

Саулич А.Х., Мусолин Д.Л. **Времена года: Разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате.** В сб.: Стекольников А.А. (ред.) *Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды.* Сборник памяти профессора Виктора Петровича Тыщенко (к семидесятилетию со дня рождения). *Труды БиНИИ СПбГУ.* 2007. Том. 53. Сс. 25–106 (и 4 стр. расширенного резюме на англ. яз.).

[так как pdf файл создан из doc файла, то разбивка на строки не совпадает с опубликованным бумажным вариантом, но разбивка на страницы максимально приближена к нему]

| | |
|---|----|
| 1. Введение | 25 |
| 2. Экологическая характеристика полужесткокрылых | 27 |
| 3. Активное развитие и вольгинизм | 29 |
| 4. Осенняя подготовка к зимовке: зимняя диапауза и сопряженные явления | 31 |
| 4.1. Индукция диапаузы | 34 |
| 4.1.1. <i>Длина дня</i> | 36 |
| 4.1.2. <i>Температура</i> | 42 |
| 4.1.3. <i>Пища</i> | 46 |
| 4.2. Полиморфизм и полифенизм | 50 |
| 4.2.1. <i>Сезонные изменения окраски</i> | 52 |
| 4.2.2. <i>Крыловой полифенизм</i> | 54 |
| 4.3. Миграции к местам зимовки | 60 |
| 4.4. Сезонные изменения места яйцекладки | 63 |
| 5. Зимовка | 64 |
| 5.1. Зимовка: различие между полами | – |
| 5.2. Холодостойкость | 67 |
| 5.3. Диапаузное развитие и терминация диапаузы | 70 |
| 6. Весеннее возобновление развития | 74 |
| 6.1. Начало активного роста и репродукции | 75 |
| 6.1.1. <i>Температура</i> | – |
| 6.1.2. <i>Длина дня</i> | 76 |
| 6.1.3. <i>Пища</i> | 77 |
| 6.1.4. <i>Прочие факторы среды</i> | 78 |
| 6.2. Весеннее восстановление окраски | 79 |
| 6.3. Весенние миграции | – |
| 7. Летнее развитие | 80 |
| 7.1. Регуляция скорости роста личинок | 81 |
| 7.2. Фотопериодический контроль окраски личинок | 83 |
| 7.3. Летняя диапауза (эстивация) | 85 |
| 8. Заключение | 90 |

Saulich A.H. & Musolin D.L. Four seasons: Diversity of seasonal adaptations and ecological mechanisms controlling seasonal development in true bugs (Heteroptera) in the temperate climate. In: Stekolnikov A.A. (ed.) *Adaptive Strategies of Terrestrial Arthropods to Unfavourable Environmental Conditions: A collection of papers in memory of Professor Viktor Petrovich Tyshchenko* (Proceedings of the Biological Institute of St. Petersburg State University, 2007. Vol. 53): 25–106. (in Russian, with expanded 4-page English summary).

[this pdf file was created from a doc file and pagination does not always completely correspond to the printed *Proceedings* version]

| | |
|--|----|
| 1. Introduction | 25 |
| 2. Ecological characteristics of True bugs | 27 |
| 3. Active development and voltinism | 29 |
| 4. Preparation for overwintering in autumn: winter diapause and related phenomena | 31 |
| 4.1. Diapause induction | 34 |
| 4.1.1. <i>Day-length</i> | 36 |
| 4.1.2. <i>Temperature</i> | 42 |
| 4.1.3. <i>Food</i> | 46 |
| 4.2. Polymorphism and polyphenism | 50 |
| 4.2.1. <i>Seasonal changes of coloration</i> | 52 |
| 4.2.2. <i>Alary polymorphism</i> | 54 |
| 4.3. Migration to the overwintering sites | 60 |
| 4.4. Seasonal changes of oviposition sites | 63 |
| 5. Overwintering | 64 |
| 5.1. Overwintering: differences between sexes | – |
| 5.2. Cold tolerance | 67 |
| 5.3. Diapause development and termination of diapause | 70 |
| 6. Resumption of development in spring | 74 |
| 6.1. Beginning of active development and reproduction | 75 |
| 6.1.1. <i>Temperature</i> | – |
| 6.1.2. <i>Day-length</i> | 76 |
| 6.1.3. <i>Food</i> | 77 |
| 6.1.4. <i>Other environmental factors</i> | 78 |
| 6.2. Change of coloration in spring | 79 |
| 6.3. Spring migration | – |
| 7. Summer growth and development | 80 |
| 7.1. Control of nymphal growth rates | 81 |
| 7.2. Photoperiodic control of coloration in nymphs | 83 |
| 7.3. Summer diapause (aestivation) | 85 |
| 8. Conclusion | 90 |

**Four seasons: Diversity of seasonal adaptations
and ecological mechanisms controlling seasonal development
in true bugs (Heteroptera) in the temperate climate.**

Seasonal adaptations of terrestrial, semiaquatic and aquatic true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone are thoroughly reviewed according to the four seasons of the year cycle when these adaptations are manifested.

In autumn, the vast majority of heteropterans enter facultative or obligatory winter diapause. Out of 163 species from 27 families included into analysis, almost 70% of species are known to overwinter as adults, 19% – as eggs, and only 4.3% – as nymphs. A small number of species can successfully overwinter in different life cycle stages (3.7%) or have long life cycles and, thus, overwinter more than once (3.1%). Induction of the winter diapause in many true bugs is controlled by the photoperiodic response of the long-day type: individuals are physiologically active under long-day conditions, but enter diapause under short-day ones. In the case of embryo diapause, the parents are usually sensitive to day-length in their nymphal or adult stage and, thus, can produce diapause or non-diapause eggs depending on the environmental signals they receive. Species with nymphal diapause are mostly sensitive to day-length in the preceding nymphal instars. In the case of adult diapause, sensitivity to day-length may be associated with different nymphal instars and/or early adult stage.

Environmental factors other than day-length can take part in induction of diapause too. Thus, temperature can strongly affect incidence of diapause induction and/or the critical photoperiod of the response, though we are still lacking solid evidence that temperature can be the principal factor or cue in the induction of diapause in Heteroptera species. Diapause response can also be strongly modified by food (typically the effect of early season vs. late season food). Combined effects of day-length, temperature, food, and perhaps other factors ensure precise timing of diapause induction.

Seasonal polyphenism (also known as ecological, or environmental, polymorphism) represents a special case of insect polymorphism when incidence of distinct forms (morphs) is controlled by environmental conditions. The two categories of seasonal polyphenism that are most important and widely spread among Heteroptera species are wing (or alary) and

body colour polyphenism. In many species of aquatic and semi-aquatic true bugs, adults of the reproductive (i.e. summer) generation(s) tend to be short-winged (what allows allocating more resources for reproduction), whereas those of the diapause (i.e. overwintering) generation tend to be long-winged (what can greatly enhance migration to better protected overwintering sites). The control of wing morph determination is usually very complex and can involve responses to day-length, temperature, food conditions, population density, state of the water body, etc. A strong genetic component is often involved too.

Seasonal colour polyphenism may be reversible or irreversible and it is often associated with diapause. In the case of reversible changes, individuals of the overwintering generation change colour (usually from bright or green to more protective brown) in autumn but restore their usual colour in spring (e.g., in the pentatomids *Nezara viridula* and *Plautia crossota stali*; all references are shown in the review). In the case of irreversible changes, the colour cannot change after reaching the adult stage, and reproductive and overwintering generations simply differ in coloration. For seasonal morphological polyphenism, morphs differ in morphological traits (e.g., external structures, pubescence or thickness of cuticle).

In many heteropteran species, adults of both sexes overwinter prior to reproduction in a diapause state with undeveloped reproductive structures. In some species, however, males may have mature sperm and copulation not only takes place during the winter, but also may increase chances of survival in females (e.g., in the pentatomid *Menida scotti*). In a number of flower bugs (Anthocoridae), only females normally survive winter. Adults of the late-autumn generation of *Orius* spp. copulate in autumn and males usually die prior or during the winter, whereas females survive, store sperm and produce eggs in the spring.

Freeze avoidance seems to be the principal cold tolerance strategy of heteropterans for survival of subzero winter temperatures. Removal of ice nucleators that initiate ice formation, synthesis of antifreeze proteins, and accumulation of sugars and polyols allows bugs to keep their body fluids liquid at low temperature. Supercooling point may change during the seasons being typically lower in the winter (e.g., in the acanthosomatid *Elasmotethus interstinctus* and the pentatomid *Graphosoma lineatum*).

Termination of the winter diapause can happen spontaneously or in response to changes of environmental conditions (e.g., day-length and/or temperature). Low temperature exposure does not seem to be required for diapause termination, especially in the species with facultative diapause. Under natural conditions, the intensity of diapause usually

decreases as the winter months pass and in the late winter most species are in quiescence rather than deep true diapause (e.g., in the fire bug *Pyrrhocoris apterus*). In some species, however, diapause seems to be maintained much longer (until the spring) by short day (e.g., in the belostomatid *Lethocerus deyrollei* and the coreid *Anasa tristis*).

In spring, resumption of normal development and feeding and start of reproduction in most species seem to be chiefly restricted by temperature conditions and availability of food. After winter, some species can also change body colour back to non-overwintering state (e.g., the pentatomid *Nezara viridula*) and/or have migratory flights from overwintering sites to breeding ones (e.g. many gerrids).

Summer adaptations of true bugs are also diverse. Duration of nymphal period is mostly controlled by temperature and food conditions but day-length has been shown to influence it too. Thus, shortening photoperiod is a precursor of approaching autumnal deterioration of environmental conditions and as such is used by some species to accelerate growth of nymphs and draw closer the moulting to the adult stage (e.g., in the pentatomid *Palomena prasina* and the fire bug *Pyrrhocoris apterus*). Day-length and temperature may also affect coloration of nymphs in some species, presumably participating in thermoregulation.

A few species of true bugs are known to have summer diapause, an adaptation that allows survival of the hot and, thus, unfavorable periods in mid-summer, better synchronization of the seasonal cycle with resources and/or maintenance of the univoltinism (e.g. in the scutellerid *Eurygaster integriceps* and the pentatomid *Picromerus bidens*).

In general, the thermophilic nature and high temperature requirements of true bugs influence their geographic distribution and limit number of annual generations.

In the preliminary eco-phylogenetic analysis we tried to find out whether particular families and infraorders of Heteroptera have typical overwintering (diapause) stage and wing morphs. To do so, the data on the known overwintering stage(s) and wing morphs were superimposed on the dendrograms of the phylogeny of Heteroptera.

In many families of true bugs, it is known that different member species overwinter in different stages. Thus, in nine out of 38 families included into analysis there are examples each representing one of all three (i.e. egg, nymphal, and adult) overwintering stages (e.g., Veliidae, Corixidae, Aphelocheiridae, Reduviidae, Tingidae, and Pentatomidae). However, within the four better studied infraorders (i.e. Gerromorpha, Nepomorpha, Cimicomorpha,

and Pentatomomorpha), the adult stage is the only known overwintering stage for 14 out of 38 analyzed families (e.g., Hebridae, Macroveliidae, Hydrometridae, Belostomatidae, Anthocoridae, Coreidae, Acanthosomatidae, and Cydnidae) and this stage may be considered typical (or dominant) overwintering stage for a few other families (e.g., Gerridae, Naucoridae, Tingidae, and Pentatomidae). Overwintering in the egg stage is typical for Mesoveliidae, Veliidae, Notonectidae, Saldidae, Reduviidae, and Miridae. The nymphal stage may perhaps be considered typical overwintering stage only in Reduviidae and Cimicidae, even though there are individual species in other families that overwinter in this stage too (e.g., in Veliidae, Ochteridae, Aphelocheiridae, Saldidae, Plataspidae, and Aradidae).

The distribution of different wing morphs shows a very complex pattern in Heteroptera. A full-winged (macropterous) morph is known in all 42 families included into analysis, except Cimicidae (and also Polycetenidae, which was not included). Complete or partial and constant or temporal wing reduction (as in brachypterous, micropterous, and apterous morphs) is known in 31 families included into analysis. It is believed to be mostly associated with the life style pattern of a species and more frequently observed in predators, parasites and/or species living under tree bark, on the soil surface or close to water (e.g. in Aenictopecheidae, Veliidae, Aphelocheiridae, Saldidae, Reduviidae, Cimicidae, Pyrrhocoridae, and Aradidae). The wing morphs are perhaps more diversely represented in Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, and Gerromorpha than in Nepomorpha and Pentatomomorpha.

It is suggested that secondary wing reduction (i.e. wing polyphenism/polymorphism) as well as different diapause patterns evolved independently and many times in different groups of Heteroptera.

In general, diverse seasonal adaptations such as facultative and obligate diapauses, winter and summer dormancies, different ecological and physiological strategies of cold survival, behavioral responses, seasonal polyphenism, migration, growth rate control strategies, etc. are widely used by Heteroptera species to survive and successfully utilize resources under conditions of pronounced seasonality typical for the Temperate Zone. This makes seasonal cycles and phenological patterns of true bug species very diverse and different from each other even when the species are phylogenetically close or occupy similar habitats.

**ВРЕМЕНА ГОДА:
РАЗНООБРАЗИЕ СЕЗОННЫХ АДАПТАЦИЙ
И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ КОНТРОЛЯ
СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ
(НЕТЕРОПТЕРА) В УМЕРЕННОМ КЛИМАТЕ**

А. Х. САУЛИЧ¹ и Д. Л. МУСОЛИН²

¹Лаб. энтомологии, Биологический институт Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, Россия

²Лаб. экологии насекомых, Сельскохозяйственный факультет Киотского университета, Киото, Япония

1. Введение

Термин «сезонные адаптации» очень широко используется в энтомологической и эколого-физиологической литературе. По смыслу он очень понятен, но нигде в литературе не дается его четкое определение. Недавно нами было предложено под *сезонными адаптациями* понимать *физиологические, биохимические, морфологические и поведенческие особенности, повышающие способность организмов выживать, максимально эффективно использовать ресурсы среды и формировать специфический тип годового цикла в условиях выраженной сезонности климата* (Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007).

К настоящему времени предложено несколько вариантов классификации сезонных адаптаций насекомых. Так, М. Таубер с соавторами разделяет все сезонные адаптации на три категории – покой, сезонные миграции и сезонный полифенизм – с дальнейшим подразделением каждой категории на адаптации, связанные с диапаузой, и не связанные с ней (Tauber et al., 1986; с. 20). В данной работе мы рассматриваем разнообразие сезонных адаптаций полужесткокрылых с точки зрения их экологической направленности и в той последовательности, в которой они проявляются в течение четырех сезонов года в зоне умеренного климата. Сама необходимость возникновения и эволюции сезонных адаптаций связана с историческим расселением насекомых из тропиков, где температура практически постоянна на протяжении года, в зону умеренного климата,

где насекомым пришлось столкнуться с выраженной сезонностью внешних условий. Так, например, годовая амплитуда средних температур в лесостепной зоне достигает почти 30 °С (рис. 1).

Полужесткокрылые, или клопы (Heteroptera) – один из крупнейших отрядов насекомых. Он включает более 38 000 видов из 75 семейств, которые встречаются повсюду, за исключением Антарктиды (Schuh, Slater, 1995). Богата фауна клопов пустынь и полупустынь (Кириченко, 1951), что определяется большой термофильностью и ксерофильностью этой группы насекомых.

На заре изучения фотопериодизма полужесткокрылым уделяли непропорционально мало внимания (Данилевский, 1961; Saunders, 1976). Однако, со временем ситуация стала исправляться во многом из-за практической важности представителей отряда (как вредителей, так и агентов биологического контроля) и благодаря исследованиям, выполненным преимущественно в России, Японии и США.

Среди сезонных адаптаций обычно рассматриваются четыре основные категории явлений, определяющие сезонный цикл насекомых:

– активное состояние и реакции, управляющие активным развитием, преимущественно его скоростью,

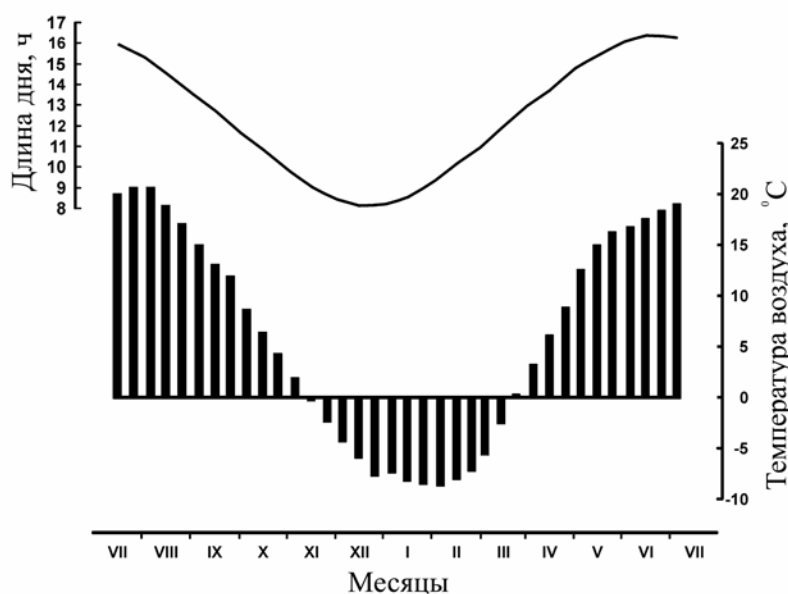


Рис. 1. Сезонная динамика температуры и длины дня в лесостепной зоне (заповедник “Лес на Ворскле”, Белгородская обл.). Температура по: Караушева (1980); длина дня по: Веck (1980).

- диапауза и реакции, управляющие формированием, протеканием и прекращением состояния физиологического покоя разной глубины,
- миграции и реакции, обеспечивающие активное избегание неблагоприятных условий путем перемещения в пространстве, и
- сезонный полифенизм и реакции, контролирующие сопутствующие морфологические и физиологические признаки (окраску, форму, размеры и пропорции частей тела, степень развития крыльев и др.), часто тесно связанные с состоянием диапаузы.

Покой и миграции – две основные стратегии, направленные на уход от неблагоприятных условий, но покой позволяет это сделать *во времени*, а миграции – *в пространстве* (Danks, 1987).

2. Экологическая характеристика полужесткокрылых

Большинство клопов принадлежит к наземным формам, но есть водные и околоводные группы. Наземные полужесткокрылые заселяют самые разные биотопы. Очень богата фауна клопов древесных пород и кустарников. Много видов встречается под корой деревьев, причем эту нишу занимают не только питающиеся древесными соками виды (подкорники, Aradidae), но и хищники. Чаще всего это клопы сем. Anthosoridae, охотящиеся за другими насекомыми, например, короедами. Здесь живут мицетофаги, питающиеся мицелием трутовиков. Зимой под отстающей корой находят убежище многие виды клопов, нередко образуя большие скопления (Lygaeidae и красноклопы, Pyrrhocoridae). Очень много клопов живет и питается на травянистых растениях. Наконец, большая группа клопов живет в почве и на ее поверхности.

Немало водных клопов обитает в толще воды, имея для такого образа жизни разнообразные приспособления – например, дыхательные трубки у водяных скорпионов (Nepidae) или воздушные полости у гладышей (Notonectidae). Некоторые виды живут на поверхности воды (водомерки, Gerridae); их тела покрыты густыми короткими несмачивающимися волосками. Водомерки скользят по поверхности воды, используя натяжение поверхностной пленки. В основном это пресноводные формы. Лишь специализированные водомерки подсем. Halobatinae приспособились к жизни на

поверхности океана и являются настоящими и единственными среди насекомых обитателями морских пространств. Они живут на поверхности океанов и морей, иногда в сотнях и тысячах километров от берега, питаются плавающими остатками беспозвоночных и откладывая яйца на плавающие предметы, перья птиц, выделения моллюсков (Andersen, 1982; Саулич, Мусолин, 2007).

Питание полужесткокрылых очень разнообразно. С помощью колюще-сосущего хоботка клопы прокалывают ткани растений, жертвы или хозяина. По одному каналу хоботка они вводят слюну, а по другому – всасывают пищу. Громадное большинство видов относится к фитофагам. У растительноядных форм чаще всего развита олиго- и полифагия. Кормом служат как вегетативные, так и генеративные части растения. Клопам свойственна полная универсальность потребления растительной пищи: низшими водорослями питаются гребляки (*Corixidae*), с лишайниками и мхами связана жизнь некоторых видов сем. *Microphysidae*, на папоротниках живут слепняки (*Miridae*), а на хвойных и высших цветковых растениях питается подавляющее большинство видов.

Пищей для многочисленных хищников служат различные мелкие беспозвоночные, их личинки и яйца.

Паразитизм также широко представлен у полужесткокрылых. Постоянными паразитами летучих мышей являются виды сем. *Polystenidae*. Эти высокоспециализированные паразиты приспособились жить среди меха хозяина. Временными паразитами теплокровных являются все виды сем. *Cimicidae*. Они питаются на грызунах, птицах, человеке, обычно сохраняя свои изначальные биотопы в дуплах деревьев, пещерах и норах животных.

Яйца полужесткокрылые откладывают в ткани растений (например, сем. *Miridae* и *Nabidae*), либо на поверхность растений или других предметов. Личинки (нимфы) ведут образ жизни, сходный с таковым взрослых клопов, и до превращения в имаго в зависимости от видовой принадлежности проходят от 3 до 5 возрастов. Типичное количество возрастов 5.

Для большинства регионов, где обитают полужесткокрылые, характерна четко выраженная смена сезонов года, поэтому температурные условия, пища, влажность и другие окружающие условия

благоприятны для развития только в ограниченный период года. Очевидно, что выживание пойкилотермных организмов в таких условиях возможно лишь при наличии специальных сезонных адаптаций, и в первую очередь, при чередовании периодов активного развития и покоя.

3. Активное развитие и вольтинизм

Активное развитие полужесткокрылых, как и всех живых организмов, особенно – пойкилотермных, находится под сильным влиянием температуры окружающей среды. Полужесткокрылые, в целом, являются теплолюбивыми насекомыми. К. Киритани (Kiritani, 1997) приводит средние значения температурного порога развития (T_0 , температура, ниже которой рост и активное развитие не происходят) для нескольких отрядов насекомых. По этим данным, T_0 полужесткокрылых ($+12,2 \pm 2,3$ °C) превышает T_0 всех прочих включенных в анализ отрядов, например, двукрылых ($+7,8 \pm 3,0$ °C), перепончатокрылых ($+9,2 \pm 3,0$ °C), чешуекрылых ($+10,4 \pm 2,4$ °C) и жесткокрылых ($+10,4 \pm 3,0$ °C). Однако и среди клопов есть виды с достаточно низким температурным порогом развития. Так, T_0 личиночного развития слепняка *Calocoris norwegicus* составила всего $+6,4$ °C (Purcell, Welter, 1990). T_0 может различаться у особей разных популяций, между полами в пределах одной популяции и у разных стадий развития. Например, у полушаровидного щитника *Megacopta punctissima* T_0 яиц ($+14,9$ °C) была выше, чем T_0 личинок I возраста ($+12,5$ °C у самок и $+13,2$ °C у самцов) и T_0 личинок V возраста ($+6,8$ °C у самок и $+8,6$ °C у самцов) (Tayutivutikul, Yano, 1990). У щитника *Graphosoma lineatum* T_0 яиц ($+14,9$ °C) была ниже, чем T_0 личинок ($+17,3$ °C, все возрасты) и T_0 созревания самок ($+23,4$ °C) (Мусолин, Саулич, 1995).

Многие виды полужесткокрылых развиваются довольно медленно и должны накопить достаточно большую сумму эффективных температур (СЭТ) – в среднем для отряда это $414,6 \pm 198,0$ гр.-дн. Для сравнения, СЭТ двукрылых составляет $290,8 \pm 111,8$ гр.-дн., перепончатокрылых – $213,7 \pm 91,5$ гр.-дн., чешуекрылых $463,3 \pm 153,5$ гр.-дн. и жесткокрылых – $540,8 \pm 461,6$ гр.-дн. (Kiritani, 1997).

Продолжительность полного жизненного цикла клопов (эмбриональная

и личиночная стадии и период созревания самок) зависит от многих факторов и в первую очередь от температуры и наличия или отсутствия обязательного периода покоя (диапаузы). Относительно короткие жизненные циклы характерны для слепняков. Так, *Calocoris angustatus* на юге Индии может давать за год 16 поколений продолжительностью от 19,3 дн. летом до 30,1 дн. зимой (Hiremath, Viraktamath, 1992). В то же время многие Reduviidae имеют очень продолжительные жизненные циклы. Например, только личиночное развитие бразильского клопа *Triatoma pseudomaculata* в лабораторных условиях (температура +19...+23 °C) занимало 12–22 месяца, а полный жизненный цикл составлял около 2 лет (Heitzmann-Fontenelle, 1972). У *Panstrongylus geniculatus* из Венесуэлы при температуре +26±3 °C эмбриональное и личиночное развитие продолжалось в сумме 9 месяцев, после чего имаго жили в среднем 8–9 месяцев (Cabello, Galindez, 1998).

Очень длинные жизненные циклы характерны и для некоторых водных клопов, особенно на севере. Так, *Aphelocheirus aestivalis* (Aphelocheiridae) в Норвегии требует 2 года для завершения личиночного развития и еще 1 год – для полового созревания имаго (Saettem, 1986). Для развития близкого к нему *Aphelocheirus vittatus* в Японии требуется 1 или 2 года (Ishida, Yoshiyasu, 2004). Соответственно, у таких видов велика и необходимая для развития СЭТ. Например, у *A. vittatus* с момента откладки яиц до окрыления имаго она составила 1789 гр.-дн. при $T_0 + 10,2$ °C (Ishida, Yoshiyasu, 2004).

Температурные параметры активного развития (такие, как СЭТ, T_0), продолжительность жизненного цикла, включающего активную жизнедеятельность и период покоя, а также местные климатические условия в совокупности определяют тип сезонного цикла и вольтинизм популяции.

Сезонное развитие может быть *гетеродинамным* (при наличии выраженного периода покоя в сезоне) или *гомодинамным* (непрерывное развитие поколений, без периода покоя; нередко встречается на юге умеренной зоны и ближе к тропикам, где виды, видимо, активно размножаются круглый год).

Вольтинизм популяции определяет количество ежегодных поколений, реализуемых популяцией в определенной части видового ареала. Для полужесткокрылых характерны все 4 известных типа вольтинизма:

- *моновольтинизм* (одно поколение в год; все виды с облигатной диапаузой и многие популяции видов с факультативной диапаузой, особенно в северной части ареала),
- *бивольтинизм* (два поколения в год; виды с факультативной диапаузой),
- *поливольтинизм* (более двух поколений в год; виды с факультативной диапаузой),
- *семивольтинизм, или многолетний цикл* (развитие одного поколения занимает больше одного календарного года; некоторые клопы–подкорники, хищницы).

В отдельных случаях рано окрылившиеся имаго 1-го поколения не формируют диапаузу, а успевают дать 2-е поколение, тогда как окрылившиеся позже имаго того же 1-го поколения сразу формируют диапаузу, не приступив к репродукции. В этом случае считается, что популяция имеет частичное 2-е поколение. У одной и той же популяции вольтинизм может варьировать и в разные годы.

Включение большого количества сезонных адаптаций в сезонные циклы полужесткокрылых приносит огромное биологическое разнообразие в сезонные схемы и позволяет эффективно использовать ресурсы среды обитания при выраженной сезонности климата.

4. Осенняя подготовка к зимовке: зимняя диапауза и сопряженные явления

Основные адаптации насекомых, являющихся пойкилотермными организмами, в осенне-зимний период направлены на выживание в условиях негативного воздействия низких температур и связанного с ними длительного отсутствия корма. Большинство насекомых переживают зиму в состоянии покоя разной глубины. Наиболее изученным и, видимо, самым распространенным типом покоя у насекомых является диапауза. Подготовка к диапаузе начинается заблаговременно, иногда за недели до похолодания, а в некоторых случаях и раньше, когда условия внешней среды еще достаточно комфортны для активной жизнедеятельности. В это время идет интенсивное питание и накопление резервных веществ; в организме на разных уровнях происходят постепенные изменения, обязательные при переходе в состояние физиологического покоя.

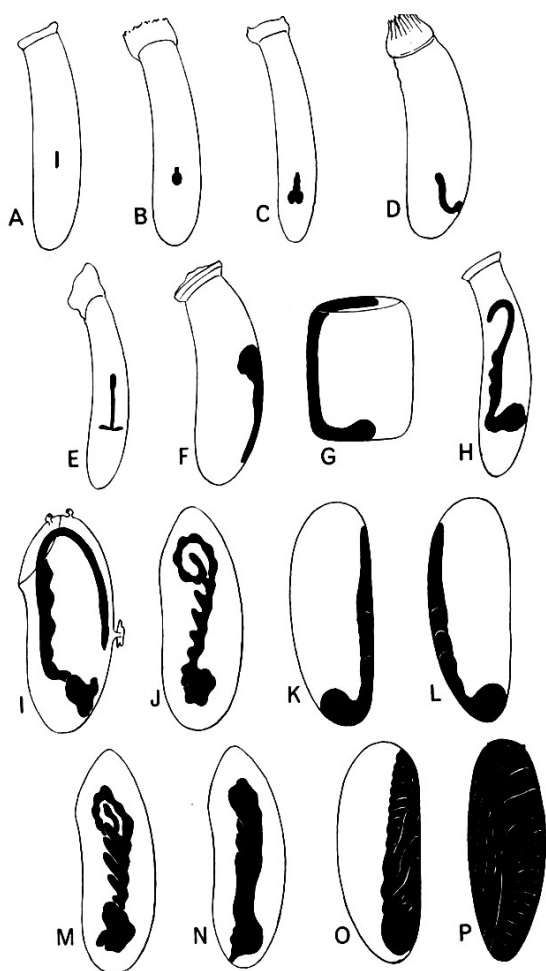


Рис. 2. Приуроченность диапаузы к разным этапам эмбриогенеза у полужесткокрылых (по: Cobben, 1968).

A – *Plagiognathus arbustorum* (Miridae);
 B – *Megalocoleus molliculus* (Miridae);
 C – *Pantilius tunicatus* (Miridae);
 D – *Loricula elegantula* (Microphysidae);
 E – *Leptopterna ferrugata* (и большинство Miridae);
 F – *Coranus subapterus* (Reduviidae);
 G – *Picromerus bidens* (Pentatomidae);
 H – *Himacerus apterus* (Nabidae);
 I – *Myrmus miriformis* и *Chorosoma schillingi* (Rhopalidae);
 J – *Halosalda lateralis* (Saldidae);
 K – *Notonecta lutea* (Notonectidae);
 L – *Notonecta maculata* (Notonectidae);
 M – *Saldula marginalis* (Saldidae);
 N – *Saldula littoralis* (Saldidae);
 O – *Notonecta reuteri* (Notonectidae);
 P – *Nysius thymi* (Lygaeidae).

Диапауза у полужесткокрылых может наступать на разных стадиях развития от яйца до имаго, в связи с чем она может быть эмбриональной, личиночной или имагинальной (=репродуктивной). Нередко даже в пределах одной онтогенетической стадии проявляется четкая привязка диапаузы к определенному этапу онтогенеза. Так, эмбриональная диапауза у различных видов полужесткокрылых формируется на разных стадиях развития зародыша (рис. 2), причем она может различаться даже у близких в систематическом отношении видов. Например, у гладыша *Notonecta lutea* она наступает на более ранней стадии эмбриогенеза, чем у *Notonecta reuteri*. В то же время у 13 исследованных представителей сем. Miridae диапауза наступает практически одновременно – в период образования зародышевой полоски (*germ-band stage*; Cobben, 1968, p. 294).

Каждый вид, как правило, диапаузирует и, соответственно, зимует один раз и на строго определенной стадии. Зимовка на другой (недиапаузирующей) стадии обычно оказывается малоуспешной и в зоне с резко выраженной сезонностью климата, как

правило, приводит к гибели насекомого. В литературе есть лишь немного указаний на возможность одновременной зимовки насекомых из одной популяции на разных стадиях жизненного цикла (например, *Ischnodemus sabuleti*, Lygaeidae; Tischler, 1960; *Chiloxanthus pilosus*, Saldidae; Cobben, 1968). Некоторые виды клопов имеют многолетние циклы развития, поэтому зимуют более одного раза и обычно на разных стадиях жизненного цикла (например, Aradidae, Aphelocheiridae и Reduviidae; табл. 1).

Таблица 1. Онтогенетическая приуроченность зимней диапаузы и количество периодов покоя в жизненных циклах полужесткокрылых

| Источник | Кол-во видов (сем.) | Распределение видов (в %) при разном количестве зимних диапауз (периодов покоя) в жизненном цикле | | | | | Две диапаузы |
|------------------------------|---------------------|---|---------|-------|-----|---------------|--------------|
| | | Одна диапауза | | | | Разные стадии | |
| | | Диапаузирующая стадия | | | | | |
| | | Яйцо | Личинка | Имаго | | | |
| Hertzel (1982)* | 68 (5) | 1,5 | 5,9 | 92,6 | – | – | |
| Ruberson et al., 1998** | 57 (7) | 28,1 | 1,7 | 68,5 | – | 1,7 | |
| Мусолин, Саулич, неопубл.*** | 163 (27) | 19,0 | 4,3 | 69,9 | 3,7 | 3,1 | |

* – только надсем. Pentatomoidae (сем. Plataspidae, Cydnidae, Scutelleridae, Pentatomidae и Acanthosomatidae) Центральной Европы.

** – только хищные клопы.

*** – рабочая база данных по сезонным циклам полужесткокрылых; все семейства.

Из 163 видов полужесткокрылых, проанализированных по литературным данным, подавляющее большинство (почти 70%) зимует на стадии имаго (табл. 1). Значительно меньше видов (19,0%) зимует на стадии яйца, и лишь 4,3% – на стадии личинки. Совсем невелики доли видов, способных зимовать на разных стадиях жизненного цикла (3,7%) или имеющих длительные циклы и, соответственно, зимующих дважды (3,1%). Проводившиеся ранее аналогичные анализы охватывали меньшее количество видов (Hertzel, 1982; Ruberson et al., 1998). В целом, они выявляли похожие тенденции, например, явное доминирование в отряде имагинальной диапаузы. Низкая доля видов с эмбриональной диапаузой в данных по центрально-европейской фауне (Hertzel, 1982) объясняется тем, что в анализ не были включены Miridae – семейство с огромным количеством видов, зимующих на стадии яйца.

4.1. Индукция диапаузы

Диапауза 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 может присутствовать не в каждом поколении. У представителей полужесткокрылых обнаружены оба типа диапаузы (табл. 2).

Тип диапаузы (облигатная или факультативная) обычно является видовым признаком у полужесткокрылых. Однако в некоторых случаях, когда исследовались несколько географических популяций одного вида, были обнаружены примеры внутривидовой широтной изменчивости механизма контроля вольтинизма и типа диапаузы. В пределах одного вида, у северных популяций склонность к формированию диапаузы может быть выражена сильнее, и нередко северные популяции целиком состоят из особей с облигатной диапаузой. Южнее обитают гетерогенные популяции, проявляющие и факультативную, и облигатную диапаузы. На юге обычно преобладают популяции с факультативной диапаузой или с резко выраженной тенденцией к бездиапаузному развитию. Так, популяции *Anthocoris nemorum* (Anthocoridae) из Шотландии (56° с.ш.) и Южной Англии (51° с.ш.) проявили разную склонность к формированию диапаузы. У северной популяции диапауза облигатная, у южной – факультативная. Даже самый длинный день (22 ч света в сутки) и высокая температура (+25°C) не подавляли индукцию диапаузы у особей северной популяции – она формировалась обязательно у всех клопов. Эти наследственно обусловленные различия географических популяций вызвали разные сезонные стратегии – моновольтинную у северной и бивольтинную у южной популяции (Parker, 1975).

Гетерогенные по вольтинизму популяции этого вида обнаружены также в Германии, где до 80% самок первого поколения диапаузируют независимо от внешних условий, и только 20% размножаются в том же году (Lauenstein, 1977).

В окрестностях Парижа (49° с.ш.) *A. nemorum* дает 3 поколения (Herard, Chen, 1985). Зимуют оплодотворенные самки. По мнению авторов, зимовка происходит в активном состоянии, а развитие ооцитов сдерживается лишь пониженными зимними температурами. Однако наблюдения и экспериментальные данные самих

Таблица 2. Примеры видов полужесткокрылых с облигатной и факультативной (фотопериодически индуцируемой) зимней диапаузой

| Облигатная диапауза (моновольтинный сезонный цикл) | Факультативная диапауза (моно- и поливольтинный сезонный цикл) |
|--|---|
| Эмбриональная диапауза | |
| <i>Leptopterna dolobrata</i> и <i>Calocoris roseomaculatus</i> (Miridae: Braune, 1971, 1973) | <i>Cavelerius saccharivorus</i> (Lygaeidae: Hokyō et al., 1983) |
| <i>Picromerus bidens</i> (Pentatomidae: Larivière, Laroche, 1989; Musolin, Saulich, 2000) | <i>Pseudatomoscelis seriatus</i> (Miridae: Gaylor, Sterling, 1977) |
| | <i>Trigonotylus coelestialium</i> (Miridae: Okuyama, 1982; Kudo, Kurihara, 1988, 1989) |
| | <i>Alydus calcaratus</i> (Alydidae: Musolin et al., 1999) |
| Личиночная диапауза | |
| <i>Coptosoma scutellatum</i> (Plataspidae: Saulich, Musolin, 1996) | <i>Poecilocoris lewisi</i> (Scutelleridae: Tanaka et al., 2002) |
| Имагинальная диапауза | |
| <i>Eurygaster integriceps</i> (Scutelleridae: Викторов, 1967) | <i>Lygus lineolaris</i> и <i>Lygus borealis</i> (Miridae: Gerber, Wise, 1995) |
| <i>Coreus marginatus</i> (Coreidae: Saulich, Musolin, 1996) | <i>Arma custos</i> (Pentatomidae: Волкович, Саулич, 1994) |
| <i>Palomena prasina</i> (Pentatomidae: Saulich, Musolin, 1996) | <i>Podisus maculiventris</i> (Pentatomidae: Горышин и др., 1988a) |
| | <i>Jalysus wickhami</i> (= <i>Jalysus spinosus</i>) (Berytidae: Elsey, 1974) |
| | <i>Orius</i> spp. (Anthocoridae: van den Meiracker, 1994; Ito, Nakata, 1998a, 1998b; Ruberson et al., 1991; 1998) |
| | <i>Anasa tristis</i> (Coreidae: Nechols, 1988) |
| | <i>Pyrrhocoris apterus</i> (Pyrrhocoridae: Hodek, 1968; Saulich et al., 1994) |
| | <i>Corythucha cydoniae</i> (Tingidae: Neal et al., 1992) |
| | <i>Riptortus clavatus</i> (Alydidae: Numata, Hidaka, 1982; Numata, 1985) |
| | <i>Neacoryphus bicrucis</i> (Lygaeidae: Solbreck, 1979) |
| | <i>Lygaeus equestris</i> (Lygaeidae: Solbreck, Sillén-Tullberg, 1981) |
| | <i>Nabis americanoferus</i> и <i>N. roseipennis</i> (Nabidae: Yeorgan, Barney, 1996) |

авторов противоречат такой трактовке, поскольку при отсутствии диапаузы в зимовку уходили бы разные стадии развития *A. nemorum*. В действительности авторы не находили ни одной личинки осенью после сентября, а самки, собранные в местах зимовки, не откладывали яиц, хотя были оплодотворенными. Кроме того, зимующие самки, перенесенные в октябре в лабораторные условия (16 ч света, +20°C), начинали яйцекладку лишь спустя месяц, находясь в благоприятных для развития условиях. В более поздних пробах период до начала яйцекладки постепенно уменьшался и в январе составил всего 7 дней, при этом доля размножающихся самок в последовательных пробах возрастала от 53% в октябре до 90% в январе. Все это свидетельствует о происходящих процессах реактивации диапаузирующих самок. Таким образом, южная популяция из окрестностей Парижа проявляет лабильную факультативную диапаузу.

4.1.1. Длина дня

В качестве внешних сигналов, индуцирующих наступление диапаузы, могут выступать различные факторы абиотической и биотической природы. Длина дня, как основной сигнал приближающихся изменений условий окружающей среды, используется для регуляции сезонного развития большинством насекомых. Роль этого фактора особенно ярко прослеживается у видов, завершающих за сезон более двух–трех поколений. Например, травяной клоп *Lygus hesperus* (Miridae) в зависимости от местных температурных условий производит от 3 до 5 поколений в течение года (в Калифорнии, 35,5° с.ш., – 3; Beards, Strong, 1966). Последние поколения обычно перекрываются, но, независимо от принадлежности к тому или иному поколению, все клопы в начале октября формируют диапаузу (рис. 3). Наступление диапаузы контролируется длиннодневной *фотопериодической реакцией* (ФПР) с порогом (=критическим фотопериодом) около 12,5 ч при температуре +27 °С. Но диапауза у этого вида непродолжительная: в течение ноября доля диапаузирующих особей в природе стремительно снижается, и в январе все клопы становятся физиологически активными. Уже в декабре отмечаются первые яйцекладки. Таким образом, диапауза продолжается немногим более одного месяца. Климатические условия Калифорнии, где круглый год среднесуточная температура воздуха не

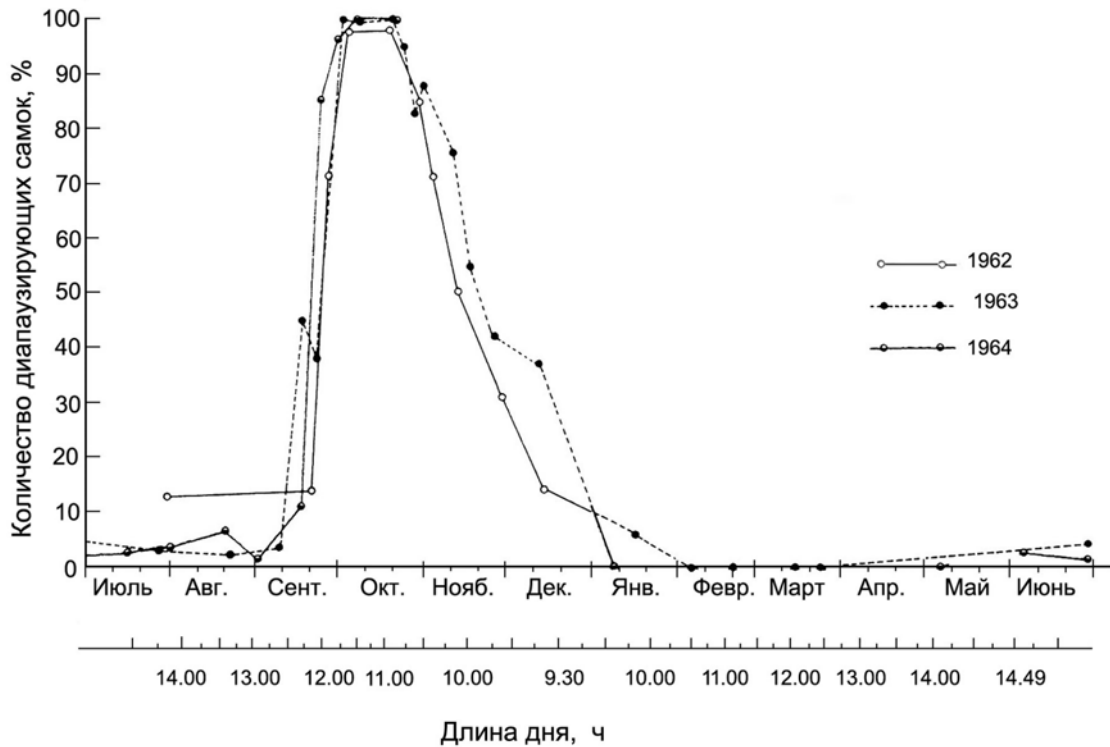


Рис. 3. Формирование диапаузы у *Lygus hesperus* (Miridae) в Калифорнии (США, 35,5° с.ш.; по: Beards, Strong, 1966).

опускается ниже +10 °С, позволяют клопам сохранять активность и размножаться на протяжении почти всего года, однако при наступлении короткого дня они формируют диапаузу. Здесь отчетливо проявляется еще одна, не менее важная функция диапаузы – синхронизирующая. Именно диапауза выравнивает возрастной состав популяции после завершения зимовки, создавая благоприятную ситуацию для встречи полов.

Сходную сезонную стратегию проявляют популяции *Lygus lineolaris* (Miridae) в штате Миссисипи (33,5° с.ш.; Snodgrass, 2003). Первые диапаузирующие имаго появляются в начале сентября, а в октябре диапаузируют все клопы. Имагинальная диапауза индуцируется длиной дня менее 12,5 ч. В конце ноября количество диапаузирующих особей начинает уменьшаться, самки постепенно созревают и начинают откладывать яйца. Многолетняя средняя температура декабря составляет +12,2 °С. С учетом дневных максимумов, такие температурные условия вполне благоприятны для активной жизнедеятельности клопов, тем не менее, все клопы уходят в диапаузу, хотя и непродолжительную. В более холодных районах умеренной зоны диапауза длится значительно дольше.

Восприятие фотопериодических сигналов осуществляется на определенной для вида *чувствительной стадии*, обычно непосредственно предшествующей той, на которой эта информация реализуется. К настоящему времени показано, что чувствительность к длине дня может проявляться на любой стадии от яйца до имаго или охватывать несколько стадий. Эмбриональная диапауза, как правило, определяется условиями содержания материнского поколения, при этом ответственными за ее формирование могут быть и взрослые особи, и личинки разных возрастов. При личиночной диапаузе длину дня воспринимают сами же личинки, но обычно в предшествующих диапаузе возрастах. Наибольшее разнообразие в приуроченности чувствительной стадии обнаружено в случае имагинальной диапаузы. Так, фотопериодическую информацию у некоторых видов могут воспринимать личинки всех возрастов или личинки только старших возрастов. У других видов чувствительность сохраняется и на имагинальной стадии, а в некоторых случаях эта способность свойственна исключительно имаго. Таким образом, даже при одинаковом типе диапаузы (например, эмбриональная или имагинальная) чувствительная стадия может быть приурочена к разным этапам онтогенеза и иметь разную продолжительность (табл. 3).

С продолжительностью и положением чувствительной стадии в онтогенезе связан сам характер сезонного развития и приспособительные

Таблица 3. Чувствительные к длине дня стадии развития при фотопериодической индукции зимней диапаузы у некоторых видов полужесткокрылых

| Тип диапаузы (диапаузирующая стадия) | Чувствительная к длине дня стадия | Примеры |
|---|--|---|
| Эмбриональная диапауза | Личинки (самок) младших возрастов родительского поколения Личинки (самок) старших возрастов родительского поколения | <i>Pseudatomoscelis seriatus</i> (Miridae: Gaylor, Sterling, 1977) <i>Lygocoris pabulinus</i> (Miridae: Blommers et al., 1997) |

| | | |
|----------------------------------|--|---|
| | Имаго родительского поколения | <i>Nysius groenlandicus</i> (Miridae: Böcher, 1975) <i>Trigonotylus coelestialium</i> (Miridae: Okuyama, 1982; Kudo, Kurihara, 1988, 1989) |
| Личиночная диапауза | Личинки | <i>Carbula humerigera</i> (Pentatomidae: Kiritani, 1985b) <i>Poecilocoris lewisi</i> (Scutelleridae: Miyawaki et al., 2003) |
| Имагинальная диапауза | Личинки | <i>Orius sauteri</i> и <i>O. minutus</i> (Anthocoridae: Ito, Nakata, 1988a) |
| | Личинки, начиная с III возраста | <i>Podisus maculiventris</i> (Pentatomidae: Волкович и др., 1991) |
| | Личинки последнего (V) возраста | <i>Aquarius paludum</i> (Gerridae: Inoue, Harada, 1997) |
| | Личинки последних (IV и V) или последнего (V) возраста и имаго | <i>Anasa tristis</i> (Coreidae: Fielding, 1988) <i>Dolycoris baccarum</i> (Pentatomidae: Перепелица, 1971) <i>Jalysus wickhami</i> (= <i>Jalysus spinosus</i>) (Berytidae: Elsey, 1974) <i>Lygaeus equestris</i> (Lygaeidae: Solbreck, Sillén-Tullberg, 1981) <i>Notonecta undulata</i> (Notonectidae: Vanderlin, Streams, 1977) <i>Orius insidiosus</i> (Anthocoridae: Ruberson et al., 2001) <i>Pyrrhocoris apterus</i> (Pyrrhocoridae: Hodek, 1968; Волкович, Горьшин, 1978) <i>Riptortus clavatus</i> (Alydidae: Kobayashi, Numata, 1993) |
| | Личинки последнего возраста и очень молодые имаго | <i>Oncopeltus fasciatus</i> (Lygaeidae: Dingle, 1974a) |
| | Главным образом имаго | <i>Arma custos</i> (Pentatomidae: Саулич, Волкович, 1996) <i>Eysarcoris lewisi</i> (Pentatomidae: Hori, Kimura, 1993) |

возможности вида. Это особенно ярко проявляется при искусственном перемещении насекомых в несвойственные для них условия. Так, два вида – щитник *Podisus maculiventris* (из США, 38° с.ш.)

и соевый клоп *Riptortus clavatus* (Alydidae; из Японии, 35° с.ш.) имеют большое сходство в параметрах развития (сумма температур для развития одного поколения, имагинальная диапауза, контролируемая термостабильной ФПР с порогом около 13 ч). Однако, у подизуса индукция диапаузы определяется условиями, действующими на личинок, начиная с III возраста и имаго, а у риптортуса – в основном условиями, действующими на имаго (Numata, 1985). Поэтому возможности сформировать диапаузу в природных условиях лесостепной зоны России (50 ° с.ш.), куда они были интродуцированы, оказались у них разными. Активное развитие двух указанных видов проходило сходным образом: они завершали два поколения, а короткий день наступал для них в начале сентября. Имаго риптортуса второго поколения, окрыляющиеся в это время, воспринимали короткий день и после преддиапаузного питания уходили в зимовку (Musolin et al., 2001). Имаго подизуса оставались активными. Для формирования у них диапаузы в короткодневные условия должны попадать личинки уже в III возрасте, тогда и все дальнейшее развитие отодвигается на более поздние сроки (сентябрь или даже октябрь). Однако температурные условия в это время уже выходят за рамки благоприятных, и личинки не способны достичь стадии имаго, единственной, способной зимовать (Саулич, 1994).

Чувствительная стадия является обязательным компонентом ФПР. В этот период ежедневные фотопериодические сигналы накапливаются, образуя так называемый *пакет фотопериодической информации*. Число фотопериодических циклов, вызывающее диапаузу 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 завершения фотопериодической индукции диапаузы или активного состояния после наступления альтернативной длины дня и вместе с фотопериодическим порогом является важным элементом ФПР насекомых.

Процесс накопления фотопериодических сигналов изучен лишь у немногих видов полужесткокрылых, но во всех случаях определенное состояние, будь то диапауза или активное развитие, достигается только при накоплении соответствующего короткодневного (КД) или длиннодневного (ДД) пакета фотопериодической информации. Экспериментально определенные пакеты КД

информации *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) (Волкович, Горышин, 1978) и *Podisus maculiventris* (Pentatomidae) (Волкович и др., 1991) оказались одинаковыми и составили 10–11 дней, однако у первого вида фотопериодический пакет термостабилен, как и у большинства исследованных в этом плане насекомых, а у второго вида – термозависим. Для индукции диапаузы при более высокой температуре десяти-одиннадцати дней пребывания *P. maculiventris* 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 пакета КД информации. При +24 °С продолжительность личиночного развития сокращается до 21 дня, а при +28 °С – до 16 дней. С учетом того, что личинки приобретают чувствительность к длине дня только с III возраста, необходимая для индукции диапаузы сумма КД сигналов успевают накопиться только у небольшой части особей (Волкович и др., 1991).

У подавляющего большинства полужесткокрылых активное развитие или диапауза формируется в ответ на константные значения длины дня. Однако для некоторых видов важна динамика длины дня. Впервые роль фактора постепенности в детерминации состояния диапаузы у клопов была выявлена при исследовании сезонного развития водомерок рода *Gerris* (Gerridae; Vepsäläinen, 1971). Позже реакция на изменение длины дня была подробно исследована и у японских водомерок (Harada, Numata, 1993). Роль этого фактора в регуляции сезонного развития будет рассмотрена ниже.

Репродуктивная диапауза *Neacoryphus bicrucis* (Lygaeidae) определяется условиями содержания личинок II–V возрастов (Solbreck, 1979). При постоянных фотопериодических режимах и в ДД, и в КД клопы активно размножаются, не формируя диапаузы. Для индукции диапаузы необходима смена ДД на КД на личиночной стадии. При этом важную роль играет и абсолютное значение исходного и конечного режимов, и “шага” сокращения длины дня. При сокращении длины дня на 6 ч с 16 до 10 ч диапаузу формировали почти все особи, а при сокращении на 4 ч с 18 до 14 ч – только 1,3% (табл. 4). Реакция на сокращающийся день, вероятно, позволяет этому мигрирующему виду формировать диапаузу,

опираясь не столько на генетически закрепленный порог ФПР, сколько на динамику длины дня именно в той местности, где находятся особи.

Таблица 4. Индукция диапаузы у *Neacoryphus bicrucis* (Lygaeidae) в разных фотопериодических условиях (по: Solbreck, 1979)

| Фотопериодический режим* | Доля диапаузирующих особей, % | Количество особей |
|-----------------------------|-------------------------------|-------------------|
| Постоянная длина дня | | |
| 14 ч | 0,0 | 30 |
| 12 ч | 0,0 | 35 |
| 10 ч | 4,9 | 41 |
| Сокращение длины дня на 6 ч | | |
| 16 ч → 10 ч | 95,8 | 24 |
| Сокращение длины дня на 4 ч | | |
| 18 ч → 14 ч | 1,3 | 76 |
| 16 ч → 12 ч | 77,3 | 44 |
| 14 ч → 10 ч | 76,9 | 39 |
| Сокращение длины дня на 2 ч | | |
| 14 ч → 12 ч | 62,5 | 40 |
| 12 ч → 10 ч | 27,8 | 36 |

* – Все изменения режима осуществлялись в IV личиночном возрасте. Температура +23 °С. Популяция из Айовы (США, 41,5 °с.ш.).

4.1.2. Температура

Роль температуры как главного фактора в индукции диапаузы показана для немногих видов насекомых. Наиболее отчетливо ее роль в качестве индуктора диапаузы проявляется у тропических мух (Denlinger, 1986). Для насекомых умеренных широт, вероятно, большее значение имеет ее модифицирующее влияние на параметры ФПР. Хотя все факторы внешней среды оказывают большее или меньшее воздействие на ФПР, наиболее сильный эффект у большинства видов вызывает именно температура. Низкая температура обычно усиливает тенденцию к формированию зимней диапаузы, что у одних видов проявляется в области порога, у других – в условиях короткого и длинного дня. Крайне высокие температуры могут подавлять реакцию на длину дня и в некоторых случаях полностью предотвращать наступление диапаузы.

Например, значение порога ФПР *Pyrrhocoris apterus* в диапазоне температуры от +20 до +27 °С изменяется примерно на один

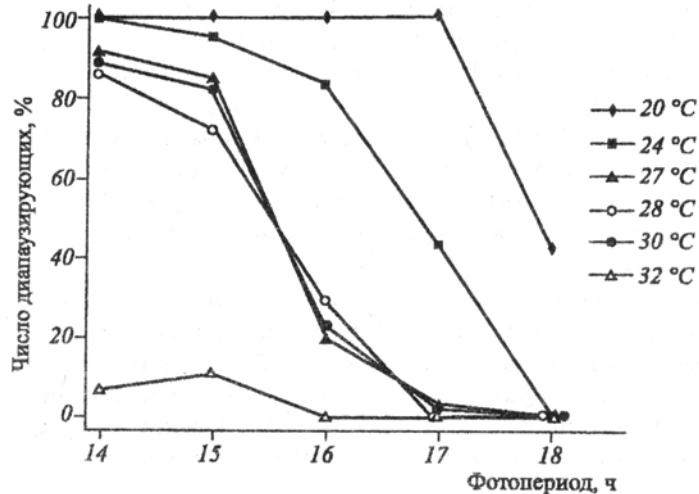


Рис. 4. Влияние постоянной температуры на фотопериодическую реакцию *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) из Белгородской обл. (по: Саулич, неопубл.).

час при изменении температуры на 5 °C (рис. 4). При дальнейшем повышении температуры эта закономерность нарушается, и критический фотопериод остается практически стабильным. Крайне высокая температура +32 °C подавляет ФПР, в результате количество диапаузирующих клопов даже в коротком дне не превышает 10%. Самая низкая из испытанных температур усиливает склонность к диапаузе, и почти половина особей уходит в диапаузу даже при длинном дне. Эффект низкой температуры может быть очень сильным. Кратковременное воздействие холодом (+2...+6 °C) в течение только двух дней индуцировало диапаузу у части особей даже в длиннодневных условиях (Hodek, 1971a).

В отличие от клопа солдатака, у щитника *Podisus maculiventris* фотопериодический порог, индуцирующий диапаузу, остается практически одинаковым при изменении температуры от +17,5 до +25,5 °C, но доля диапаузирующих особей в короткодневной части фотопериодической шкалы уменьшается (рис. 5).

Большое значение для проявления ФПР имеет ее температурный оптимум, который определяет эффективность ФПР в природных условиях. Чем шире его диапазон, тем большее значение в регуляции сезонного развития приобретает длина дня. Диапазон температур, при котором адекватно проявляется реакция на длину дня, очень сильно различается у разных видов. Вероятно, он

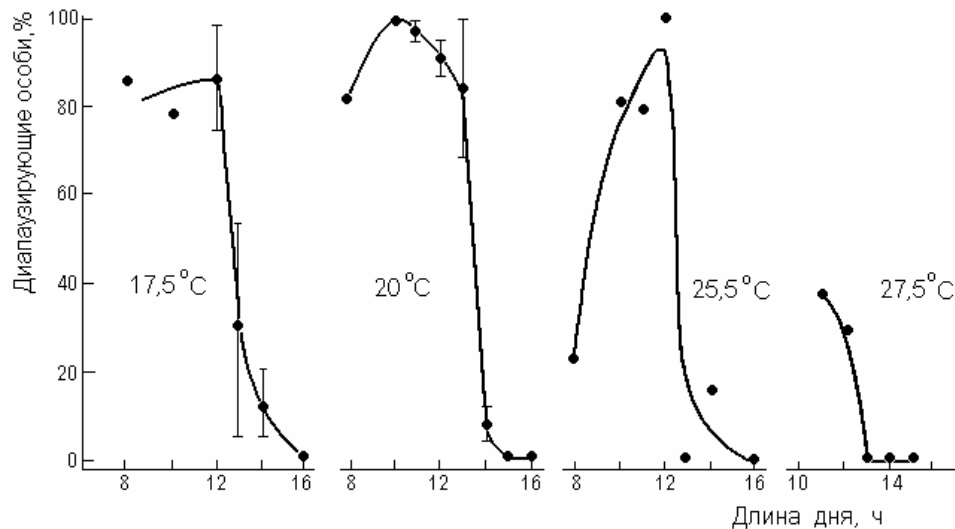


Рис. 5. Влияние постоянной температуры на фотопериодическую реакцию *Podisus maculiventris* (Pentatomidae) (по: Горышин и др., 1988а). Вертикальные штрихи – диапазон значений в разных повторностях опыта.

формируется в тесной взаимосвязи с другими внешними факторами, имеющими критическое значение. Например, у хищного клопа *Arma custos* (Pentatomidae) узкий температурный оптимум ФПР (рис. 6), приуроченный к области высокой температуры, допускает активное развитие даже в условиях длинного дня только при температуре выше +27 °С (Волкович, Саулич, 1994). В этом одна из причин невозможности реализовать поливольтинное развитие в лесостепной зоне, несмотря на то, что наступление диапаузы контролируется внешними условиями (Саулич, Волкович, 1996). Возможно, переход к моновольтинному циклу *A. custos* связан с ограниченным периодом наличия корма. Известно, что эти клопы питаются личинками листоедов, большинство из которых в умеренных широтах завершает только 1 поколение и уже в августе уходит на зимовку.

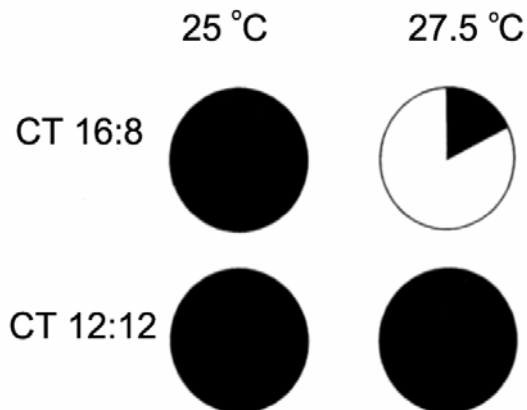


Рис. 6. Роль фотопериода и температуры при индукции диапаузы у *Arma custos* (Pentatomidae) из Белгородской обл. (по: Волкович, Саулич, 1994). Темные секторы – диапаузирующие самки, светлые – активные самки.

Сходная регуляция сезонного развития прослеживается у японского клопа *Dybowskyia reticulata* (Pentatomidae; Nakamura, Numata, 1998). Температурный оптимум ФПР этого вида сдвинут в область высоких температур. Адекватный ответ на длину дня проявляется только при температуре +27,5 °С и выше. Понижение температуры даже до +25 °С вызывает диапаузу у всех особей, независимо от фотопериода. В Осаке (34,7° с.ш.) в прохладные годы *D. reticulata* завершает только 1 поколение, в более теплые – 2. Относительно низкая летняя температура (+25 °С и ниже) отключает физиологический механизм реакции на длину дня, и все особи вне зависимости от длины дня и сроков окрыления формируют диапаузу. Необходимость ограничения числа поколений вызвана тем, что *D. reticulata* – узкий олигофаг, питающийся семенами зонтичных, которые доступны непродолжительное время летом, а в начале сентября уже опадают (Nakamura, Numata, 1998).

Таким образом, температура играет важную роль в индукции диапаузы. Однако не всегда удается отделить сигнальную функцию температуры от витальной, когда происходит прямое подавление процессов жизнедеятельности вследствие ее низкого уровня. Во многих случаях, особенно у 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. Так, яйцекладка *Orius albidipennis* (Anthocoridae) в Израиле (32° с.ш.) прекращается лишь на период с января по февраль, когда минимальная температура понижается до 0...+5 °С (Chyzik et al., 1995). Экспериментально было показано, что даже в эти холодные месяцы (вероятно, за счет более высоких дневных температур, превышающих +15 °С) протекает эмбриогенез и вылупляются личинки, однако они погибают в течение первых нескольких часов. Роль длины дня в контроле сезонного цикла у данной популяции не исследована, но авторы высказали предположение, что подавление яйцекладки обусловлено прямым действием низкой температуры и не является следствием наступления репродуктивной диапаузы, индуцируемой коротким днем (Chyzik et al., 1995). Отсутствие фотопериодической индукции диапаузы у *O. albidipennis* подтверждается и данными с Канарских островов (van den Meiracker, 1994). Вероятно, зимнее состояние самок в данном случае следует рассматривать как оцепенение (*quiescence*).

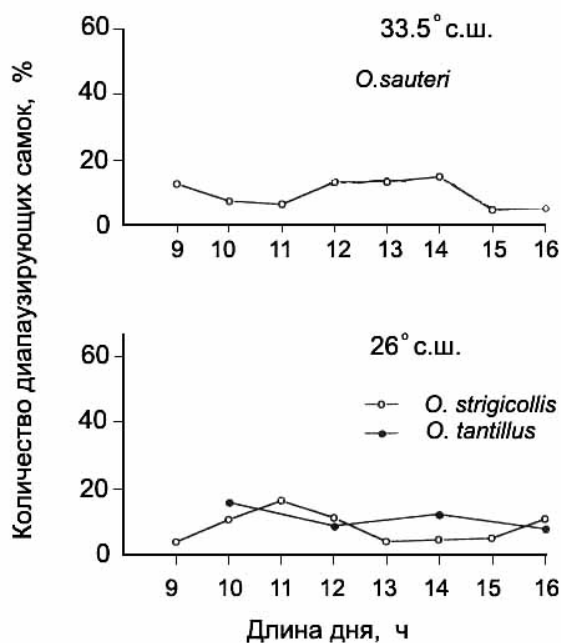


Рис. 7. Фотопериодическая реакция *Orius sauteri*, *O. strigicollis* и *O. tantillus* (Anthocoridae), обитающих на разных широтах в Японии (по: Shimuzi, Kawasaki, 2001).

Температура +20 °С.

Ослабление роли длины дня в индукции зимовочного состояния и уменьшение значения самой диапаузы как формы проспективного покоя, вероятно, в целом характерно для южных популяций полужесткокрылых. Эта тенденция, например, ярко проявляется у представителей сем. Anthocoridae, хорошо исследованных на Японских островах. Так, на юге Японии доля диапаузирующих самок очень мала и в длиннодневных, и в короткодневных условиях (рис. 7), хотя севернее, в центре Японии, *O. sauteri* и *O. strigicollis* проявляют обычную ФПР длиннодневного типа (Shimizu, Kawasaki, 2001; Musolin et al., 2004). Полевые и лабораторные исследования показали, что *O. tantillus* не прекращает личиночное развитие и репродукцию на Окинаве (26° с.ш.) даже на период зимы, что свидетельствует об отсутствии диапаузы у южных популяций данного вида (Nakashima, Hirose, 1997).

4.1.3. Пища

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

У кружевницы *Gargaphia tiliae* (Tingidae) возраст листвы кормового растения (липы) влиял на репродукцию сильнее, чем длина

дня. При питании на молодой листве самки откладывали яйца, при питании на старой – нет, причем это касалось как перезимовавших, так и молодых самок (Hardin, Tallamy, 1992). Такая реакция позволяет регулировать вольтинизм, опираясь на состояние кормовой базы. Интересно, что у близкого вида *Gargaphia solani* подобная адаптация не обнаружена. Межвидовые различия, вероятно, связаны с особенностями кормовых растений этих клопов. Молодые листья липы появляются только в начале лета, и их старение свидетельствует о приближении конца вегетационного сезона и необходимости формирования диапаузы. В то же время, молодые листья на паслене (кормовом растении *G. solani*) появляются и в начале, и в середине лета, и их возраст не может быть использован как сезонный сигнал (Hardin, Tallamy, 1992).

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). При питании на диких крестоцветных (горчице), растения которой в начале лета отмирают, первое поколение окрыляется в середине июня, и большинство самок формируют диапаузу.

На всех культивируемых растениях, таких как редис, капуста, зеленые листья сохраняются значительно дольше, и большинство имаго 1-го поколения активно размножаются, а зимующий запас формируется за счет диапаузирующих имаго 2-го поколения, окрыляющегося 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. 8). Развитие личинок в июне проходило на фоне длинного дня и на разном корме шло синхронно. Но одновременно окрылившиеся самки на листьях были активными, отложили яйца и образовали второе поколение, а на семенах все сформировали диапаузу. Далее личинок 2-го поколения так же выращивали на листьях рапса, но все окрылившиеся в этих условиях самки были диапаузирующими. Таким образом, доминирующую роль играет все же фотопериод.

В лабораторных опытах (рис. 9) было показано, что пища выполняет сигнальную функцию только на фоне длинного дня, а в

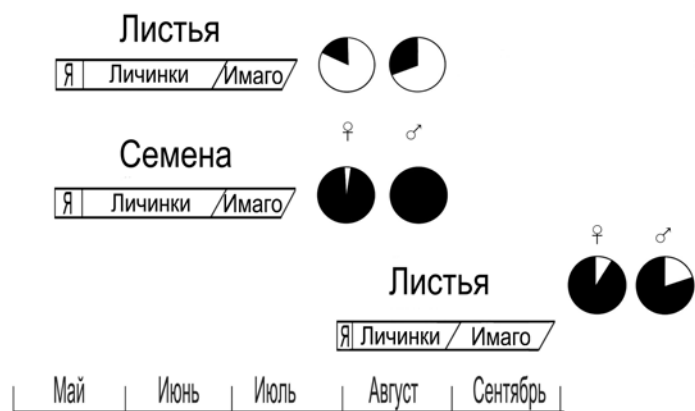


Рис. 8. Индукция диапаузы у самок *Eurydema rugosum* (Pentatomidae) в Осаке в зависимости от корма в условиях, близким к природным (по: Ikeda-Kikue, Numata, 2001).

На диаграммах: темные секторы – диапауза, светлые – активное развитие.

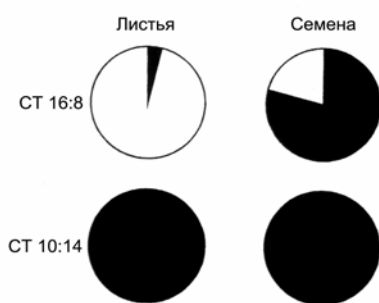


Рис. 9. Влияние фотопериода и пищи (листья или семена рапса) на индукцию диапаузы у самок *Eurydema rugosum* (Pentatomidae) в Осаке (по: Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004).

Темные сектора – диапаузирующие самки, светлые – активные самки. Температура +25 °С.

коротком дне независимо от пищи все самки уходят в диапаузу (Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004).

Роль кормового растения в индукции диапаузы известна для многих видов насекомых. Обычно недостаток или ухудшение его качества увеличивает тенденцию к наступлению диапаузы. Однако у *E. rugosum* условия питания, способствующие наступлению диапаузы (семена рапса), качественно не хуже листьев рапса, т.к. и выживаемость, и вес личинок, питавшихся семенами, был 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 вида. Доступность для питания только семян является экологическим сигналом приближения конца вегетационного сезона и необходимости формирования диапаузы.

Экспериментально показано, что диапауза, индуцированная коротким днем при питании листьями или семенами (короткодневная диапауза), по своим свойствам отличалась от диапаузы, сформированной клопами при питании семенами рапса в длиннодневных условиях (“пищевая” диапауза). Короткодневная диапауза

прекращалась под действием низких температур, как это свойственно большинству видов с зимней диапаузой, и клопы полностью теряли чувствительность к фотопериоду. “Пищевая” диапауза не терминировалась под действием низких температур, и клопы сохраняли фотопериодическую чувствительность и после холодового воздействия (Ikeda-Kikue, Numata, 1994).

Влияние пищевого режима на ФПР имеет свои особенности и у хищных клопов. Например, у щитника *Perillus bioculatus* (Pentatomidae) в одном и том же фотопериодическом режиме (16 ч света в сутки) при питании яйцами и личинками колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* все особи были активными, а при питании диапаузирующими имаго все клопы формировали диапаузу (Шагов, 1977; рис. 10). Позже аналогичные результаты были получены в опытах с популяцией из Центрального Вашингтона (США, 46,5° с.ш.). В одних и тех же фотопериодах (16, 15 и 14 ч света в сутки) при питании личинками старших возрастов колорадского жука большее количество имаго *P. bioculatus* впадали в диапаузу, чем при питании яйцами и личинками младших возрастов (рис. 11). Таким образом, возрастная структура популяции жертвы является сигналом к формированию диапаузы у хищника (Horton et al., 1998a). Однако, так же как у фитофагов, сигнальная роль пищи проявлялась только на фоне длинного дня.

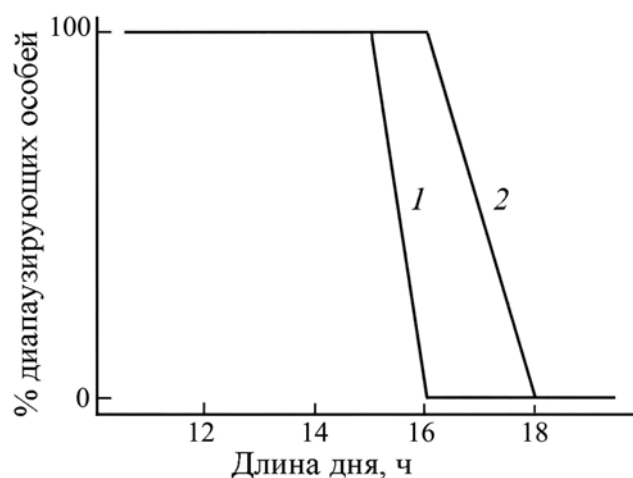


Рис. 10. Фотопериодическая реакция *Perillus bioculatus* (Pentatomidae) при питании яйцами и личинками (1) и диапаузирующими имаго (2) колорадского жука (по: Шагов, 1977).

Температура +25 °С.

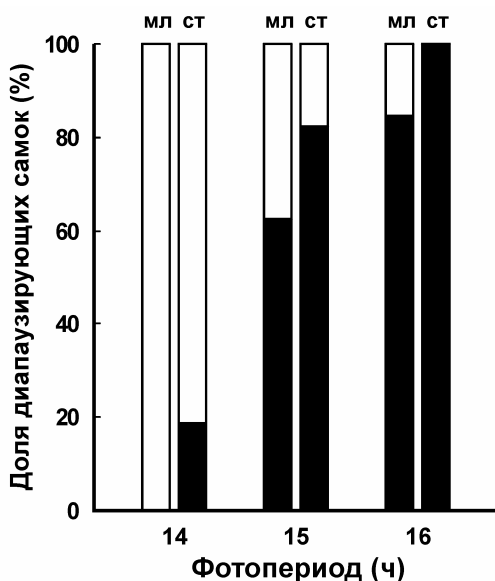


Рис. 11. Влияние фотопериода и пищи (яиц и личинок разных возрастов колорадского жука) на индукцию диапаузы у самок *Perillus bioculatus* (Pentatomidae) из Центрального Вашингтона (США, 46,5° с.ш.; по: Horton et al., 1998a).

Пища: мл - яйца и личинки младших (I–III) возрастов; ст - личинки старшего (IV) возраста. Темные секторы – диапаузирующие самки, светлые – репродуктивные самки. Температура +23 °С.

В отличие от *P. bioculatus*, пищевой рацион *Podisus maculiventris* включает более 200 видов насекомых различного систематического положения. В этом случае влияние корма на ФПР проявилось значительно слабее. Лишь в пороговой зоне отмечено увеличение доли диапаузирующих насекомых среди особей, выращенных на неблагоприятном корме – личинках комнатной мухи *Musca domestica*. Неоптимальность этого вида корма подтверждалась также очень высокой (до 60%) смертностью личинок клопа при питании им (Горышин и др., 1988б).

4.2. Полиморфизм и полифенизм

Внешний вид насекомых одного вида на одной и той же стадии развития иногда претерпевает значительные сезонные изменения, которые могут происходить как на протяжении индивидуального развития конкретной особи, так и проявляться у особей, относящихся к разным поколениям. Случаи подобных изменений

с трудом поддается классификации, отчасти потому, что пока остаются нераскрытыми генетические и физиологические механизмы их контроля.

Часто разнообразие форм определяют понятием *полиморфизм*, под которым понимают существование в популяции определенного количества дискретных морф (форм) у индивидуумов на одной и той же онтогенетической стадии (прерывистая вариация) (Kennedy, 1961; Walker, 1986). Полиморфизм далее подразделяют на:

- *генетический полиморфизм* (разные генотипы реализуются в разные фенотипы) и
- *полифенизм*, или *экологический полиморфизм* (один и тот же генотип реализуется в разные фенотипы под действием внешних условий).

Примерами генетического полиморфизма могут служить регулируемые исключительно генетически несколько цветковых морф у *Nezara viridula* (Pentatomidae), длиннокрылые и короткокрылые морфы у многих водных клопов, все случаи полового диморфизма.

Под приведенное определение полифенизма подпадают случаи внешнего контроля проявления фенотипов, например, фотопериодический контроль длины крыла или индукции диапаузы (Walker, 1986).

В некоторых работах речь идет о *сезонном полифенизме* (иногда называемом *сезонным полиморфизмом*), под которым понимают ежегодно повторяющуюся смену (частот) фенотипов под влиянием сезонных экологических факторов (Shapiro, 1976; Tauber et al., 1986).

Проявления полиморфизма, как и некоторые проявления полифенизма, необратимы. Так, длина крыльев, даже экологически детерминированная, уже не изменится после имагинальной линьки. В других случаях проявления полифенизма обратимы и даже иногда цикличны – диапауза и сезонные изменения цвета могут быть индуцированы повторно, по крайней мере у некоторых видов.

Вероятно, у каких-то видов контроль является комбинированным и частоту, например, крыловых морф определяют одновременно и генетические, и экологические факторы.

Определенную сложность представляет анализ случаев, в которых трудно выделить дискретные морфы (фенотипы) – ключевое положение концепции полиморфизма/полифенизма.

4.2.1 Сезонные изменения окраски

Ярким примером полифенизма как сезонной адаптации у насекомых является контроль окраски. Изменения окраски тела широко представлены у полужесткокрылых и нередко находятся под фотопериодическим контролем. В одних случаях вариации окраски наблюдаются на диапаузирующей стадии, в других – на предшествующих ей стадии или вообще не связаны с диапаузой (последние будут рассмотрены ниже среди адаптаций, проявляющихся летом).

Появление двух цветовых форм у слепняка *Notostira elongata* определяется длиной дня: длиннодневные (летние) особи – зеленые, короткодневные (осенние) – коричневые (Dolling, 1973). Сходный эффект описан у щитника *Thyanta calceata* (McPherson, 1977). Две сезонные формы щитников *Euschistus tristigmus tristigmus* (McPherson, 1979) и *Oebalus ypsilon* (Vecchio et al., 1994) настолько сильно различаются морфологически и по окраске, что некоторое время их считали самостоятельными видами.

Изменение окраски на стадии имаго часто встречается у клопов и обычно связано с диапаузным состоянием. Так, у щитника *Nezara viridula* имаго при окрылении имеют зеленый или желтый цвет (в зависимости от принадлежности к той или иной генетически закрепленной морфе). Эта же окраска сохраняется и при репродукции. Однако зимующее поколение вскоре после окрыления меняет цвет на коричневый (рис. 12; Musolin, Numata, 2003a) и этот цвет сохраняется до завершения диапаузы. Изменение окраски коррелировано с физиологическим состоянием особи, и оба эти параметра являются составными частями синдрома диапаузы у *N. viridula* (Harris et al., 1984; Musolin, Numata, 2003a).

Аналогичное связанное с диапаузой изменение окраски имаго в условиях короткого дня было показано у щитника *Plautia crossota stali* (Kotaki, Yagi, 1987).

У соевого клопа *Riptortus clavatus* (Alydidae) различия в пигментации не столь значительны, но и у него выделены несколько цветовых морф по интенсивности окраски груди. Частота встречаемости этих морф изменяется закономерно под влиянием длины дня и/или температуры: короткий день и низкая температура, в целом, определяют появление более пигментированных особей, длинный день и высокая температура – более светлых особей (Ito, 1982;

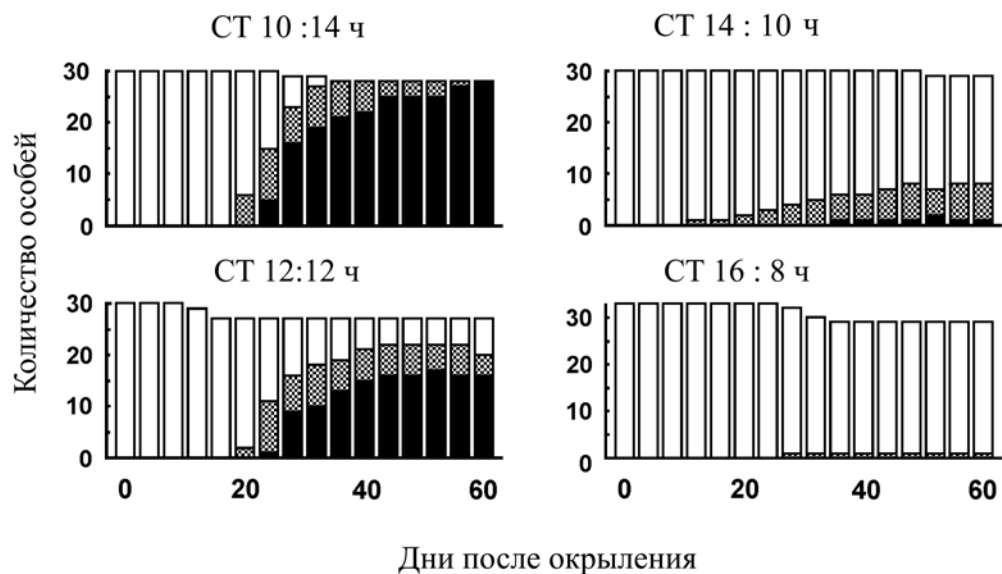


Рис. 12. Влияние длины дня и температуры на окраску самок *Nezara viridula* (Pentatomidae) в Осаке (по: Musolin, Numata, 2003a).

Категории по окраске: белые секторы – зеленые имаго; затененные секторы – промежуточная категория окраски имаго; черные секторы – коричневые имаго. Температура +20 °С.

Kobayashi, Numata, 1993, 1995). Прослеживается эта закономерность и в сезоне: почти все клопы, окрылившиеся в природных условиях в июне–июле в Цукубе (центральная Япония; 36,1° с.ш.; 140,2° в.д.), были светлее, чем клопы, окрылившиеся позднее в сезоне (Ito, 1982; рис. 13).

У щитника *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).

Известно, что имаго зимующего поколения у хищника *Nabis alternatus* значительно темнее, чем имаго предыдущих поколений, однако контролирующий механизм этой реакции остается неизученным (Stoner et al., 1975).

Сезонный полифенизм, проявляющийся в разной степени пигментации вентральной стороны тела, известен у водомерок (Andersen, 1973, 1982).

При анализе приведенных примеров сезонного изменения окраски у насекомых легко усматривается основная тенденция: преобладание коричнево-серых тонов в покровах зимующих насекомых. Это делает их менее заметными, обеспечивая пассивную защиту от хищников. Особенно возрастает роль сезонной смены окраски у

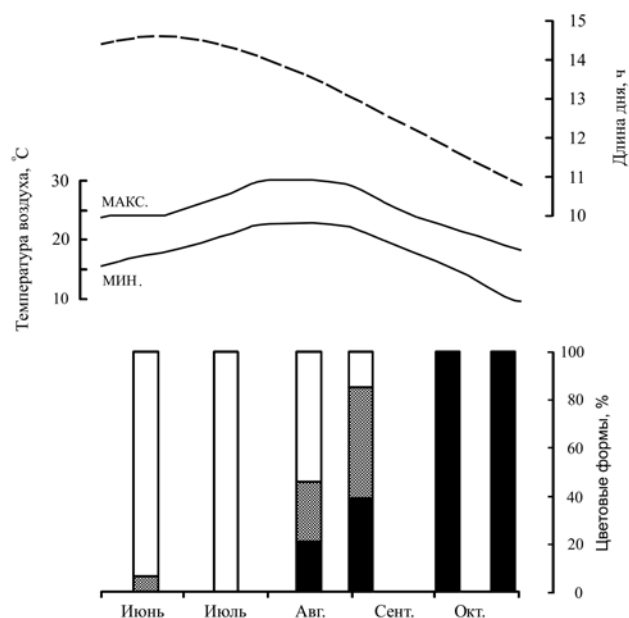


Рис. 13. Сезонная динамика окраски самцов *Riptortus clavatus* (Alydidae) в Цукубе (по: Ito, 1982).

Категории по окраске: белые секторы – имаго со слабой пигментацией плейритов груди; затененные секторы – промежуточная категория; черные секторы – имаго с интенсивной пигментацией плейритов. Даты: средний срок окрыления имаго, выращенных в природных условиях. Температура: суточные минимумы и максимумы, усредненные за период 1979–2000 гг. Длина дня: без учета сумерек (по: Japan Meteorological Agency, 2006).

видов, образующих большие скопления малоподвижных особей в местах зимовки и/или эстивации.

4.2.2 Крыловой полифенизм

Многие виды полужесткокрылых представлены двумя или несколькими крыловым морфами. В некоторых случаях проявляется генетически закрепленный полиморфизм, при этом в популяции всегда присутствуют все морфы и их частота определяются исключительно генетически, в других – экологически контролируемый полифенизм. Вероятно, иногда одновременно работают оба механизма. Сезонный крыловой полифенизм является важной адаптацией, позволяющей многим видам пережить неблагоприятные сезоны года, расселиться и эффективно использовать доступные ресурсы.

Наблюдения за водомерками рода *Gerris* показали, что у них встречаются короткокрылые и длиннокрылые формы (Vepsäläinen, 1971, 1974a,b, 1978). Перезимовавшее поколение почти полностью состоит из длиннокрылых особей. Их потомство диморфно: короткокрылые имаго отрождаются до середины июля, позднее появляются преимущественно длиннокрылые имаго. Эти длиннокрылые особи перелетают в места зимовки и зимуют там в состоянии репродуктивной диапаузы.

В специальных экспериментах, направленных на выявление факторов, регулирующих крыловую полифенизм у водомерки *Gerris odontogaster*, было обнаружено, что возрастающая длина дня на стадии личинок младших возрастов вызывает появление короткокрылых имаго, которые вскоре после окрыления приступают к размножению. В режимах с сокращающейся длиной дня все имаго были полнокрылыми и диапаузирующими. Изменение длины дня только в 5-м возрасте не влияло на первоначальную детерминацию крыловых форм, и в длиннодневных условиях даже при возрастающей длине дня все особи были длиннокрылыми и диапаузирующими (рис. 14; Vepsäläinen, 1971). Позднее было показано, что не только длина дня, но и наследственные факторы участвуют в детерминации длины крыльев и диапаузы.

Сходные результаты получены и в опытах с японской водомеркой

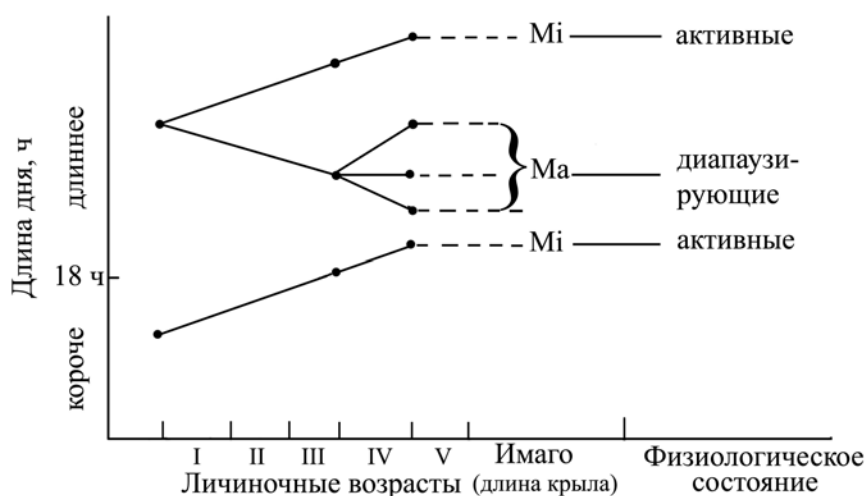


Рис. 14. Детерминация крыловых морф и индукции диапаузы у *Gerris odontogaster* (Gerridae) в Финляндии (по: Vepsäläinen, 1971). Mi – короткокрылые, Ma – длиннокрылые морфы. Наклонные линии показывают изменение длины дня в период личиночного развития.

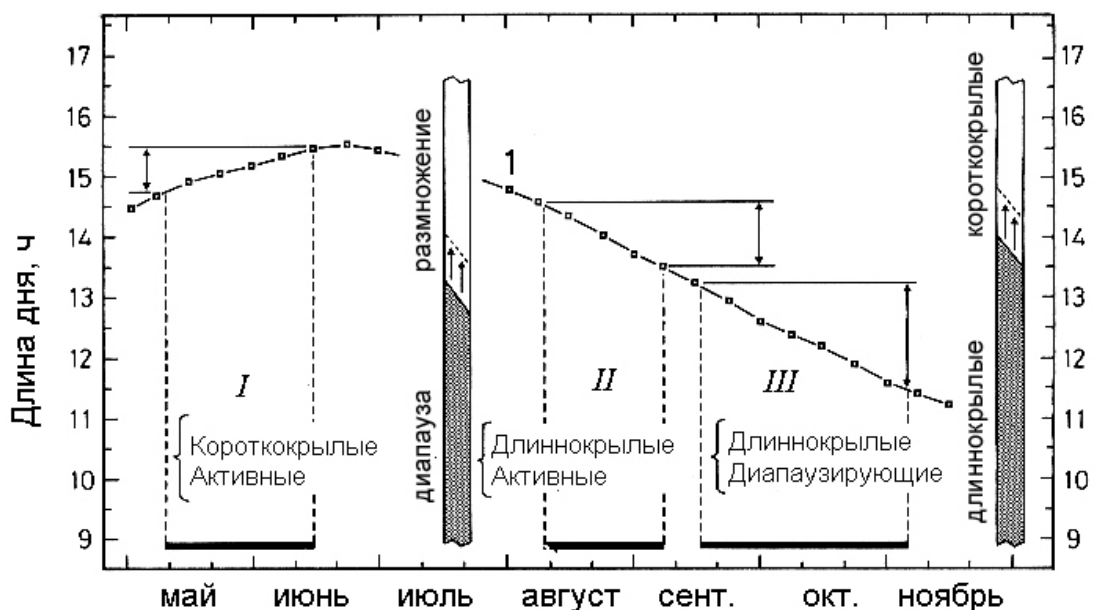


Рис. 15. Схема жизненного цикла *Aquarius paludum* (Gerridae) в Японии (по: Harada, Numata, 1993).

Горизонтальные отрезки внизу – сроки развития клопов трех последовательных генераций; 1 – длина дня с гражданскими сумерками (по: Веck, 1980). Вертикальные столбцы показывают критические фотопериоды для индукции диапаузы (в центре) и индукции крыловых форм (справа); стрелки на них показывают, насколько критический фотопериод может сдвигаться, если личинки растут при сокращающейся длине дня.

Aquarius paludum (Harada, Numata, 1993). В Японии этот вид завершает 3 поколения (рис. 15), при этом в 1-м из них преобладают короткокрылые особи (до 60%), а во 2-м и 3-м – преимущественно длиннокрылые (свыше 90%).

В лабораторных условиях была исследована роль постоянной и сокращающейся длины дня в детерминации физиологического состояния и крыловой формы. При постоянной длине дня порог ФПР индукции диапаузы оказался на 45 мин короче, чем порог, определяющий появление длиннокрылых особей (рис.16), а сокращающаяся длина дня усиливала тенденцию и к диапаузе, и к доминированию длиннокрылой морфы, хотя эффект ее проявился лишь вблизи пороговой зоны (Harada, Numata, 1993). Каково экологическое значение обнаруженного феномена?

Личинки *A. paludum* 1-й генерации развиваются в мае или в начале июня, когда природная длина дня больше критической как для индукции диапаузы, так и для

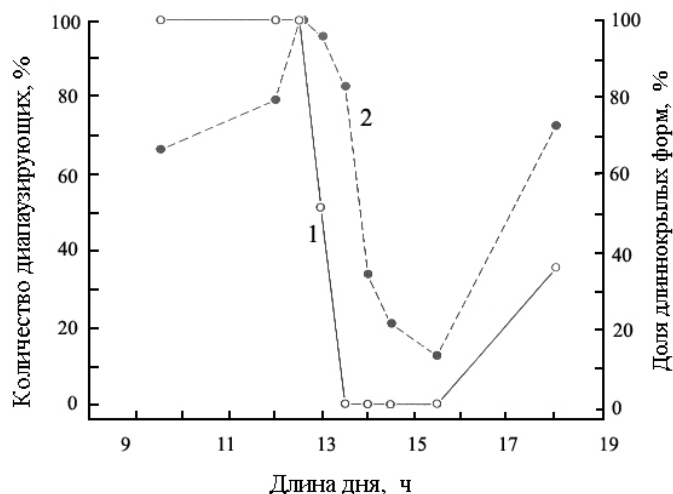


Рис. 16. Фотопериодические реакции индукции диапаузы (1) и детерминации крыловых форм (2) у *Aquarius paludum* (Gerridae) при +20 °С в Японии (по: Harada, Numata, 1993).

появления длиннокрылых имаго, поэтому большинство отрождающихся клопов короткокрылые и детерминированы на размножение. Личинки 3-го поколения развиваются в сентябре и октябре, когда природная длина дня короче, чем фотопериодические пороги, регулирующие обсуждаемые явления, поэтому окрыляющиеся имаго длиннокрылые и диапаузируют.

Личинки 2-го поколения, отрождающиеся в июле, попадают в крайне неблагоприятные условия: они, как правило, погибают в младших возрастах из-за слишком высокой температуры и сильной инсоляции. Июльские личинки достигают имагинальной стадии только в годы с необычно пасмурной серединой лета. Однако личинки этого поколения из более поздних кладок, появляющиеся в августе и начале сентября, выживают и развиваются при длине дня, лежащей между двумя фотопериодическими порогами – порогом, индуцирующим диапаузу, и порогом, определяющим появление длиннокрылых клопов. Большинство из них превращаются в длиннокрылых имаго, т.к. день уже достаточно короткий для этого. Но поскольку длина дня в это время превышает порог индукции диапаузы, то они сразу начинают размножаться. Следовательно, необычная комбинация длиннокрылости и размножения является результатом непосредственного влияния длины дня в конце лета.

Таким образом, в природе 1-я генерация *A. paludum*

представлена короткокрылыми размножающимися имаго, 2-я – длиннокрылыми размножающимися имаго и, наконец, 3-я генерация завершается появлением длиннокрылых диапаузирующих клопов (см. рис. 15). Появление длиннокрылых размножающихся особей во 2-м поколении имеет большое значение, так как позволяет водомеркам осваивать новые водоемы уже в текущем сезоне, до зимовки, и создает возможность образования новых популяций.

В целом, фенологическая стратегия вида определяется различием фотопериодических порогов двух самостоятельных реакций – индукции диапаузы и детерминации крыловых морф.

Сложные связи температуры, фотопериода, плотности популяции и доступности пищи в регуляции крылового диморфизма (обычно называемого диморфизмом) обнаружены у японской велии *Microvelia douglasi*. В природе встречаются как полнокрылые, так и бескрылые морфы. Соотношение морф зависит от сезона и степени стабильности водоема и может изменяться в разные годы (Muraji et al., 1989). На западе Японии в постоянных водоемах перезимовавшие короткокрылые имаго появляются рано весной (в апреле) и размножаются в течение всего летнего сезона. За этот период обычно завершается 3–4 поколения. Диапаузирующие имаго зимуют на суше вблизи постоянных водоемов. Осенние и весенние миграции, свойственные многим полужесткокрылым, отсутствуют у *M. douglasi*, т.к. зимующая популяция представлена исключительно бескрылой морфой. Во временных водоемах взрослые клопы появляются лишь в начале лета. Вероятно, временные водоемы заселяются ежегодно полнокрылыми иммигрантами из постоянных местообитаний.

В лабораторных условиях показано, что основным детерминантом увеличения доли полнокрылых особей является плотность популяции, но температура, фотопериод и количество доступной пищи модифицируют реакцию на плотность популяции. Максимальная доля полнокрылых особей отмечена в варианте эксперимента с максимальной плотностью популяции (рис. 17). Однако отчетливо проявилось влияние и других факторов. Так, доля полнокрылых особей была наибольшей при длинном дне (16 ч света в сутки) и температуре +24 °С. Такие условия характерны для начала лета, и именно в этот период в природных популяциях присутствует максимальное количество полнокрылых особей. Замечено, что

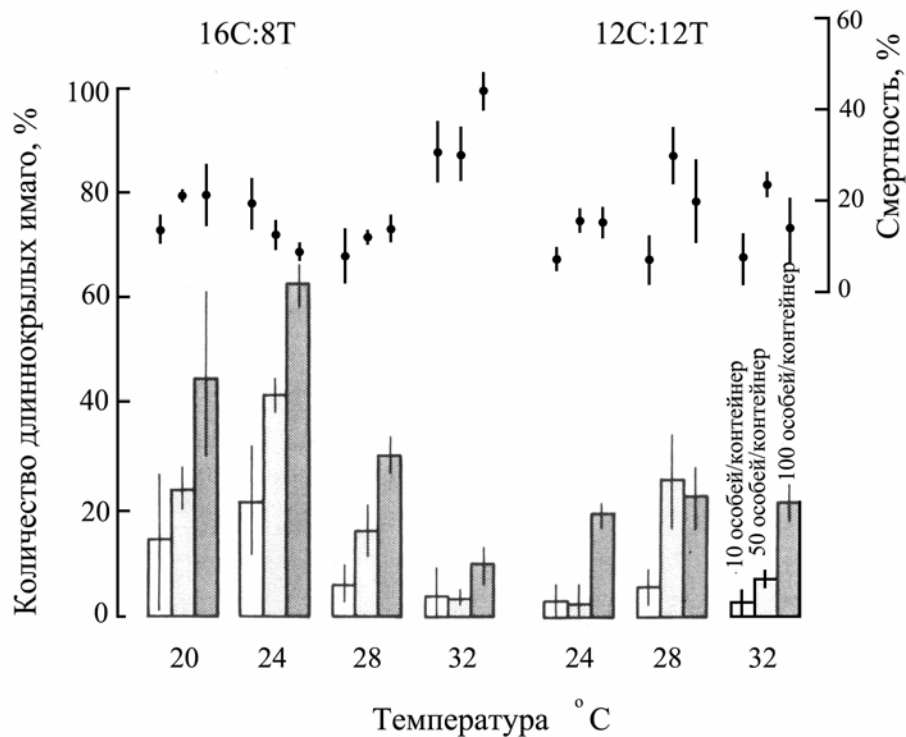


Рис. 17. Влияние плотности популяции на личиночной стадии, температуры и фотопериода на смертность личинок ($m \pm SE$; шкала справа) и долю полнокрылых имаго (гистограмма; шкала слева) *Microvelia douglasi* (Veliidae) в Японии (по: Muraji et al., 1989).

чувствительность к переуплотнению сильнее выражена у обитателей временных водоемов (Muraji et al., 1989).

Из наземных видов сезонный крыловой полиморфизм (полифенизм) подробно исследован у клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus*. У этого вида обнаружены четыре морфы по длине крыльев: длиннокрылые (*macropterous*), короткокрылые (*brachypterous*), микроптера (*micropterous*) и бескрылые (*apterous*). В Чехии в природных условиях преобладают длиннокрылая и короткокрылая морфы (Ноёк, 1974, 1986). Проявление того или иного фенотипа определяется как наследственными факторами, так и внешними условиями (Ноёк, 1985, 1986). Таким образом, у *P. apterus* присутствуют и генетический полиморфизм, и полифенизм. Длиннокрылость – признак рецессивный. Путем отбора можно получить линию с высокой частотой встречаемости длиннокрылых особей. В экспериментальных условиях при длинном дне и высокой температуре преобладают длиннокрылые формы, а при коротком дне и низкой температуре – короткокрылые (Ноёк, 1974,

1981). В природе доля длиннокрылых особей также определяется фотопериодическими и температурными условиями развития личинок. По наблюдениям А. Хонека (Ноёк, 1981), в Центральной Европе личинки, окрылившиеся до конца июля, дают в основном длиннокрылых имаго, позже доминируют короткокрылые особи. Генетическая вариабельность по этому признаку была идентичной у особей из Центральной Европы, Средиземноморья и Центральной Азии (Казахстан) (Ноёк, 1987). Однако в лесостепной зоне доля длиннокрылых особей не превышает 4–7% и сезонности в их появлении не обнаружено (Саулич, неопубл.).

4. 3. Миграции к местам зимовки

Миграции относятся к распространенным явлениям в отряде полужесткокрылых. Под термином *миграция* у насекомых понимают активное перемещение в пространстве, при котором индивидуумы покидают свое предыдущее местообитание и в процессе миграции остаются нечувствительными ко многим стимулам, привлекающим их в обычных условиях (Dingle, 1996). Миграция отличается от расселения и других типов локального перемещения в пространстве, связанных с поиском комфортных местообитаний, благоприятных условий питания, оптимальных мест для откладки яиц и т.д. и происходящих эпизодически. Дистанции, покрываемые полужесткокрылыми при сезонных миграциях, могут различаться в десятки раз. Так, у *Lygaeus equestris* (Lygaeidae) самые дальние подтвержденные осенние миграции составляли 4,1 км (Solbreck, 1971), а дальность миграций вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Scutelleridae) оценивают в 150–200 км (см. ниже).

Рассмотрим лишь сезонные миграции, которые носят регулярный характер и являются неотъемлемой частью жизненного цикла вида или его отдельных популяций. Такие миграции детально изучены лишь у некоторых видов полужесткокрылых, хотя ежегодные осенние миграции к местам зимовки на суше известны у многих водных полужесткокрылых (например, у водомерок) и, в первую очередь, у видов, проявляющих сезонный крыловой полиморфизм (Fairbairn, Butler, 1990; Spence, 2000).

Особое место занимают миграции представителей сем. Scutelleridae, наиболее подробно исследованные у вредной черепашки. Как справедливо отмечал К.В. Арнольди (1947), клопы рода *Eurygaster*

не могут быть отнесены к разряду хороших летунов. Они, несомненно, уступают в своих летных качествах таким признанным мигрантам, как саранчовые или чешуекрылые. Тем не менее, масштабность, продолжительность и регулярность переселений *Eurygaster integriceps* заслуживают специального рассмотрения. В жизненном цикле черепашки выделяют три более или менее закономерные миграции: (1) весенние – с мест зимовки на поля; (2) летние – с полей к местам эстивации; (3) осенние – к местам зимовки. Расстояния, которые преодолевают клопы во время миграций, зависят от зоны обитания популяций. Дальние миграции (150–200 км) характерны для популяций, связанных с горными зимовками на склонах Кавказского хребта и в горах Средней Азии. Для равнинных популяций характерна меньшая протяженность перелетов – 20–50 км. Чем дальше на север, тем дальность перелетов уменьшается. Например, на юге Европейской равнины и в Средней полосе России, где черепашка зимует в долинных лесах и лесополосах, необходимость в дальних миграциях отпадает, и перемещения к местам зимовки не превышают 10–15 км. В специальных опытах с мечением клопов радиоактивными изотопами в Ставропольском крае молодые клопы были обнаружены в местах зимовки на расстоянии до 10 км (Андреев и др., 1964).

В настоящее время сложились достаточно четкие представления о миграционном состоянии насекомых как проявлении особого поведенческого и физиологического синдрома (Johnson, 1969; Dingle, 1996). Мигрирующие особи характеризуются повышенной двигательной активностью и торможением других функций, особенно размножения и питания. У большинства видов миграции совершаются в состоянии репродуктивной диапаузы.

Все эти свойства характерны и для черепашки, хотя есть и свои особенности. К.В. Арнольди (1947) выделяет у черепашки три ярко выраженных состояния (“инстинкта”), создающих предпосылки для дальних перелетов – кочевой, агрегационный и миграционный в собственном смысле слова. Кочевой инстинкт проявляется как у взрослых клопов, так и у личинок, и выражается не только в местных постоянных перемещениях, но, видимо, связан с особым физиологическим состоянием организма. Агрегационный инстинкт проявляется и в период активной жизнедеятельности, и в период физиологического покоя, о чем свидетельствует неравномерный характер залегания клопов на летовку и зимовку, когда одно

укрытие буквально переполнено насекомыми, а соседние, совершенно аналогичные первому, совсем или почти не заселены. Наконец, собственно миграционный инстинкт связан с поиском благоприятных, явно избираемых диапаузирующими клопами мест сначала для летней диапаузы, затем – для зимней.

Миграции у *E. integriceps* совершаются в состоянии облигатной репродуктивной диапаузы, которая формируется независимо от внешних условий, а непосредственными триггерами начала перелета, вероятно, являются температурные условия и сопутствующие воздушные течения. В целом, сезонные миграции черепашки связаны с определенным этапом онтогенеза, происходят в определенный период сезона и приводят к адаптивной смене местообитания.

Дальние сезонные миграции хорошо исследованы также у *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae; Dingle, 1965, 1974a, b, 1978, 1980, 1985, 1991). Этот вид замечателен тем, что совершает дальние ежегодные миграции, в которых участвуют особи разных генераций. В северной части своего ареала – в умеренной зоне Северной Америки – мигранты появляются в конце весны или в начале лета. Здесь они размножаются, питаются на разных растениях семейства молочайных (Euphorbiaceae), и дают от 1 до 3 поколений в зависимости от температуры и продолжительности летнего сезона. Осенью в ответ на короткий день у клопов последнего поколения индуцируется имагинальная диапауза, которая сопровождается формированием миграционного состояния, что в дальнейшем вызывает массовую миграцию клопов на юг.

Более южные популяции (во Флориде) размножаются большую часть года. Только в зимние месяцы в результате наступления непродолжительной лабильной диапаузы под влиянием короткого дня и низкой температуры клопы на некоторое время прекращают активную жизнедеятельность. Эти популяции обладают меньшей миграционной активностью, чем северные (Dingle et al., 1980).

Тропические популяции активны круглый год, у них нет состояния покоя в виде диапаузы, и они не склонны к дальним перемещениям. Незначительные перелеты у них связаны лишь с поиском оптимальных условий питания (Dingle, Baldwin, 1983).

Экспериментальные исследования, проведенные с особями мигрирующих популяций из Айовы (42° с.ш.) и немигрирующих популяций из Пуэрто-Рико (18° с.ш.), выявили достоверные морфологические

и биологические показатели, характеризующие миграционное состояние. Для мигрантов свойственны большие размеры тела, большая длина крыльев и более длительный период созревания самок (Dingle, 1991). Испытанные на "карусели" мигрирующие особи значительно превосходили немигрирующие по способности к длительному полету. Все три процесса – индукция диапаузы, формирование миграционного состояния и активная репродукция – регулируются нейроэндокринной системой. Высокий уровень ювенильного гормона определяет размножение, средний – миграционную готовность, а низкий характерен для диапаузы (Rankin, 1978).

4.4. Сезонные изменения мест яйцекладки

Редкие сезонные адаптации были обнаружены у двух видов слепняков, зимующих на стадии яйца. Оба вида в течение сезона меняют места откладки яиц, что непосредственно определяет успешность последующей зимовки.

Так, самки летнего поколения слепняка *Lygocoris pabulinus* откладывают недиапаузирующие яйца в ткани травянистых растений, на которых происходит полное развитие вылупляющихся вскоре личинок. Однако ближе к концу лета самки следующего поколения перемещаются на древесные растения и откладывают в их ткани диапаузирующие яйца. Как показали проведенные в Голландии эксперименты, фактором, индуцирующим изменения мест яйцекладки и типа яиц, является длина дня, а самки оказались чувствительными к ней еще на личиночной стадии. Древесные ткани, вероятно, являются значительно более надежной защитой во время зимовки, но сами древесные растения не могут обеспечить питательные вещества, необходимые для полноценного развития личинок после зимовки (Blommers et al., 1997).

В течение летнего сезона изменяются места откладки яиц и у слепняка *Stethoconus japonicus* в Мэриленде (США): если в начале сезона самки откладывают яйца в основном в срединную жилку листа азалии, то ближе к концу сезона место яйцекладки перемещается к основанию черешка и молодым побегам. Эта разница оказалась принципиальной. Из недиапаузирующих яиц, отложенных в срединную жилку листа, личинки вылупляются в том же сезоне, тогда как из яиц, отложенных в более плотные ткани

черешка, личинки отрождаются только после эмбриональной диапаузы – летом следующего года. Вероятно, плотные ткани черешка и побегов являются более надежным субстратом, обеспечивающим сохранность яиц в течение зимовки, по сравнению с листьями азалии. Изменение места яйцекладки совпало со снижением содержания воды в листьях азалии, и авторы высказали предположение, что именно снижение содержания воды в листьях и является стимулом к смене места яйцекладки (Neal, Haldemann, 1992). Однако остается неясным, не участвуют ли прочие факторы среды (в первую очередь – длина дня) в индукции эмбриональной диапаузы и описанной выше смене места яйцекладки.

5. Зимовка

Как указывалось выше (табл. 1), зимовка у подавляющего большинства полужесткокрылых осуществляется на имагинальной стадии. Диапауза этого типа исследована в основном у самок. Она проявляется в приостановке развития яичников, блокировании оогенеза и отсутствии яйцекладки. У самцов при наступлении диапаузы подавляется их половая активность и приостанавливается развитие семенников и/или придаточных желез.

5.1. Половые различия

У многих видов полужесткокрылых в зимовку уходят особи обоих полов, и в случае факультативной диапаузы параметры ФПР индукции диапаузы не различаются у самок и самцов. Это свойственно, например, *Riptortus clavatus* (Alydidae; Kobayashi, Numata, 1993), щитникам *Dybowskyia reticulata* (Nakamura, Numata, 1998) и *Nezara viridula* (Musolin, Numata, 2003a) и другим видам. При этом деятельность половых желез у обоих полов задерживается до окончания диапаузы и зимовки.

Наряду с этим встречаются виды, у которых физиологическое состояние самцов и самок во время зимовки различается. Так, у диапаузирующих самок хорошо изученного клопа черепашки *Eurygaster integriceps*, имеющего очень прочную облигатную диапаузу, происходит полная остановка морфогенетических процессов,

тогда как у самцов сперматогенез продолжается в течение всего диапаузного развития, и к моменту выхода из диапаузы самцы имеют зрелую сперму (Шиняева, 1980). У щитника *Menida scottii* диапауза тоже облигатная, но самцы имеют зрелую сперму уже осенью (Koshiyama et al., 1993, 1994). Клопы спариваются даже во время зимовки, и при спаривании самцы передают самкам питательные вещества, повышая этим шансы последних на успешную зимовку. У ромбовика *Anasa tristis* диапауза факультативная, и вителлогенез у самок зимующего поколения не начинается до весны. Самцы же в конце осени имеют подвижную сперму, но не проявляют репродуктивного поведения (Nechols, 1987).

Другая необычная стратегия зимовки обнаружена у клопов сем. Anthocoridae (Anderson, 1962; Collyer, 1967; Austreng, Sømme, 1980; Horton et al., 1998b). При полевых обследованиях было замечено, что поздней осенью встречаются и самки, и самцы, однако весной самцов не удавалось найти никогда (Yasunaga, 1993; Ito, Nakata, 1998a). Чтобы внести ясность в это необычное явление, были проведены тщательные биохимические и физиологические исследования у двух видов этого семейства – *Orius sauteri* и *O. minutus*. Клопов выращивали при длинном и коротком дне, а затем

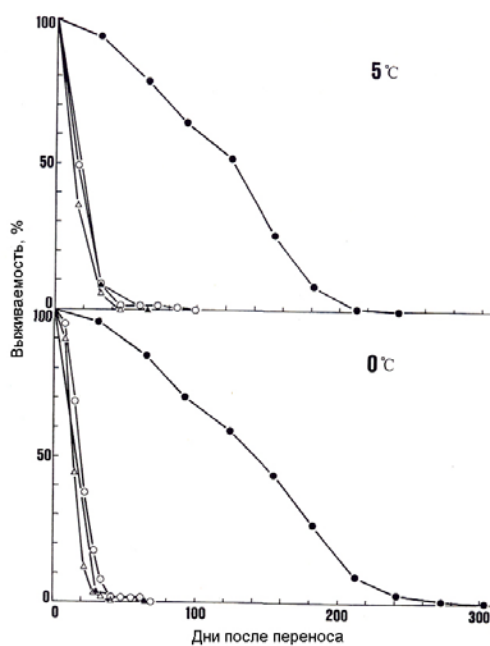


Рис. 18. Выживаемость *Orius sauteri* (Anthocoridae) при температуре 0 и +5 °C (по: Ito, Nakata, 1998a).

Личинок и затем имаго в течение 1 недели содержали в +22 °C при указанной длине дня, затем переносили в 0 и +5 °C, соответственно, при той же длине дня. ● – самки, выращенные в коротком дне (11 ч); ▲ – самцы, выращенные в коротком дне (11 ч); ○ – самки, выращенные в длинном дне (16 ч); Δ – самцы, выращенные в длинном дне (16 ч).

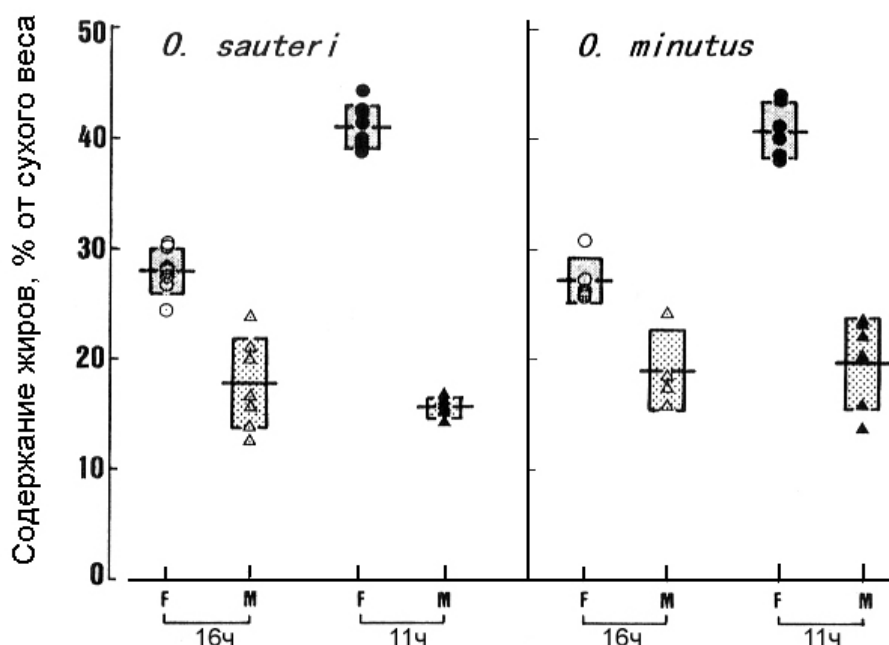


Рис. 19. Сравнительное содержание жиров у имаго *Orius sauteri* и *O. minutus* (Anthocoridae), выращенных в длинном (16 ч) и коротком (11 ч) дне (по: Ito, Nakata, 1998a).

F – самки; M – самцы. Температура +22 °С.

сравнивали их выживаемость при низких температурах 0 и +5 °С (Ito, Nakata, 1998a). Все самки, выращенные в длиннодневных условиях и, таким образом, детерминированные на размножение, погибали в холоде примерно через месяц, тогда как половина диапаузирующих самок, выращенных в короткодневных условиях, оставались живыми даже через 4 месяца (рис. 18). Самцы, независимо от фотопериодических условий предварительного содержания, погибали при низкой температуре так же быстро, как и активные самки. В аналогичном эксперименте с *O. minutus* были получены сходные результаты (Ito, Nakata, 1998a).

Содержание жиров было повышенным также только у диапаузирующих самок (рис. 19). У недиапаузирующих самок и самцов, независимо от условий их выращивания, количество жиров оставалось на низком уровне.

По мнению авторов, самцы *O. sauteri* и *O. minutus* не способны диапаузировать и аккумулировать необходимые для зимовки энергетические запасы, поэтому они погибают еще в начале зимы (Ito, Nakata, 1998a). Спаривание происходит осенью. В отличие от других клопов, да и в целом насекомых, эти и некоторые другие ориусы активно спариваются в любых фотопериодических условиях (Ito, Nakata, 1998b). Перезимовывают только оплодотворенные

осенью самки в состоянии зимней диапаузы с неразвитыми гонадами.

Успешная зимовка одних самок замечена и среди слепняков, диапаузирующие самки которых спариваются осенью, а откладывают яйца весной (Dolling, 1991; Wegener, 1997).

5.2. Холодостойкость

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 много внимания, и появилось множество публикаций на эту тему по разным группам насекомых (Leather et al., 1993; Bale, 1993, 1996; Hodková, Hodek, 2004 и др). Однако данных по полужесткокрылым немного.

У насекомых известны три стратегии переживания низких отрицательных температур: холодостойкость (*freeze avoidance*), морозостойкость (*freez tolerance*) и холодозащитное иссушение (*cryoprotective dehydration*) (Zachariassen, 1985; Bale, 2002; Sinclair et al., 2003). Большинство видов насекомых используют 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 изученных полужесткокрылых пока не обнаружено.

Для сравнительной оценки устойчивости насекомых к холоду в экспериментальных условиях используют *температуру переохлаждения* (ТП), измеренную термоэлектрическим методом. На примере нескольких видов показано, что ТП не остается постоянной в течение года. Так, у древесного щитника *Elasmotethus interstinctus* на Аляске ТП составляла около -9°C летом и осенью, около -25°C зимой и около -17°C весной (Barnes et al., 1996; Sformo et al., 2005). В целом, подобная сезонная динамика была обнаружена и у щитника *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).

При исследовании сезонного изменения ТП и ее связи с физиологическим

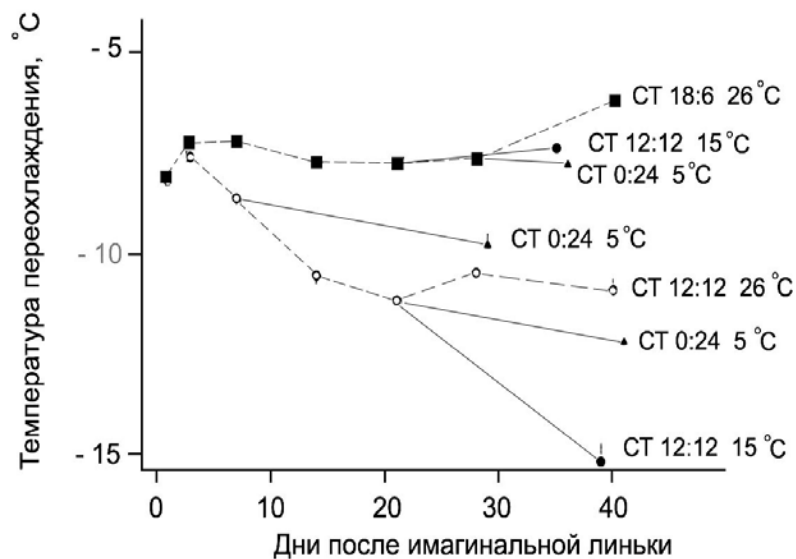


Рис. 20. Влияние фотопериода и холодной акклимации на температуру переохлаждения (среднее \pm SE) *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) в лабораторных условиях (по: Hodková, Hodek, 1997).

■ – активные особи (выращенные при фотопериоде 18 ч [СТ 18:6] при +26 °С), ○ – диапаузирующие особи (выращенные при фотопериоде 12 ч [СТ 12:12] при +26 °С). Насекомых содержали в постоянных исходных условиях (пунктирные линии) или переносили в другие условия на разных сроках после окрыления (сплошные линии). Условия указаны рядом с кривыми.

состоянием организма у клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus* было показано, что диапауза является необходимой предпосылкой для формирования первоначального уровня холодостойкости, который возрастает в ходе холодной акклимации (Hodková, Hodek, 1997). В этом двухфазовом становлении холодостойкости первая фаза регулируется фотопериодом, вторая – низкой температурой (рис. 20). Если сразу после окрыления ТП не различалась у активных и диапаузирующих клопов, то уже на седьмой день наметилась разница в их устойчивости к низкой температуре. У диапаузирующих клопов (на рис. 20 – светлые кружки) ТП с возрастом клопов понижалась во всех вариантах. Наибольший эффект понижения ТП достигался при переносе клопов из исходной температуры +26 °С в КД и температуру +15 °С. У активных клопов (на рис. 20 – темные квадраты) ТП практически не изменялась ни с возрастом имаго, ни под действием КД, ни при понижении температуры. Она всегда оставалась выше, чем у диапаузирующих особей.

Идентичные процессы происходят и при зимовке клопов в естественных условиях (рис. 21). Холодостойкость личинок и молодых диапаузирующих имаго

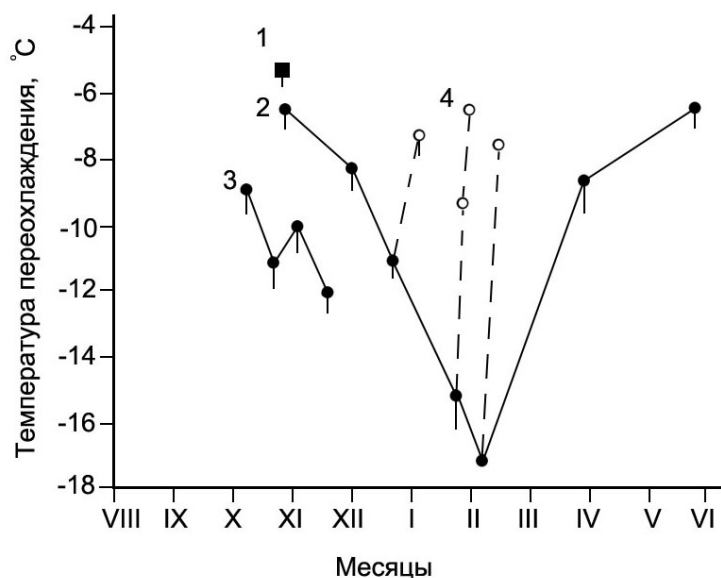


Рис. 21. Сезонные изменения температуры переохлаждения (среднее \pm SE) у *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) в полевых условиях в Чехии (по: Hodková, Hodek, 1997).

1 – личинки; 2 – “молодые имаго” (окрылившиеся позже в сезоне); 3 – “старые имаго” (окрылившиеся раньше в сезоне); 4 – имаго, перенесенные в лабораторию в +26 °C (ТП измерена через 1–2 недели).

P. apterus, собранных в конце лета в местах их зимовки, была невысока: ТП близка к –6...–7 °C. В дальнейшем в октябре–ноябре с возрастом имаго она постепенно опускалась и достигла –10...–12 °C. Личинки, в принципе неспособные сформировать диапаузу, с наступлением отрицательных температур погибли. Самая низкая ТП была зафиксирована у диапаузирующих клопов в феврале, после этого способность к переохлаждению постепенно утрачивалась и весной она поднялась до значений, зарегистрированных осенью. В пробах, перенесенных в разные сроки в лабораторные условия (температура +26 °C), способность клопов к переохлаждению через одну–две недели резко падала, и ТП поднималась до уровня, свойственного активным особям (–6...–7°C). Таким образом, начальная невысокая устойчивость диапаузирующих клопов к отрицательной температуре постепенно в результате холодовой акклимации усиливается, достигая к середине зимы –18 °C, и обеспечивает успешную зимовку (Hodková, Hodek, 1997; Košťál, Šimek, 2000).

Данные по холодоустойчивости у других видов клопов отрывочны. Известно, что диапаузирующие имаго *Tingis ampliata* (Tingidae) переохлаждались до –27 °C (Англия; Eguagie, 1974).

У 5 исследованных видов слепняков ТП диапаузирующих яиц составляла от $-37,2$ до $-31,7$ °С (Канада; McPhee, 1964).

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

Вопрос о взаимосвязи этих двух феноменов был рассмотрен в ряде специальных работ (Denlinger, 1991; Danks, 2000; Vale, 2002 и др.). В целом же считается, что формирование диапаузы обычно является необходимым условием 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). При этом следует помнить, что опасность для насекомых представляет не только абсолютная температура зимой, но и продолжительность воздействия, динамика температуры, прочие внешние условия (в первую очередь – влажность), и разные виды насекомых используют разные стратегии для выживания.

5.3. Диапаузное развитие и терминация диапаузы

Свойства диапаузного состояния и процессы, протекающие во время диапаузы, изучены у полужесткокрылых недостаточно. На основе исследования постепенных изменений, происходящих во время имагинальной диапаузы у имаго клопов, И. Ходек (Hodek, 1983) предложил различать хоротелические (медленно протекающие, спонтанные) и тахителические (быстрые, индуцированные) процессы в диапаузном развитии.

Спонтанная терминация диапаузы (=реактивация, прекращение диапаузы), основанная на эндогенных процессах, может протекать в тех же условиях, которые

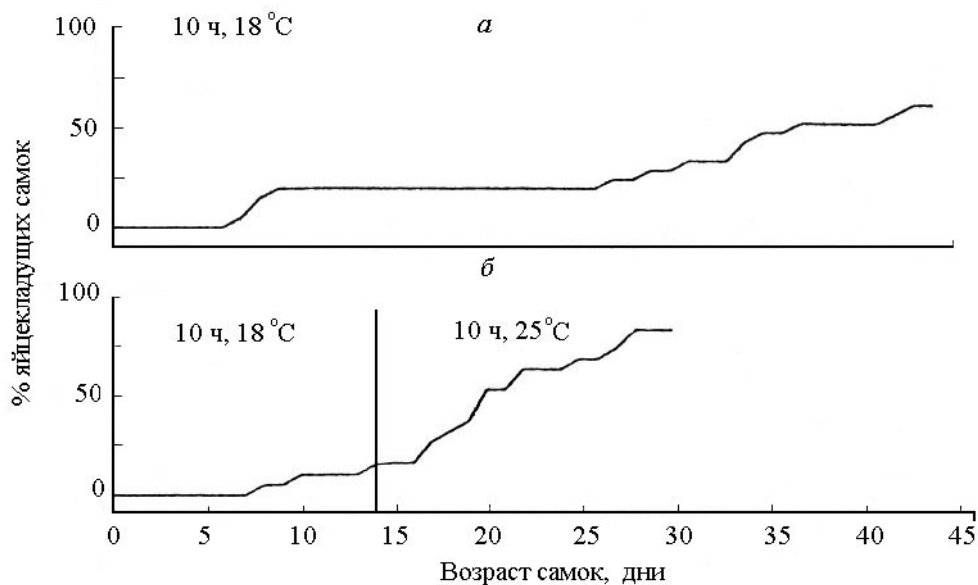


Рис. 22. Прекращение репродуктивной диапаузы, индуцированной у самок у *Orius insidiosus* (Anthocoridae) при длине дня 10 ч и температуре +18 °C (а) и ее изменении на +25 °C (б) (по: van den Meiracker, 1994).

Пояснения в тексте.

индуцировали наступление диапаузы. Как правило, в этом случае диапаузное развитие бывает растянутым, и индивидуумы завершают диапаузу и возобновляют активную жизнедеятельность неодновременно. Спонтанная реактивация наиболее успешно завершается у видов с непрочной диапаузой. Поскольку в естественной природе условия не остаются постоянными, то полноценную спонтанную реактивацию можно наблюдать только в стабильных экспериментальных условиях. Так, возможность спонтанного прекращения репродуктивной диапаузы показана у *Orius insidiosus* (Anthocoridae) (van den Meiracker, 1994). Непрочная диапауза прекращалась у 60% самок, оставленных в исходных индуцирующих диапаузу условиях (длина дня 10 ч, +18 °C), и в течение 45 дней они начинали откладывать яйца (рис. 22а). Однако при переносе клопов в более высокую температуру при сохранении прежнего фотопериодического режима и темпы реактивации, и количество яйцекладущих самок возрастали (рис. 22б).

Как уже отмечалось, в природных условиях на эндогенные процессы во время диапаузы накладываются изменения, вызываемые действием внешних факторов (тахителические индуцированные процессы, по терминологии И. Ходека; Hodek, 1983). Наиболее изучена терминация диапаузы, происходящая под влиянием

температуры и длины дня. При зимней диапаузе большее значение имеет холодовая реактивация. Например, 6 недель низкой температуры (+3...+4 °С) было достаточно для терминации эмбриональной диапаузы у слепняка *Lygocoris pabulinus* (Wightman, 1968). В то же время примеры спонтанной и фотопериодической терминации диапаузы показывают, что низкая температура далеко не всегда является обязательным условием прекращения диапаузы (Kiritani, 1985b; Numata, 1987; Kotaki, 1998).

Глубина (или интенсивность) диапаузы во время зимовки постепенно снижается, и с завершением хоротелического процесса уровень метаболизма возвращается к исходной норме, свойственной активным насекомым. Завершение

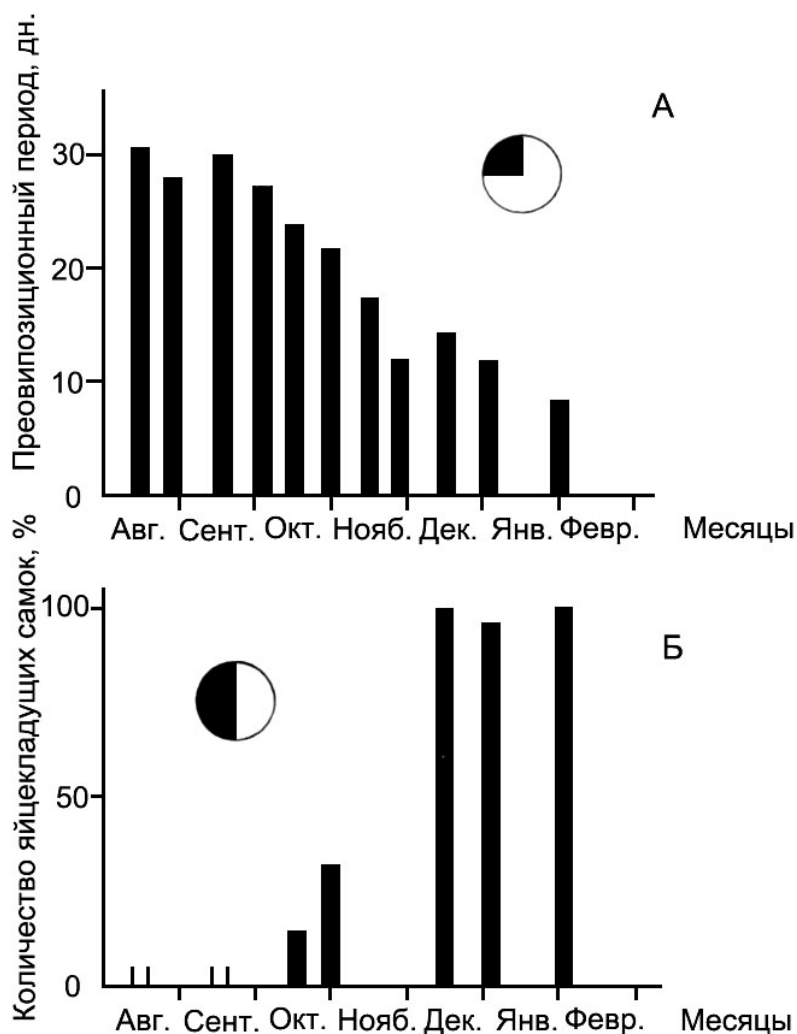


Рис. 23. Терминация диапаузы у *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) при переносе имаго из природных условий в лабораторные условия, Чехия (по: Hodek, 1971c).

Длина дня – 18 ч (а) и 12 ч (б), температура +25 °С.

диапаузного развития обычно сопровождается потерей фотопериодической чувствительности. Этот процесс легко наблюдать при переносе клопов из мест зимовки в лабораторию в комфортную температуру и контрастные фотопериоды. У *Pyrrhocoris apterus* при переносе имаго из природы в длиннодневные условия и высокую температуру завершение диапаузы проявлялось в укорочении преовипозиционного периода от 30 дней (в августе–сентябре) до 8–9 (в январе), что сопоставимо с периодом до начала яйцекладки у активных самок (рис. 23а). В коротком дне (рис. 23б) о завершении диапаузы свидетельствовало увеличение количества яйцекладущих самок. Так, при переносе в августе–сентябре самки не начинали яйцекладку, в октябре 10–30% самок приступали к яйцекладке, несмотря на короткий день, а в декабре уже все перенесенные самки откладывали яйца (Hodek, 1971с).

Таким образом, у *P. apterus* диапауза заканчивается уже в декабре, и оставшуюся часть зимнего периода состояние покоя поддерживается низкими внешними температурами. В дальнейшем вителлогенез предотвращается голоданием, но уже в середине зимы создаются предпосылки для быстрой активизации жизнедеятельности при изменении условий в сторону комфортных (Hodková, 1982).

Однако у некоторых видов диапауза, вероятно, поддерживается до весны длиной дня. Так, было показано, что не низкая температура, а короткий день предотвращает начало репродукции в течение зимы у водного клопа *Lethocerus deyrollei* (Belostomatidae; Nasizume, Numata, 1997).

Подобная реакция была обнаружена и у двух ромбовиков – *Anasa tristis* (Fielding, 1988; Nechols, 1988) и *Cletus punctiger* (Ito, 1988). Так, *A. tristis* в начале сентября в Канзасе (США, 38 °с.ш.) под влиянием короткого дня впадает в диапаузу, которая продолжается до весны следующего года. Диапаузирующих самок, собранных в природе в разные сроки с октября по май, тестировали на возможность откладки яиц в различных фотопериодических условиях. До конца марта репродуктивная диапауза поддерживалась коротким днем и прекращалась при длинном. Но к середине мая реакция на длину дня исчезла, и самки приступали к яйцекладке одинаково быстро в длиннодневных и в короткодневных условиях (рис. 24), что свидетельствует о

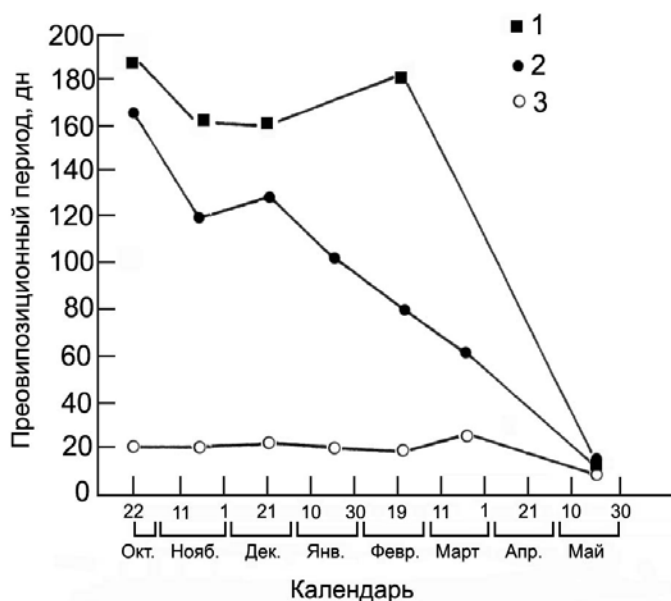


Рис. 24. Средняя (медианная) длительность преовипозиционного периода у самок *Anasa tristis* (Coreidae), собранных в природе в Канзасе (США, 38 °с.ш.) и перенесенных в разные сроки в лабораторные условия (по: Nechols, 1988).

■ – короткий день (фотопериод [СТ] 11:13 ч, +27 °С); ○ – длинный день (фотопериод [СТ] 16:8 ч, +27 °С); ● – природная длина дня, +26 °С.

завершении диапаузного развития и утере чувствительности к фотопериоду (Nechols, 1988).

Точно так же самки *C. punctiger*, перенесенные из мест зимовки в комфортные условия (+25 °С и свежий корм), в марте–апреле начинали откладывать яйца только в длинном дне, тогда как в коротком дне более половины из них оставались в неактивном состоянии (Ito, 1988).

6. Весеннее возобновление развития

Адаптации полужесткокрылых к весенним условиям исследованы очень слабо, хотя именно весна с ее частыми оттепелями, заморозками и неустойчивой в целом погодой для многих насекомых является критическим сезоном года, и именно своевременное и успешное весеннее восстановление активности после зимовки в большой степени определяет судьбу популяции и будущих поколений.

6.1. Начало активного роста и развития

Возвращение насекомых к активной жизнедеятельности после зимнего покоя может затрагивать разные процессы в зависимости от онтогенетической приуроченности зимующей стадии. В случае эмбриональной диапаузы завершается эмбриогенез, при личиночной диапаузе восстанавливается метаморфоз, наконец, в случае имагинальной диапаузы весной снимается блокировка оогенеза и восстанавливается деятельность половых желез. Экологические механизмы, контролирующие начало весеннего развития, исследованы в основном у видов с репродуктивной диапаузой, наиболее распространенной среди полужесткокрылых.

6.1.1. Температура

Хорошо известно, что возобновление развития весной определяется уровнем температуры. Переход ее через значение нижнего температурного порога вида и накопление определенной суммы тепла, специфичной для вида, являются неизменными условиями для восстановления активности, дальнейшего морфогенеза или репродукции.

Однако температурный фон весной очень неустойчив, поэтому некоторые виды, зимующие на личиночной или имагинальной стадии и имеющие очень 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 и 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, необратимо утрачивают чувствительность к длине дня в течение зимовки. Поэтому весной с наступлением теплых дней независимо от длины дня клопы восстанавливают активную жизнедеятельность и размножаются до конца жизни.

Например, самки *Aelia fieberi* (Pentatomidae), 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. Впервые такая нейтральная реакция на фотопериод весной была описана у клопа солдатика и поэтому была названа *Pyrrhocoris-like* реакцией (Hodek, 1971c, 1977).

6.1.2. Длина дня

В противоположность видам, необратимо утрачивающим фотопериодическую чувствительность, некоторые 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 *Aelia-like* реакцией или циклической реакцией (*recurrent response*; Hodek, 1971b). Позже было показано, что подобным свойством обладают многие виды, в частности, *Dolycoris baccarum* (Pentatomidae; Hodek, 1977), *Riptortus clavatus* (Alydidae; Numata, 1987), *Eurydema rugosum* (Pentatomidae; Ikeda-Kikue, Numata, 1992), *Graphosoma lineatum* (Pentatomidae; Nakamura et al., 1996; Мусолин, Майсов, 1998), *Lethocerus deyrollei* (Belostomatidae; Hasizume, Numata, 1997).

Восстановление фотопериодической чувствительности позволяет насекомым формировать диапаузу более одного раза в своей жизни и переходить к многолетнему циклу развития. Однако, как справедливо отмечают К. Накамура и Х. Нумата (Nakamura, Numata, 1995), нельзя противопоставлять эти два типа реакции насекомых на длину дня после зимовки. Так, у того же клопа солдатика *P. apterus* часть особей весной может восстанавливать фотопериодическую чувствительность (Hodek, 1974), а отдельные особи *R. clavatus*, *E. rugosum* и *D. baccarum*, наоборот, теряют эту способность навсегда, проявляя *Pyrrhocoris-like* реакцию (Numata, 1987; Ikeda-Kikue, Numata, 1992; Hodek, 1977).

Как отмечено выше, ромбовик *Anasa tristis* сохраняет фотопериодическую чувствительность с осени до весны следующего года. К середине мая реакция на длину дня исчезает (см. рис. 24; Nechols, 1988). Однако уже в июне после начала яйцекладки перезимовавшие самки снова реагируют на длину дня, вследствие чего у них удавалось повторно индуцировать диапаузу при воздействии коротким днем (Fielding, 1988). Если действительно рефракторный

период у этого вида короток и самки после диапаузы откладывают яйца только в условиях длинного дня, то данный пример свидетельствует об участии ФПР в регуляции весеннего восстановления активности.

6.1.3. Пища

Одним из важных компонентов внешней среды, имеющим значение для весенней активизации насекомых, является наличие полноценной кормовой базы. Особенно отчетливо проявляется ее роль в регуляции постдиапаузного развития видов, питающихся семенами и плодами растений. Так, основным кормом японского соевого клопа *Riptortus clavatus* (Alydidae) являются соевые бобы. Отсутствие их тормозит начало размножения клопов весной. В связи с этим в естественных условиях первые кладки яиц появляются не ранее конца мая или начала июня, хотя по температурным условиям это могло бы происходить значительно раньше (Numata, Hidaka, 1984). Однако оказалось, что если клопам предоставить зрелые соевые бобы, то можно спровоцировать у них размножение при оптимальной температуре +25 °С даже в феврале при любой длине дня (Ito, 1988). Следовательно, именно голодание тормозит развитие гонад. Подобный эффект голодания проявился и в опытах с *P. apterus* (Hodková, 1982). Тормозящее влияние голодания на репродукцию удавалось снять инъекцией аналога ювенильного гормона или удалением *corpus allatum*, что подтверждает эндокринную регуляцию созревания гонад (Hodková, 1982; Numata, Hidaka, 1984).

Роль пищи как триггера весеннего размножения отчетливо проявилась и в экспериментах со щитником *Dybowskyia reticulata* (Nakamura, Numata, 1997a). Самки, собранные в природе и перенесенные в лабораторию в марте, начинали яйцекладку и в коротком, и в длинном дне только при наличии пищи (рис. 25). Отсутствие пищи тормозило яйцекладку на длительный срок в обоих режимах. Доступность пищи (на рис. 25 этот момент показан стрелкой) стимулировала размножение. 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 служат лишь второстепенными сигнальными факторами, то весной пищевой фактор становится основным тормозом для созревания гонад. Такая же

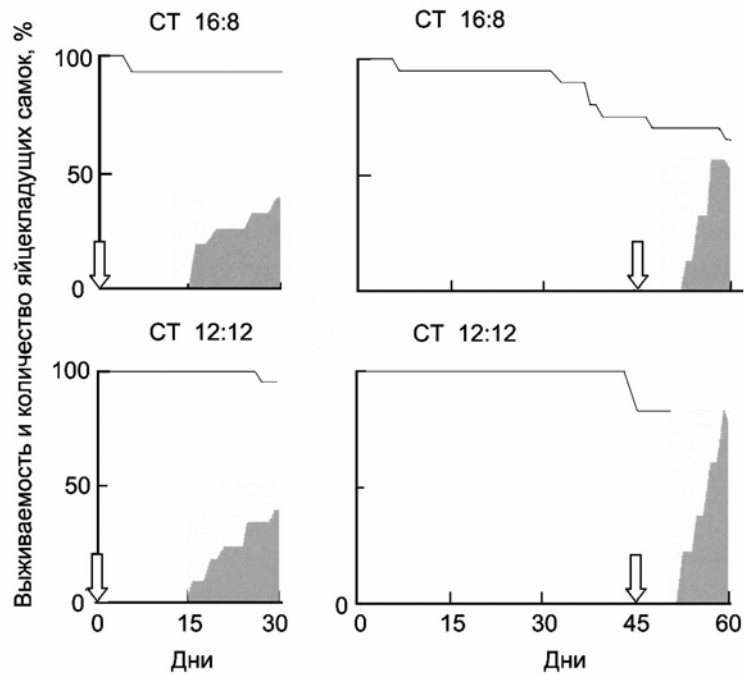


Рис. 25. Выживаемость и яйцекладка у самок *Dybowskyia reticulata* (Pentatomidae) при переносе из природных условий в лабораторные в конце марта, Осака (по: Nakamura, Numata, 1997a; Numata, 2004). Светлое поле – самки, не откладывающие яйца; заштрихованное поле – самки, приступившие к откладке яиц. Стрелки показывают момент, когда пища стала доступной. Температура +25 °С.

большая зависимость постдиапаузного размножения от пищевых ресурсов показана для *Anasa tristis* (Fielding, 1990).

6.1.4. Прочие факторы среды

Вероятно, не только длина дня, температура и пища могут служить сигналами для возобновления активного развития после зимовки.

Как было описано выше, самки слепняка *Stethoconus japonicus* меняют места откладки яиц в течение летнего сезона со срединной жилки листа азалии на основание черешка и молодые побеги. Из яиц, отложенных в плотные ткани черешка, личинки отрождаются только после зимовки. Вылупление личинок из перезимовавших яиц в июне может быть связано с изменением уровня влажности в окружающих яйца клопа тканях растения. В июне происходит сезонный рост листвы у азалии, и рост клеток каллюса обеспечивает достаточную влажность, необходимую для развития эмбриона и вылупления личинки (Neal, Haldemann, 1992).

Интересно, что на азалии вместе с *S. japonicus* зимует и его основная жертва – кружевница *Stephanitis pyrioides*. У этого вида тоже диапаузируют яйца, отложенные в ткани растения, но личинки его 1-го поколения отрождаются весной значительно раньше и, вероятно, это происходит в ответ на ранневесеннее повышение температуры воздуха. Второе поколение *S. pyrioides* всегда более многочисленно, чем первое. Высказано предположение, что вылупление личинок хищного слепняка *S. japonicus* (происходящее, как описано выше, в ответ на повышение влажности окружающих яйца клопа тканей азалии) является адаптацией хищника к времени пика обилия его жертвы. Таким образом, два вида, зимующих рядом на одном растении, используют разные стимулы для возобновления развития весной после диапаузы (Neal et al., 1991).

6.2. Весеннее восстановление окраски

В некоторых из описанных выше (раздел 4.2.1) примерах сезонный полифенизм по окраске необратим. Однако в ряде случаев, когда постепенное изменение окраски связано с индукцией имагинальной диапаузы, сезонная смена окраски обратима. Такое весеннее восстановление окраски имаго было обнаружено, например, у щитника *Nezara viridula* при содержании клопов в природных условиях в Осаке (Musolin, Numata, 2003b). 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. 26).

6.3. Весенние миграции

Для многих насекомых характерна смена мест обитания в связи с формированием зимовочного состояния, и при восстановлении весенней активности они возвращаются к местам размножения. В большинстве случаев такие миграции очень локальны – в пределах сотен метров или нескольких километров – например, с опушек леса к открытым местообитаниям. Обычно весенние миграции являются “зеркальным отражением” осенних миграций, хотя было показано, что самые дальние подтвержденные весенние миграции *Lygaeus equestris* (Lygaeidae) составляли 2,3 км и были короче осенних перелетов, достигавших 4,1 км (Solbreck, 1971).

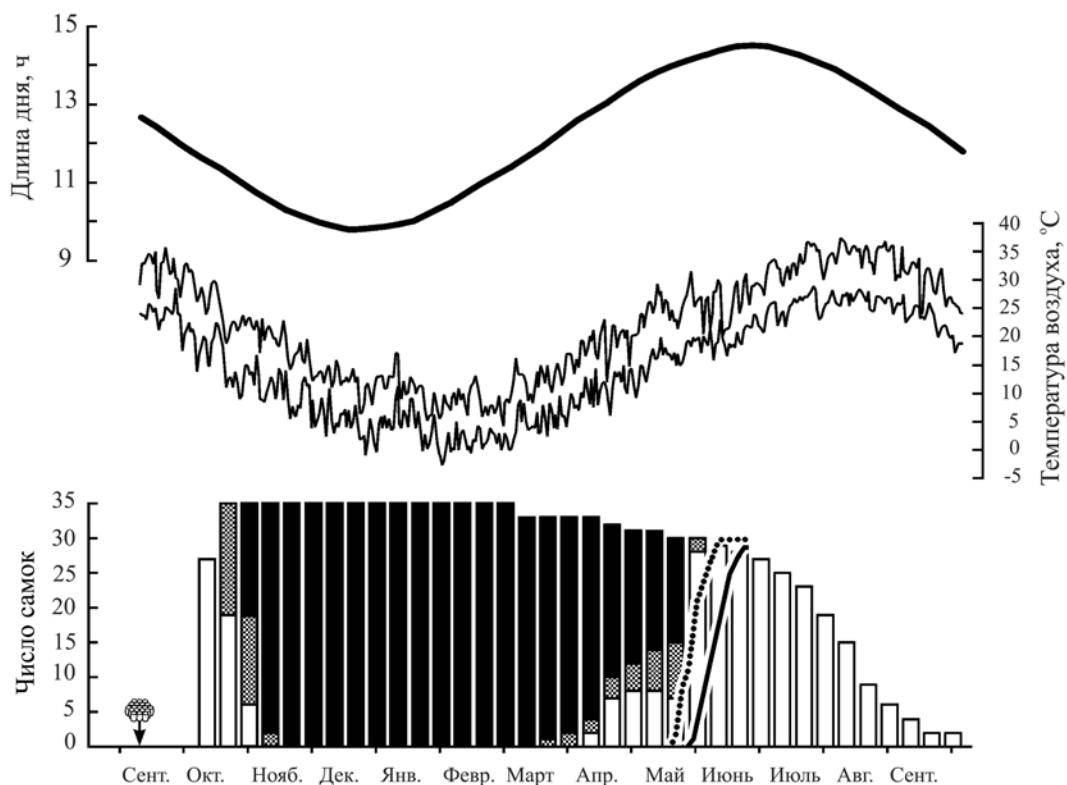


Рис. 26. Сезонные изменения окраски у самок *Nezara viridula* (Pentatomidae) в природных условиях в Осаке (по: Musolin, Numata, 2003a).

Категории по окраске: белые секторы – зеленые имаго; затененные секторы – промежуточная категория окраски имаго; черные секторы – коричневые имаго. Стрелка указывает, когда кладки яиц были выставлены в природные условия осенью 1999 г. Личиночное развитие и самцы не показаны. Пунктирная линия – кумулятивное количество спаривающихся самок; сплошная линия – яйцекладущих самок.

7. Летнее развитие

Большинство полужесткокрылых умеренных широт проводят лето в активном состоянии, которое включает рост, развитие, размножение и расселение. 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 (размножение, использование пищевых ресурсов, активное развитие и подготовку к зимовке) с наиболее оптимальными для этого периодами сезона.

7.1. Регуляция скорости роста личинок

Безусловно, на скорость развития личинок, а следовательно, и продолжительность личиночного периода, в первую очередь влияет внешняя температура: в пределах температурного оптимума повышение температуры ускоряет развитие личинок, а понижение – замедляет его.

Одна из важных летних адаптаций у насекомых – фотопериодическая регуляция скорости роста личинок: личиночное развитие протекает быстрее в одних фотопериодических условиях по сравнению с другими. У большего числа видов ускорение развития наблюдается в короткодневных условиях – с осенним укорочением продолжительности светового дня и приближением зимы скорость роста возрастает и обеспечивает возможность достижения зимующей стадии до ухудшения внешних условий. Такая адаптация впервые была описана у клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Saunders, 1983) и позже подтверждена другими авторами (рис. 27; Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993). В дальнейшем она была обнаружена у щитников *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994) и *Palomena prasina* (рис. 28; Saulich, Musolin, 1996) и многих других видов (см. Мусолин, Саулич, 1997).

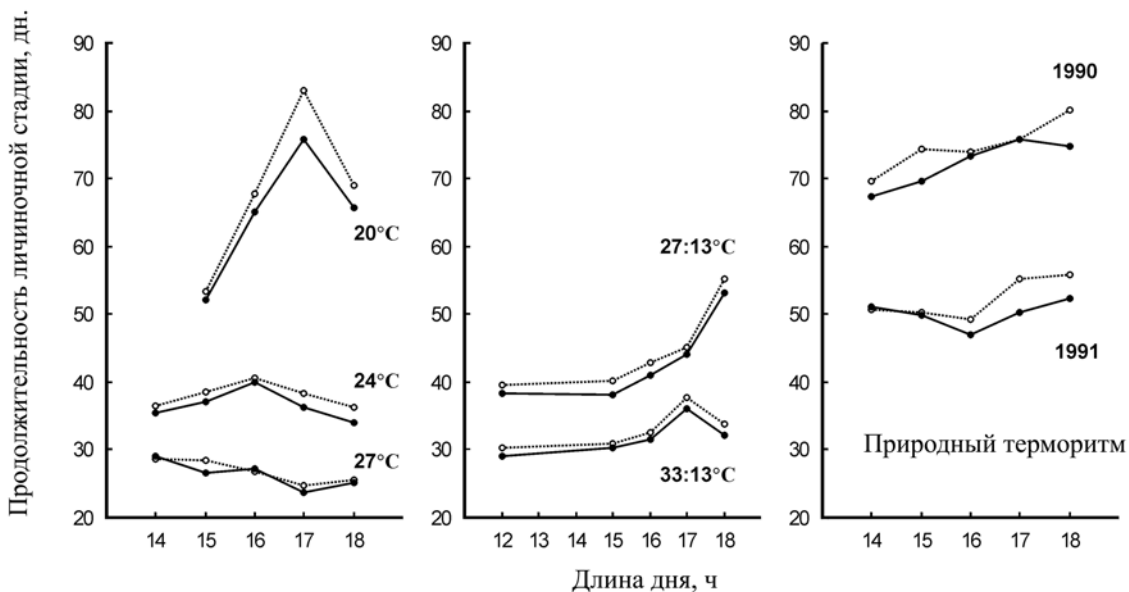


Рис. 27. Влияние длины дня на продолжительность личиночной стадии *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) из Белгородской обл. в разных температурах режимах (по: Musolin, Saulich, 1999).

● – самки; ○ – самцы.

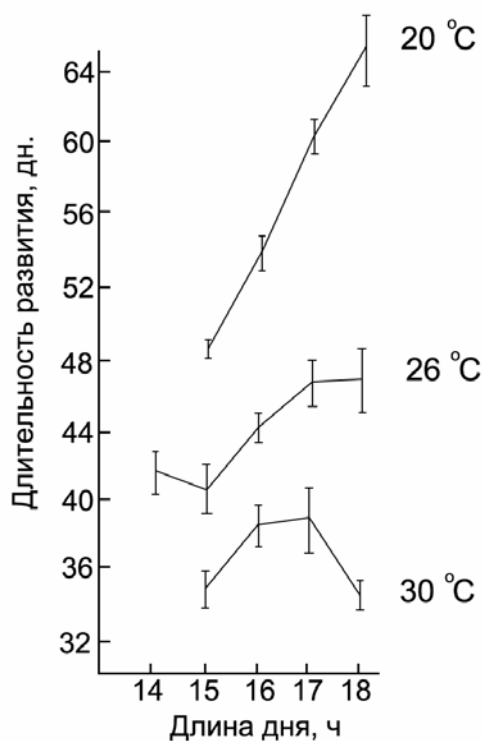


Рис. 28. Влияние длины дня на продолжительность личиночной стадии (среднее \pm SE) *Palomena prasina* (Pentatomidae) из Белгородской обл. при постоянных температурах (по: Saulich, Musolin, 1996).

Примечательно, что фотопериодическая регуляция скорости личиночного развития обнаружена и у видов, не проявляющих реакцию на длину дня при индукции диапаузы. Например, у щитника *Palomena prasina*, имеющего облигатную зимнюю репродуктивную диапаузу, период яйцекладки перезимовавших особей в природе растянут более чем на один месяц. Личинки, отрождающиеся из первых кладок, развиваются на фоне длинного дня, а личинки из поздних кладок попадают в короткодневные условия. Экспериментально показано, что скорость роста личинок определяется длиной дня: чем короче день, тем быстрее они растут (см. рис. 28). При +20 °C личинки в коротком дне окрылились почти на 20 дней раньше, чем в длинном дне. При более высокой температуре ускорение развития проявлялось слабее, а часто совсем исчезало. Этот факт объясняется существованием температурного оптимума и пределов проявления любых биологических реакций. Короткодневное ускорение развития приобретает адаптивное значение именно при пониженных осенних температурах, что подтвердилось и данными, полученными в условиях суточного ритма температуры. Помимо ускорения развития в начале и, особенно, в конце вегетационного сезона такой фотопериодический контроль скорости роста личинок способствует синхронизации окрыления имаго.

Однако описанная фотопериодическая регуляция скорости роста не универсальна, несмотря на ее явную адаптивность. У некоторых видов или популяций личинки растут быстрее в условиях длинного дня. Реакция на длину дня может быть диаметрально противоположной у разных популяций одного вида. Такие различия были обнаружены у популяций *Dolycoris baccarum* (Pentatomidae) из Норвегии и Японии (Conradi-Larsen, Sømme, 1973; Nakamura, 2003) и популяций *Nezara viridula* (Pentatomidae) 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 местообитания.

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 у личинок *Podisus maculiventris* (Pentatomidae; Горышин и др., 1988a), *Picromerus bidens* (Pentatomidae; Мусолин, Саулич, 1997), *Alydus calcaratus* (Alydidae; Musolin et al., 1999) и др.

7.2. Фотопериодический контроль окраски личинок

Случаи полифенизма по окраске у имаго были рассмотрены выше. Изменения окраски тела под влиянием длины дня могут наблюдаться и на стадиях, предшествующих диапаузе или вообще с ней напрямую не связанных.

Так, у активно развивающихся личинок щитника *Plautia crossota stali* из Японии выделены 6 различающихся цветовых морф (фенотипов). Частота их встречаемости определяется фотопериодическими условиями содержания (рис. 29; Numata, Kobayashi, 1994). Цвет кутикулы варьирует от зеленого до темно-коричневого. Усиление пигментации связано с воздействием короткого дня. Светлоокрашенные особи развиваются в длинном дне. Диапауза же у этого вида также контролируется ФПР, но приурочена к имагинальной стадии (рис. 29б).

Аналогичные тенденции обнаружены и у щитника *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994). У этого вида короткий день и пониженная температура стимулируют

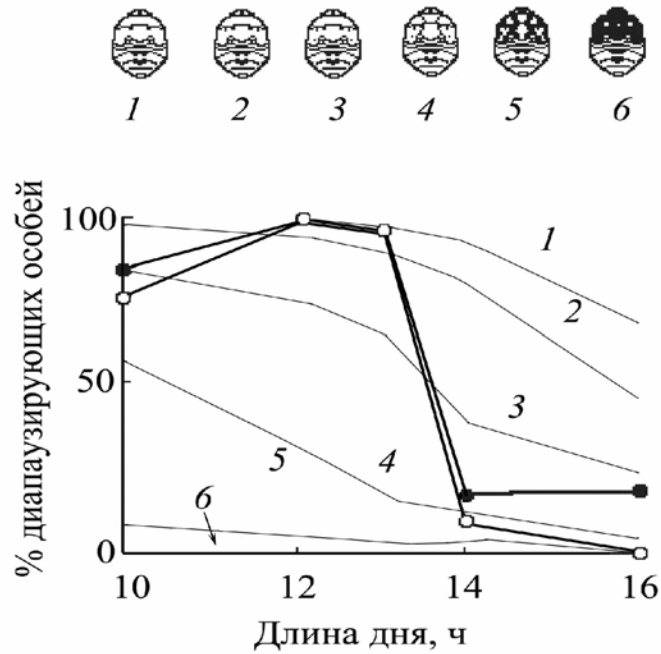


Рис. 29. Влияние длины дня на окраску личинок V возраста (а) и индукцию имагинальной диапаузы (б) у *Plautia crossota stali* (Pentatomidae), Осака (по: Numata, Kobayashi, 1994).

Жирные линии – ФПР, контролирующая имагинальную диапаузу (черные кружки – доля диапазирующих самцов; светлые – самок); тонкие линии – ФПР, определяющая цветовые морфы личинок. 1–6 – цветовые морфы личинок (изображены над графиком).

появление темноокрашенных личинок. В альтернативном варианте доля пигментированных личинок была значительно меньше (рис. 30).

Согласно полученным экспериментальным данным, индукция диапаузы у имаго *A. custos* и изменение окраски у личинок – два самостоятельно регулируемых процесса, что доказывается не только их приуроченностью к разным стадиям, но и сопоставлением температурных диапазонов проявления. ФПР, контролирующая индукцию имагинальной диапаузы, наиболее выражена при высоких температурах (+27...+30 °С) и полностью подавляется низкими, тогда как фотопериодический контроль окраски проявляется при всех исследованных температурах (Волкович, Саулич, 1994).

Можно предположить, что описанное выше усиление пигментации у активных стадий происходит в прохладные периоды вегетационного сезона и, вероятнее всего, связано с оптимизацией процессов терморегуляции. Известно, что меланизация

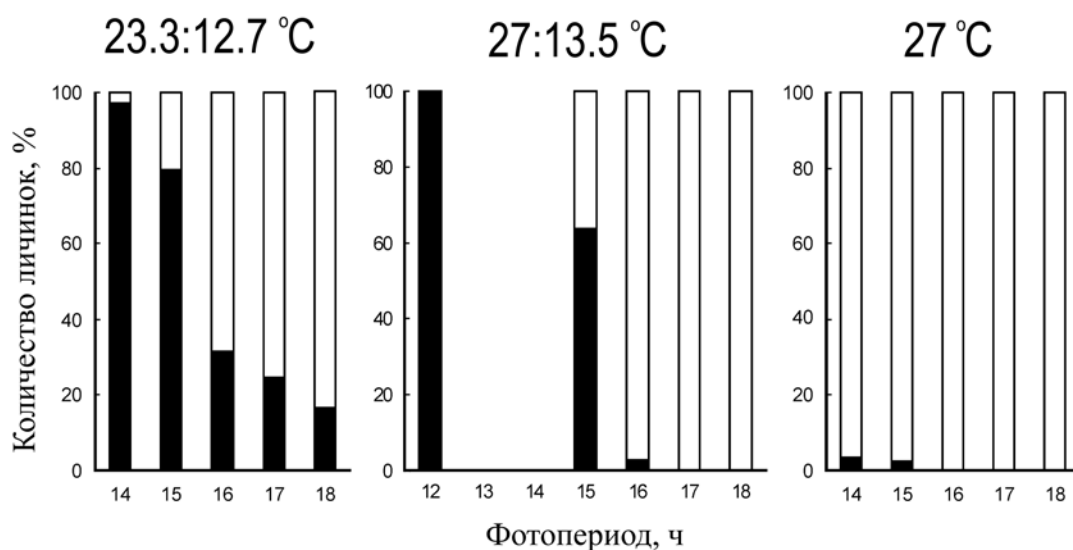


Рис. 30. Влияние длины дня и температуры на соотношение личинок двух цветовых морф у *Arma custos* (Pentatomidae) из Белгородской обл. (по: Волкович, Саулич, 1994).

Цветовые морфы: белые секторы – светлоокрашенные личинки; черные секторы – темноокрашенные личинки.

покровов насекомых весной и осенью (когда день в природе короткий) способствует усилению поглощения солнечного излучения, в результате чего температура тела может превышать температуру окружающего воздуха на 10–15 °C (Hoffmann, 1974; Tauber et al., 1986). Наоборот, светлая окраска, вследствие ослабления пигментации, позволяет избегать дневных перегревов в жаркий период середины лета.

7.3. Летняя диапауза (эстивация)

Как отмечалось выше, большинство полужесткокрылых летом активны, однако небольшая часть видов умеренных широт и значительная часть обитателей тропиков и субтропиков проводят жаркий и сухой или дождливый сезоны в состоянии покоя. Свойства летней диапаузы у полужесткокрылых исследованы чрезвычайно слабо. Наиболее подробно летний покой исследован у вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Scutelleridae), вида, имеющего большое хозяйственное значение.

Вредная черепашка имеет строго моновольтинный цикл развития, выдерживаемый на всем протяжении ареала. Ее активная жизнедеятельность занимает около 2,5–3 месяцев в году, остальные 9–9,5 месяцев черепашка проводит в состоянии

покоя. Существование в течение столь длительного периода покоя в сезоны с резко различными внешними условиями поддерживается за счет питательных веществ, накопленных во время преддиapaузного питания. Совершенно необычной особенностью клопов рода *Eurygaster* является накопление не только жирового запаса в жировом теле, но и полупереваренной пищи в первом отделе средней кишки (Федотов, 1947). Эти запасы имеют важное значение не только для выживания во время диapaузы, но и для созревания половой продукции следующей весной.

Облигатная летняя диapaуза у вредной черепашки формируется у молодых клопов в июне–июле, т.е. к моменту уборки колосовых, с которыми тесно связан этот вид. После непродолжительного, но интенсивного преддиapaузного питания клопы мигрируют к местам эстивации. В равнинных ландшафтах это лесополосы, опушки леса, лесные поляны и даже парки и сады. В горах клопы поднимаются довольно высоко – до 2500–2800 м. Эстивация продолжается около двух месяцев. За это время клопы теряют около 20% пищевых резервов, накопленных в период преддиapaузного питания (Ушатинская, 1955). Осенью с ослаблением жары клопы опускаются ниже и зимуют в состоянии облигатной зимней диapaузы. Часто это происходит в очень плотных скоплениях – до 1175 имаго на один куст полыни или 459 имаго/м² (Brown, 1962). На равнинах также есть период активности между летней и зимней диapaузой – небольшие перелеты в лесополосы, когда клопы могут подпитываться на диких злаках и других растениях. Перерыв в состоянии покоя продолжительностью около двух недель служит четкой гранью между летней и зимней диapaузами. Глубокая летняя диapaуза наблюдается у популяций, обитающих в Средней Азии; для клопов в Предкавказье и Крыму характерен значительно менее глубокий покой – насекомые часто переходят в активное состояние и перемещаются в лесу (Арнольди, 1947).

Уход вредной черепашки в летнюю диapaузу в условиях южных зерновых районов России имеет громадный биологический смысл, поскольку с уборкой зерновых не только катастрофически сужается кормовая база и уничтожаются благоприятные биотопы (Поливанова, 1960), но и наступает пора высоких депрессирующих температур.

По своему происхождению *E. integriceps* является выходцем из Передней Азии (Арнольди, 1947), где в жарких засушливых условиях сформировался жизненный цикл

этого вида, характеризующийся коротким периодом активности, сжатыми сроками яйцекладки, быстрыми темпами развития преимагинальных стадий и летней репродуктивной диапаузой, переходящей в зимнюю. Сформировавшаяся в этих условиях способность консервировать белково-углеводную пищу создала предпосылки для ранних сроков начала активной жизни и быстрого созревания яиц. Предполагается, что в Европу вредная черепашка проникла в XIX веке вслед за расширением посевов зерновых, которые обеспечили ей подходящую кормовую базу, создали благоприятные биотопы и преимущества перед другими хлебными клопами в отношении ухода от паразитов, главным образом от яйцеедов (Поливанова, 1960). При этом, попав в новые климатические условия, вредная черепашка сохранила неизменным свой жизненный цикл. Молодое поколение независимо от местной кормовой базы неукоснительно уходит в летнюю диапаузу, которая после непродолжительной осенней активизации клопов сменяется зимовкой.

Иную функциональную нагрузку несет летняя диапауза у зимующей на личиночной стадии черепашки *Poecilocoris lewisi*, подробно исследованной в Японии (Tanaka et al., 2002). В жизненном цикле этого вида может быть 2 диапаузы, причем обе находятся под фотопериодическим контролем и имеют пороги, близкие к 14,5 ч: короткий день индуцирует диапаузу у личинок V возраста, а длинный день – непродолжительную (с задержкой развития гонад примерно на 20 дней) диапаузу имаго.

Личинки *P. lewisi* питаются семенами *Cornus controversa* (сем. Cornaceae – кизилловые), созревающими лишь к началу июля. Поскольку окрыление перезимовавших личинок происходит в мае в условиях длинного дня, то все самки формируют летнюю диапаузу и откладывают яйца только после ее завершения – в июле (рис. 31). Это создает предпосылки для синхронизации сроков появления личинок летнего поколения с созреванием семян кормового растения. Ранние личинки летнего поколения достигают V возраста в начале августа (когда день еще длинный – более 14,5 ч) и, не формируя личиночной диапаузы, сразу линяют на имаго. Эти имаго вскоре созревают и откладывают яйца, поскольку день уже достаточно короткий для бездиапаузной репродукции (<14,5 ч). Таким образом, несмотря на наличие летней имагинальной диапаузы, *P. lewisi* успевает дать частичное 2-е поколение.

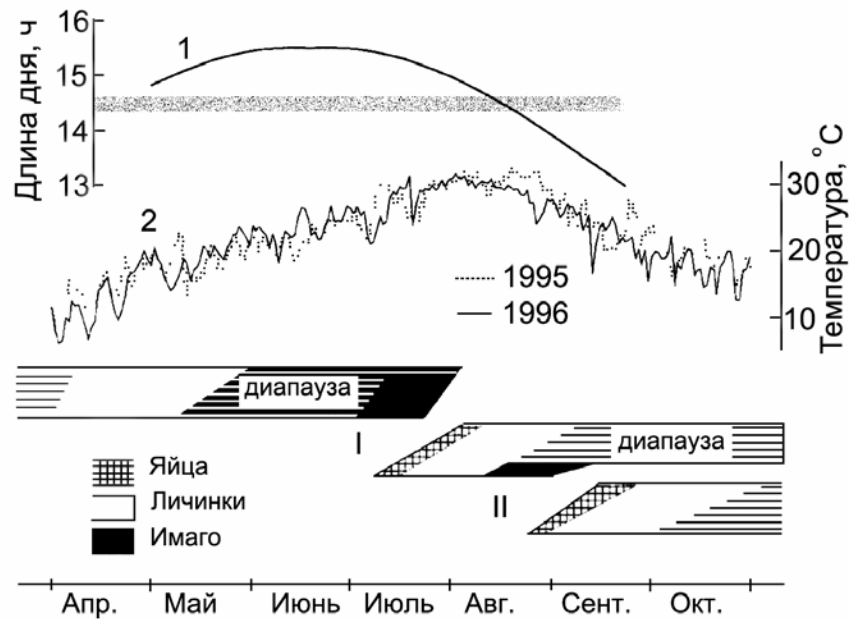


Рис. 31. Схема развития *Poecilocoris lewisi* (Scutelleridae) в Осаке (34.6° с.ш.) (по: Tanaka et al., 2002).

1 – длина дня (включая 1 ч гражданских сумерек; по: Beck, 1980); 2 – температура воздуха в 1995 и 1996 гг. Заштрихованная область – критическая длина дня для индукции летней диапаузы имаго и зимней диапаузы личинок. I и II – I (летнее) и II (зимующее) поколения. Горизонтальная штриховка – диапауза: белая по черному фону – имагинальная, черная по белому фону – личиночная.

Более поздние личинки летнего поколения достигают V возраста после середины августа на фоне уже короткого дня (<14,5 ч) и впадают в зимнюю личиночную диапаузу. Диапаузирует на личиночной стадии и все частичное 2-е поколение.

Таким образом, у *P. lewisi* летняя диапауза имаго устраняет критическое давление пищевого фактора, отодвигая начало размножения к периоду доступности корма для потомства, и не препятствует развитию частичного 2-го поколения.

Щитник *Picromerus bidens* зимует на стадии яйца, а летняя диапауза формируется у молодых имаго. Экспериментально показано, что в индукции эстивации участвует короткодневная ФПР (Musolin, Saulich, 2000).

В короткодневных режимах 12 и 14 ч все самки синхронно в среднем на 15-й день приступили к откладке яиц, тогда как в остальных лабораторных режимах и в природе в июле клопы не размножались (рис. 32а). Самки, постоянно содержащиеся в длиннодневных режимах и в природе (где длина дня, когда окрылились имаго, была

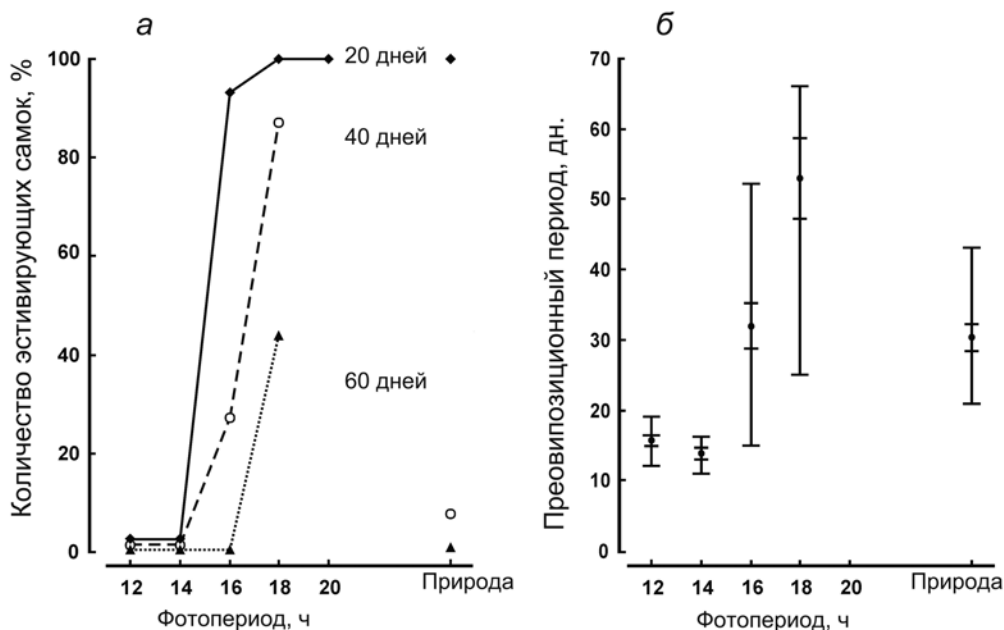


Рис. 32. Фотопериодическая индукция летней диапаузы у *Picromerus bidens* (Pentatomidae) (по: Musolin, Saulich, 2000).

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

около 16 ч 30 мин), постепенно реактивировались, и через два месяца практически все начали откладывать яйца. Адаптивный смысл этой задержки развития гонад стал ясен только после изучения свойств зимней диапаузы. Оказалось, что она очень непрочная. При +25 °С уже через две–три недели из диапаузирующих яиц начинают вылупляться личинки. В таком случае в природных условиях из яиц, отложенных самками летом, отрождение личинок могло бы происходить летом того же сезона даже без холодной реактивации. Это привело бы к гибели неподготовленных к зимовке личинок и имаго. Эстивация продолжительностью 1,5–2 месяца (рис. 32б) отодвигает откладку яиц на конец лета, а осеннее понижение температуры предотвращает эмбриогенез, препятствуя губительному отрождению личинок осенью.

Идентичную роль в регуляции жизненного цикла выполняет летняя диапауза у щитника *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985a, b). Репродуктивная диапауза у этого вида формируется под влиянием возрастающей в конце весны и начале лета длины дня. Яйцекладка начинается только после летнего солнцестояния, когда день начинает

убывать. Летнюю задержку яйцекладки автор рассматривает как адаптивный механизм, позволяющий отодвинуть развитие личинок на более поздний период летнего сезона, когда фотопериодические условия стимулируют формирование у них зимней диапаузы. Две диапаузы обеспечивают моновольтинный сезонный цикл у этого щитника.

Таким образом, даже эти немногочисленные примеры летней диапаузы у полужесткокрылых ярко демонстрируют, насколько велико и разнообразно ее значение в жизни насекомых и какие разные задачи решаются путем включения в жизненный цикл этого дополнительного периода покоя.

8. Заключение

Анализ имеющихся литературных и оригинальных данных свидетельствует о том, что полужесткокрылые проявляют те же адаптации, которые свойственны насекомым в целом. Облигатная и факультативная диапауза, зимний и летний покой, разные стратегии зимовки, поведенческие реакции в совокупности с разнообразием управляющих сезонным развитием механизмов обеспечивают огромное многообразие фенологических схем и делают сезонное развитие каждого вида отличным от сезонного развития многих других видов, даже близких по систематическому положению и населяющих один и тот же биотоп.

Своеобразие этого отряда проявляется в степени выраженности и значении отдельных категорий сезонных адаптаций.

Клопы относятся к термофильным насекомым, что явно отражается на их географическом распространении – наиболее богата фауна тропической и субтропической зон. Для своего развития они требуют довольно большой, по сравнению с представителями других отрядов, суммы температур, поэтому в умеренных широтах большинство видов завершает только одно поколение.

Важное значение для выживания в умеренном климате имеет зимний покой. Разные виды полужесткокрылых зимуют на разных стадиях, тем не менее, для многих семейств можно выделить типичную зимующую стадию (рис. 33). В четырех наиболее изученных в экологическом плане инфраотрядах типична зимовка на стадии имаго

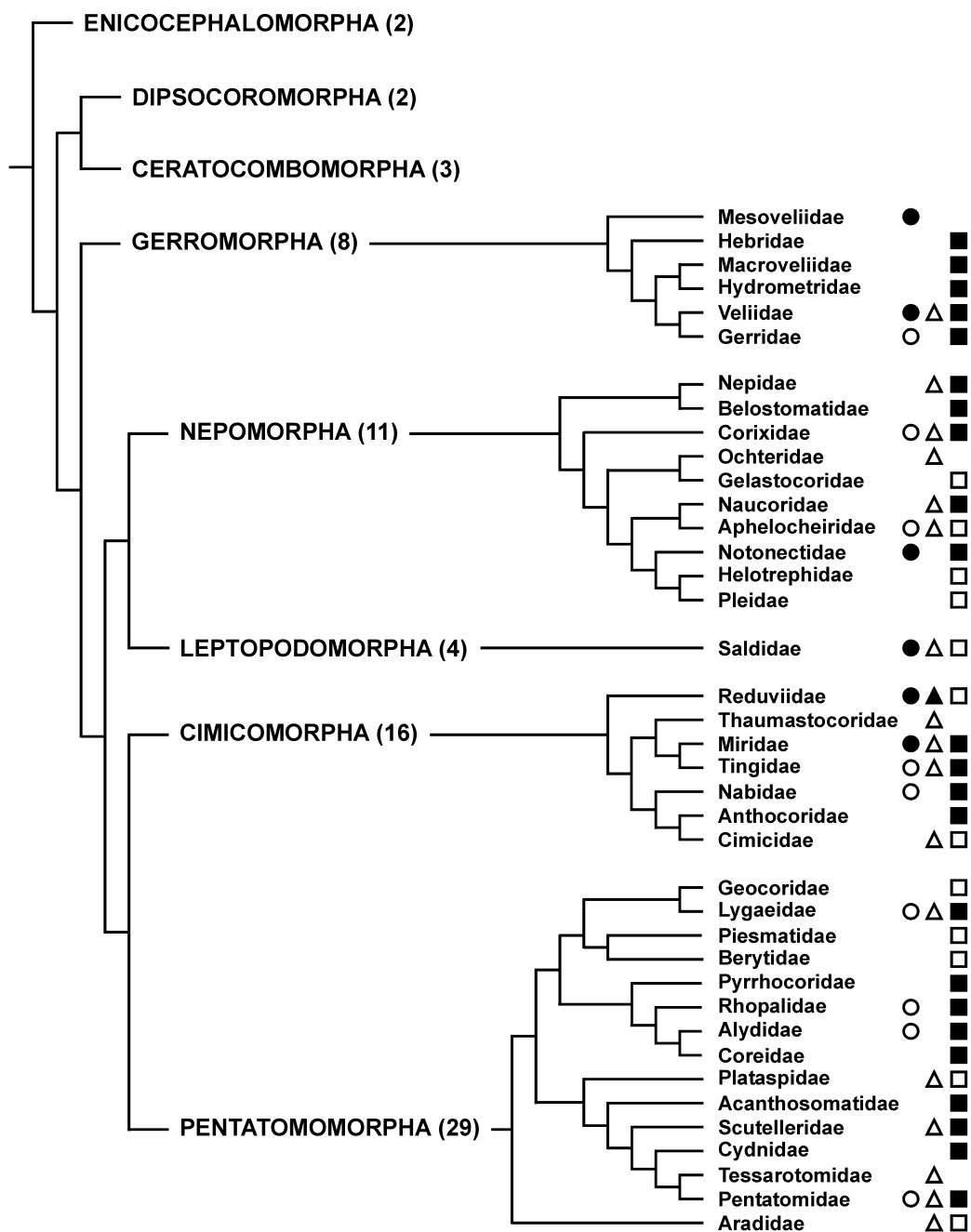


Рис. 33. Зимующие стадии в сезонных циклах в разных семействах полужесткокрылых умеренного климата:

Обозначения: ● – яйцо; ▲ – личинка; ■ – имаго; черные фигуры – типичная для семейства стадия; белые фигуры – нетипичные или известные только для некоторых видов стадии. Упрощенная дендрограмма показывает взаимоотношения между инфраотрядами и семействами полужесткокрылых и включает только те семейства, в которых зимующая стадия известна хотя бы для нескольких видов (составлена по: Andersen, 1982; Mahner, 1993; Wheeler et al., 1993; Schuh, Slater, 1995; Henry, 1997). В скобках после названий инфраотрядов указано количество семейств (по: Schuh, Slater, 1995).

(например, сем. Gerridae, Belostomatidae, Naucoridae, Anthocoridae, Coreidae, Acanthosomatidae, Cydnidae, Pentatomidae). На стадии яйца часто зимуют представители сем. Mesoveliidae, Veliidae, Notonectidae, Saldidae, Reduviidae, Miridae. Личиночную стадию можно считать типично зимующей, вероятно, только у сем. Reduviidae и Cimicidae, хотя и во многих других семействах есть отдельные виды, переживающие зиму на этой стадии (например, Veliidae, Ochteridae, Aphelocheiridae, Saldidae, Plataspidae, Aradidae).

Анализ существующих данных по зимующим стадиям не выявил определенных закономерностей в распространении типичных форм диапаузы в наиболее изученных семействах. Например, из 38 семейств, по которым имеются данные для анализа (см. рис. 33), в 14 зимовка приурочена исключительно к стадии имаго, но в инфраотряде Gerromorpha она типична для 3 из 6 семейств (50%), в Nepomorpha для 4 из 10 (40%), а в Pentatomomorpha для 7 из 15 (47 %). В 9 семействах из разных инфраотрядов обнаружены все три типа диапаузы.

Среди полужесткокрылых много видов, в большей или меньшей степени связанных с водной средой, что самым непосредственным образом отражается на их жизненном цикле. Например, у Heteroptera чаще, чем у представителей других отрядов, отмечается смена мест обитания в связи с зимовкой, что в свою очередь определяет и большую распространенность миграций.

Характерной особенностью многих семейств полужесткокрылых является сезонный крыловой полиморфизм. Вторичная утрата способности к полету в отряде полужесткокрылых известна для представителей 41 из 75 семейств (Andersen, 1997). К сожалению, у большинства видов не исследована природа этого феномена, и в некоторых работах речь идет о наследственно закрепленном крыловом полиморфизме.

Схема, отражающая распространенность разных крыловых форм в семействах полужесткокрылых (рис. 34), свидетельствует о том, что длиннокрылые особи встречаются во всех семействах, кроме Cimicidae (и близкого к нему Polycetenidae). Частичная редукция крыльев связана в основном с образом жизни и чаще встречается среди хищников, паразитов и видов, обитающих на поверхности почвы, живущих под корой деревьев и кустарников, а также у водных и околводных видов. В связанных с водой инфраотрядах Enicoscephalomorpha, Dipsocoromorpha и Gerromorpha и в

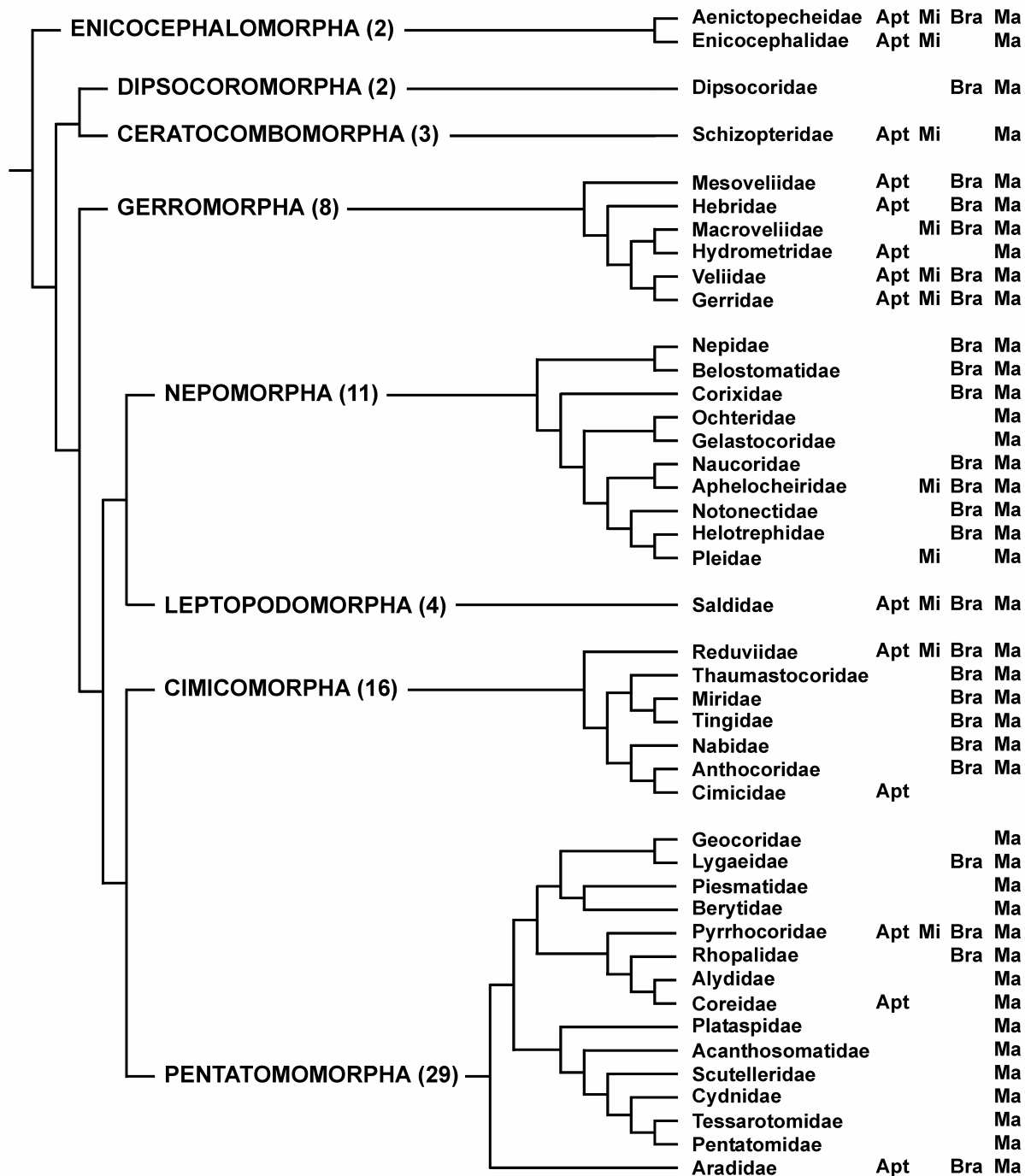


Рис. 34. Распространение крылового полиморфизма в разных семействах полужесткокрылых (частично по: Polhemus, 1985; Schuh, Slater, 1995; Andersen, 1997; Wheeler, 2001).

Обозначения основных крыловых морф: Apt – бескрылые; Mi – микроптера; Bra – короткокрылые и Ma – длиннокрылые. Упрощенная дендрограмма показывает взаимоотношения между инфраотрядами и семействами полужесткокрылых, но включает не все семейства (составлена по: Andersen, 1982; Mahner, 1993; Wheeler et al., 1993; Schuh, Slater, 1995; Henry, 1997). В скобках после названий инфраотрядов указано количество семейств (по: Schuh, Slater, 1995).

Cimicomorpha (в котором много паразитов и хищников) крыловые формы представлены более разнообразно, чем, например, в Neromorpha и Pentatomomorpha.

Таким образом, анализ данных по примерно 200 исследованным видам (и по более чем 2000 публикаций) не выявил четких закономерностей распространения таких сезонных адаптаций, как диапауза и крыловой полиморфизм в связи с филогенией полужесткокрылых. Можно предположить, что вторичная утрата способности к полету и крыловой полиморфизм, так же как и диапауза, возникали в эволюции многократно и независимо в разных семействах полужесткокрылых.

В целом, несмотря на интенсивное исследование сезонных адаптаций полужесткокрылых в последние десятилетия, доля в большей или меньшей степени изученных видов остается ничтожной (впрочем, как и в других отрядах) и ориентировочно составляет не более 0,5% от числа известных видов.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке федеральной программы поддержки ведущих научных школ (проект НШ-7130.2006.4), Программы передовых исследований 21-го века при Киотском университете, Япония (The 21st Century COE Program *Innovative Food and Environmental Studies Pioneered by Entomomimetic Sciences* at Kyoto University, Japan) и Фонда «Инессы».

Литература

Андреев С.В., Молчанова В.А. и др. Радиомаркировка при изучении насекомых вредителей // Вестн. с.-х. науки. 1964. Вып. 2. С. 122–128.

Арнольди К.В. Вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*) в дикой природе Средней Азии в связи с экологическими и биоценологическими моментами ее биологии // Сб. «Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put.» (под ред. Д.М. Федотова). Т. 1. Изд. АН СССР. М., 1947. С. 136–269.

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

Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки). М., 1967. 271 с.

Волкович Т.А., Горышин Н.И. Оценка и накопление фотопериодической информации у клопа солдатака *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae, Hemiptera) при индукции яйцекладки // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 1. С. 46–55.

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.

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. ин-та ЛГУ. 1972. Т. 21. С. 68–89.

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

Караушева А.И. Особенности климата и характер погоды на территории лесостепной дубравы "Лес на Ворскле" Белгородской области. I. Особенности климатообразующих факторов // Вестн. Ленингр. ун-та. 1980. Т. 9, вып. 2. С. 29–39.

Кириченко А.Н. Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография. 1951. Изд-во АН СССР, М.-Л., 423 с.

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 (Тез. докл. Русск. энтومол. об-ва, СПб, 23–29 сентября 1997 г.). СПб, 1998. Т. 2. С. 44.

Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* (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. Фотопериодический контроль скорости роста личинок настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. N 5. С. 530–540.

Перепелица Л.В. Роль фотопериода в развитии *Dolycoris baccarum* // Бюлл. ВНИИ защ. раст. 1971. Т. 21. С. 11–13.

Поливанова Е.Н. Эколого-морфологические особенности клопов надсемейства Pentatomoidea в южных зерновых районах Европейской части СССР // Сб. «Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put.» (под ред. Д.М. Федотова). Т. 4. Изд. АН СССР. М., 1960. С. 157–221.

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., Мусолин Д.Л. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). Изд. С.-Петербург. ун-та. С-Пб., 2007. 205 с.

Саулич А.Х., Нумата Х., Волкович Т.А. Температурный и фотопериодический контроль развития клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera, Pyrrhocoridae) в природных условиях // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1993. Вып. 4. С. 31–39.

Ушатинская Р.С. Физиологические особенности вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в период покоя при зимовке в горах и на равнине // Сб. «Вредная

черепашка *Eurygaster integriceps* Put.» (под ред. Д.М. Федотова). Т. 3. Изд-во АН СССР. М., 1955. С. 134–170.

Федотов Д.М. Изменения внутреннего состояния имаго вредной черепашки, *Eurygaster integriceps* Put. в течение года // Сб. «Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put.» (под ред. Д.М. Федотова). Т. 1. Изд. АН СССР. М., 1947. С. 35–80.

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

Шиняева Л.И. Сперматогенез у вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) в период преддиапаузы и становления диапаузы // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 7. С. 1025–1032.

Aldrich J.R. Seasonal variation of black pigmentation under the wings in a true bug (Hemiptera: Pentatomidae): a laboratory and field study // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1986. Vol. 88, N 3. P. 409–421.

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. Entomol. 1977. Vol. 84. P. 256–264.

Andersen N.M. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae) // Entomol. Scand. 1973. Vol. 4. P. 1–20.

Andersen N.M. *The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha): Phylogeny, Adaptations, Biogeography and Classification*. Entomomonograph 13. Scandinavian Sci. Press Ltd., Klampenborg (Denmark). 1982. 455 pp.

Andersen N.M. Phylogenetic tests of evolutionary scenarios: the evolution of flightless and wing polymorphism in insects // Grandcolas P. (ed.), *The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Tests of Evolutionary Scenarios* // Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. [Sér. A, Zoologie.]. 1997. Vol. 173. P. 91–108.

Anderson N.H. Bionomics of six species of *Anthocoris* (Heteroptera: Anthocoridae) in England // Trans. R. Entomol. Soc. London. 1962. Vol. 114, N 3. P. 67–95.

Austreng M.P., Sømme L. The fauna of predatory bugs (Heteroptera, Miridae and Anthocoridae) in Norwegian apple orchards // Fauna Norv., 1980. Ser. B. Vol. 27, N 1–2. P. 3–8.

Bale J.S. Classes of insect cold hardiness // Funct. Ecol. 1993. Vol. 7. P. 751–753.

Bale J.S. Insect cold hardiness: A matter of life and death // Eur. J. Entomol. 1996. Vol. 93. P. 369–382.

Bale J.S. Insect and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance // Philos. Trans. R. Soc. London. B. 2002. Vol. 357. P. 849–862.

Barnes B.M, Barger J.L, Seares J., Tacquard P.C. and Zuercher G.L. Overwintering in yellowjacket queens (*Vespula vulgaris*) and green stinkbugs (*Elasmotethus interstinctus*) in subarctic Alaska // Physiol. Zool. 1996. Vol. 69. P. 1469–1480.

Beards G.W., Strong F.E. Photoperiod in relation to diapause in *Lygus hesperus* Knight // Hilgardia. 1966. Vol. 37. P. 345–362.

Beck S.D. *Insect Photoperiodism*. 2-nd edn. Acad. Press, N.Y. 1980. 387 pp.

Blommers L.H.M., Vaal F.W.N.M., Helsen H.H.M. Life history, seasonal adaptations and monitoring of common green capsid *Lygocoris pabulinus* (L.) (Hem., Miridae) // J. Appl. Entomol. 1997. Vol. 121. P. 389–398.

Böcher J. Notes on the reproductive biology and egg diapause in *Nysius groenlandicus* (Zett.) (Heteroptera: Lygaeidae) // Vidensk. Meddr. Dansk. Naturh. Foren. 1975. Vol. 138. P. 21–38.

- Braune H.J. Der Einfluss der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen (Heteroptera, Miridae) // *Oecologia*. 1971. Vol. 8, N 3. P. 223–266.
- Braune H.J. The role of temperature in controlling obligatory diapause // Wieser W. (ed.) *Effects of Temperature on Ectothermic Organisms*. Springer, N.Y. 1973. P. 233–238.
- Brown E.S. Researches on the ecology and biology of *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Scutelleridae) in Middle East countries, with special reference to the overwintering period // *Bull. Entomol. Res.* 1962. Vol. 53. P. 445–514.
- Cabello D.R., Galindez I. Vital statistics of *Panstrongylus geniculatus* (Latreille 1811) (Hemiptera: Reduviidae) under experimental conditions // *Memor. Inst. Oswaldo Cruz*. 1998. Vol. 93, N 2. P. 257–262.
- Chyzik R., Klein M., Ben-Dov Y. Overwintering biology of the predatory bug *Orius albidipennis* (Hemiptera: Anthocoridae) in Israel // *Biocontrol Sci. Tech.* 1995. Vol. 5, N 3. P. 287–296.
- Cobben R.H. *Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, Architecture of the Shell, Gross Embryology and Ecllosion*. 1968. Wageningen. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 376 pp.
- Collyer E. On the ecology of *Anthocoris nemorum* (L.) (Hemiptera–Heteroptera) // *Proc. R. Entomol. Soc. London*. 1967. (A) Vol. 42, N 7–9. P. 107–118.
- Conradi-Larsen E.M., Sømme L. Notes on the biology of *Dolycoris baccarum* L. (Het., Pentatomidae) // *Nor. Entomol. Tidssk.* 1973. Vol. 20. P. 245–247.
- Danks H.V. *Insect Dormancy: an Ecological Perspective*. 1987. Monograph ser. N 1. (Biol. Survey of Canada, Ottawa) 439 pp.
- Danks H.V. Dehydration in dormant insects // *J. Insect Physiol.* 2000. Vol. 46. P. 837–852.
- Denlinger D.L. Dormancy in tropical insects // *Ann. Rev. Entomol.* 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*. Chapman & Hall, N.Y. 1991. P. 174–198.
- Dingle H. The relation between age and flight activity in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) // *J. Exp. Biol.* 1965. Vol. 42, N 2. P. 269–283.
- Dingle H. Diapause in a migrant insect, the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Hemiptera, Lygaeidae) // *Oecologia*. 1974a. Vol. 17, N 1. P. 1–10.
- Dingle H. The experimental analysis of migration and life-history strategies in insects // Browne B. (ed.) *Experimental Analysis of Insect Behaviour*. 1974b. Springer, N.Y. P. 329–342.
- Dingle H. (ed.) *Evolution of Insect Migration and Diapause*. 1978. Springer, N.Y. 284 pp.
- Dingle H. The ecology and evolution of migration // Gauthreaux S.A., Jr. (ed.) *Animal Migration, Orientation, and Navigation*. 1980. Acad. Press, N.Y. P. 1–101
- Dingle H. Migration // Kerkut G.A., Gilbert L.I. (eds) *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Vol. 9: *Behaviour*. Pergamon Press, Oxford; 1985. P. 375–415.
- Dingle H. Evolutionary genetics of animal migration // *Amer. Zool.* 1991. Vol. 31. P. 253–264.
- Dingle H. 1996. *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, N.Y.

Dingle H., Alden B.M., Blakley N.R., Kopec D., Miller E.R. Variation in photoperiodic response within and among species of milkweed bugs (*Oncopeltus*) // Evolution. 1980. Vol. 34, N 2. P. 356–370.

Dingle H., Boldwin D. Geographic variation in life histories: a comparison of tropical and temperate milkweed bugs (*Oncopeltus*) // Brown V.K., Hodek I. (eds). *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. (Series Entomologica. Vol. 23). 1983. P. 143–165.

Dolling W.R. Photoperiodically determined phase production and diapause termination in *Notostira elongata* (Geoffroy) (Hemiptera: Miridae) // Entomol. Gaz. 1973. Vol. 24. P. 75–79.

Dolling W.R. *The Hemiptera*. Natural History Museum Publication, Oxford University Press. Oxford. 1991.

Eguagie W.E. Cold hardiness of *Tingis ampliata* (Heteroptera: Tingidae) // Entomol. Exp. Appl. 1974. Vol. 17. P. 204–214.

Elsey K.D. *Jalysus spinosus*: Reproductive diapause // Environ. Entomol. 1974. Vol. 3, N 1. P. 156–158.

Elsey K.D. Cold tolerance of the southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) // Environ. Entomol. 1993. Vol. 22. P. 567–570.

Fairbairn D.J., Butler T.C. Correlated traits for migration in the Gerridae (Hemiptera, Heteroptera): A field test // Ecol. Entomol. 1990. Vol. 15, N 2. P. 131–142.

Fielding D.J. Photoperiodic induction of diapause in the squash bug, *Anasa tristis* // Entomol. Exp. Appl. 1988. Vol. 48. P. 187–193.

Fielding D.J. Photoperiod and food regulated termination of diapause in the squash bug, *Anasa tristis* // Entomol. Exp. Appl. 1990. Vol. 5. P. 119–124.

Gaylor M.J., Sterling W.L. Photoperiodic induction and seasonal incidence of embryonic diapause in the cotton fleahopper, *Pseudatomoscelis seriatus* // Ann. Entomol. Soc. Am. 1977. Vol. 70. P. 893–897.

Gerber G.H., Wise I.L. Seasonal occurrence and number of generation of *Lygus lineolaris* and *L. borealis* (Heteroptera: Miridae) in Southern Manitoba // Can. Entomol. 1995. Vol. 127, N 4. P. 543–559.

Harada T., Numata H. Two critical day lengths for the determination of wing forms and the induction of adult diapause in the water strider, *Aquarius paludum* // Naturwissenschaften. 1993. Vol. 80. P. 430–432.

Hardin, M.R., Tallamy, D.W. Effect of predators and host phenology on the maternal and reproductive behaviors of *Gargaphia* lace bugs (Hemiptera: Tingidae) // J. Insect Behav. 1992. Vol. 5. N 2. P. 177–192.

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. Entomol. 1984. Vol. 1. P. 82–91.

Hasizume H., Numata H. Effects of temperature and photoperiod on reproduction in the giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Vuillefroy) (Heteroptera: Belostomatidae) // Jpn. J. Entomol. 1997. Vol. 65, N 1. P. 55–61.

Heitzmann-Fontenelle T.J. Bionomia de *Triatoma pseudomaculata* Correa e Spinola, 1964, em laboratorio // Memor. Inst. Butantan. 1972. Vol. 36. P. 251–261.

Henry T.J. Phylogenetic analysis of family groups within the infraorder Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera), with emphasis on the Lygaeoidea // Ann. Entomol. Soc. Am. 1997. Vol. 90, N 3. P. 275–301.

- Herard F., Chen K. Ecology of *Anthocoris nemorum* (L) (Heteroptera: Anthocoridae) and evaluation of its potential effectiveness for biological control of pear psylla // *Agronomie*. 1985. Vol. 5, N 10. P. 855–863.
- Hertzel G. Zur Phänologie und Fortpflanzungsbiologie einheimischer Pentatomiden-Arten (Heteroptera) // *Entomol. Nachr. Ber.* 1982. Vol. 26, N 2. P. 69–72.
- Hiremath I.G., Viraktamath C.A. Biology of the sorghum earhead bug, *Calocoris angustatus* (Hemiptera: Miridae) with description of various stages // *Insect Sci. Appl.* 1992. Vol.13, N 3. P. 447–457.
- Hodek I. Diapause in females of *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera) // *Acta Entomol. Bohemoslov.* 1968. Vol. 65, N 6. P. 422–435.
- Hodek I. Induction of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* L. by short cold exposure // *Oecologia (Berlin)*.1971a. Vol. 6. P. 109–117.
- Hodek I. Sensitivity to photoperiod in *Aelia acuminata* (L.) after adult diapause // *Oecologia (Berlin)*. 1971b. Vol. 6. P. 152–155.
- Hodek I. Termination of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) in the field // *Entomol. Exp. Appl.* 1971c. Vol. 14, N 2. P. 212–222.
- Hodek I. Development of diapause in *Pyrrhocoris apterus* females in the middle period of winter dormancy (Heteroptera) // *Vestn. Česk. Spol. Zool.* 1974. Vol. 38. P. 161–169.
- Hodek I. Photoperiodic response in spring in three Pentatomidae (Heteroptera) // *Acta Entomol. Bohemoslov.* 1977. Vol. 74. P. 209–218.
- Hodek I. Role of environmental factors and endogenous mechanisms in the seasonality of reproduction in insects diapausing as adults // Brown V.K., Hodek I. (eds). *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. (Series Entomologica. Vol. 23). 1983. P. 9–33.
- 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. Temperature regulation of supercooling and gut nucleation in relation to diapause of *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera) // *Cryobiology*. 1997. Vol. 34, No. 1. P. 70–79.
- Hodková M., Hodek I. Photoperiod, diapause and cold-hardiness // *Eur. J. Entomol.* 2004. Vol. 101. P. 445–458.
- Hoffmann R.J. Environmental control of seasonal variation in the butterfly *Colias eurytheme*: Effects of photoperiod and temperature on pteridine pigmentation // *J. Insect Physiol.* 1974. Vol. 20. P. 1913–1924.
- Hokyo N., Suzuki H., Murai M. Egg diapause in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae). 1. Incidence and intensity // *Appl. Entomol. Zool.* 1983. Vol. 18. P. 382–391.
- Hošek A. Wing polymorphism in *Pyrrhocoris apterus* (L) (Heteroptera: Pyrrhocoridae): influence of photoperiod // *Vestn. Česk. Spol. Zool.* 1974. Vol. 38. P. 241–242.
- Hošek A. Temperature and wing polymorphism in natural populations of *Pyrrhocoris apterus* L (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // *Zool. Jahrb. Syst.* 1981. Vol. 108. P. 487–501.
- Hošek A. Ecophysiological differences between brachypterous and macropterous morphs in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // *Acta Entomol. Bohemoslov.* 1985. Vol. 82. P. 347–354.

- Hoňek A. Inheritance of wing form in *Pyrrhocoris apterus* // J. Hered. 1986. Vol. 77. P. 465–467.
- Hoňek A. Wing polymorphism in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae): penetrance of recessive homozygotes and duration of larval development // Genetica. 1987. Vol. 73. P. 211–215.
- Hori K., Kimura A. Effect of stationary photoperiod on diapause induction of *Eusarcocoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) and the developmental stage sensitive to stimulus for reproductive diapause // Appl. Entomol. 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. Entomol. 1998a. Vol. 130. P. 315–320.
- Horton D.R., Lewis T.M., Hinojosa T., Broers D.A. Photoperiod and reproductive diapause in the predatory bugs *Anthocoris tomentosus*, *A. antevolens*, and *Deraeocoris brevis* (Heteroptera: Anthocoridae, Miridae) with information on overwintering sex ratios // Ann. Entomol. Soc. Am. 1998b. Vol. 91, N 1. P. 81–86.
- Ikeda-Kikue K., Numata H. Effects of diet, photoperiod and temperature on the postdiapause reproduction in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* // Entomol. Exp. Appl. 1992. Vol. 64. P. 31–36.
- Ikeda-Kikue K., Numata H. Effect of low temperature on the termination of photoperiodic and food-mediated diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* Motschulsky (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Entomol. Zool. 1994. Vol. 29, N 2. P. 229–236.
- Ikeda-Kikue K., Numata H. Timing of diapause induction in the cabbage bug *Eurydema rugosum* (Heteroptera: Pentatomidae) on different host plants // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 2001. Vol. 65. P. 197–205.
- Inoue T., Harada T. Sensitive stages in the photoperiodic determination of wing forms and reproduction in the water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). // Zool. Sci. 1997. Vol. 14, N 1. P. 21–27.
- Ishida N., Yoshiyasu Y. Life cycles of two *Aphelocheirus* species (Hemiptera: Aphelocheiridae) in Kinki District, with notes on their developments and habitats // Jpn. J. Entomol. (New ser.) 2004. Vol. 7, N 2. P. 55–68.
- Ito K. Presumption of the growth seasons of *Riptortus clavatus* (Heteroptera: Alydidae) based on the brightness of the thorax // Proc. Kanto-Tosan Plant Protect. Soc. 1982. No. 29. P. 127–128 (in Japanese).
- Ito K. Diapause termination in *Cletus punctiger* Dallas (Heteroptera: Coreidae) in the field // Jpn. J. Appl. Entomol. 1988. Vol. 32. P. 63–67 (in Japanese, English abstr.)
- Ito K., Nakata T. Diapause and survival in winter in two species of predatory bug, *Orius sauteri* and *O. minutus* // Entomol. Exp. Appl. 1998a. Vol. 89. P. 271–276.
- Ito K., Nakata T. Effect of photoperiod on reproductive diapause in the predatory bugs, *Orius sauteri* (Poppius) and *O. minutus* (Linnaeus) (Heteroptera: Anthocoridae) // Appl. Entomol. Zool. 1998b. Vol. 33, N 1. P. 115–120.
- Japan Meteorological Agency, 2006: <<http://www.data.kishou.go.jp>>
- Johnson C.G. *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. London, Methuen. 1969. 763 pp.
- Kennedy J.S. A turning point in the study of insect migration // Nature. 1961. Vol. 189, N 4767. P. 785–791.

Kiritani K. The low development threshold temperature and the thermal constant in insects, mites and nematodes in Japan // Misc. Publ. Natl. Inst. of Agro-Environ. Sci. (Tsukuba, Japan). 1997. Vol. 21. P. 1–72.

Kiritani Y. Timing of oviposition and nymphal diapause under the natural daylength in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Entomol. Zool. 1985a. Vol. 20. P. 252–256.

Kiritani Y. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Entomol. Zool. 1985b. Vol. 20. P. 257–263.

Kobayashi S., Numata H. Photoperiodic response controlling the induction of adult diapause and the determination of seasonal form in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Zool. Sci. 1993. Vol. 10. P. 983–990.

Kobayashi S., Numata H. Effects of temperature and photoperiod on the induction of diapause and the determination of body coloration in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Zool. Sci. 1995. Vol. 12. P. 343–348.

Koshiyama Y., Tsumuki H., Muraji M., Fujisaki K., Nakasuji F. Transfer of male secretions to females through copulation in *Menida scotti* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Entomol. Zool. 1993. Vol. 28. P. 325–332.

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.

Koštál V., Šimek P. Overwintering strategy in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera): the relations between life-cycle, chill tolerance and physiological adjustments // J. Insect Physiol. 2000. Vol. 46, N 9. P. 1321–1329.

Kotaki T. Effects of low temperature on diapause termination and body colour change in adults of a stink bug, *Plautia stali* // Physiol. Entomol. 1998. Vol. 23. 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. Entomol. Zool. 1987. Vol. 31, N. 4. P. 285–290 (in Japanese, English summary).

Kudo S., Kurihara M. Seasonal occurrence of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Hemiptera: Miridae) // Appl. Entomol. Zool. 1988. Vol. 23. P. 365–366.

Kudo S., Kurihara M. Effect of maternal age on induction of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Hemiptera: Miridae) // Jpn. J. Entomol. 1989. Vol. 57. P. 440–447.

Larivière M.-C., Laroche A. *Picromerus bidens* (Heteroptera: Pentatomidae) in North America, with a world review of distribution and bionomics // Entomol. News. 1989. Vol. 100. P. 133–146.

Lauenstein G. Untersuchungen zu Fruchtbarkeit und Eiablage der räuberischen Blumenwanze *Anthocoris nemorum* L. (Hem.: Heteroptera) // Z. Angew. Entomol. 1977. Vol. 83, N 4. P. 355–363.

Leather S.R., Walker K.F.A., Bale J.S. *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1993. 255 pp.

Mahner M. Systema cryptoceratorum phylogenetikum (Insecta, Heteroptera) // Zoologica. 1993. Vol. 143. ix + 302 pp.

McPhee A.W. Cold-hardiness, habitat and winter survival of some orchard arthropods in Nova Scotia // Can. Entomol. 1964. Vol. 96. P. 617–625.

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. Entomol. Soc. Am. 1977. Vol. 70. P. 373–376.

McPherson J.E. Effects of various photoperiods on morphology in *Euschistus tristigmus tristigmus* (Hemiptera: Pentatomidae) // Gt. Lakes Entomol. 1979. Vol. 12. P. 23–26.

Miyawaki R., Tanaka S.I., Numata H. Photoperiodic receptor in the nymph of *Poecilocoris lewisi* (Heteroptera: Scutelleridae) // Eur. J. Entomol. 2003. Vol. 100, N 2. P. 301–303.

Muraji M., Miura T., Nakasuji F. Phenological studies on the wing dimorphism of a semi-aquatic bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera: Veliidae) // Res. Pop. Ecol. (Kyoto). 1989. Vol. 31. P. 129–138.

Musolin D.L., Maysov A.V., Saulich A.H. Egg diapause in *Alydus calcaratus* (L.) (Heteroptera: Alydidae): Photoperiodic induction under natural temperature conditions // Appl. Entomol. Zool. 1999. Vol. 34, N 4. P. 469–473.

Musolin D.L., Numata H. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula* // Physiol. Entomol. 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. Entomol. 2003b. Vol. 28, N 6. P. 694–703.

Musolin D.L., Numata H., Saulich A.H. Timing of diapause induction outside the natural distribution range of a species: an outdoor experiment with the bean bug *Riptortus clavatus* // Entomol. Exper. Appl. 2001. Vol. 100, N 2. P. 211–219.

Musolin D.L., Saulich A.H. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone // Entomol. 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) // Entomol. Exp. Appl. 2000. Vol. 95. P. 259–267.

Musolin D.L., Tsytsulina K., Ito K. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control // Biol. Control. 2004. Vol. 31. P. 91–98.

Nakamura K. Effect of photoperiod on development and growth in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum* // Entomol. 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. Entomol. 1996. Vol. 93. P. 519–523.

Nakamura K., Numata H. Photoperiodic sensitivity in adults of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) // Eur. J. Entomol. 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. Entomol. Soc. Am. 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. Entomol. 1998. Vol. 23. P. 69–74.

Nakashima Y., Hirose Y. Winter reproduction and photoperiodic effects on diapause induction of *Orius tantillus* (Motschulsky) (Heteroptera: Anthocoridae), a predator of *Thrips palmi* // Appl. Entomol. Zool. 1997. Vol. 32, N 2. P. 403–405.

Neal J.W., Jr., Haldemann R.L. Regulation of seasonal egg hatch by plant phenology in *Stethoconus japonicus* (Heteroptera: Miridae), a specialist predator of *Stephanitis pyrioides* (Heteroptera: Tingidae) // Environ. Entomol. 1992. Vol. 21. P. 793–798.

Neal J.W., Jr., Haldemann R.H., Henry T.J. Biological control potential of a Japanese plant bug *Stethoconus japonicus* (Heteroptera: Miridae), an adventive predator of the azalea lace bug (Heteroptera: Tingidae). // Ann. Entomol. Soc. Am. 1991. Vol. 84, N 3. P. 287–293.

Neal J.W., Jr., Tauber M.J., Tauber C.A. Photoperiodic induction of reproductive diapause in *Corythucha cydoniae* (Heteroptera: Tingidae) // Environ. Entomol. 1992. Vol. 21. P. 1414–1418.

Nichols J.R. Voltinism, seasonal reproduction, and diapause in the squash bug (Heteroptera: Coreidae) in Kansas // Environ. Entomol. 1987. Vol. 16, N 1. P. 269–273.

Nichols J.R. Photoperiodic response of the squash bug (Heteroptera: Coreidae): diapause induction and maintenance // Environ. Entomol. 1988. Vol. 17. P. 427–431.

Numata H. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug *Riptortus clavatus* // Memoirs Fac. Sci., Kyoto Univer., Series Biol. 1985. Vol. 10. P. 29–48.

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

Numata H. Environmental factors that determine the seasonal onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan // Appl. Entomol. Zool. 2004. Vol. 39, N 4. P. 565–573.

Numata H., Hidaka T. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae). I. Reversible induction and termination of diapause // Appl. Entomol. Zool. 1982. Vol. 14, N 4. P. 530–538.

Numata H., Hidaka T. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae). IV. Food and post-diapause development // Appl. Entomol. Zool. 1984. Vol. 19. P. 443–447.

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, N 3. P. 521–527.

Numata H., Yamamoto K. Feeding on seeds induces diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* // Entomol. Exp. Appl. 1990. Vol. 57. P. 281–284.

Okuyama S. Role of day-length in the oviposition of dormant eggs by the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy, and conditions for release from the dormancy // Annu. Rep. Soc. Plant Protect. North Japan. 1982. Vol. 33. P. 89–92 (in Japanese).

Parker N.J.B. An investigation of reproductive diapause in two British populations of *Anthocoris nemorum* (Hemiptera: Anthocoridae) // J. Entomol. (A). 1975. Vol. 49, N 2. P. 173–178.

Polhemus J.T. *Shore Bugs (Heteroptera, Hemiptera; Saldidae). A World Overview and Taxonomy of Middle American Forms*. 1985. The Different Drummer, Englewood, Colorado, USA. 252 pp.

- Purcell M., Welter S.C. Degree-day model for development of *Calocoris norvegicus* (Hemiptera: Miridae) and timing of management strategies // Environ. Entomol. 1990. Vol. 19, N 4. P. 848–853.
- Rankin M.A. Hormonal control of insect migratory behaviour // Dingle H. (ed.) *Evolution of Insect Migration and Diapause*. 1978. Springer, N.Y. P. 5–32.
- Ruberson J.R., Bush L., Kring T.J. Photoperiodic effect on diapause induction and development in the predator *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) // Environ. Entomol. 1991. Vol. 20. P. 786–789.
- 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*. Thomas Say Publications in Entomology, Entomol. Soc. Amer., Lanham, MD. 1998. P. 49–69.
- Ruberson J.R., Yeagan K.V., Newton B.L. Variation in diapause responses between geographic populations of the predator *Geocoris punctipes* (Heteroptera: Geocoridae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 2001. Vol. 94, N 1. P. 116–122.
- Saettem L.M. The life history of *Aphelocheirus aestivalis* Fabricius (Hemiptera) in Norway // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106, N 2. P. 245–250.
- Saulich A.H., Musolin D.L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) // Eur. J. Entomol. 1996. Vol. 93, N 3. P. 507–518.
- Saunders D.S. *Insect Clocks*. Oxford, 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*. Cornell University Press, Ithaca. 1995. 336 pp.
- Sformo T., Barnes B.M., Duman J.G. Overwintering ability in the freeze-avoiding stink bug *Elasmotethus interstinctus* (Heteroptera: Acanthosomatidae) in Fairbanks, Alaska. First Internat. Symp. Environ. Physiol. Ectotherms and Plants. Roskilde, Denmark, 2005. Abstract Vol. P. 67.
- Shapiro A.M. Seasonal polyphenism // Evol. Biol. 1976. Vol. 9. P. 259–333.
- Shimizu T., Kawasaki K. Geographic variability in diapause response of Japanese *Orius* species // Entomol. Exp. Appl. 2001. Vol. 98. P. 303–316.
- 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.
- Šlachta M., Vambera J., Zahradníčková 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.
- Snodgrass G.L. Role of reproductive diapause in the adaptation of the tarnished plant bug (Heteroptera: Miridae) to its winter habitat in the Mississippi river delta // Environ. Entomol. 2003. Vol. 32, N 5. P. 945–952.
- Solbreck, C. Displacement of marked *Lygaeus equestris* (L.) (Het., Lygaeidae) during pre- and posthibernation migrations // Acta Entomol. Fenn. 1971. Vol. 28. P. 74–83.
- Solbreck C. Induction of diapause in a migratory seed bug, *Neacoryphus bicrucis* (Say) (Heteroptera: Lygaeidae) // Oecologia (Berlin). 1979. Vol. 43. P. 41–49.
- Solbreck C., Sillén-Tullberg B. Control of diapause in a “monovoltine” insect, *Lygaeus equestris* (Heteroptera) // Oikos. 1981. Vol. 36. P. 68–74.
- Spence J.R. Seasonal aspects of flight in water striders (Hemiptera: Gerridae) // Entomol. Sci. 2000. Vol. 3, N 2. P. 399–417.

- Stoner A., Metcalfe A.M., Weeks R.E. Seasonal distribution, reproductive diapause, and parasitization of three *Nabis* spp. in southern Arizona // Environ. Entomol. 1975. Vol. 4, N 2. P. 211–214.
- Tanaka S.I., Imai C., Numata H. Ecological significance of adult summer diapause after nymphal winter diapause in *Poecilocoris lewisi* (Distant) (Heteroptera: Scutelleridae) // Appl. Entomol. Zool. 2002. Vol. 37, N 3. P. 469–475.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford Univ. Press, N.Y. 1986. 411 pp.
- Tayutivutikul J., Yano K. Biology of insects associated with the kudzu plant, *Pueraria lobata* (Leguminosae) 2. *Megacopta punctissimum* (Hemiptera, Plataspidae) // Jpn. J. Entomol. 1990. Vol. 58, N 3. P. 533–539.
- Tischler W. Studien zur Bionomie und Ökologie der Schmalwanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. (Hem., Lygaeidae) // Z. wissenschaftliche Zool. Abt. A. 1960. Vol. 163, N 1–2. P. 168–209.
- van den Meiracker R.A.F. Induction and termination of diapause in *Orius* predatory bugs // Entomol. Exp. Appl. 1994. Vol. 73. P. 127–137.
- Vanderlin R.L., Streams F.A. Photoperiodic control of reproductive diapause in *Notonecta undulata* // Environ. Entomol. 1977. Vol. 6, N 2. P. 258–262.
- Vecchio M.C.D., Grazia J., Albuquerque G.S. Dimorfismo sazonal em *Oebalus ypsilon* (De Geer, 1773) (Hemiptera, Pentatomidae) e uma nova sinonimia // Rev. Bras. Entomol. 1994. Vol. 38. P. 101–108.
- Vepsäläinen K. The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* (Zett.) population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland // Ann. Acad. Sci. Fenn. A. IV. *Biologica*. 1971. Vol. 183. P. 1–25.
- Vepsäläinen K. Determination of wing length and diapause in water-striders (*Gerris* Fabr., Heteroptera) // Hereditas. 1974a. Vol. 77. P. 163–176.
- Vepsäläinen K. Lengthening of illumination period is a factor in averting diapause // Nature. 1974b. Vol. 247, N 5440. P. 385.
- Vepsäläinen K. Wing dimorphism and diapause in *Gerris* // Dingle H. (ed). *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer, N.Y. 1978. P. 218–253.
- Walker T.J. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty // Fla. Entomol. 1986. Vol. 69, N 1. P. 46–62.
- Wegener C. Termination der Diapause von *Notostira elongata* (Heteroptera: Miridae) // Mitt. Thüringer Entomol.-Verb. e.V. 1997. Vol. 4, N 1. P. 22–23.
- Wheeler A.G., Jr. *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae). Pest, Predators, Opportunists*. Cornell University Press, Ithaca. 2001. 507 pp.
- Wheeler W.C., Schuh R.T., Bang R. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets // Entomol. Scand. 1993. Vol. 24. P. 121–137.
- Wightman J.A. Termination of egg diapause in *Lygocoris pabulinus* (Heteroptera: Miridae) // Long Ashton Research Station Reports [Reports of Inst. of Arable Crops]. 1968 (1969). P. 154–156.
- Yasunaga E.A. A taxonomic study of the subgenus *Heterorius* Wagner of the genus *Orius* Wolff from Japan (Heteroptera, Anthocoridae) // Jap. J. Entomol. 1993. Vol. 61, N 1. P. 11–22.

Yeargan K.V., Barney W.E. Photoperiodic induction of reproductive diapause in the predators *Nabis americanoferus* and *Nabis roseipennis* (Heteroptera: Nabidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 1996. Vol. 89. P.70–74.

Zachariassen K.E. Physiology of cold tolerance in insects // Physiol. Rev. 1985. 65. 799–832.