30°C, что позволило оценить значение температуры в регуляции сезонного развития.

Фотопериод является важным регулятором длительности развития личинок *P. prasina*. Особенно ярко это проявилось при температуре 20°C: личинки в коротком дне (15ч) развивались 48,8 дня, а в длинном (18ч) - 65,2 дня, т.е. разница составила почти 34%.

Ни одна самка в эксперименте не приступила к яйцекладке. По состоянию гонад и жирового тела было сделано заключение об облигатном характере репродуктивной диапаузы.

Как было показано (Saulich, Musolin, 1996), наибольшим ускоряющим личиночное развитие эффектом при 20°C характеризовался фотопериод 15ч. Такая длина дня на широте 50°с.ш. наступает в середине августа. Ускорение развития в этих условиях имеет, несомненно, адаптивное значение, поскольку увеличивает шансы личинок достичь диапаузирующей стадии до наступления осеннего похолодания. Замедление роста личинок в длиннодневных условиях (июнь-июль), вероятно, задерживает преждевременное окрыление и достижение зимующей стадии.

#### 4.3. Сезонный цикл с облигатной личиночной диапаузой. *Cortosoma scutellatum*

Сезонный цикл этого вида необычен для полужесткокрылых: чрезвычайно редко моновольгинное развитие сочетается с облигатной личиночной диапаузой. Поэтому лабораторные эксперименты были направлены на поиск механизма, блокирующего дальнейшее развитие личинок в III-IV возрасте в середине лета и индуцирующего диапаузу. Развитие личинок было исследовано в разных фотопериодах (15, 16, 17, 18, 19ч) при 24,5 и 28°C.

В эксперименте с константными фотопериодами все личинки формировали диапаузу и в длинном и в коротком дне. Успешно перезимовавшие личинки III-IV возрастов продолжили метаморфоз и окрылились весной следующего года, т.е. константный фотопериод не воспринимался личинками как качественный сигнал и не регулировал их сезонного развития.

В следующих опытах была сделана попытка спровоцировать повторную диапаузу путём альтернативного изменения фотопериодического режима: перезимовавших личинок, собранных в природе в самом начале июня, поместили в режим короткого дня (14ч), т.е. в условия "поздней осени", а не начала лета.

Из собранных в природе личинок через 2-16 дней в лаборатории окрылились 17 самок и 12 самцов. Все самки, прожившие в лабораторных условиях более 16 дней, спаривались и на 8-16й день после окрыления приступили к яйцекладке. Ни одна личинка не сформировала повторную диапаузу в этих условиях.

В следующем эксперименте выясняли, не может ли постепенно удлиняющийся день (характерный для первой половины вегетационного сезона) препятствовать наступлению личиночной диапаузы и стимулировать морфогенез. Личинки I возраста были использованы в эксперименте, в котором длина дня увеличивалась от 15ч до 19ч 30мин со средней скоростью 7,5 мин в сутки, симметрично "утром" и "вечером". Все личинки были сгруппированы в три варианта в соответствии со сроками отрождения.

На 35-й день с начала изменения длины дня (когда последняя превысила максимальную в регионе) световой режим был изменен на постоянный, и до окончания опыта он оставался равным 19ч 30мин. К этому дню 71% личинок

I варианта уже перелиняли на IV возраст. Через 30 дней в IV возрасте пребывали уже 92% личинок, и лишь 8% оставались в III.

На момент, когда длина дня стала константной, все личинки во II и III вариантах опыта были в III возрасте.

Личинки во всех вариантах провели в условиях возрастающего дня 30-35 дней. У личинок I варианта этот период пришелся на II-IV личиночные возрасты, у личинок II и III вариантов — на эмбриональное развитие, а также I-III личиночные возрасты. Всего в экспериментальных условиях личинки провели от 90 (III вариант) до 110 дней (I вариант), то есть почти весь вегетационный сезон. Однако ни одна личинка не перелиняла на V возраст и имаго, никакие другие особенности развития не свидетельствовали о предотвращении наступления или о терминации диапаузы. Всё это говорит в пользу того, что личиночная диапауза у *C. scutellatum* носит облигатный характер.

В следующем эксперименте проверялась возможность регуляции фотопериодическими условиями имагинального развития и репродукции у *C. scutellatum*. Однако значимой разницы по этим показателям обнаружено не было.

В природе окрылившиеся в конце весны - начале лета имаго питаются, спариваются и откладывают яйца практически всё лето. Вылупившиеся личинки питаются медленно растут и в III-IV личиночном возрасте независимо от внешних условий формируют облигатную диапаузу. Вероятно, большая часть личинок, появившихся рано в сезоне, диапаузирует в IV возрасте; те же, что появились позднее, - в III. Очевидно, часть личинок находится в состоянии диапаузы уже с середины июля - начала августа. Диапаузирующие личинки зимуют, весной возобновляют развитие, проходят оставшийся IV-V возраста и линяют на имаго. Адаптивный смысл изложенной сезонной стратегии *C. scutellatum* в лесостепной зоне не ясен. Раннее формирование диапаузы личинками III-IV возраста (в середине июля) экологически нецелесообразно: вегетационный сезон используется лишь частично, а диапаузирующие личинки оказываются в условиях самого жаркого периода лета. Возможно, здесь имеет место эстивация личинок, переходящая в зимнюю диапаузу. Этот вопрос требует дальнейших исследований с применением более тонких физиологических и биохимических методов.

#### 4.4. Сезонный цикл с факультативной имагинальной диапаузой. *Gnathosoma lineatum*

Термические требования эмбриональной стадии этого вида были исследованы в диапазоне от 17,4 до 30,9°C, личиночной - от 23,8 до 28,3°C, а преовипозиционного периода - от 24,4 до 28,2°C. СЭТ, необходимая для развития одного поколения *G. lineatum*, составляет ориентировочно 325 градусо-дней (Мусолин, Саулич, 1995).

Показано, что фотопериодические условия являются важным фактором, влияющим на длительность личиночного развития, что проявилось при 24°C: с увеличением длины дня от 17 до 19ч продолжительность личиночной стадии увеличилась на 18,5%.

Для *G. lineatum* характерна репродуктивная диапауза, фотопериодическая индукция которой исследована в лабораторных условиях при 24 и 28°C и константных фотопериодах от 15 до 19ч. Полученная в эксперименте ФПР принадлежит к длиннодневному типу. Порог ФПР термоблажен: повышение температуры от 24 до 28°C вызывает понижение порога с 17ч 15мин до 15ч 45мин.

Имеющиеся в литературе данные позволили оценить географическую изменчивость ФПР. Вдоль градиента Краснодар, 45°с.ш. - Белгород, 50°с.ш. - Воронеж, 52°с.ш. критический порог повышается, но изменение величины порога не является регулярным: кривые краснодарской и белгородской популяций очень близки в пороговой зоне.

Температурные условия Белгородской области для видов с нижним порогом развития 12-13°C оцениваются в 700-800 гр-дн. Это позволяет допустить возможность появления в жаркие годы второй генерации у этого вида.

Такое предположение было проверено в эксперименте. В 1995г. партии личинок I возраста выставляли в природные условия каждую декаду с 10 июня по 20 июля. Всего в 5 вариантах полевого эксперимента открылились более 400 клопов. Ни одна самка не приступила к яйцекладке - все насекомые сформировали диапаузу. Клопы из самого раннего варианта начали открываться в середине июля. Естественная длина дня в это время составляет 16ч 30мин (здесь и далее - с половиной гражданских сумерек), что в соответствии с лабораторными данными индуцирует диапаузу у 75% самок даже при 24°C. Более низкая

среднесуточная температура в природе (до 20°C) и чувствительность к фотопериоду на стадии имаго определили формирование диапаузы у 100% особей. Это показало, что в лесостепной зоне в обычных условиях, когда личинки отрождаются, начиная со второй декады июня, *G. lineatum* дает одно поколение. Но что было бы, если бы отрождение личинок происходило раньше в сезоне, например, в случае очень теплой и ранней весны?

В 1996г. заранее выращенных в лаборатории личинок старших возрастов и имаго выставляли в природные условия начиная с конца мая. Этим был достигнут большой фенологический сдвиг: в природе первые имаго летнего поколения появляются не ранее конца июля. Во всех вариантах опыта около 70% самок оказались активными и приступили к яйцекладке, что не наблюдалось ни в одном из вариантов эксперимента, поставленного в 1995г., но позже в сезоне. Что таким кардинальным образом повлияло на индукцию яйцекладки?

В 1996г. окрыление и стадия имаго совпали по времени с периодом самого длинного дня (до 17ч 07мин). Температура несколько превышала уровень 1995г. Совпадение этих двух условий и определило высокую тенденцию к репродукции.

Вероятно, это одна из самых распространенных схем сезонного развития, реализуемая полужесткокрылыми с факультативной имагинальной диапаузой в умеренной зоне. Обычно в течение сезона полностью успевают развиваться только одно поколение. В начале лета перезимовавшие клопы спариваются, откладывают яйца; личинки медленно растут и линяют на имаго во второй половине лета. В этих условиях подавляющее большинство популяции детерминировано внешними условиями (и в первую очередь длиной дня) на формирование диапаузы.

Большая роль в определении структуры сезонного цикла (и в возможности появления второй генерации) у *G. lineatum* принадлежит температуре, на фоне которой идет как преимагинальное развитие, так и созревание.

#### 4.5. Сезонный цикл с двумя периодами физиологического покоя. *Picrotetrus bidens*

Обычно сезонный цикл вида рассматривается как моновольтинный с облигатной диапаузой на стадии яйца. Но в литературе есть указания на регистрацию отдельных взрослых особей не осенью, а весной (Leston, 1955). В коллекции ЗИН РАН нами также были обнаружены ранние сборы имаго - 9 экземпляров, пойманные в различных регионах России в апреле-июне. Приведённые данные не укладывались в принятую схему сезонного развития, что побудило провести детальные исследования. При выращивании личинок *P. bidens* в разных фотопериодических режимах при 24,5°C наблюдались незначительные задержки длительности личиночного развития при увеличении продолжительности дня.

Яркая реакция на фотопериод проявилась в период репродукции. В короткодневных режимах (12 и 14ч) все самки синхронно приступили к яйцекладке на 11-19-й день после окрыления, тогда как в остальных режимах, несмотря на активное питание и подвижность клопов, яйцекладка задерживалась. Такая задержка начала яйцекладки, вызванная длинным днём, вероятно, является эстаивацией, которая, как один из вариантов проспективного покоя, широко распространена у насекомых.

После индукции эстаивации насекомых содержали в тех же режимах. При этом самки спонтанно реактивировались и приступали к яйцекладке в длиннодневных лабораторных режимах и в природе в среднем на 30-53-й день с момента окрыления.

Как количество отложенных самками кладок, так и количество отложенных яиц коррелировало не с длиной дня, а с продолжительностью жизни самок в условиях эксперимента после начала яйцекладки.

Облигатная эмбриональная диапауза нередко встречается у насекомых и, как правило, для её прекращения требуется холодовая реактивация. Для проверки этого положения яйца, отложенные в опыте, на 60 дней были оставлены при 25°C. Через 14-32 дня после яйцекладки из отдельных яиц во всех режимах стали отрождаться личинки. От 30 до 94% кладок содержали яйца, из которых в указанный срок отродились личинки, т. е. произошла спонтанная реактивация. В короткодневных режимах доля

таких кладок была значительно выше, чем в длиннодневных. Доля яиц, из которых отродились личинки, в разных режимах также различалась: в короткодневных режимах их было 14-20%, а в длиннодневных - 5-6%.

Прослеживалась следующая закономерность: в коротком дне была выше доля как спонтанно реактивированных яиц, так и кладок, содержащих такие яйца.

Обнаруженные в эксперименте эстаивация и спонтанная реактивация дают основания по-новому взглянуть на сезонный цикл вида. *P. bidens* имеет непрочную эмбриональную диапаузу. Поэтому в случае появления первых кладок уже в конце июня, по крайней мере из части яиц личинки отрождались бы в том же сезоне даже без холодовой реактивации. Это привело бы к гибели неподготовленных к зимовке личинок и имаго. Чтобы исключить появление второго поколения, у *P. bidens* выработалась ФПР, индуцирующая эстаивацию у особей, появившихся рано в сезоне. В условиях длинного дня в июне-августе большинство клопов эстаивируют, и самки приступают к яйцекладке только в сентябре. Низкая температура поздней осени предотвращает эмбриогенез и тем самым препятствует спонтанной реактивации.

Таким образом, два механизма - факультативная эстаивация имаго и облигатная гипернатация яиц - успешно обеспечивают моновольтинное развитие данного вида.

#### 4.6. Сезонный цикл с факультативной имагинальной диапаузой. *Riptortus clavatus*. Сезонное развитие вида вне естественного ареала

Несмотря на то, что *R. clavatus* детально изучен на своей родине - в Японии, большой интерес представляло исследовать функционирование сезонных адаптаций в природных условиях, значительно отличающихся от таковых в пределах естественного ареала.

В Киото (Япония) *R. clavatus* развивается в двух поколениях в год с зимовкой на имагинальной стадии (Numata, 1985). Диапауза индуцируется ФПР длиннодневного типа с порогом между 13 и 14ч.

Наши опыты по индукции диапаузы в лабораторных и полевых условиях были проведены с культурой клопа, привезенной из Киото. В лаборатории при 20,5°C была получена ФПР с порогом 13ч 30мин.



В следующем эксперименте личинки и имаго развивались при константной длине дня на фоне природного терморитма. Получена ярко выраженная ФПР с порогом около 12ч 45мин, что ниже, чем при константных температурах.

Температурный оптимум ФПР определен по совокупности оригинальных данных и материалов японских исследователей. 91-100% клопов адекватно воспринимают короткодневные фотопериоды (8-13ч) при постоянной температуре 20-25°C, но доля таких особей снижается (особенно в режиме 12ч) при увеличении температуры до 30°C. Вероятно, эта температура выходит за границы температурного оптимума.

В природном опыте было исследовано сезонное развитие и, особенно, начало формирования диапаузы у *R. clavatus* в условиях лесостепной зоны.

В 1995г. партии личинок I возраста выставляли в природные условия каждую декаду с 28 мая по 30 июля. В 7 вариантах полевого эксперимента открылилось более 550 клопов. В первых пяти вариантах (открыление - до 20 августа) все самки приступили к яйцекладке. Первые диапаузирующие самки были отмечены в варианте №6 (отрождение - 20 июля, открыление - 25-29 августа); а в последнем - седьмом - варианте эксперимента (открыление - 3-12 сентября) сформировало диапаузу более 90% самок.

Результаты проведенного эксперимента показали, что в условиях лесостепной зоны *R. clavatus* мог бы развиваться в двух полных поколениях: самки, открывшиеся в первом варианте эксперимента в начале июля, приступили к яйцекладке во второй декаде того же месяца; из отложенных ими яиц отродились личинки, которые после успешного развития и имагинальной линьки могли бы сформировать диапаузу (аналогично особям из вариантов № 6 и 7).

Длинный световой день с июня по первую половину августа определял физиологическую активность клопов, о чем свидетельствует яйцекладка у 100% самок первого - пятого вариантов эксперимента. В последней пятидневке августа световой день составляет около 14ч, а к 15 сентября он сокращается до 13ч 15мин, что и определило большое количество диапаузирующих самок в варианте №6 и очень большое - в варианте №7.

В наших экспериментах по одной и той же методике было проведено наблюдение за индукцией имагинальной

диапаузы у двух видов клопов - *G. illeatum* и *R. clavatus*. Какие черты и сезонно-циклические адаптации сблизжают эти виды, какие из них являются видоспецифическими особенностями?

Не останавливаясь на деталях (что сделано в диссертации), можно отметить: именно особенностями ФПР двух видов и определяют различия в реализуемых сезонных схемах. *G. illeatum* из-за высокого и термолабильного порога уже во второй половине июля формирует диапаузу. Активность самок возможна только в том случае, если открыление произошло в июне - самом начале июля на фоне более продолжительного дня и достаточного высоких летних температур. В природе это практически не встречается, чему в некоторой степени способствует замедление личиночного развития в длиннодневных условиях. У *R. clavatus*, напротив, из-за низкого порога ФПР физиологическая активность наблюдалась даже у тех самок, которые открылись во второй декаде августа. Более продолжительные световые дни первой половины лета не отодвигают открыление, а, наоборот, несколько ускоряют метаморфоз. Диапауза формируется только у особей, открывшихся в последней декаде августа.

Интересным представлялось сравнение сезонного развития и индукции диапаузы у *R. clavatus* и у другого адвентивного клопа - *Podisus maculiventris*, исследованного в природных условиях Белгородской области (Саулич, 1994, 1996).

В соответствии с температурными условиями региона, оба вида могут давать два полных поколения в течение лета. И если *R. clavatus*, благодаря своей ФПР, формирует диапаузу, то *P. maculiventris* не успевает это сделать. Чем это обусловлено?

*P. maculiventris* для формирования диапаузы необходимо провести не менее месяца в короткодневных условиях при оптимальных температурах. Естественный день воспринимается видом как короткий начиная со второй половины сентября, но в этот период уже слишком холодно для нормального формирования диапаузы, и клопы обречены на гибель. У *R. clavatus* диапауза начинается формироваться с конца августа, т.е. при благоприятных для предиапаузного питания температурных условиях, что обеспечивает успешность подготовки к зимовке.

## Выводы:

1. На основе обобщения литературных данных, материалов лабораторных и полевых экспериментов и фенологических наблюдений установлено, что сезонные циклы полужесткокрылых и механизмы их регуляции характеризуются высокой степенью разнообразия.
2. Полужесткокрылые относятся к термофильным насекомым; они имеют высокие температурные пороги развития и требуют большой суммы тепла для завершения онтогенеза. Это определяет переход большинства видов к моновольтинному сезонному циклу на большей части ареала.
3. Среди разнообразных способов осуществления моновольтинизма наиболее распространенным является облигатное наступление диапаузы в каждом поколении. Из исследованных видов такая жизненная стратегия свойственна *Coleus marginatus* и *Patomera prasina*, зимующим на стадии имаго, и *Sorptosa scutellatum*, зимующей на личиночной стадии.
4. Включение в сезонный цикл двух форм физиологического покоя - облигатной эмбриональной и факультативной имагинальной диапауз - образует эффективный механизм поддержания моновольтинного цикла у *Picromerus bidens*.
5. При поливольтинном цикле фотопериод и температура являются основными факторами, контролируемыми наступление факультативной диапаузы, что было доказано на примере *Graphosoma lineatum* - вида с потенциально поливольтинным сезонным развитием.
6. У представителей Heteroptera одинаково широко распространена фотопериодическая регуляция как качественных, так и количественных признаков. Качественные реакции определяют индукцию и терминацию диапаузы и сезонный диморфизм. Среди количественных эффектов фотопериодизма наиболее важным для сезонного развития является фотопериодический контроль скорости роста личинок, обеспечивающий синхронизацию диапаузирующей стадии с оптимальным для её наступления периодом в сезоне.
7. На примере двух адвентивных видов - *Riptortus clavatus* и *Podisus maculiventris* - показана определяющая роль фотопериодических адаптаций при натурализации насекомых за пределами видового ареала.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтомол. обзор. 1995. Т.74. Вып.4. С.736-743 (перевод: Musolin D.L., Saulich A.Kh. Factorial regulation of the seasonal cycle of the stink bug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Temperature and photoperiodic responses // Entomol. Rev. 1996. Vol. 75. N 9. P.84-93).
2. Musolin D.L., Saulich A.H. Temperature and geographical variation of *Graphosoma lineatum* (Heteroptera, Pentatomidae) photoperiodic response. In: Anonymous (Ed.). 2nd European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. Abstracts. České Budějovice. 1995. P.59.
3. Saulich A.H., Musolin D.L. Univoltinism and its regulation in some true bugs (Insecta, Heteroptera). In: Anonymous (Ed.). 2nd European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. Abstracts. České Budějovice. 1995. P.73.
4. Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Фотопериодическая регуляция сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) // Энтомол. обзор. 1996. Т.75. Вып.3. С.489-506.
5. Saulich A.Kh., Musolin D.L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) // Eur. J. Entomol. 1996. Vol. 93. N 3. P.507-518.
6. Мусолин Д.Л. Фотопериодическая индукция эстивации у щитника *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae). Предварительное сообщение // Зоол. журн. 1996. Т.75. Вып.12. С.1901-1904.
7. Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Фотопериодическая регуляция роста личинок полужесткокрылых (Heteroptera) // Зоол. журн. 1997. Т.76.