

На правах рукописи



МУСОЛИН

Дмитрий Леонидович

**ЩИТНИКИ (HETEROPTERA: PENTATOMOIDEA):
РАЗНООБРАЗИЕ СЕЗОННЫХ АДАПТАЦИЙ,
МЕХАНИЗМОВ КОНТРОЛЯ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ
И РЕАКЦИЙ НА ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА**

03.02.05 – Энтомология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена на кафедре защиты леса, древесиноведения и охотоведения ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова».

Научный консультант: **Саулич Аида Хаматовна,**
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Виноградова Елена Борисовна,**
доктор биологических наук

Голуб Виктор Борисович,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет», профессор кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных

Фролов Андрей Николаевич,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», заведующий лабораторией сельскохозяйственной энтомологии

Ведущая организация: ФГБУН Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова
Российской академии наук

Защита диссертации состоится 14 ноября 2017 г. в 14 ч на заседании диссертационного совета Д 002.223.01, созданного на базе ФГБУН Зоологический институт РАН, по адресу 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН (<https://www.zin.ru/boards/00222301/theses.html>).

Автореферат разослан 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В надсемейство щитников (*Pentatomoidea* Leach, 1815) входят 16 рецентных семейств, 1 410 родов и 8 042 вида (Rider et al., 2017). В сумме это примерно 20 % от видового состава полужесткокрылых (Henry, 2009, 2017; Rider et al., 2017). При таком видовом богатстве неудивительно, что щитники распространены практически всемирно и заселяют почти все сухопутные местообитания. Подавляющее большинство видов — фитофаги с разной шириной трофической ниши (от полифагов до строгих монофагов), представители подсем. *Asopinae* (*Pentatomidae*) — хищники, по крайней мере некоторые виды *Canopidae*, *Megarididae* и *Plataspidae* — возможно, мицетофаги. Ряд видов *Pentatomidae* и *Scutelleridae*, а также некоторые виды *Cydniidae*, *Dinidoridae* и *Tessaratomidae* — вредители сельского хозяйства. Отдельные виды хищных настоящих щитников используются для биологического контроля вредителей в закрытом и открытом грунтах, и, скорее всего, эта практика будет расширяться в будущем (De Clercq, 2001). Знание биологии щитников, закономерностей их сезонного развития и, в первую очередь, формирования диапаузы важно при разработке систем ограничения вредоносности хозяйственно важных видов или, наоборот, программ наращивания численности агентов биометода.

В последнее десятилетие несколько видов щитников (например, *Nezara viridula*, *Halyomorpha halys*, *Piezodorus guildinii* и *Megacopta cribraria*) во многих странах мира расширили свои ареалы и приобрели статус инвазионных вредителей (Panizzi, 2015; Hays et al., 2015; McPherson, 2017). Для эффективного контроля численности этих видов также необходимо максимально полное и разностороннее знание особенностей их биологии и вольтинизма. Инвазии щитников (как и других насекомых) обусловлены целым рядом причин. Некоторые из них видоспецифичны, однако есть и общие. Так, например, инвазии щитников происходят на фоне регистрируемого в последние десятилетия практически повсеместного и достаточно резкого изменения климата. Повышение температуры, изменение режима осадков и целый ряд сопряженных явлений вызывают отчетливые фенологические сдвиги, изменения ареалов, численности и сезонной динамики у многих видов насекомых. В этой ситуации важно иметь четкое представление о разнообразии сезонных адаптаций щитников, механизмах контроля их сезонного развития и реакциях на климатические изменения.

Степень разработанности темы. Несмотря на очевидную значимость щитников, внимание к их инвазиям и опасения, что они будут иметь очень серьезные экономические последствия в условиях дальнейшего изменения климата, закономерности сезонного развития представителей надсемейства и их нынешние и потенциальные реакции на изменение климата практически никогда не подвергались комплексному монографическому исследованию.

Публикации о зимовке, диапаузе и сезонных циклах до недавнего времени касались лишь отдельных экономически значимых щитников. Никогда не проводилось сравнительного широкомасштабного анализа, охватывающего отдельные семейства или надсемейство в целом. В литературе присутствовала некоторая путаница в терминологии: не было

логичной системы, классифицирующей имеющееся разнообразие форм диапаузы, многочисленных вариаций сезонных циклов щитников.

Объём фактического материала по реакциям отдельных видов полужесткокрылых на разные аспекты изменения климата в последние десятилетия непрерывно возрастал, однако не предпринимались попытки критически проанализировать эти разрозненные данные и классифицировать разнообразие реакций полужесткокрылых в целом и щитников в частности на изменение климата.

Цель исследования — комплексно проанализировать и систематизировать разнообразие сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата у щитников надсемейства Pentatomoidea.

Задачи исследования:

1. Экспериментально исследовать и систематизировать разнообразие сезонных адаптаций щитников.
2. Разработать типологию форм диапаузы щитников и проанализировать имеющиеся данные о диапаузе у представителей этого надсемейства.
3. Экспериментально исследовать и систематизировать разнообразие сезонных циклов щитников и реакций, участвующих в их формировании.
4. Экспериментально исследовать и систематизировать разнообразие реакций щитников на изменение климата.
5. На примере модели комплексно экспериментально изучить сезонное развитие щитников в условиях современного и потенциального изменения климата.

Материалы и методология исследования изложены в Главе 2.

Научная новизна. Впервые в сравнительном плане проанализировано разнообразие сезонных адаптаций щитников.

Впервые предложена единая типология проявлений диапаузы у щитников с выделением типов (эмбриональная, личиночная и имагинальная), форм (облигатная и факультативная) и сезонных классов (зимняя и летняя диапаузы).

Впервые показано, что у щитников с зимней диапаузой чаще встречается её факультативная форма (выявлена у 63 % видов), чем облигатная (выявлена у 37 % видов); факультативная диапауза доминирует и у щитников с имагинальной диапаузой.

Впервые комплексно проанализированы факторы, индуцирующие факультативные зимнюю и летнюю диапаузы, способствующие поддержанию диапаузы и контролирующие терминацию сезонного покоя; рассмотрены эко-физиологические особенности облигатной диапаузы, различия в протекании диапаузы между полами, связь диапаузы и холодоустойчивости у щитников.

Впервые проанализировано разнообразие сезонных адаптаций щитников, в том числе непосредственно не связанных с диапаузой (сезонные миграции, формирование агрегаций, полифенизм и полиморфизм, сезонные аспекты заботы о потомстве, распределение репродуктивных ресурсов, выбор растения-хозяина фитофагами и выбор микростаций).

Впервые предложена единая типология реализуемых щитниками сезонных циклов (моновольтинный, бивольтинный, поливольтинный и многолетний [=семивольтинный]) с анализом вариантов эндогенного и экзогенного контроля и закономерностей формирования разнообразных сезонных циклов у *Pentatomoidea*.

Впервые на примерах инвазионных видов и преднамеренно интродуцированных агентов биометода проанализировано значение фототермических адаптаций при расселении щитников за пределы их естественных ареалов. Выявлены наиболее важные реакции чужеродных видов, способствующие или препятствующие их успешной натурализации.

Впервые изучено разнообразие реакций щитников на изменение климата и выделено шесть категорий таких реакций.

На примере адвентивного настоящего щитника *N. viridula* впервые экспериментально исследовано сезонное развитие вида на границе его естественного ареала в условиях изменения климата в Японии: определена фотопериодическая реакция индукции диапаузы у особей обоих полов, изучены фотопериодический и температурный контроль изменения окраски имаго, динамика комплекса физиологических и поведенческих параметров в течение зимовки, динамика роста и репродукции с весны по осень, изменение северной границы ареала под влиянием потепления климата, влияние экспериментальной имитации (симуляции) потепления климата на зимовку имаго, фенологию в другие сезоны года и состояние облигатных симбиотических бактерий, населяющих пищеварительный тракт *N. viridula*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Разработанная типология проявлений диапаузы у щитников с выделением типов (эмбриональная, личиночная и имагинальная), форм (облигатная и факультативная) и сезонных классов (зимняя и летняя диапаузы), а также типология реализуемых щитниками сезонных циклов (моновольтинных, бивольтинных, поливольтинных и многолетних [=семивольтинных]) имеют общебиологическое значение для таксономии и теории эволюции. Показано, что реконструкция филогенетических связей на основании только морфологических признаков не даёт достаточных оснований для предсказания характера сезонного развития определённого вида и его популяций. Принадлежность вида к некоему таксону отнюдь не определяет тип его сезонного цикла, и его можно предполагать только с некоторой долей вероятности. В то же время в спорных таксономических вопросах обращение к экологии вида и в частности к типу его сезонного цикла создаёт возможность избегать ошибок.

Экспериментально полученные сведения о механизмах регуляции сезонного развития (в первую очередь о формировании и терминции диапаузы) обеспечивают научный фундамент для решения многих прикладных вопросов, связанных с анализом и прогнозом фенологии, динамики численности и распространения насекомых. Методы анализа вторичных ареалов адвентивных видов могут использоваться при осуществлении программ интродукции полезных видов, т. к. они позволяют оценить потенциальные возможности их натурализации за пределами естественных ареалов. Эти сведения важны для разработки теории и практики карантина растений, а также в области охраны окружающей среды.

Проанализированное и систематизированное разнообразие реакций щитников на изменение климата, продемонстрированная комплексная реакция модельного объекта (*N. viridula*), проявляющаяся в смещении границы ареала, неадаптивном времени формирования зимней диапаузы на севере ареала, критическом угнетении населяющих пищеварительный тракт щитника облигатных симбиотических бактерий, создают теоретическую базу для общего понимания реакции биоты на современное изменение климата и прогнозирования таких реакций в будущем.

Данные диссертации использованы при подготовке лекционных курсов по экологии насекомых для студентов и аспирантов в СПбГУ и СПбГЛТУ.

Положения, выносимые на защиту:

1. У щитников надсемейства Pentatomoidea существуют три типа (эмбриональная, личиночная и имагинальная [= репродуктивная]), две формы (факультативная и облигатная) и два сезонных класса (зимняя и летняя) диапаузы. У большинства видов зимняя диапауза факультативная, тогда как у меньшинства она облигатная. Большинство видов щитников зимуют на стадии имаго. Наличие трёх типов, двух форм и двух сезонных классов диапаузы создаёт основу для значительного биологического разнообразия как конкретных сезонных адаптаций, так и циклов сезонного развития, реализуемых щитниками.

2. У большинства щитников доминирующим экологическим фактором при индукции зимней факультативной диапаузы является длина дня, хотя есть виды, для которых таким фактором является температура или состав пищи, а длина дня имеет второстепенное значение. Постдиапаузное развитие большинства щитников (вне зависимости от формы диапаузы, её типа и сезонного класса) регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи.

3. Эволюция сезонных адаптаций щитников умеренных широт и субтропиков не всегда точно соответствует филогенезу таксона.

4. Гетеродинамные сезонные циклы щитников делятся на моновольтинные, поливольтинные (в том числе бивольтинные) и многолетние (семивольтинные). Подавляющее большинство видов щитников имеют потенциально поливольтинный сезонный цикл с факультативной зимней диапаузой, однако в реальных природных условиях умеренных широт лишь немногие виды образуют более одного поколения за вегетационный сезон.

5. Реакции щитников на изменение климата очень разнообразны и включают изменения (1) ареалов, (2) численности, (3) фенологии, (4) вольтинизма, (5) морфологии, физиологии и поведения и (6) взаимоотношений с другими видами в сообществе. Влияние потепления климата на сезонное развитие щитников проявляется комплексно и различается в зависимости от многих факторов.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты исследования и основные положения, выносимые на защиту, были доложены автором и обсуждены на XXI (2000, Бразилия), XXII (2004, Австралия), XXIII (2008, ЮАР), XXIV (2012, Корея) и XXV (2016, США) Международных энтомологических конгрессах, VI Европейском энтомологическом конгрессе

(1998, Чехия), III (1998, Великобритания) и IV (2001, Россия) Европейских симпозиумах по экофизиологии беспозвоночных, I (2005, Дания), II (2007, Новая Зеландия), III (2009, Япония) и IV (2011, Франция) Международных симпозиумах по экологической физиологии хладнокровных животных и растений, I (1999, Япония) и II (2002, Чехия) Международных японско-чешских энтомологических семинарах по сезонным адаптациям насекомых и клещей, Международном симпозиуме по эволюционным и пластичным реакциям животных на температуру (2011, Эстония), II Международном конгрессе по биологическим инвазиям (2013, Китай), III Международном симпозиуме по биологическому контролю членистоногих (2009, Новая Зеландия), Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (2011), XI (1998), XIII (2007) и XIV (2012) Съездах Русского энтомологического общества, 59-м (1999), 60-м (2000) и 67-м (2007) Ежегодных съездах Энтомологического общества Японии, 47-м (2003,) и 53-м (2008) Ежегодных съездах Японского общества прикладной энтомологии и зоологии, Чтениях памяти профессора А.С. Данилевского (2010), VII (2013), VIII (2014) и IX (2016) Чтениях памяти О.А. Катаева, ежегодных отчетных конференция и семинарах в Университете города Осака (1998—2000), Национальном сельскохозяйственном исследовательском центре по региону Хоккайдо (Япония, 2001—2005), Киотском университете (Япония, 2005—2009), Санкт-Петербургском государственном университете (2009—2012), Санкт-Петербургском государственном лесотехническом университете имени С.М. Кирова (2011—2016), на семинаре в Университете Стокгольма (2011).

Публикации. Результаты диссертационного исследования изложены в 1 монографии, 4 главах в коллективных монографиях, 50 статьях, опубликованных в журналах и сборниках (в том числе в 31 статье в журналах из Перечня ВАК), общим объёмом более 65 печатных листов, а также в 45 тезисах докладов (в том числе на 21 международном конгрессе и совещании).

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы (770 источников, в том числе 675 на иностранных языках) и 3 приложений. Основная часть диссертации изложена на 301 странице, включает 7 таблиц и 123 рисунка; общий объём диссертации (с приложениями) — 435 страниц.

Личный вклад автора. Автор диссертации непосредственно участвовал во всех этапах исследования на протяжении 20 лет, а именно — в планировании работы, сборе и анализе научной литературы, организации и сборе полевого материала и проведении экспериментов в России и Японии, статистической обработке и анализе полученных результатов, написании и публикации статей, глав и монографии, представлении результатов на конференциях, написании и оформлении рукописи диссертации.

Благодарности. Я безмерно признателен моему научному консультанту д.б.н., проф. А. Х. Саулич, которая в 1992 г. предложила мне заняться изучением сезонных адаптаций полужесткокрылых и все эти годы направляла мою работу, была соратником и соавтором основных публикаций. Я также чрезвычайно благодарен к.б.н. Т.А. Волкович за неоценимую помощь на первых этапах работы и плодотворное обсуждение результатов. Я искренне

благодарю моих старших коллег, принимавших меня в Японии и помогавших организовать исследования на протяжении 10 лет — проф. Х. Нумату (H. Numata, Осака), д-ра К. Ито (K. Ito, Саппоро) и проф. К. Фуджисаки (K. Fujisaki, Киото). Я искренне благодарю моих соратников, соавторов и коллег, помогавших в обработке данных, это: Д. Того (D. Tougou, Осака), К. Такеда (K. Takeda, Киото), А. Тада (A. Tada, Киото), Н. Хари (N. Hari, Киото), д-р Й. Кикучи (Y. Kikuchi, Саппоро), д-р Т. Хосокава (T. Hosokawa, Фукуока), проф. Т. Фукатсу (T. Fukatsu, Цукуба), проф. П. Де Клерк (P. De Clercq, Гент), д-р Й. Бонте (J. Bonte, Гент), д-р Д. Конлонг (D. Conlong, Квазулу-Натал), д.б.н. С.Я. Резник, к.б.н. Д.А. Кучеров, к.б.н. С.В. Балашов, д-р К. Накамура (K. Nakamura, Окаяма), д-р Ш.И. Танака (S.I. Tanaka, Осака), д-р Х. Ескувель (J. Esquivel, Колледж Стайшн), проф. Дж.Е. МакФерсон (J.E. McPherson, Карбондале), д-р А. Паницци (A. Panizzi, Пасо Фундо), к.б.н. Е.А. Цыцулина, д.б.н., проф. А.В. Селиховкин, а также коллективы Кафедры защиты леса, древесиноведения и охотоведения СПбГЛТУ, Кафедры энтомологии СПбГУ и Лаборатории экспериментальной энтомологии БиНИИ СПбГУ, лабораторий, в которых я работал в Университете города Осака, Национальном сельскохозяйственном исследовательском центре по региону Хоккайдо (Саппоро) и Киотском университете и все, кто помогал с поиском литературы, постановкой экспериментов, обсуждением данных. Большое спасибо Е.Н. Мусолиной, Д.А. Гамазину, Е.А. Цыцулиной и А.Г. Ковалю, которые оказали большую помощь при оформлении диссертации. Я также благодарен д.б.н., проф. О.А. Катаеву, д.б.н. И.М. Кержнеру, проф. К.В. Шаферу (C.W. Schaefer, Сторрс) за обсуждение результатов и консультации, а Л.В. Сагитовой — за помощь и поддержку в трудные первые годы экспериментальной работы, и мне очень жаль, что эти прекрасные люди не дожили до дня защиты диссертации. Я безмерно благодарен моей семье, которая поддержала мои интересы 20 лет назад и терпит их до сих пор.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Общая характеристика надсемейства щитников (*Pentatomoidea*) и реакций насекомых на потепление климата

Pentatomoidea входит в инфраотряд *Pentatomomorpha* отряда *Heteroptera*, иногда рассматриваемого в ранге подотряда *Hemiptera* (Rider et al., 2017).

В **разделе 1.1** кратко охарактеризованы все семейства, входящие в *Pentatomoidea*, биологические особенности видов, их распространение, пищевая специализация, зимующие стадии.

В **разделе 1.2** рассмотрено современное изменение климата как глобальное явление, его масштаб и имеющиеся прогнозы. С 1880-х гг. по настоящее время глобальная средняя температура воздуха и океана повысилась примерно на 0,85 [0,65—1,06] °С. Декада 2000—2009 гг. была самым тёплым десятилетием, а период 1983—2012 гг. был самым тёплым тридцатилетием за последние 1400 лет (GISS, 2010; IPCC, 2007а, 2013, 2014). Столетний линейный тренд повышения температуры за 1906—2005 гг. составляет 0,74 [0,56—0,92] °С (IPCC, 2007а). Рост температуры наблюдается по всему земному шару, но он более значителен в высоких северных широтах

по сравнению с южными (IPCC, 2007a). Минимальные температуры (т. е. зимние в Северном полушарии) повышаются значительно быстрее и сильнее, чем максимальные (т. е. летние в Северном полушарии; Karl et al., 1993). Изменение температуры — не единственный компонент такого комплексного явления, как изменение климата. В масштабах континентов и бассейнов океанов также наблюдаются многочисленные долговременные изменения и других климатических характеристик.

К настоящему времени имеется пул из более чем 75 исследований и 29 000 серийных наблюдений, документирующих значительные изменения во многих физических и биологических системах. Из них более 89 % показывают направленность изменений, которую можно было априорно ожидать как реакцию на потепление климата (IPCC, 2007a; Rosenzweig et al., 2008).

Реакции насекомых на изменение климата очень разнообразны (Walther et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Menéndez, 2007; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2011, 2012а,б, 2014) и обусловлены рядом причин, однако все реакции насекомых предложено разделять на 6 категорий: изменения (1) ареалов, (2) численности, (3) фенологии, (4) вольтинизма, (5) морфологии, физиологии и поведения, и (6) изменения во взаимоотношениях с другими видами в сообществе (Musolin, 2007). Приведены примеры таких реакций у представителей разных таксонов насекомых. Подчеркивается, что хотя многие виды насекомых умеренного климата получают те или иные преимущества от повышения температуры как основного компонента современного изменения климата, само это повышение температуры далеко не всегда и не для всех видов окажется благоприятным.

Глава 2. Материалы и методы

Кратко охарактеризованы основные виды щитников, использованные в экспериментальной части исследования. Это в первую очередь итальянский щитник *Graphosoma lineatum* L., зелёный древесный щитник *Palomena prasina* L., двузубчатый щитник *Picromerus bidens* (L.), подизус *Podisus maculiventris* (Say), незара зелёная *Nezara viridula* (L.), мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål) (все Pentatomidae) и клеверный клоп *Coptosoma scutellatum* (Geoffroy) (Plataspidae). Представлена информация о трофических связях видов, распространении, фенологии, сезонном цикле; даны ссылки на работы автора, в которых вид использован как экспериментальный объект.

Лабораторные исследования экофизиологических адаптаций проводили в инкубаторах и термостатированных камерах в режимах постоянных и меняющихся фотопериода и температуры. Комплексные исследования проведены в **квазиприродных условиях**, максимально приближенных к природным — с естественной длиной дня и суточным ходом температуры, влажности и прочих параметров, но защищённых от хищников, паразитоидов, прямого солнечного света и дождя. В экспериментах была применена **методика сквозного тестирования среды**, позволяющая уточнить сезонную приуроченность фенофаз развития насекомых и определить период бездиапаузного развития популяции в конкретном регионе. Исследования с применением **методики имитации изменения климата** проведены в специально спроектированном экспериментальном инкубаторе с прозрачными стенками с трёх сторон, в котором температура

постоянно была выше температуры во внешних (квазиприродных) условиях на 2,5 °С. Исследована динамика физиологических показателей имаго во время зимовки в квазиприродных условиях. В центральной Японии проведено **полевое определение северной границы ареала *N. viridula***, которое дополнено детальным климатически-экологическим анализом причин смещения северной границы ареала вида во второй половине XX в.

Также проведено **исследование бактериальных симбионтов *N. viridula***, в т. ч. влияния стерилизации поверхности яйцекладки на рост личинок, количественная оценка симбиотической кишечной фауны при содержании *N. viridula* в квазиприродных и стрессовых условиях.

Созданная **база данных по сезонным адаптациям и сезонным циклам полужесткокрылых** охватывает практически все семейства отряда и насчитывает около 5 000 публикаций.

Глава 3. Зимняя диапауза в сезонном цикле полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)

Диапауза — это выраженная, эндогенно регулируемая из единого центра приостановка морфогенеза, которая переключает дальнейшее развитие организма от прямого морфогенеза к альтернативной, диапаузной программе, состоящей из цепи физиологических процессов; диапауза обычно начинается ещё до того, как внешние экологические условия ухудшаются, а её завершение не обязательно связано с восстановлением благоприятных внешних условий (Košťál, 2006). Недавно была предложена упрощённая модель, выделяющая три фазы диапаузы — преддиапаузу, диапаузу и постдиапаузу (Košťál, 2006). Эти фазы охарактеризованы в данной главе.

Проведённые экспериментальные исследования и анализ значительного массива собственных и литературных данных показали, что у щитников диапауза может протекать на любой из трёх возможных для полужесткокрылых стадий онтогенеза, в связи с чем среди щитников предложено выделять три **типа диапаузы**: эмбриональную, личиночную и имагинальную (= репродуктивную).

Из двух **форм диапаузы** — облигатной и факультативной — последняя встречается среди щитников чаще. Так, среди видов с зимней диапаузой у 63 % она факультативная, у остальных 37 % — облигатная. Факультативная диапауза доминирует и у щитников с имагинальной диапаузой.

Также предложено выделять два **сезонных класса диапаузы** — зимнюю и летнюю диапаузы.

Наличие трёх типов, двух форм и двух сезонных классов диапаузы создаёт основу для значительного биологического разнообразия как отдельных сезонных адаптаций, так и циклов сезонного развития, реализуемых полужесткокрылыми. Среди 84 видов надсем. Pentatomoidea, у которых были изучены зимняя диапауза и/или сезонное развитие, большинство видов (67, или ≈ 80 %) зимуют на стадии имаго (Таблица 1).

У представителей пяти семейств (Acanthosomatidae, Cydnidae, Parastrachiidae, Thaumastocoridae и Thyreocoridae) пока известна зимовка только на стадии имаго. Пять видов (*Picromerus bidens*, *Apoecilus* [= *Apateticus*] *cynicus*, *Trochiscocoris hemipterus*, *Urostylis westwoodii* и *Urostylis annulicornis*) зимуют на эмбриональной стадии. Эти виды принадлежат к сем. Pentatomidae

Таблица 1. Различные типы и формы диапаузы в надсем. Pentatomoidea.

Семейства	Количество изученных видов	Распределение двух форм диапаузы (облигатная и факультативная) в трёх типах зимней диапаузы ¹		
		Эмбриональная	Личиночная	Имагинальная
Acanthosomatidae	5			О – 3; Ф – 2
Cydnidae	6			О – 4; Ф – 2
Parastrachiidae	1			О – 1
Pentatomidae ²	48	О – 2; Ф – 1	О – 1; Ф – 1	О – 3; Ф – 38
Plataspidae	4		О – 2	Ф – 2
Scutelleridae ²	11		О – 3; Ф – 1	О – 4; Ф – 2
Tessaratomidae	2		О – 1	О – 1
Thaumastocoridae	1			Ф – 1
Thyreocoridae	4			О – 4
Urostylididae	2	О – 2		
Сумма по формам и типам диапаузы		О – 4; Ф – 1	О – 7; Ф – 2	О – 20; Ф – 47
Всего²	84	4	9	67

¹ Форма зимней диапаузы: Ф — факультативная, О — облигатная.

² В строках Pentatomidae, Scutelleridae и **Всего** общее количество изученных видов отличается от суммы данных по отдельным столбцам, т. к. некоторые виды не имеют зимней диапаузы (гомодинамное развитие).

и Urostylididae. У 9 видов зимуют личинки; среди них 2 вида входят в сем. Pentatomidae (*Carbula humerigera* и *Pentatoma rufipes*), 2 — в сем. Plataspidae (*Coptosoma mucronatum* и *Coptosoma scutellatum*), 4 — в сем. Scutelleridae (*Odontoscelis dorsalis*, *Odontoscelis fuliginosa*, *Odontoscelis lineola* и *Poecilocoris lewisi*) и 1 — в сем. Tessaratomidae (*Musgraveia sulciventris*). Среди этих видов, зимующих на стадии личинки, только у *P. lewisi* и *M. sulciventris* диапауза строго приурочена к определённому личиночному возрасту (к V — у *P. lewisi* [Tanaka et al., 2002] и II, ещё до начала питания, — у *M. sulciventris* [Cant et al., 1996]). В 7 других случаях диапауза, очевидно, не так строго связана с каким-либо личиночным возрастом: чаще со II—III / IV, чем с V; ни у одного вида щитников пока не было показано, что формировать зимнюю диапаузу могут личинки I возраста (Приложение 1 диссертации).

В лабораторных экофизиологических исследованиях природная длина дня воспроизводится как заданный фотопериод, а различные поведенческие, физиологические и морфологические реакции на фотопериод принято называть **фотопериодическими реакциями (ФПР)**. Такие реакции чрезвычайно широко распространены в надсем. Pentatomoidea. В северном полушарии для видов с зимней диапаузой короткий (или сокращающийся) световой день является важнейшим экологическим сигналом приближающейся осени с характерным для этого сезона понижением

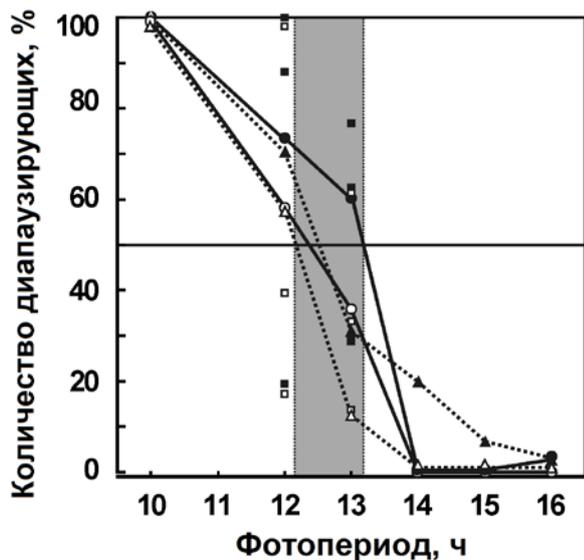


Рисунок 1. Фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы у *Nezara viridula* при 20 и 25 °C (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2003a).

Сплошная линия и чёрные кружки — самки при 25 °C; сплошная линии и белые кружки — самцы при 25 °C; пунктирная линия и чёрные треугольники — самки при 20 °C; пунктирная линия и белые треугольники — самцы при 20 °C. В режимах L:D 12:12 и L:D 13:11 при 25 °C также приведены данные 3 повторностей (черные квадраты — самки, белые квадраты — самцы). Затенённая область — диапазон критического фотопериода.

температуры и служит триггером гормонального каскада, ведущего к паузе в активном развитии (т. е. к диапаузе). У видов с факультативной зимней диапаузой в условиях Северного полушария формирование диапаузы контролируется **ФПР длиннодневного типа**, при которой в длинном дне возможно активное развитие (метаморфоз и/или репродукция), а в коротком дне происходит индукция диапаузы (Рисунок 1), поскольку длиннодневные условия имитируют природную ситуацию весны и начала лета, тогда как короткодневные условия — ситуацию конца лета и осени. Критический фотопериод (или критическая длина дня, фотопериодический порог) — один из важнейших экологических параметров ФПР. Он соответствует длине дня, при которой 50 % особей конкретной популяции формируют диапаузу.

В некоторых случаях ФПР контролирует не качественные, а количественные параметры (например, длину крыльев, длительность развития и т. п.; Рисунок 2). В главе проанализированы многочисленные примеры качественных и количественных проявлений ФПР, обсуждены свойства чувствительной к длине дня стадии, пакета фотопериодической информации, температурного оптимума проявления ФПР и т. д.

Подчеркивается, что у щитников главным фактором (и по силе влияния, и по распространённости), контролирующим наступление зимней диапаузы, служит длина дня, хотя есть виды, для которых ведущими факторами индукции диапаузы являются температура или качество пищи, а длина дня имеет второстепенное значение (например, у *Andrallus spinidens* и *Eurydema rugosum*). Постдиапаузное развитие щитников (независимо от формы диапаузы, её типа и сезонного класса) регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи.

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

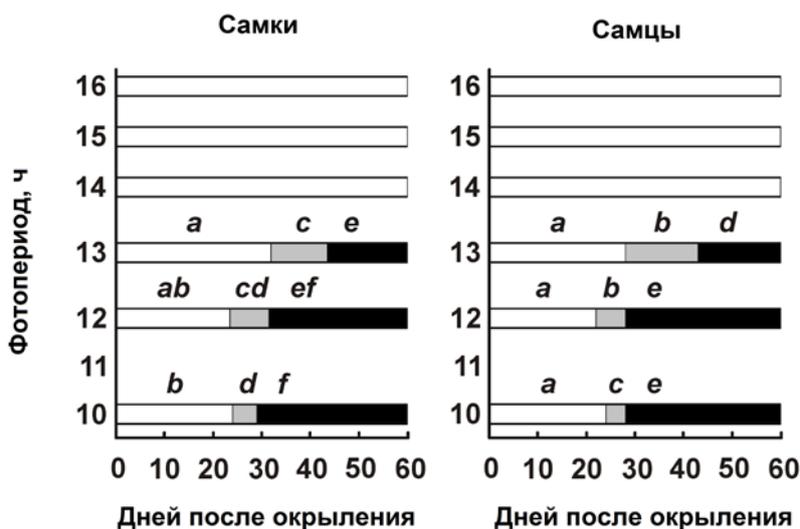


Рисунок 2. Влияние длины дня на скорость изменения окраски у *Nezara viridula* при температуре 20 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (данные: Musolin, Numata, 2003a).

Клопов содержали от эмбриональной до имагинальной стадии при 20 °С и постоянной длине дня (указана на вертикальной оси). Приведены медианы периодов, во время которых имаго имели соответствующую окраску (белые секторы — зелёная окраска, серые секторы — промежуточная окраска, чёрные секторы — коричневая окраска). Статистическая значимость различий показана буквами: разными буквами в пределах одной категории по окраске и одного пола отмечены статистически значимо различающиеся медианы; $P < 0,05$, тесты Крускала-Валлиса и Стиил-Дуасса, $n = 27...29$ особей.

диапаузы и зимовки (Takeda et al., 2010). У некоторых видов щитников, однако, физиологическое состояние самцов и самок во время зимовки различно. Так, вредная черепашка *Eurygaster integriceps* имеет глубокую облигатную зимнюю имагинальную диапаузу. У диапаузирующих самок все основные физиологические и морфогенетические процессы останавливаются (или оказываются глубоко подавленными), тогда как у диапаузирующих самцов сперматогенез продолжается на протяжении зимовки, и к моменту завершения диапаузы самцы имеют зрелую сперму (Шиняева, 1980). Другие виды полужесткокрылых спариваются осенью, и самки могут сохранять сперму до весны, не нуждаясь в повторном спаривании для начала яйцекладки. При этом самцы часто не доживают до весны. Среди щитников подобная стратегия обнаружена у *Menida disjuncta* (= *M. scotti*). Зимняя имагинальная диапауза у этого вида облигатная, но самцы имеют зрелую сперму уже осенью и при спаривании, которое происходит даже во время зимовки, передают самкам питательные вещества, вероятно, повышая этим шансы таких самок на успешную зимовку (Koshiyama et al., 1993, 1994).

Самцы щитника *Eysarcoris ventralis* тоже имеют зрелые семенники осенью, зимой и весной и готовы к спариванию сразу после переноса в тёплые лабораторные условия, хотя самкам для созревания и спаривания необходимо воздействие длиннодневных фотопериодических условий (Noda, Ishii, 1981).

Зимовка у подавляющего большинства изученных к настоящему времени щитников происходит на имагинальной стадии. Диапауза с такой онтогенетической приуроченностью исследована в основном у самок. Она проявляется в приостановке развития яичников, блокировании оогенеза и

отсутствии яйцекладки. У обоих полов активно увеличивается жировое тело, меняется биохимический состав тканей и снижается потребление кислорода. Так, репродуктивно-активные самки щитника *Nezara viridula* имеют зрелые яйца или созревающие ооциты в овариолах и слабо развитое, неплотное жировое тело, а у диапаузирующих самок сопоставимого возраста дифференциация и созревание ооцитов прервано на ранних стадиях. У таких самок овариолы прозрачны, в гермарию нет ооцитов, а жировое тело массивное и плотное. У самцов при наступлении диапаузы обычно (но не у всех видов!) подавляются половая активность и выработка феромонов, а также приостанавливается развитие семенников и/или придаточных желёз (Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017).

У щитников обоих полов подготовка к зимней диапаузе сопровождается активным ростом жирового тела, изменением биохимического состава тканей, а у отдельных видов — секрецией воскоподобных веществ (например, у *Encosternum delegorgue*; Dzerefos et al., 2009), миграциями, накоплением специфических питательных веществ (например, крахмала у *Eurygaster integriceps*; Федотов, 1947), изменениями в поведении и/или окраске (см. ниже). Сам период диапаузы характеризуется пониженным уровнем потребления кислорода и рядом других признаков (Saulich, Musolin, 2017).

Постдиапаузное развитие щитников (независимо от формы диапаузы, её типа и сезонного класса) регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи (Saulich, Musolin, 2017).

Глава 4. Сопряжённые с диапаузой сезонные адаптации полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)

Зимняя диапауза — важнейшая сезонная адаптация щитников. Она не только имеет решающее значение для переживания зимы во многих регионах земного шара, но является также главным синхронизатором их жизненных циклов с локальными условиями существования. Тем не менее, зимняя диапауза — это только одна из многих видоспецифических физиологических, биохимических, поведенческих или экологических сезонных адаптаций, используемых щитниками в регионах с ярко выраженной сезонностью климата (Musolin, Saulich, 1999, 2017; Numata, Nakamura, 2002; Саулич, Мусолин, 2007а,б, 2012, 2014). Часть этих адаптаций в той или иной степени связана с зимовкой (как, например, сезонные миграции или полифенизм), в то время как другие не имеют такой прямой связи с зимним периодом. В Главе 4 рассмотрены разнообразные адаптации, которые непосредственно не связаны с зимовкой, но всё же в целом повышают способность щитников выживать и размножаться в условиях среды с ярко выраженной сезонностью климата.

Миграции — это сложное эко-физиологическое явление, широко распространённое среди насекомых и свойственное некоторым семействам щитников. Они часто бывают сезонными и отличаются от спорадических перемещений на короткие расстояния и других многочисленных и частых форм движений насекомых в пространстве, направленных на поиск микростаций для питания, спаривания, кратковременного укрытия, яйцекладки и т. п. Миграции имеют строго закономерный характер и являются, как правило, неотъемлемой частью жизненного цикла вида. Они приурочены

к определённым этапам индивидуального развития, происходят в определённые сезоны года и приводят к адаптивным сменам местообитаний. Как правило, мигрируют имаго. Мигрирующие особи имеют повышенную двигательную активность, при этом обычно оказываются подавленными другие функции и процессы — в частности, размножение и питание. Миграции многих видов сопряжены с формированием диапаузы (факультативной или облигатной, зимней или летней), предшествуя ей или сопровождая её завершение и переход к активному состоянию. Микростации, выбранные для остановки диапаузирующими особями зимой и летом, могут быть как одинаковыми, так и различными у разных видов. Непосредственным триггером миграционного движения (но не причиной миграции!) могут являться температурные условия и/или движения воздуха (Dingle, 1996). Расстояния, преодолеваемые мигрирующими щитниками, могут существенно отличаться — от сотен метров у одних видов до сотен километров у других (Саулич, Мусолин 2007а,б). В надсем. Pentatomoidea многие виды совершают регулярные сезонные миграции, но степень выраженности миграционного синдрома у них сильно различается: некоторые виды — ярко выраженные мигранты (например, *Eurygaster integriceps*, *Eurygaster maura*, *Aelia rostrata*, *Aelia melanota*), тогда как другие — частично мигрирующие (например, *Aelia furcula*, *Dolycoris penicillatus*) или вообще немигрирующие (*Aelia acuminata* и, вероятно, большинство других видов) (Brown, 1962; Javahery, 1995).

Формирование больших скоплений (агрегаций) в разные сезоны года — характерная черта биологии многих представителей Pentatomoidea. Агрегации могут быть очень разными по размеру, начиная от сравнительно небольших групп, содержащих несколько десятков клопов (как, например, у *Biprorulus bibax* [James, 1990a,b], *Euschistus heros* [Panizzi, Niva, 1994], *Halys dentatus* и *Erthesina fullo* [Dhiman et al., 2004] или *Elasmotherus interstinctus* [Mappes et al., 1996]) до групп в сотни (как у *Cyrtocoris trigonus* [Brailovsky et al., 1988]) или тысячи особей (как у сем. Dinidoridae). Некоторые виды образуют агрегации на кормовых растениях: например, *Parastrachia japonensis* может формировать агрегации для зимовки размером до 2 м, включающие до 4000 имаго (Tachikawa, Schaefer, 1985).

В больших скоплениях особи (как активно развивающиеся, так и находящиеся в состоянии зимней или летней диапаузы) получают определённые преимущества по сравнению с изолированными особями вне агрегации. Например, в агрегации выше шансы для спаривания (Hibino, 1985), укрытия от неблагоприятных физических условий (Kiritani, 2006), в них понижается вероятность высыхания (Lockwood, Storey, 1986; Vulinac, 1990) и повышается кумулятивный защитный эффект от хищников (Cocroft, 2001). Тем не менее, возникают и негативные последствия, поскольку большие скопления одного вида насекомых в большей степени привлекает хищников и паразитов, а также способствуют активизации патогенов.

Экологический смысл образования скоплений во время диапаузы был специально исследован у *Parastrachia japonensis* в Восточной Азии. Этот вид — монофаг, питающийся только на плодах *Schoepfia jasminodora*. В связи с необходимостью синхронизировать сезонный цикл с чрезвычайно коротким периодом доступности корма, клопы проводят в состоянии диапаузы около 10 месяцев в году, образуя при этом огромные скопления (Tachikawa,

Schaefer, 1985; Tsukamoto, Tojo, 1992; Filippi et al., 2000a,b). Убедительно показано, что формирование скоплений способствует снижению скорости метаболизма у диапаузирующих особей, что, в свою очередь, повышает их выживаемость в течение длительного состояния покоя на фоне не только неблагоприятных высоких летних и низких зимних температур, но и длительного периода отсутствия корма. Показано, что уровень потребления кислорода вдвое понижается у клопов в агрегации по сравнению с изолированными клопами. При этом размер группы не имеет значения, а эффект определяется именно физическим контактом клопов одного и того же вида. Предполагается, что подобный контакт сопровождается выделением химического стимулятора (возможно, агрегационного феромона), заставляющего клопов сохранять неподвижность (Tojo et al., 2005a,b).

Осенью, во время периода подготовки к зимней диапаузе, многие щитники (например, *Halyomorpha halys*, *Menida disjuncta* и *Urochela quadrinotata*) в поисках мест для зимовки массово проникают в дома и другие здания, часто становясь серьёзным фактором беспокойства для людей (Проценко и др., 2016; Hamilton et al., 2017; Saulich, Musolin, 2017).

Фотопериодическая регуляция скорости роста личинок — важная сезонная адаптация у насекомых: при одной и той же температуре личиночное развитие может протекать быстрее в одних фотопериодических условиях и медленнее — в других. У большего количества исследованных видов ускорение развития наблюдается в короткодневных условиях: с осенним сокращением длины дня и приближением зимы скорость роста личинок возрастает, что обеспечивает возможность достижения зимующей стадии до ухудшения внешних условий. Такая адаптация была обнаружена у щитников *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994) и *Palomena prasina* (Saulich, Musolin, 1996; Musolin, Saulich, 1999), а также у многих других видов полужесткокрылых (Мусолин, Саулич, 1997, 1999). Две фотопериодические реакции на разных этапах онтогенеза обеспечивают точную сезонную приуроченность как диапаузы, так и воспроизводства, что, вероятно, способствует поддержанию моновольтинного цикла у *Halyomorpha halys* в природных условиях (Saulich, Musolin, 2017). Наряду с этим существуют виды, скорость личиночного роста которых не зависит от фотопериодических условий.

Полиморфизм обычно понимают как наличие в популяции на одной и той же стадии онтогенеза двух или более различных фенотипов (морф, форм) (так называемая «дискретная вариация»; Kennedy, 1961; Walker, 1986; Nijhout, 2003; Саулич, Мусолин, 2007а,б; Musolin, Saulich, 2017).

Полиморфизм можно разделить на:

— **генетический полиморфизм** (разные фенотипы обусловлены разными генотипами) и

— **экологический полиморфизм**, или **полифенизм** (разные фенотипы обусловлены одним генотипом в разных условиях окружающей среды).

Наличие нескольких генетически контролируемых цветовых морф у щитника *Nezara viridula* (Esquivel et al., 2017), полиморфизм по размеру крыла у многих водных и околводных полужесткокрылых (Саулич, Мусолин, 2007б), а также все случаи полового диморфизма можно считать примерами генетического полиморфизма.

Термин *экологический полиморфизм* объединяет случаи внешнего контроля проявления фенотипов. Фенотипическая пластичность может быть результатом вариации в физиологических, биохимических или поведенческих процессах, которые, в свою очередь, чувствительны к внешним экологическим факторам (Nijhout, Davidowitz, 2009; Simpson et al., 2011). Если смена фенотипов или их частот ежегодно повторяется под влиянием сезонных экологических факторов, то речь идёт о **сезонном полифенизме**.

Сезонные изменения окраски тела имаго широко представлены у Pentatomoidea. Анализируя различные примеры сезонного полифенизма, легко убедиться, что цветовой полифенизм часто непосредственно связан с изменением физиологического состояния особи, а именно — с формированием состояния зимнего покоя, и нередко находится под фотопериодическим контролем (Musolin, Saulich 1999b 2017; Саулич, Мусолин, 2007a). Так, две сезонные формы клопов *Euschistus tristigmus tristigmus*, различающиеся морфологически и до специальных исследований признававшиеся самостоятельными видами, оказались сезонными морфотипами. Цветовые вариации были легко индуцированы в экспериментальных условиях при содержании щитников в альтернативных фотопериодических условиях (McPherson, 1974, 1975a,b, 1979). Позже аналогичное связанное с диапаузой изменение окраски имаго в условиях короткого дня было показано в лабораторных исследованиях у многих щитников (Musolin, Saulich, 2017).

У одних видов сезонный полифенизм по окраске необратим (например, *Halyomorpha halys*), у других изменение цвета происходит постепенно и может быть обратимым. Так, сезонное изменение окраски детально исследовано у *Nezara viridula*. Имаго этого вида при окрылении имеют зелёный или жёлтый цвет (в зависимости от принадлежности к той или иной генетически закреплённой морфе). Эта же окраска сохраняется и при репродукции. Как будет детально рассмотрено ниже, в природных условиях в центральной Японии зимующее поколение клопов вскоре после окрыления меняет цвет на коричневый (Musolin, Numata, 2003a,b; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017). 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; Musolin, 2012). Изменение окраски обуславливают процессы, протекающие не в самой кутикуле, а в лежащих под ней эпидермальных клетках, и связанные с состоянием пигмента эритроптерином. Хотя этот пигмент присутствует и у репродуктивно-активных имаго (имеющих типично зелёную или жёлтую окраску — в зависимости от морфы), и у диапаузирующих имаго (имеющих коричневую окраску разного тона, вплоть до тёмно-коричневого с фиолетовым оттенком), у первых он находится в растворённом состоянии, а у вторых — в виде тёмно-красных кристаллов (Gogala, Michieli, 1962, 1967; Harris et al., 1984). У диапаузирующей (коричневой) формы значительно подавлено потребление кислорода по сравнению с зелёной формой (Michieli, Žener, 1968). Во время зимовки коричневая окраска, близкая по своему цвету к преобладающему цвету древесной коры и подстилки (где зимует незара), по всей видимости, выполняет функцию покровительственной окраски

(камуфляжа). Такая функция известна и у других видов насекомых (Fuzeau-Braesch, 1985; Саулич, Мусолин, 2011; Musolin, 2012). Кроме того, тёмная окраска в холодный сезон, а также осенью и весной, может быть дополнительно адаптивной, выполняя в определённой мере функцию терморегуляции, что также известно в других группах насекомых (Fuzeau-Braesch, 1985; De Jong et al., 1996; Gross et al., 2004; Musolin, Saulich, 2017).

Лабораторные эксперименты с зелёной морфой показали, что изменения окраски имаго *N. viridula* находятся под фотопериодическим контролем (Рисунок 3). В длиннодневных условиях (фотофазы от 14 до 16 ч) имаго оставались зелёными всю свою жизнь, а в короткодневных режимах при обеих температурах практически все имаго постепенно начали менять окраску сначала на переходную, а затем на коричневую.

В самом коротком дне из исследованных режимов (L:D 10:14) изменение окраски шло быстрее при более высокой температуре (медиана составила 12 дней при 25 °С), чем при более низкой (медиана — 24 дня при 20 °С), что несколько неожиданно, т. к. часто считается, что низкая температура (в пределах благоприятного для развития промежутка) должна ускорять подготовку к диапаузе (Musolin, Numata, 2003a).

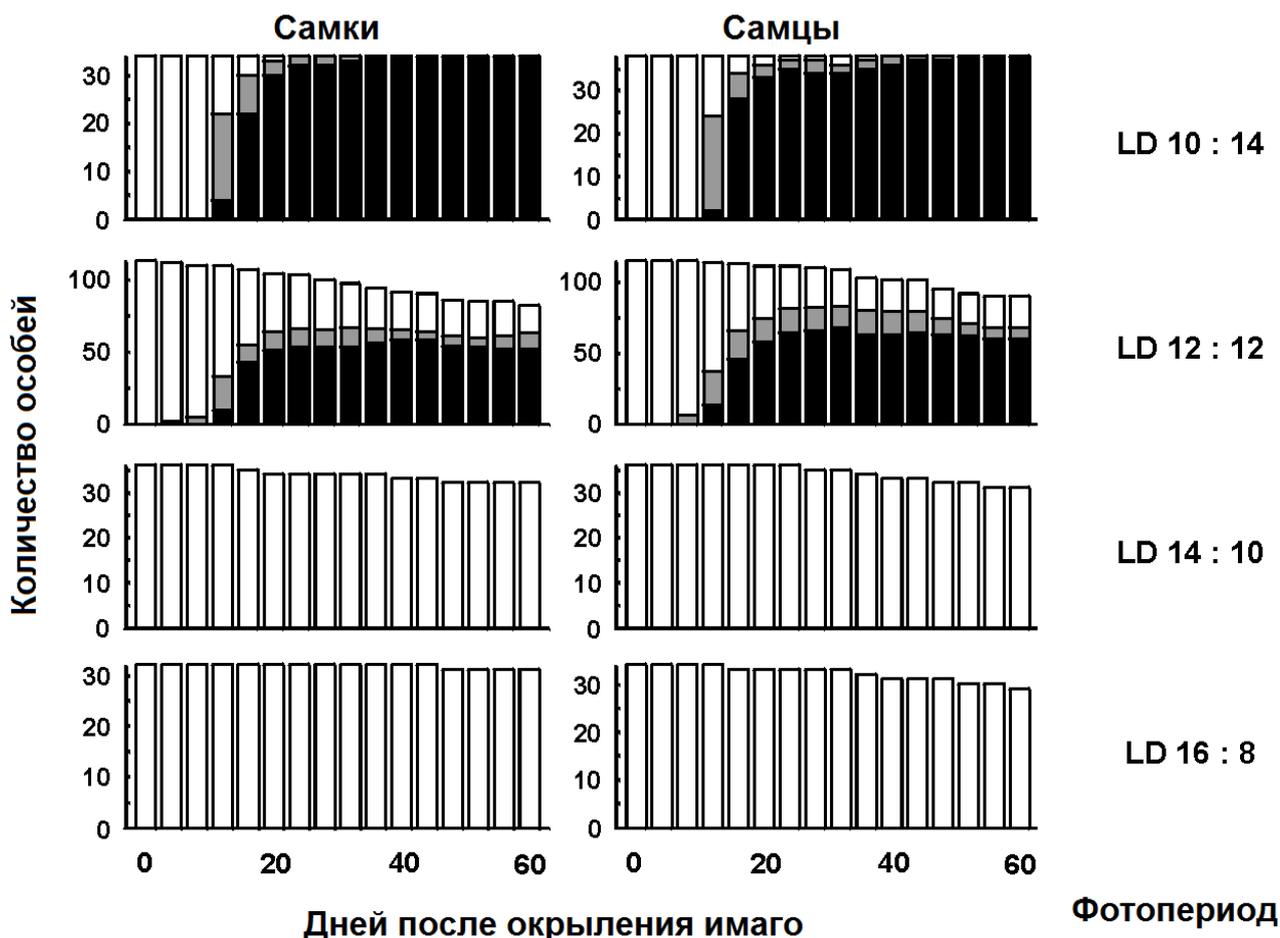


Рисунок 3. Влияние фотопериода на окраску тела имаго *Nezara viridula* при 25 °С (по: Musolin, Numata, 2003a).

Личинок и затем имаго содержали при постоянных условиях (фотопериод указан справа). Категории по окраске имаго: белые части столбцов — зелёная окраска тела, серые — промежуточная окраска, чёрные — коричневая окраска. Коричневая окраска тела имаго обычно связана с диапаузным состоянием.

В центральной Японии не приступившие к репродукции имаго последнего в году поколения *N. viridula*, как правило, начинают менять цвет тела с зелёного/жёлтого на промежуточный и потом на коричневый в середине октября. Доля коричневых имаго в популяции достигает плато в 85—100 % в период с конца ноября до середины января и эта ситуация продолжается до апреля (Рисунок 4; Musolin, Numata, 2003b; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010). Начиная с октября имаго минимизируют свою двигательную активность, поиски и потребление пищи и воды. Они собираются под большими листьями или в других укрытиях. Их гонады находятся в диапаузном состоянии. Диапаузирующие имаго обоих полов накапливают жировые запасы (Esquivel, 2009, 2011; Takeda et al., 2010; Musolin, 2012).

Полевые эксперименты выявили важность двух ведущих экологических факторов (длина дня и температура) в процессе подготовки к зимовке у *N. viridula*. Даже несмотря на то, что сокращающиеся осенние дни ускоряют изменение цвета у имаго последнего ежегодного поколения, для успешной подготовки к диапаузе и полной смене цвета всё же необходимы относительно высокие и благоприятные температуры. Если личинки достигают имагинальной стадии слишком поздно в сезоне, когда температура уже слишком низкая для их активного развития (например, в конце октября или в ноябре), имаго окрыляются, но не могут нормально изменить цвет покровов тела и должным образом подготовиться к диапаузе. Это приводит к более высокой смертности зимой и/или весной (Musolin, Numata, 2004; Musolin et al., 2010).

Весной доля тёмноокрашенных имаго *N. viridula* в популяции постепенно снижается. К середине или концу мая (Рисунок 4; Musolin, Numata, 2003b; Takeda et al., 2010) все имаго меняют свою окраску с тёмной на зелёную. В то же время поведение имаго резко меняется: они начинают активно перемещаться, греться, искать пищу и воду (Takeda et al., 2010). После питания имаго приступают к пост-диапаузной репродукции (Рисунок 4). Таким образом, *N. viridula* является примером вида, проявляющего сезонный полифенизм по окраске тела, при котором смена окраски обратима.

Сезонный полифенизм по окраске тела у личинок также встречается в Pentatomoidea. Так, у активно развивающихся личинок *Plautia stali* из Японии выделены шесть различающихся цветовых форм (фенотипов). Частота их встречаемости определяется фотопериодическими условиями содержания (Numata, Kobayashi, 1994). Аналогичные тенденции обнаружены и у хищного щитника *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994).

Сезонный полифенизм по форме тела встречается у щитников нечасто, но обнаружен у земляного щитника *Scaptocoris carvalhoi* из Бразилии (Nardi et al., 2008). Этот вид представлен в природе двумя крыловыми формами (длиннокрылой и короткокрылой), и появление длинокрылой формы имеет сезонную цикличность. В течение сезона закономерно могут меняться и некоторые другие морфологические показатели популяции тех или иных видов щитников. Например, известен диморфизм по форме шипов на переднеспинке у имаго *Euschistus tristigmus tristigmus* (McPherson, 1975a,b), *Oebalus ypsilon* (Vecchio et al., 1994; Panizzi, 2015), *Euschistus heros* (Mourão, Panizzi, 2002) и *Dichelops melacanthus* (Chocorosqui, Panizzi, 2003).

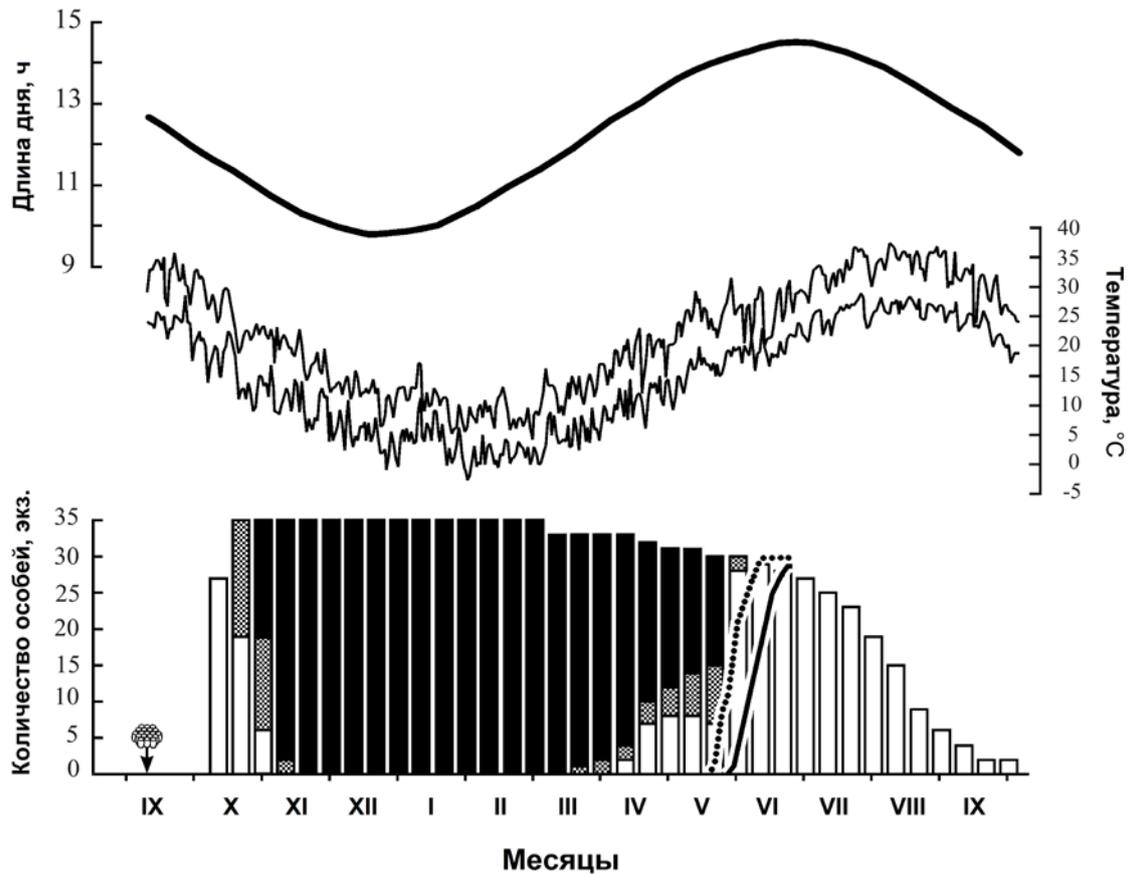


Рисунок 4. Сезонные изменения окраски самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях в г. Осака, Япония (34,7° с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2003b).

Экспериментальная серия соответствует последнему за сезон (диапаузирующему) поколению в естественных условиях. Стрелка указывает дату, когда в квазиприродные условия были выставлены кладки яиц. Развитие личинок и самцов не показано. Гистограммы показывают выживаемость самок и относительное обилие каждой категории по окраске (белые части столбцов — зелёная окраска тела, серые — промежуточная окраска, чёрные — коричневая окраска). Прерывистая линия — кумулятивное количество копулировавших самок, непрерывная линия — кумулятивное количество яйцекладущих самок. Природные условия (вверху рисунка): сплошная линия — длина дня; ломаная линия — суточные минимумы и максимумы температуры.

Это примеры необратимых морфологических реакций (в отличие от окраски тела имаго, которая часто может меняться, например, после терминации диапаузы). В некоторых случаях морфологический полифенизм (диморфизм) может сочетаться с полифенизмом по окраске имаго (например, у *Oebalus ypsilon*; Vecchio et al., 1994; Panizzi, 2015). Практически во всех перечисленных случаях было показано, что морфологический полифенизм основывается на физиологическом состоянии организма, индуцируемом специфическими ФПР (Musolin, Saulich, 2017).

Летняя диапауза (эстивация) является важной сезонной адаптацией, определяющей характер сезонного развития, однако у щитников она нечасто включена в годичный цикл. Летняя диапауза экспериментально исследована у немногих видов, однако она обнаружена у щитников не только в тропиках, но и в умеренном климате. Такая сезонная стратегия хорошо исследована у *Eurygaster integriceps*. Летняя диапауза у этого вида носит облигатный характер и предопределяет моновольтинный сезонный цикл на всём

протяжении его обширного ареала. Длительный пассивный период жизни черепашек позволяет им существовать в условиях ограниченного периода наличия благоприятного корма, определяемого сроками вегетации зерновых культур. В аридном климате летняя диапауза также облигатна (как и у *Aelia rostrata*), её наступление, сопровождаемое миграцией имаго, способствует переживанию чрезмерно высоких летних температур (Saulich, Musolin, 2017).

В умеренных широтах необходимость летней диапаузы связывают в первую очередь не с неблагоприятным воздействием слишком высоких летних температур, а с другой её функцией, которая обеспечивает синхронизацию конкретных этапов сезонного развития с наиболее соответствующими им благоприятными условиями. Например, благодаря наличию летней имагинальной диапаузы самки настоящего щитника *Picromerus bidens* начинают откладку яиц осенью, что способствует формированию эмбриональной диапаузы в более подходящих для зимующей стадии условиях. Наступление и прекращение летнего покоя самок также контролируется длиной дня (Musolin, Saulich, 2000, 2017).

Важными (но пока малоизученными) остаются такие сезонные адаптации некоторых щитников, как забота о потомстве, сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов, выборе растения-хозяина или выборе микростадий. В большинстве случаев ярко выраженная забота имаго о своем потомстве является социальным поведением, свойственным только некоторым таксонам *Pentatomoidea* и, вероятно, не связанным непосредственно с зимней диапаузой. Тем не менее, такое поведение — важный элемент сезонного развития и репродуктивного цикла некоторых щитников (Tallamy, Schaefer, 1997; Kaiwa et al., 2014; Musolin, Saulich, 2017).

Глава 5. Сезонные циклы полужесткокрылых надсемейства щитников (*Pentatomoidea*)

На основе комбинации сезонных адаптаций, рассмотренных в Главах 3 и 4, создаётся то разнообразие сезонных схем развития у насекомых, которое принято сводить к нескольким основным типам. Прежде всего, различают **гомодинамный** и **гетеродинамный** типы **сезонного развития** и, соответственно, **сезонные циклы**. В первом случае насекомые остаются в физиологически активном состоянии в течение всего года, во втором — периоды активного развития чередуются с периодами сезонного покоя разной глубины и интенсивности (Saulich, Musolin, 2017).

Гомодинамные сезонные циклы главным образом характерны для видов, населяющих регионы или микростанции с относительно стабильными условиями. Это обитатели субтропиков и тропиков, синантропные виды, почвенные насекомые и виды, заселяющие пещеры. К гомодинамному развитию в Северном полушарии часто переходят южные географические популяции видов, имеющих в умеренном климате гетеродинамное развитие. Известно, например, что популяции *Podisus maculiventris* во Флориде (США, 30° с.ш.) не имеют диапаузы (De Clercq, Degheele, 1993), вследствие чего имаго этого вида встречаются там круглогодично (Richman, Mead, 1980). У популяций *Nezara viridula*, обитающих ещё ближе к экватору, диапауза также не выражена, и яйцекладка у них была отмечена даже зимой в Индии (23° с.ш.; Singh, 1973) и Бразилии (23° ю.ш.; Panizzi, Hirose, 1995).

Однако в основе постоянного существования насекомых в более жёстких климатических условиях умеренных широт и даже субтропиков лежит обязательное чередование периодов активного развития и сезонного покоя. В пределах такого **гетеродинамного сезонного цикла** различают **моновольтинизм** (и, соответственно, моновольтинные сезонные циклы), **поливольтинизм** (бивольтинные, тривольтинные и поливольтинные сезонные циклы), а также **семивольтинизм** (тип сезонного развития, требующий для своего завершения более одного календарного года).

Главная отличительная черта моновольтинного сезонного цикла — завершение только одного поколения в течение вегетационного сезона. При поливольтинизме формируется более одного поколения за сезон (например, два, три и т. д.). В этом случае перезимовавшее поколение даёт начало последовательным летним поколениям, чередой которых завершается диапаузой и зимовкой. Экологическая регуляция поливольтинизма оказалась однотипной у большинства исследованных видов. Она обычно осуществляется на основе ФПР длиннодневного типа: осеннее уменьшение длины дня индуцирует диапаузу, что часто усиливается понижением температуры. Надёжность системы синхронизации поливольтинного развития с ритмом внешних условий повышается у разных видов благодаря способности воспринимать параллельное действие разных внешних факторов: температуры (как её среднего уровня, так и суточного и сезонного ритмов), сезонной динамики длины дня, качественного состава корма и т. д. Поэтому благодаря модифицирующему влиянию внешних условий на параметры ФПР время наступления диапаузы и число поколений могут изменяться в зависимости от погодных условий конкретного года. Географическая изменчивость ФПР гарантирует строгое соответствие сезонного цикла каждой географической популяции зональным особенностям климата (Саулич, Мусолин, 2007а; Saulich, Musolin, 2017).

В Главе 5 проанализированы типичные и наиболее изученные схемы сезонного развития щитников умеренного климата, выявлены экологические механизмы, участвующие в формировании определённого типа сезонного цикла, а также оценена степень сходства или различия в характере сезонного развития у видов разной (в пределах семейства) систематической принадлежности. Рассмотрены следующие типы сезонных циклов щитников и их примеры (Saulich, Musolin, 2017):

1. Моновольтинный сезонный цикл

1.1. Эндогенно контролируемый моновольтинный сезонный цикл

1.1.1. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной эмбриональной диапаузы (*Picromerus bidens*, *Apocilus cynicus*, *Apocilus bracteatus*, *Apocilus crocatus*)

1.1.2. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной личиночной диапаузы (*Coptosoma scutellatum*, *Coptosoma mucronatum*, *Pentatoma rufipes*, *Odontoscelis fuliginosa*, *Odontoscelis dorsalis*, *Irochrotus lanatus*)

1.1.3. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной имагинальной диапаузы (*Eurygaster integriceps*, *Palomena prasina*, *Palomena angulosa*)

1.2. Экзогенно контролируемый моновольтинный сезонный цикл (*Arma custos*, *Arma chinensis*, *Graphosoma lineatum*, *Graphosoma rubrolineatum*, *Dybowskyia reticulata*, *Chinavia hilaris*; в т. ч. на основе включения в сезонный цикл двух факультативных диапауз [летней и зимней]: *Carbula humerigera*)

2. Поливольтинный сезонный цикл

2.1. Истинный поливольтинный сезонный цикл (*Nezara viridula*, *Piezodorus hybneri*, *Dolycoris baccarum*, *Aelia acuminata* и *Aelia sibirica*, *Aelia fieberi*, *Aelia rostrata*)

2.2. Строго бивольтинный сезонный цикл (*Nezara antennata*)

2.3. Частично бивольтинный сезонный цикл (*Poecilocoris lewisi*)

3. Многолетний (семивольтинный) сезонный цикл.

Среди проанализированных щитников подавляющее большинство видов имеют **потенциально поливольтинный сезонный цикл** с факультативной зимней имагинальной диапаузой, контролируемой ФПР длиннодневного типа. Этот цикл реализуется у полифагов в средних и низких широтах в условиях умеренной влажности и температуры при оптимальных условиях питания и возможности выбора кормового растения (у фитофагов) или жертвы (у хищников). Число реализуемых поколений определяется главным образом температурными условиями конкретной местности, а длина дня (являющаяся сигнальным фактором) определяет период сезона, допускающий активное развитие особей данного вида на данной территории (Saulich, Musolin, 2017).

Однако в реальных природных условиях лишь немногие виды щитников образуют более одного поколения за вегетационный сезон. На большей части ареала в силу разных причин происходит редукция реализуемого числа ежегодных поколений, и популяции, обитающие в высоких и средних широтах, как правило, переходят к моновольтинизму. Основными факторами, ограничивающими количество поколений, являются пища и температура. Часто переход к моновольтинному развитию отмечается у популяций, обитающих в климатических поясах, температурные условия которых превышают потребности одного поколения, но при этом недостаточны для завершения двух поколений за один вегетационный сезон (или даже астрономический год). Для того чтобы остановить череду бездиапаузных поколений на той единственной стадии, которая способна зимовать, требуется надежный сигнал, предупреждающий о приближении изменений в окружающей среде. Таким сигналом для прекращения активного развития и переходу в покоящееся состояние обычно служит длина дня. Лишь в экспериментальных условиях удаётся со всей определённой выявить, какие именно экологические механизмы эволюционировали у популяции и включаются для достижения этой цели в каждом конкретном случае: это может быть повышение температурного оптимума проявления ФПР (как у *Arma custos*), высокое значение фотопериодического порога (как у видов рода *Graphosoma*) или другие реакции, способствующие своевременному формированию диапаузы (Мусолин, Саулич, 2011; Saulich, Musolin, 2017).

Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы относительно редок в надсемействе щитников: он был обнаружен лишь у

нескольких видов, однако с разными типами зимней диапаузы — эмбриональной (у *Apateticus cynicus*, *Apateticus bracteatus*, *Apateticus crocatus*, *Picromerus bidens*, *Urostylis westwoodii* и *Urostylis annulicornis*), личиночной (у *Pentatoma rufipes*) и имагинальной (у *Palomena prasina* и *Palomena angulosa*). Сроки наступления диапаузы обычно строго соответствуют периоду сезона, к которому она приспособлена, поскольку только в этом случае зимовка может быть успешной. Точная сезонная согласованность достигается у разных видов разными способами. У видов с эмбриональной и личиночной диапаузой возникли и развились адаптации, направленные на торможение преимагинального развития с целью отодвинуть на осенний период появление именно той единственной стадии, которая способна зимовать (как у *Picromerus bidens*). При зимней имагинальной диапаузе проявляется фотопериодическая регуляция скорости роста личинок (как у видов рода *Palomena*) — торможение роста в условиях длинного дня и ускорение в короткодневных условиях (Musolin, Saulich, 1999, 2017). Эта сезонная адаптация решает противоположную задачу — необходимость достичь единственной зимующей стадии (в случае щитников рода *Palomena* — имаго) до наступления осеннего похолодания и ухудшения условий для подготовки к диапаузе. С приобретением названных сезонных адаптаций достигается одинаковый эффект — совпадение сроков формирования диапаузирующей стадии с определенным периодом года. В обоих случаях наступление зимней диапаузы наследственно предопределено в каждом поколении, тогда как сроки появления диапаузирующей стадии целиком поставлены под контроль внешнего фактора (длины дня).

Одни и те же сезонные адаптации участвуют в формировании разных типов сезонного цикла, однако их встречаемость в разных таксономических группах неравномерна. Так, фотопериодическая регуляция скорости роста личинок может присутствовать как при моновольтинном сезонном цикле (облигатном или экзогенно регулируемом), так и при поливольтинном сезонном цикле, но бóльшая функциональность этой адаптации проявляется при моновольтинизме обоих типов. В пределах семейства настоящих щитников в подсемействе Pentatominae, включающем в основном потенциально поливольтинные виды, эта адаптация была обнаружена у представителей триб Carpororini и Eysarcorini. Реакция на длину дня может быть диаметрально противоположной даже в пределах одного вида: одни популяции могут ускорять развитие в короткодневных условиях, другие — в длиннодневных (Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2011). Данная адаптация проявляется на популяционном уровне и обеспечивает высокую степень приспособленности локальных популяций к условиям их обитания (Saulich, Musolin, 2017).

Оценка степени сходства сезонных адаптаций у видов, относящихся к разным таксономическим группам, возможна только в пределах таксона, содержащего достаточное количество подробно исследованных видов. Такой анализ проведён на примере Pentatomidae.

Подсемейство Podopinae объединяет виды, зимующие в состоянии имагинальной диапаузы, наступление которой регулируется длиной дня и температурой. Все они питаются семенами, и характер их сезонного развития во многом определяется доступностью корма. Однако такие же тип питания и

характер сезонного развития свойственны многим видам подсемейства Pentatominae (в частности, большинству видов трибы Aeliini).

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

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

Таким образом, анализ сезонного развития щитников показал, что эволюция сезонных адаптаций не всегда точно соответствует филогенезу, но в пределах отдельных родов (например, *Palomena* с облигатной диапаузой и фотопериодической регуляцией скорости роста личинок или *Euschistus* с фотопериодически регулируемым цветовым полиморфизмом) и небольших триб (как Aeliini) или даже подсемейств (Podopinae) появляются однотипные комплексы сезонных адаптаций. Наряду с этим существует большое подсемейство Pentatominae, представляющее собой группу явно сборную и при этом однообразную по типу диапаузы — факультативной имагинальной у большинства видов (Saulich, Musolin, 2017).

Данные об эко-физиологических особенностях сезонного развития представителей других семейств в надсемействе Pentatomoidea пока фрагментарны, что не позволяет сделать обоснованные обобщения. В целом, несмотря на интенсивные исследования сезонных адаптаций у представителей Pentatomoidea в последние десятилетия, диапауза и эко-

физиологические механизмы её контроля пока изучены менее чем у 1 % известных видов, входящих в надсемейство.

Сезонный цикл локальной популяции того или иного вида щитников является не простой механической проекцией жизненного цикла вида на региональные климатические условия, а результатом длительной адаптации данной популяции к целому комплексу местных экологических условий, что проявляется, в первую очередь, в оптимальной временной приуроченности этапов жизненного цикла к тем сезонам года, в которые они могут успешно реализоваться и гарантировать стабильное сохранение и рост популяции.

Выводы о распространенности определенных типов сезонных циклов в разных таксономических группах надсемейства щитников на данном этапе исследования преждевременны. Даже в пределах наиболее изученного семейства Pentatomidae реконструкция филогенетических связей с использованием морфологических признаков не даёт пока оснований предсказывать характер сезонного развития того или иного вида, и тем более его популяций. Например, *Andrallus spinidens* и *Picromerus bidens* (Asopinae, Platinopini) относятся к двум сестринским родам, но имеют резко различные сезонные циклы: поливольтинный, регулируемый в основном температурой, у первого вида и моновольтинный на основе сочетания облигатной эмбриональной и факультативной имагинальной диапауз у второго.

Морфологически близкие, но входящие в разные клады *Apateticus cynicus* и *Podisus maculiventris* (ранее также относимый к роду *Apateticus*) из трибы Amyoteini подсемейства Asopinae также сильно различаются между собой по сезонному развитию — облигатному моновольтинизму у первого вида и поливольтинизму, регулируемому ФПР, у второго. В то же время сезонные циклы *Picromerus bidens* и *Apateticus cynicus* очень похожи, несмотря на то, что эти виды относятся к разным трибам. Примеров такого рода, вероятно, гораздо больше, но, к сожалению, данные о сезонном развитии большинства видов щитников отсутствуют или фрагментарны. Таким образом, принадлежность вида к определённому таксону отнюдь не предопределяет тип его сезонного цикла, и последний можно предсказать только с некоторой долей вероятности (Саулич, Мусолин, 2014б; Saulich, Musolin, 2017).

Сложно идёт **адаптация к новым условиям у инвазионных видов щитников** — независимо от того, какой сезонный цикл для них характерен. Вероятно, легче должны приспособливаться полифаги с моновольтинным сезонным циклом на основе облигатной диапаузы, имеющие определённую независимость от внешней среды. Виды с поливольтинным сезонным циклом, сезонное развитие которых находится под контролем внешних условий и жёстко привязано к местному климату, встречают наибольшие трудности при дальних перемещениях. Одним из главных препятствий для натурализации является несоответствие ФПР интродуцированной популяции новым климатическим условиям. Если популяции удаётся преодолеть этот барьер, то возможно достижение положительного результата, который выражается в синхронизации этапов жизненного цикла с периодами, к которым они адаптированы. Так, например, интродукция *Podisus maculiventris* оказалась неуспешной, т. к. этот вид не смог адаптироваться к новым для себя условиям вторичного ареала, тогда как фотопериодические параметры *Perillus bioculatus* вполне соответствовали новым условиям, за исключением пищи.

Появление новой пищи дало положительный результат. Успешную интродукцию мы пока наблюдаем и на примере мраморного клопа *Halyomorpha halys* в тех частях Северной Америки и Европы, где ФПР индукции диапаузы инвазивных популяций в той или иной степени соответствуют локальным условиям (Проценко и др., 2016; Hamilton et al., 2017). Следовательно, при выборе объектов для биологической защиты растений в открытом грунте следует подбирать интродуцентов в регионах, характеризующихся максимально сходными температурными и фотопериодическими условиями. Учёт только температурного фактора может привести к отсутствию положительного результата (как это было при интродукции подизуса, когда расчёт числа поколений хищника провели только по сумме эффективных температур). В этом отношении наиболее подходящий регион-донор агентов биометода для Европы — это север Северной Америки (например, Канада).

Анализ имеющегося материала убедительно показывает, что специфический сезонный цикл свойственен не столько виду в целом, сколько отдельным его популяциям, и он полностью определяется условиями обитания именно конкретной популяции каждого вида в локальных условиях. В связи с этим использование терминов *поливольтинизм* или *моновольтинизм* применительно к виду не совсем и не всегда корректно. Нередко в зависимости от географического местообитания популяции одного и того же вида могут быть в одних условиях моновольтинными, а в других — поливольтинными. Поэтому эти термины правомерно применять только в отношении сезонного цикла популяции в определенном регионе. Вид в целом допустимо характеризовать как *потенциально поливольтинный*, а *моновольтинный* — только в тех случаях, когда известно, что вид завершает одно поколение на протяжении всего своего ареала или экспериментально показано, что невозможно спровоцировать последовательное бездиапаузное развитие череды поколений без применения специальных методов и условий, не встречающихся в природе (Saulich, Musolin, 2017).

В целом, несмотря на то, что исследования сезонных циклов насекомых и их регуляции совершенно необходимы как в практических целях, так и для решения многих теоретических вопросов, этот раздел экологии насекомых ещё далёк от желаемого уровня изученности. Особую актуальность эти вопросы приобретают в период относительно быстрого изменения климата.

Глава 6. Сезонное развитие полужесткокрылых (Heteroptera) в условиях изменения климата

Как было подробно рассмотрено в Главе 1, изменение климата планеты в последние десятилетия — неоспоримый факт, подтвержденный многочисленными данными разного характера. В этой же главе предложено разделять все реакции насекомых на изменение климата на 6 категорий и приведён детальный анализ известных примеров всех категорий реакций полужесткокрылых на изменение климата.

Накопленные к настоящему моменту данные очень разнятся по содержанию, но позволяют предположить, что влияние потепления климата на насекомых в целом и на полужесткокрылых в частности, будет комплексным и различающимся в зависимости как от скорости потепления,

так и от экологических особенностей разных видов и регионов, ими заселяемых (Walther et al., 2002; Reemer et al., 2003; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б). Даже в пределах одного вида или популяции реакции будут различаться между разными параметрами и в разные сезоны. Так, например, потепление может оказать негативный эффект на личиночное развитие в жаркий сезон летом, но ускорить развитие осенью и/или обеспечить более благоприятные условия для имаго во время зимовки. Всё это в целом окажет влияние на популяционную динамику конкретных видов и на взаимоотношения с другими компонентами биоценоза. При этом необходимо помнить, что насекомые будут испытывать на себе влияние потепления климата через изменение не только температуры, но и всего комплекса меняющихся внешних условий, причём эти изменения не будут одинаковыми на протяжении всех сезонов. Растения-хозяева, конкуренты, хищники, паразиты и симбионты будут так или иначе реагировать на сезонные изменения многих физических и биологических факторов среды как индивидуально, так и в комплексном взаимодействии. Всё это делает прогнозирование последствий потепления или любого изменения внешних условий чрезвычайно сложным и трудно предсказуемым.

Глава 7. Реакция настоящего щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) на изменение климата

В главе приведены результаты многолетнего мониторинга и большой серии полевых и лабораторных экспериментов, целью которых было определение реакции широко распространённого щитника *Nezara viridula* на изменение климата в центральной Японии.

Вид имеет обширный и постоянно расширяющийся ареал. Он возник в Эфиопском регионе Африки (Hokkanen, 1986) и расселился сначала в Азию и сравнительно недавно — в Европу и Северную и Южную Америку (Musolin, 2007; Esquivel et al., 2017). Центральная Япония лежит на северной границе ареала *N. viridula* в Азии. В Японии *N. viridula* распространена в южной части ареала родственного вида — *Nezara antennata* (Tougou et al., 2009).

Nezara viridula – поливольтинный вид, и в условиях тёплого умеренного климата центральной Японии она обычно развивается в 3 поколениях за год, хотя часть популяции может, вероятно, давать и частичное 4-е поколение (Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017). Перезимовавшие имаго начинают менять окраску в феврале, и к марту—апрелю почти все из них приобретают зеленую (или желтую) окраску, типичную для репродуктивного состояния (Рисунок 2 и Глава 4). Спаривание начинается в апреле, а откладка яиц — в апреле—мае. Имаго I поколения появляются в июле и вскоре дают начало II поколению, имаго которого появляются во 2-й половине августа. Имаго III поколения окрыляются в конце сентября, и большинство из них формирует диапаузу. Лишь немногие имаго, окрылившиеся в сентябре, приступают к репродукции. Их потомство в основном обречено на гибель, т. к. личинки не успевают завершить развитие и подготовиться к зимовке (Musolin, Numata, 2003b).

Смещение северной границы ареала и его причины. В 1961—1962 гг. было проведено полевое обследование в центральном районе о-ва Хонсю, где оба вида рода *Nezara* распространены симпатрически. Результаты обследования показали, что северная граница ареала *N. viridula* в

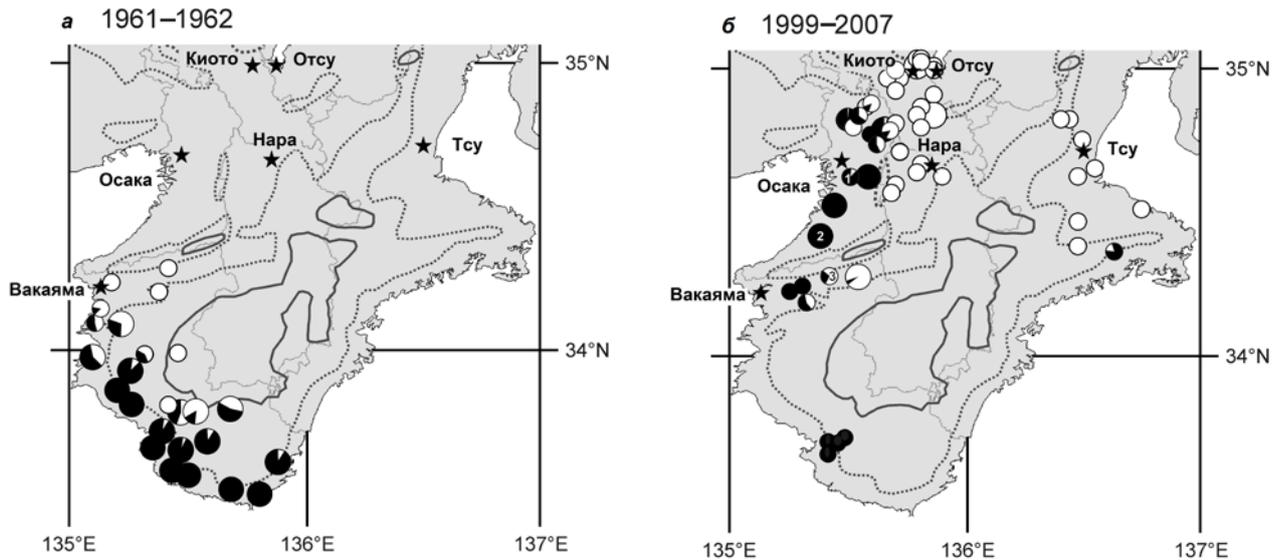


Рисунок 5. Распространение и относительная встречаемость *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии в 1961—1962 гг. (по: Tougou et al., 2009).

а, данные полевого исследования северной границы ареала в центральной Японии, 1961—1962 гг. (Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971); **б**, данные полевого исследования северной границы ареала в центральной Японии, 2006—2007 гг. (Tougou et al., 2009). Черные секторы — *N. viridula*, белые секторы — *N. antennata*. Размер выборки: маленькие символы — 1—50 особей, большие символы — более 50 особей. Высотность: пунктир — 500 м над уровнем моря, сплошная линия — 1 000 м над уровнем моря. Цифрами показаны дополнительные точки сбора (1999—2003 гг.; см. Tougou et al., 2009 и Приложение 2 диссертации). Показаны границы и столицы 6 префектур в центральной Японии.

центральной Японии проходит по префектуре Вакаяма (примерно $34,1^{\circ}$ с.ш.; Рисунок 5). При этом *N. antennata* доминирует в северной и центральной частях провинции (и везде севернее), а *N. viridula* занимает юг префектуры и большую часть прибрежной зоны. Было отмечено, что пояс симпатрического распространения двух видов совпадает с изотермой $+5^{\circ}\text{C}$ средней температуры самого холодного месяца в году (обычно это январь, изредка — февраль), и высказано предположение, что январская температура является главным фактором, определяющим северную границу распространения *N. viridula* в Японии (Kiritani et al., 1963; Musolin, 2007, 2012).

В 2006—2007 гг. было проведено второе широкомасштабное полевое исследование, целью которого было определение нынешней северной границы ареала *N. viridula* в регионе и анализ её динамики за прошедшие 45 лет на основе сравнения с результатами обследования начала 1960-х гг. Для этого было обследовано 6 префектур в центральной Японии. Наличие хотя бы одного из видов рода *Nezara* было зафиксировано в 50 точках во всех 6 префектурах. В общей сложности было собрано 770 имаго и личинок старших возрастов *N. viridula* и 705 — *N. antennata*.

В 3 самых северных точках префектуры Вакаяма в начале 1960-х гг. была зафиксирована только *N. antennata* (Рисунок 5а). Через 45 лет *N. viridula* не только уже присутствовала в этом районе, но и численно доминировала над *N. antennata* (Рисунок 5б). Более того, присутствие *N. viridula* было зафиксировано ещё в 2 точках, расположенных дальше от берега океана и ближе к горам, т. е. в типичном местообитании более холодоустойчивой

N. antennata (Рисунок 5б). Обследование, проведенное в расположенной севернее префектуре Осака показало, что *N. viridula* уже достаточно широко распространена и там: вид был зарегистрирован в 11 из 14 обследованных точек и доминировал в 8 из 10 точек, где обнаружены были оба вида. В 3 расположенных к северу и дальше от побережья префектурах (Нара, Киото и Шига), несмотря на интенсивный поиск, в 2006—2007 гг. была обнаружена только *N. antennata*. И, наконец, в самой восточной из обследованных префектур (Миэ) из 9 точек *N. viridula* была обнаружена только в одной, расположенной в 16 км от берега океана (Рисунок 5б).

Как отмечено в Главах 1 и 6, изменение ареалов является одним из наиболее часто регистрируемых реакций насекомых на потепление климата. Сравнение данных полевого обследования 1999—2007 гг. с аналогичными данными 1961—1962 гг. (Рисунок 5) показало, что за последние 45 лет северная граница ареала *N. viridula* в центральной Японии значительно продвинулась к северу (Tougo et al., 2009; Musolin, 2007, 2012). В меридианальном направлении продвижение границы ареала на север составил примерно 85 км за 45 лет. Таким образом, средняя скорость продвижения границы ареала составила 1,9 км в год, что сопоставимо с данными, полученными в других исследованиях. Так, средняя скорость расширения ареалов на север у достаточно больших групп беспозвоночных и позвоночных животных, северные границы ареалов которых проходят по Великобритании, находится в пределах 1,4—2,5 км в год (Hickling et al., 2006).

Поскольку предварительные исследования (Kiritani et al., 1966; Musolin, Numata, 2003b) показали, что в определении северной границы ареала ведущая роль может принадлежать температурным условиям, то в дальнейшем анализе были использованы данные по климатическим параметрам в столицах 6 обследованных префектур за 2 периода (1960—1969 и 1998—2007 гг.). Подробный эколого-климатический анализ с использованием методов математического моделирования показал, что основными факторами, контролирующими северную границу ареала *N. viridula*, являются средняя температура января и количество холодных дней зимой (Tougo et al., 2009; Musolin, 2007, 2012; Мусолин, Саулич, 2012б).

Два широкомасштабных полевых обследования, проведенных в центральной Японии с промежутком в 45 лет, в совокупности с данными экофизиологических исследований *N. viridula* позволили не только документально продемонстрировать продвижение к северу северной границы ареала *N. viridula* в центральной Японии, но и предложить объяснение причин изменения границы видового ареала. Наблюдаемое последние десятилетия повышение средних температур в течение зимних месяцев (в первую очередь повышение средней температуры самого холодного месяца до критического для *N. viridula* уровня +5 °С) и снижение продолжительности холодного периода значительно смягчили и таким образом улучшили условия для зимовки имаго *N. viridula* в регионе. Успешная зимовка позволяет виду прочно обосноваться на новой для него территории (Musolin, 2007, 2012).

Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на зимовку и постдиапаузную репродукцию *N. viridula*. Зимовка является критическим этапом жизненного цикла *N. viridula*, по крайней мере, вблизи северной границы его ареала.

В специальном эксперименте была исследована динамика основных физиологических показателей во время зимовки (декабрь—март) и после неё у обоих полов *N. viridula* в природных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C). Целью этого эксперимента была попытка определить, сходным ли образом оба пола будут реагировать на дальнейшее потепление климата и как потепление климата может сказаться на успешности зимовки и постдиапаузного размножения этого вида.

Выживаемость имаго зимой и весной. В квазиприродных условиях выживаемость имаго зимой (декабрь—март) не различалась между полами, однако в условиях имитации потепления самки перезимовывали значительно успешнее самцов (Рисунок 6а). Когда рассматривали каждый пол в отдельности, то оказалось, что повышенная температура зимой на 2,5 °C практически удваивала выживаемость у самок и значительно увеличивало этот показатель у самцов (Рисунок 6а). Выживаемость весной (апрель—май) не различалась между полами, однако условия имитации потепления значимо повышали выживаемость как у самок, так и у самцов по сравнению с квазиприродными условиями (Рисунок 6б).

Постдиапаузная репродукция. Условия имитации потепления оказали существенное влияние на некоторые (хотя и не на все) постдиапаузные репродуктивные параметры. Так, в условиях имитации потепления пропорция спаривающихся самок была значимо выше, чем в квазиприродных условиях, а пропорция откладывающих яйца самок отличалась лишь незначительно. При этом прекопуляционный и преовипозиционный периоды были значимо короче в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях. Иными словами, в условиях имитации потепления репродукция начиналась раньше, чем в квазиприродных условиях. Длительность репродуктивного периода, плодовитость, продолжительность жизни самок и успешность вылупления личинок значимо не различались между экспериментальными режимами.

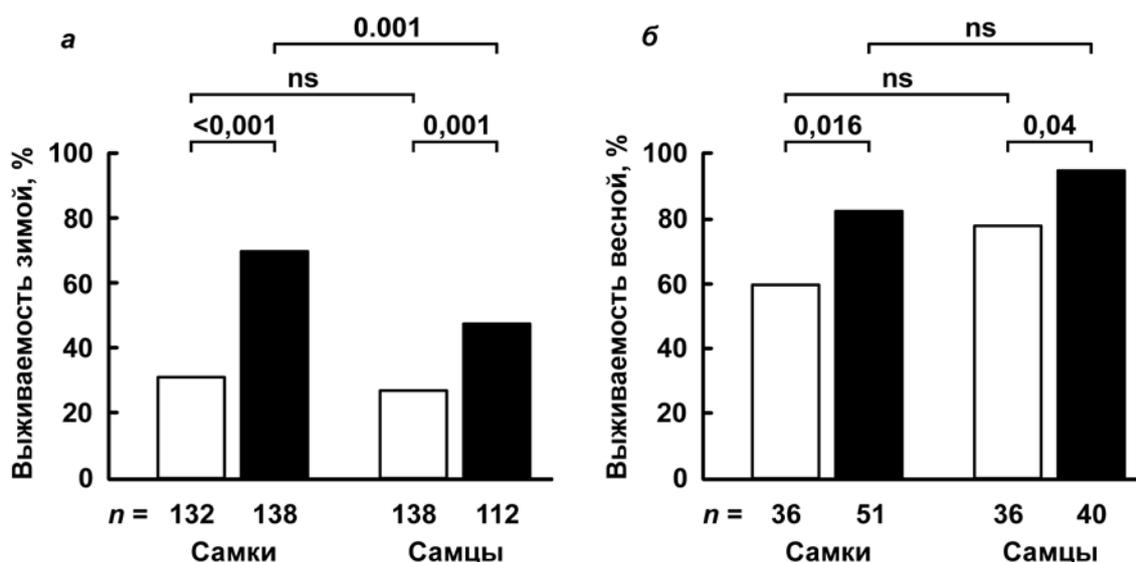


Рисунок 6. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °C) на выживаемость имаго *Nezara viridula* в течение зимы и весной (по: Takeda et al., 2010).

а, за период зимовки (1 декабря — 1 апреля); **б**, за период постдиапаузного восстановления (1 апреля — 12 мая). Белые столбцы — квазиприродные условия, чёрные столбцы — условия имитации потепления. Размер выборки (n) указан под гистограммой. Величина P теста Фишера приведена над гистограммой для каждой пары данных.

Таким образом, можно предположить, что основные преимущества, которые получают от дальнейшего потепления климата *N. viridula* и виды со сходными стратегиями зимовки, будут заключаться в снижении смертности имаго зимой и весной и в фенологическом сдвиге начала постдиапаузного развития и репродукции к более ранним срокам в сезоне.

Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на фенологию и параметры жизненного цикла *N. viridula*. В специальном долгосрочном эксперименте было исследовано влияние умеренного потепления на протяжении круглого года на основные параметры жизненного цикла и фенологию *N. viridula*. В 2006 г. заложили 8 экспериментальных серий и в 2007 г. — 2 дополнительные серии.

Личиночное развитие. Данные о продолжительности личиночного развития в квазиприродных условиях демонстрируют предсказуемый сезонный тренд: более высокие температуры в августе привели к значительному сокращению длительности личиночного периода в серии от 1 августа по сравнению с сериями от 1 июня и 1 июля, а осеннее естественное понижение температуры вызвало увеличение сроков развития личинок (Рисунок 7). Влияние условий имитации потепления климата было неожиданным: повышенная температура значительно ускоряла личиночное развитие в сериях от 1 июня, 1 и 15 сентября, но значительно задерживало развитие в серии от 1 августа (Рисунок 7). В результате, хотя личиночное развитие в квазиприродных условиях в серии от 1 августа проходило значительно быстрее по сравнению с июньской и июльской сериями, в условиях имитации

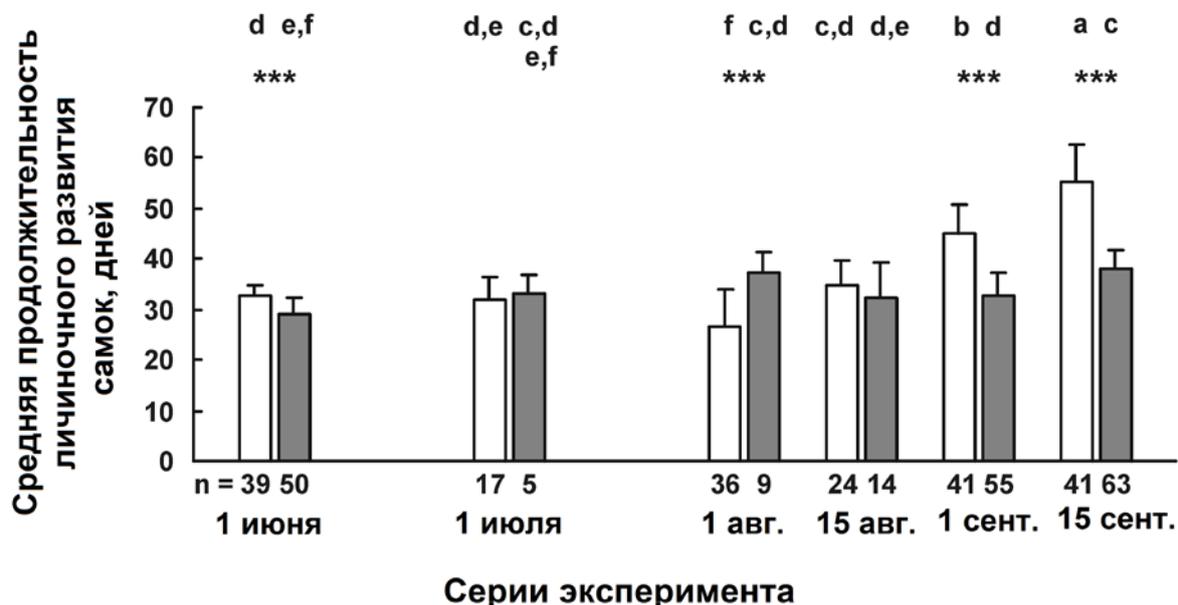


Рисунок 7. Средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

Белые столбцы — квазиприродные условия, серые столбцы — условия имитации потепления. Звёздочки: попарное сравнение средних значений между двумя режимами эксперимента в пределах одной серии (даты начала серии): *t*-тест, ***, $P < 0,001$. Буквы над столбцами: тест множественного сравнения (все серии и режимы вместе), тест HSD Тьюки-Крамера, средние с одинаковыми буквами статистически значимо не различаются между собой ($P > 0,05$). Размер выборки (*n*) указан под осью.

потепления в серии от 1 августа оно проходило значимо дольше, чем в квазиприродных условиях. В сентябрьских сериях повышенная температура значимо ускоряла личиночное развитие, и они в целом развивались не дольше, чем в июне—августе.

Размер и физическое состояние имаго. Длина тела самок была значимо меньше в серии от 1 августа по сравнению с более ранними и более поздними сериями в квазиприродных условиях, а условия имитации потепления значимо усиливали эту тенденцию (Рисунок 8). Так, если сравнивать попарно серии, начатые в один и тот же день, но в разных экспериментальных режимах, то видно, что повышенная температура значимо уменьшала длину тела самок в августе, но увеличивала её в сентябре (Рисунок 8). В то же время зависимость средней длины тела от средней продолжительности личиночного периода была слабой и статистически незначимой ($F_{1,11} = 0,01$, $P = 0,922$; регрессионный анализ). Аналогичные тенденции наблюдаются и при анализе ширины пронотума. Влияние самого жаркого сезона в условиях имитации потепления сказалось не только на размерах имаго, но и в их физической форме: кутикула имаго была тоньше и мягче, а её цвет был блёклым (вместо ярко-зелёного) и имел желтоватый оттенок (Musolin et al., 2010).

Окраска имаго и выживаемость зимой. Выживаемость самок зимой оказалась строго скоррелированной с их окраской. Когда все серии эксперимента были проанализированы вместе, оказалось, что чем выше в серии была пропорция тёмноокрашенных самок, тем выше была и их выживаемость зимой. Показательны результаты в последней серии (от 15 сентября): в квазиприродных условиях все самки были зелёными перед и во время зимовки и только 38 % из них смогли пережить зиму, тогда как в

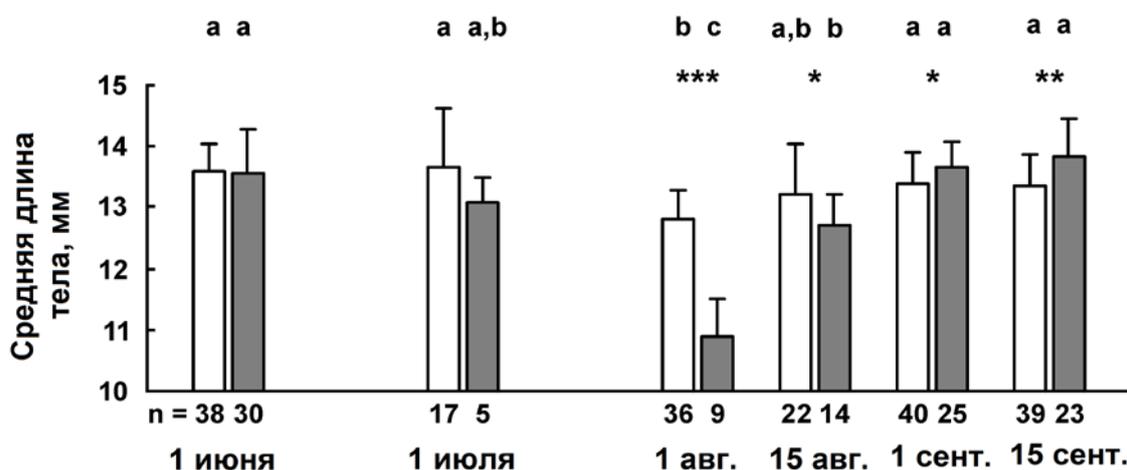


Рисунок 8. Средняя длина тела (\pm S.D.) самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями).

Белые столбцы — квазиприродные условия, серые столбцы — условия имитации потепления климата. Звёздочки: попарное сравнение средних значений между двумя режимами эксперимента в пределах одной серии (даты начала серии). Результаты t -теста: *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$. Буквы над столбцами: тест множественного сравнения (все серии и режимы вместе), тест HSD Тьюки-Крамера, средние значения с одинаковыми буквами статистически значимо не различаются между собой ($P > 0,05$). Размер выборки (n) указан под осью.

условиях имитации потепления 76 % самок смогли закончить подготовку к зимовке и поменять окраску, и 89 % из них успешно перезимовали.

Когда выживаемость самок зимой была проанализирована отдельно по категориям окраски и условиям зимовки (квазиприродные или имитации потепления), выяснилось, что повышенная температура оказала сильное влияние на зависимость выживания самок от их окраски. В квазиприродных условиях выживаемость тёмноокрашенных самок была значимо выше, чем выживаемость зелёных самок. В то же время в условиях имитации потепления климата выживаемость была не только выше в каждой из категорий по окраске по сравнению с такими же категориями в квазиприродных условиях, но ещё и не различалась значимо между этими двумя категориями. Сравнение между собой двух экспериментальных условий показало, что выживаемость зелёных самок была значительно выше в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях. Выживаемость тёмноокрашенных самок также была выше в условиях имитации потепления, но различия были незначительны (Рисунок 9).

Наконец, окраска самок перед зимовкой впоследствии была тесно связана с их способностью дожить до периода репродукции в следующем сезоне. Так, среди всех особей, доживших как минимум до 1 апреля следующего года, те самки, которые имели тёмную окраску на 1 декабря, проявили значительно более высокие шансы на участие в репродукции, чем те самки, которые на 1 декабря имели зелёную окраску (Musolin et al., 2010).

Размер имаго и выживаемость зимой. На выживаемость самок зимой сильное влияние оказали как их размер, так и экспериментально повышенная температура (Рисунок 10). При анализе данных в этом аспекте всех самок разделили на две группы по длине тела (<13,5 и ≥13,5 мм, при медианной для всей выборки длине тела 13,45 мм), и выживаемость зимой определяли в каждой из этих размерных групп и затем в каждом из двух экспериментальных режимов. У более крупных самок выживаемость зимой была значительно выше, чем у более мелких самок в обоих экспериментальных режимах. Самки каждой размерной группы имели значительно более высокие шансы пережить

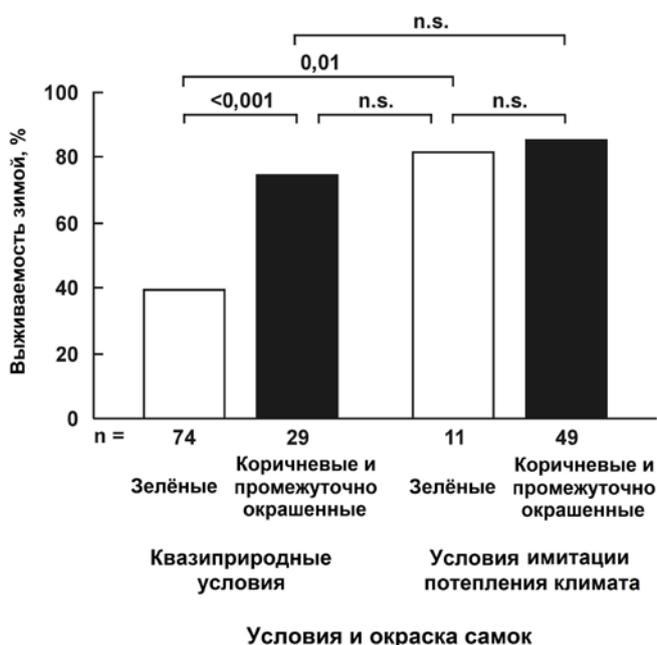


Рисунок 9. Взаимосвязь между окраской самок *Nezara viridula* в нерепродуктивном состоянии и их выживаемостью зимой (с 1 декабря по 1 апреля) в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

В анализ включены все серии из обоих экспериментальных режимов; показаны *P* теста Фишера для попарного сравнения. Размер выборки (*n*) указан под осями.

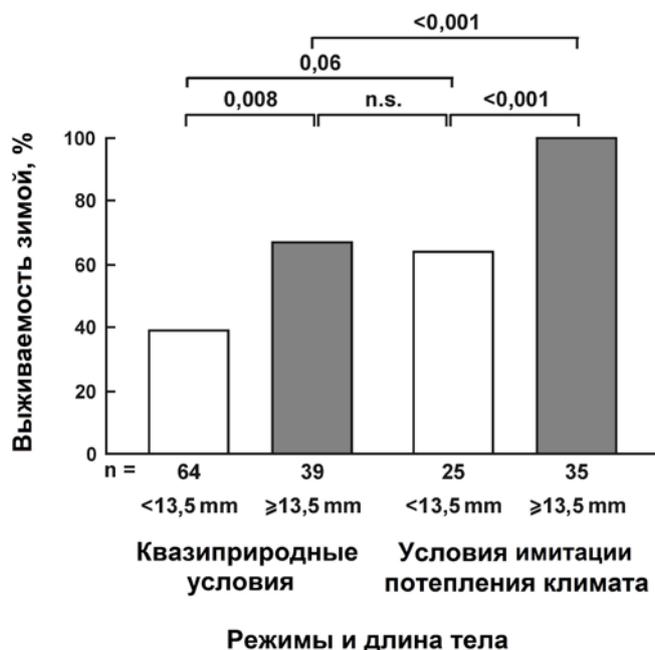


Рисунок 10. Влияние размера (длины) тела самок *Nezara viridula* в нерепродуктивном состоянии на их выживаемость зимой (с 1 декабря по 1 апреля) в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

При анализе все самки поделены на 2 группы по длине тела: < 13,5 мм (белые столбцы) и ≥ 13,5 мм (серые столбцы). В анализ включены и объединены все серии; показаны *P* теста Фишера для попарного сравнения после поправки Бонферрони. Размер выборки (*n*) указан под осью.

зиму в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях. Более того, повышенная температура позволила более мелким самкам достичь того же уровня выживаемости зимой, который имели более крупные самки в квазиприродных условиях (Рисунок 10) (Musolin et al., 2010).

Влияние имитации потепления на сезонное развитие *N. viridula*.

В описанном выше эксперименте насекомые в параллельных сериях испытывали на себе практически идентичное влияние факторов внешней среды (пищи, длины светового дня, скученности, влажности и т. д.) — всех, за исключением температуры, которая постоянно различалась между двумя экспериментальными режимами на 2,5 °C. Пятнадцатимесячный эксперимент, безусловно, имел ряд методических ограничений, но тем не менее полученные данные показывают, что в случае дальнейшего потепления климата многие фенологические фазы и параметры жизненного цикла *N. viridula* (и, очень вероятно, других щитников и представителей других таксонов) могут претерпеть изменения; при этом характер влияния может быть как негативным, так и нейтральным или позитивным в отдельные периоды года (Musolin et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2012б, 2014).

Фенология. Изменение климата уже вызвало и будет вызывать — как минимум в ближайшие десятилетия — различные изменения в фенологии насекомых и других представителей биоты, хотя чрезвычайно редко удавалось показать такое влияние в эксперименте (Parmesan, 2007). В проведенном эксперименте симитированное потепление климата сдвинуло на более ранние сроки возобновление постдиапаузного активного развития. Об этом можно судить, например, по более раннему изменению цвета окраски перезимовавших имаго. Сильнее повышенная температура повлияла на фенологическую приуроченность постдиапаузной репродукции — на такие параметры, как время спаривания и начала яйцекладки: в условиях имитации потепления климата эти фенофазы наступали значимо раньше. Такие результаты дают основание с высокой долей уверенности предположить, что дальнейшее повышение температуры (и в особенности — весенней температуры) будет стимулировать у *N. viridula* (и, вероятно, у других

насекомых) более раннее возобновление постдиапаузного развития, а при условии доступности пищи — и более раннее возобновление репродукции.

Экспериментально повышенная температура оказала сильное влияние и на личиночное развитие. Рост личинок был значимо ускорен в начале лета и осенью, но подавлен во второй половине лета (Рисунок 7). Конец августа является самым жарким периодом года в центральной Японии: средняя температура августа в Киото в 1997—2007 г. составила 28,3 °С (Japan Meteorological Agency, 2008). В августе 2006 г. суточные максимумы температуры достигали 40,0 °С в экспериментальных квазиприродных условиях и, соответственно, 42,5 °С — в условиях имитации потепления. Сымитированное потепление сделало температурные условия второй половины лета неблагоприятными для личиночного развития *N. viridula*. В результате личинки развивались медленнее, имели повышенную смертность и испытывали ощутимые трудности при имагинальной линьке.

В начале осени, когда температура постепенно снижалась и закономерно замедляла развитие личинок, имитация потепления значительно (на 12—18 дней) ускоряла период личиночного развития и таким образом сдвигало на более ранние сроки имагинальной линьки. Хорошо известно, что сроки окрыления имаго (или в данном случае в более общих терминах — появления диапаузирующей стадии) критически важны для своевременной индукции диапаузы и успешной зимовки. Было показано это и на примере *N. viridula*: слишком позднее формирование диапаузы обрекает значительную часть потомства на гибель при осеннем понижении температуры (Musolin, Numata, 2003b), а слишком позднее окрыление не оставляет имаго времени для успешной смены окраски и подготовки к зимовке (Musolin, Numata, 2004). Последнее показано и в данном эксперименте: в серии от 15 сентября имаго окрылились в квазиприродных условиях в ноябре и не успели изменить окраску и набрать энергетические ресурсы для зимовки. Самки, которые были зелёными к началу зимы (1 декабря), имели значительно более высокую смертность (Рисунок 9) и значительно более низкие шансы дожить до репродуктивного сезона в следующем году и оставить потомство. Сложные взаимозависимости диапаузы, зимней окраски имаго и выживаемости зимой, вероятно, не потеряют своей значимости для *N. viridula* и других экологически близких видов при дальнейшем изменении климата в умеренной зоне. При этом насекомым придётся адаптировать либо такие свои экофизиологические черты как временная приуроченность индукции диапаузы и связанные с этим физиологические изменения, либо пределы толерантности к субоптимальным температурам (Bradshaw, Holzapfel, 2008; Musolin, 2012).

Размер имаго. В целом, в квазиприродных условиях окрылившиеся в конце лета самки были мельче самок, окрылившихся в начале лета или осенью, что соответствует сезонному тренду, типичному для многих видов насекомых (Danks, 1987). В условиях имитации потепления этот эффект был заметно усилен: самки, окрылившиеся в августе, были не только в среднем самыми мелкими во всём эксперименте, но и (при попарном сравнении серий) они были значительно мельче в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях (Рисунок 8). В литературе уже отмечали, что размеры одних и тех же видов могут уменьшаться с течением времени, и были высказаны предположения о связи этих изменений с потеплением

климата (например, Yom-Tov et al., 2006). Наш эксперимент впервые показал, что такие изменения могут происходить очень быстро и в ответ даже на незначительное повышение температуры. Кроме того, эти реакции будут проявляться неравномерно в течение года (стимуляция роста в одни сезоны, подавление роста или отсутствие различий — в другие). В целом, различия в размере могут, в свою очередь, влиять на многие параметры жизненного цикла — например, выживаемость, репродукционный потенциал — и таким образом играть важную экологическую роль (Mappes et al., 1996; Musolin et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2012).

Выживаемость имаго зимой. В обоих режимах в данном эксперименте более крупные самки *N. viridula* имели более высокие шансы успешно пережить зиму. Однако — что более важно — дополнительные 2,5 °С имитации потепления на протяжении зимних месяцев значительно повысили шансы успешной зимовки как крупных, так и мелких имаго, и позволили мелким самкам достичь зимой того же уровня выживаемости, который демонстрировали крупные самки в квазиприродных условиях (Рисунок 8). Это даёт основание предполагать, что если потепление климата продолжится и в дальнейшем, то не только крупные, но и мелкие имаго *N. viridula* будут успешно зимовать, что создаст предпосылки для более резкого роста численности фитофага в начале вегетативного сезона. Несомненно, что экологические реакции насекомых видоспецифичны, и для каких-то видов повышение зимних температур может быть негативным (например, за счёт сокращения высоты снежного покрова и, следовательно, его защитной роли для зимующих в подстилке насекомых), но выявленный в эксперименте с *N. viridula* тренд, вероятно, будет типичным для многих насекомых умеренного климата (Musolin et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2012).

В целом, проведённый эксперимент показывает, что даже умеренное потепление климата может в значительной мере повлиять на зимовку насекомых — по крайней мере, на северной границе ареалов, где температурные условия зимовки критичны для их выживания.

Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на бактерий-симбионтов *N. viridula*. Как показали результаты полевого эксперимента (см. выше), в условиях имитации потепления климата при экстремально высоких летних температурах личинки *N. viridula* часто имели физические дефекты, не могли успешно перелинять на стадию имаго, страдали от высокой смертности и т. п. Причины таких симптомов были неясны, хотя и прослеживалась связь с субоптимально высокими температурами. Было высказано предположение, что страдать от слишком высоких температур в первую очередь могут симбиотические бактерии, облигатно населяющие кишечный тракт щитников (Musolin et al., 2010).

Известно, что ряд насекомых, которые питаются исключительно бедной пищей (например, соками растений или кровью позвоночных), в специальных органах в своей пищеварительной системе содержат симбиотические микроорганизмы, которые синтезируют для них важные, но отсутствующие в их рационе питательные вещества (в т. ч. витамины), и это играет принципиально важную роль для метаболизма и выживания этих насекомых (Kikuchi, 2009; Tada et al., 2011). Такие симбиотические микроорганизмы, как

правило, передаются вертикально от матери к потомству через различные механизмы (Bourtzis, Miller, 2003). Филогенетический анализ нередко показывает, что эволюционные пути таких бактерий и их насекомых-хозяев сопряжены, и эти связи сохраняются в течение длительного эволюционного времени. Вероятно, из-за долговременной адаптации к внутренней среде хозяина симбиотические микроорганизмы, как правило, нежизнеспособны за её пределами и очень восприимчивы к экологическим стрессам. Так, неоднократно было показано, что симбиотические микроорганизмы насекомых очень чувствительны к действию высоких температур. При стрессовых термических воздействиях у насекомых отмечали нарушения симбиотической системы, что обычно было сопряжено с отставанием в росте личинок, повышенной смертностью, снижением плодовитости, аномальным цветом покровов тела и другими фенотипическими дефектами (Prado et al., 2010).

Наши предварительные исследования показали, что *N. viridula*, как и многие другие щитники, имеет специальные структуры (крипты) в среднем отделе пищеварительного тракта (M4) в форме особых мешков, заполненных симбиотическими гаммапротеобактериями (Tada et al., 2011). Сразу после яйцекладки самка *N. viridula* покрывает поверхность яиц содержащим симбионтов кишечным выделением, а новорожденные личинки I возраста заглатывают это выделение вместе с симбионтами во время своего I возраста, когда они находятся на кладке, не питаясь и не потребляя соки растения. Таким образом происходит вертикальная передача бактериального симбионта от родительского поколения личинкам (Tada et al., 2011). Искусственное удаление кишечного выделения с поверхности яйцекладки (стерилизация поверхности) приводила к тому, что личинки из такой кладки имели очень низкие показатели роста: только менее 5,0 % из них достигали стадии имаго. Показано, что стерилизация поверхности приводит к потере кишечных симбионтов у 100 % личинок II возраста. Эти данные указывают на облигатную природу такой симбиотической ассоциации (Tada et al., 2011).

В следующей серии экспериментов (Kikuchi et al., 2016) была сделана попытка изучить, как повышенная температура влияет на симбиоз *N. viridula* и её кишечных бактерий.

В первом эксперименте личинок выращивали в 2 режимах — в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C; Рисунок 11). В этом эксперименте было 4 серии: кладки выставляли в экспериментальные режимы в начале каждого месяца — 5 июня, 5 июля, 5 августа и 5 сентября. Как и в предыдущих экспериментах, почти во всех вариантах опыта имитации потепления климата значимо влияла на параметры развития, особенно ярко это было выражено в середине лета (июль, август): повышенная температура сокращала выживаемость личинок (Рисунок 11а), замедляла личиночное развитие (Рисунок 11б,е), в результате её действия окрыляющиеся имаго имели меньшие размеры (Рисунок 11в,ж). Многие имаго в середине лета имели также нетипичную бледную желтовато-салатную окраску вместо типичной насыщенно-зелёной (Рисунок 11д). Все эти признаки напоминали симптомы патологического развития, описанные ранее в этой главе. Когда у этих же особей после вскрытия было определено обилие бактерий-симбионтов (по титру бактериального гена *groEL*), то оказалось, что если в квазиприродных условиях с июня по сентябрь титр бактериального

гена составлял 10^8 — 10^9 единиц на одно насекомое, то в пик жары (июль, август) экспериментальная повышенная температура на несколько порядков снижала количество симбионтов в кишечном тракте *N. viridula* — до 10^3 — 10^4 единиц на одно насекомое (Рисунок 11а,з).

Чтобы экспериментально проверить, связаны ли обнаруженные в середине лета в условиях имитации потепления симптомы патологического развития с высокой температурой, был проведён **второй эксперимент**. Кладки *N. viridula* были выставлены в инкубаторы в постоянную температуру 25,0, 27,5, 30,0, 32,5 и 35,0 °С в длинном дне. В этих условиях личинок выращивали до имагинальной стадии и определяли те же параметры, что описаны выше. По мере того, как температура увеличивалась от режима к режиму (от 25,0 до 35,0 °С), выживаемость личинок снижалась. Так, при температуре 32,5 °С выжило менее 2 % личинок, а при 35,0 °С ни одна личинка из 327 не дожила до стадии имаго (Рисунок 12а). Если не рассматривать вариант с 32,5 °С и минимальным количеством выживших личинок, то высокая температура (30,0 °С) не ускоряла, а, наоборот, задерживала личиночное развитие (Рисунок 12б,е), но при этом окрылившиеся имаго имели редуцированные размеры тела (Рисунок 12г,и) и нетипичную бледную желтовато-салатную окраску (Рисунок 12д).

В квазиприродных условиях в середине лета (июль и август) больших проблем в развитии личинок не было (Рисунок 11). При этом средние температуры были $25,9 \pm 1,6$ °С в июле и $26,6 \pm 1,8$ °С в августе. Однако в эти же месяцы в условиях имитации потепления развитие насекомых было подавлено (Рисунок 11), а средние температуры составили $28,6 \pm 1,6$ °С в июле и $29,4 \pm 1,8$ °С в августе. Эти данные согласуются с результатами, полученными при постоянной температуре в лабораторных условиях, в которых выращивание личинок при 25,0 и 27,5 °С не вызывает проблем с развитием, тогда как выращивание при 30,0 °С приводит к задержке развития, мелким размерам и нехарактерной окраске (Рисунок 12). Эти результаты указывают на то, что патологии развития, наблюдаемые у *N. viridula* в середине лета в условиях имитации потепления климата, связаны с высокотемпературным стрессом.

Когда у насекомых, выращенных при различных постоянных температурах, было определено количество кишечных симбионтов (определённое как количество копий гена *groEL* на одно насекомое), то оказалось, что эти титры значимо различаются между режимами как у самок, так и у самцов: в то время, как симбионтного гена *groEL* при более низких температурах (25,0 и 27,5 °С) было примерно 10^8 единиц на одно насекомое, при более высоких температурах симбионты были в значительной степени подавленными: их титр был в пределах 10^4 — 10^6 единиц на одно насекомое при температуре 30,0 °С и менее чем 10^4 единиц на одно насекомое при температуре 32,5 °С (Рисунок 12г,и).

Эти результаты указывают на то, что условия высокой температуры (то есть условия имитации потепления климата в середине лета и постоянные лабораторные температуры 30,0 и 32,5 °С) приводят не только к проявлению симптомов патологического развития хозяина (*N. viridula*), но и к ярко выраженному сокращению численности населения симбионта (бактерий).

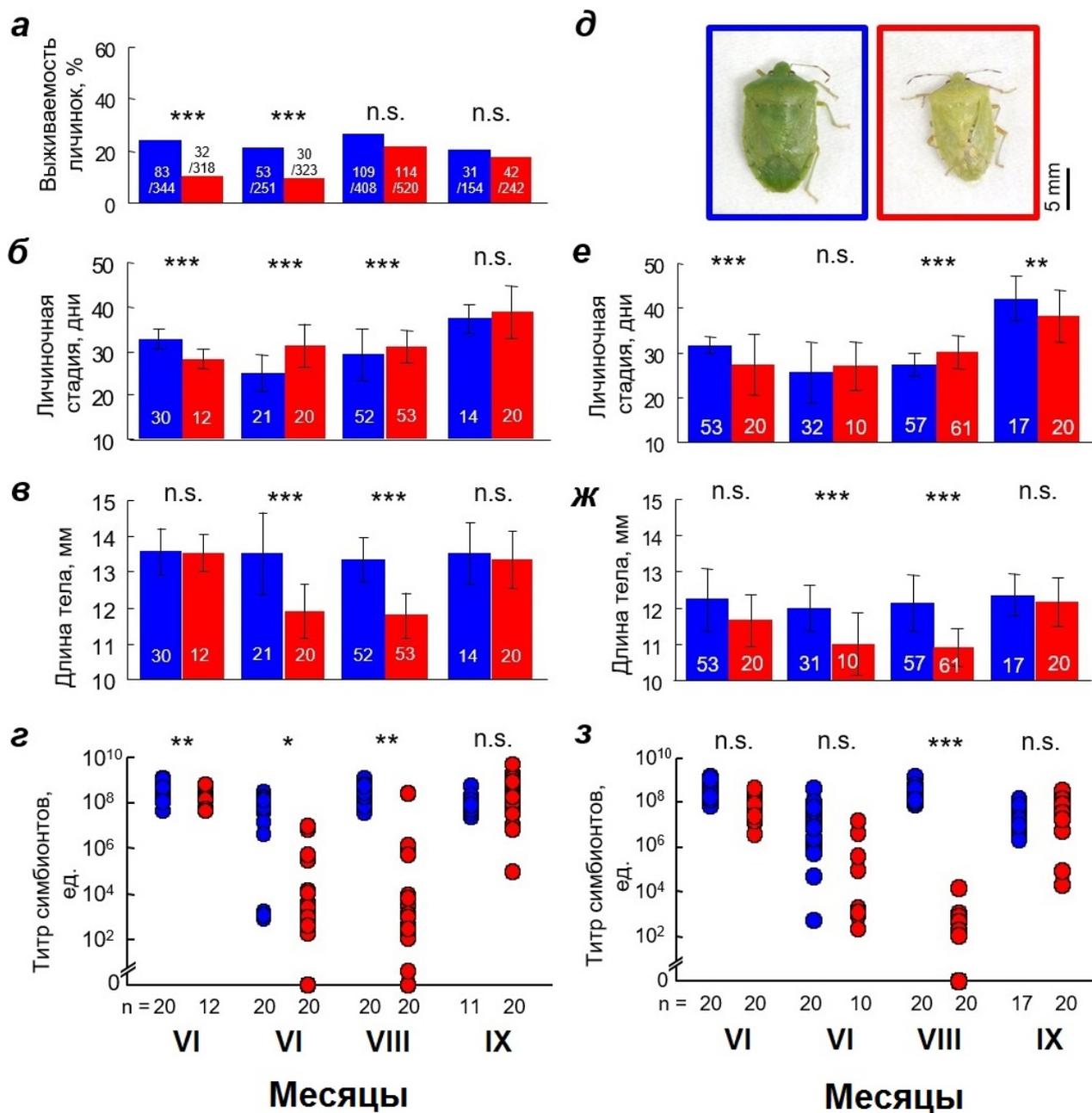


Рисунок 11. Показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (по: Kikuchi et al., 2016).

а, выживаемость личинок; **б**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок; **в**, средняя (\pm S.D.) длина тела самок; **г**, титр бактерий-симбионтов (количество копий симбионтного гена *groEL* в одной самке); **д**, типичный внешний вид имаго серии от 5 августа вскоре после линьки на имаго; **е**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самцов; **ж**, средняя (\pm S.D.) длина тела самцов; **з**, титр бактерий-симбионтов (количество копий симбионтного гена *groEL* в одном самце). Синим цветом (слева) приведены данные, полученные в квазиприродных условиях, красным цветом (справа) – полученные в условиях имитации потепления климата. Статистические тесты: тест Фишера (**а**), Мэнн-Уитни U-тест (**б**, **в**, **е**, **ж**), медианный тест (**г**, **з**). Достоверность различий между режимами: *, $P < 0,01$; **, $P < 0,001$; ***, $P < 0,0001$; n.s., различия статистически незначимы. Размер выборки (n) указан на столбцах или под осями.

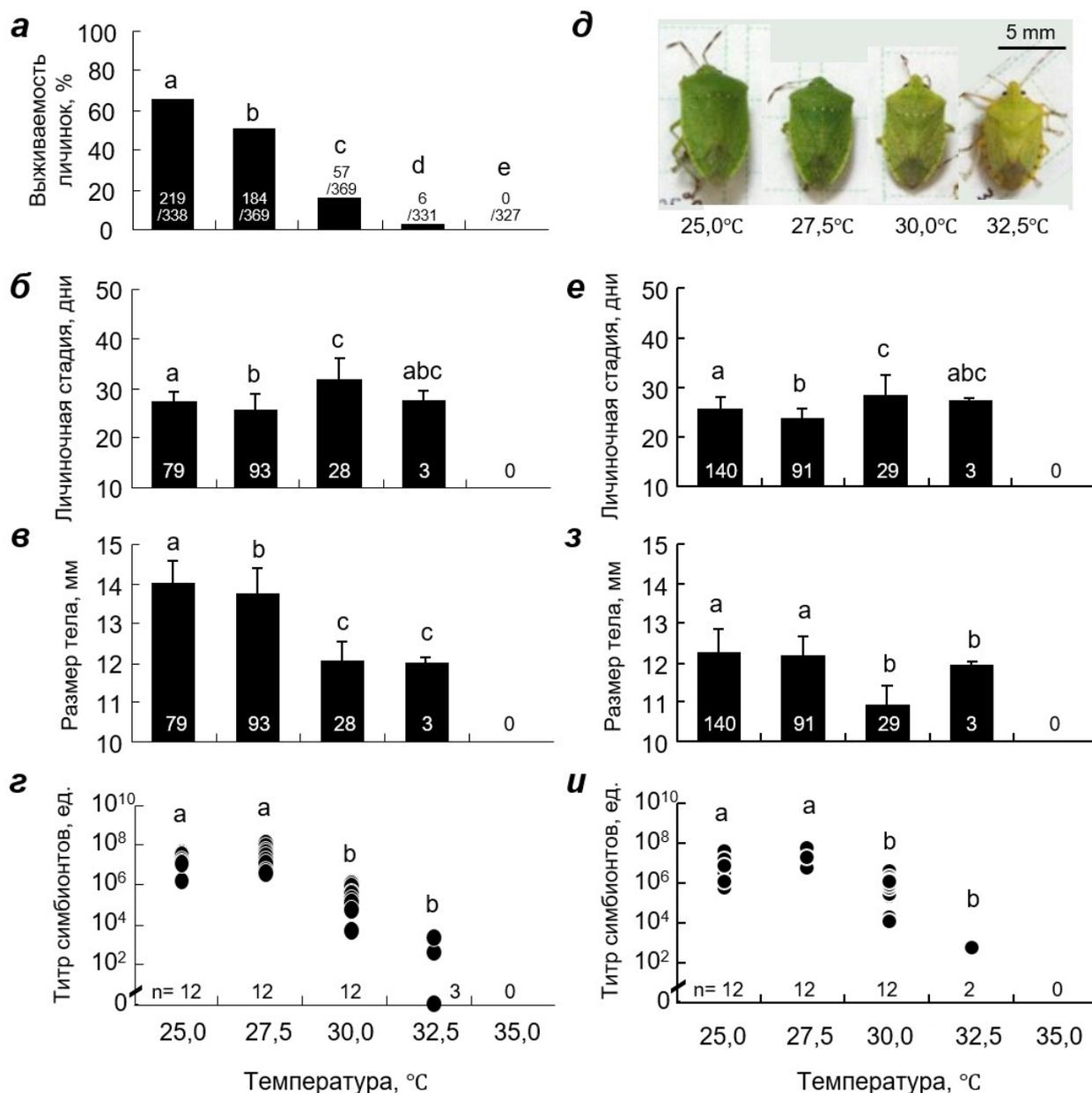


Рисунок 12. Показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий при выращивании при постоянных температурах (по: Kikuchi et al., 2016).

а, выживаемость личинок; **б**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок; **в**, средняя (\pm S.D.) длина тела самок; **г**, титр бактерий-симбионтов (количество копий симбионтного гена *groEL* в одной самке); **д**, типичный внешний вид имаго, выращенных при постоянных температурах; **е**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самцов; **ж**, средняя (\pm S.D.) длина тела самцов; **з**, титр бактерий-симбионтов (количество копий симбионтного гена *groEL* в одном самце). Фотопериодические условия: длинный день L:D 16:8. Статистические тесты: Тьюки тест для пропорций (**а**), Тьюки тест для множественных сравнений с поправкой Бонферрони (**б**, **в**, **е**, **ж**), тест Крускал-Волиса и тест для множественного сравнения рангов (**г**, **з**). Достоверность различий между режимами показана разными буквами над данными ($P < 0,05$). Цифры (n) — размер выборки.

Были высказаны две альтернативные гипотезы для интерпретации полученных результатов: (1) субоптимально высокие температуры в первую очередь сказались на уязвимых облигатных симбионтах, и их подавление закономерно привело к появлению симптомов патологического развития у хозяина; или (2) субоптимально высокие температуры в первую очередь повлияли на хозяина и, как следствие, нарушение физиологии хозяина оказало негативное влияние на население симбионта.

Для проверки этих гипотез был проведён **третий эксперимент** — лабораторное подавление симбионта без теплового стресса: экспериментальных насекомых содержали с эмбриональной до имагинальной стадии при благоприятной температуре 25 °С и использовали низкую дозу антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина [=рифампина]), которую насекомые получали с питьевой водой. Подавление симбионта с помощью антибиотика (Рисунок 13г,з) вызвало проявление симптомов, очень сходных с отмеченными в предыдущих экспериментах при воздействии высоких температур: у личинок значимо снизилась выживаемость (Рисунок 13а), замедлилось личиночное развитие (Рисунок 13б,е), имаго имели меньший размер тела (Рисунок 13в,ж) и бледную желтовато-салатную окраску тела вместо ярко-зеленой (Рисунок 13д). Применение антибиотика вызвало снижение титра бактериального гена *groEL* на 4—5 порядков (Рисунок 13г,з). Эти результаты подтверждают первую гипотезу, поскольку подавление симбионтов даже без теплового стресса вызвало полный набор симптомов патологического развития хозяина. В то же время следует иметь в виду, что применение антибиотика могло оказать некоторое негативное влияние не только на симбионта, но и хозяина (Kikuchi et al., 2016).

Совокупно рассматривая результаты всех трёх проведённых экспериментов, можно прийти к выводу, что высокие субоптимальные температуры могут подавить облигатных бактериальных симбионтов *N. viridula*, тем самым косвенно повреждая хозяина и вызывая целый набор симптомов патологического развития. Лабораторные данные, полученные при строгом контроле внешних условий (второй и третий эксперименты), и дополнительный эксперимент в квазиприродных условиях и в условиях имитации изменения климата в сочетании с данными полевого мониторинга на протяжении длительного времени дают большой объём информации, позволяющий лучше понять, как связанное с глобальным изменением климата повышение локальной температуры может воздействовать на насекомых и другие организмы, напрямую и/или косвенно — через симбиотические (мутуалистические) отношения. При этом пока остаётся неясным, как насекомые и их облигатные симбионты будут реагировать на дальнейшее изменение климата, как это будет проходить не только у северной границы ареала, но и ближе к экватору, где температуры, в целом, выше. Учитывая чрезвычайно широкое и часто облигатное распространение симбиотических взаимоотношений растений и животных с микроорганизмами, необходимо понимать, что глобальные изменения климата могут существенно повлиять на функционирование этих симбиотических ассоциаций и, как результат, на биоразнообразие и благополучие экосистем (Kikuchi et al., 2016).

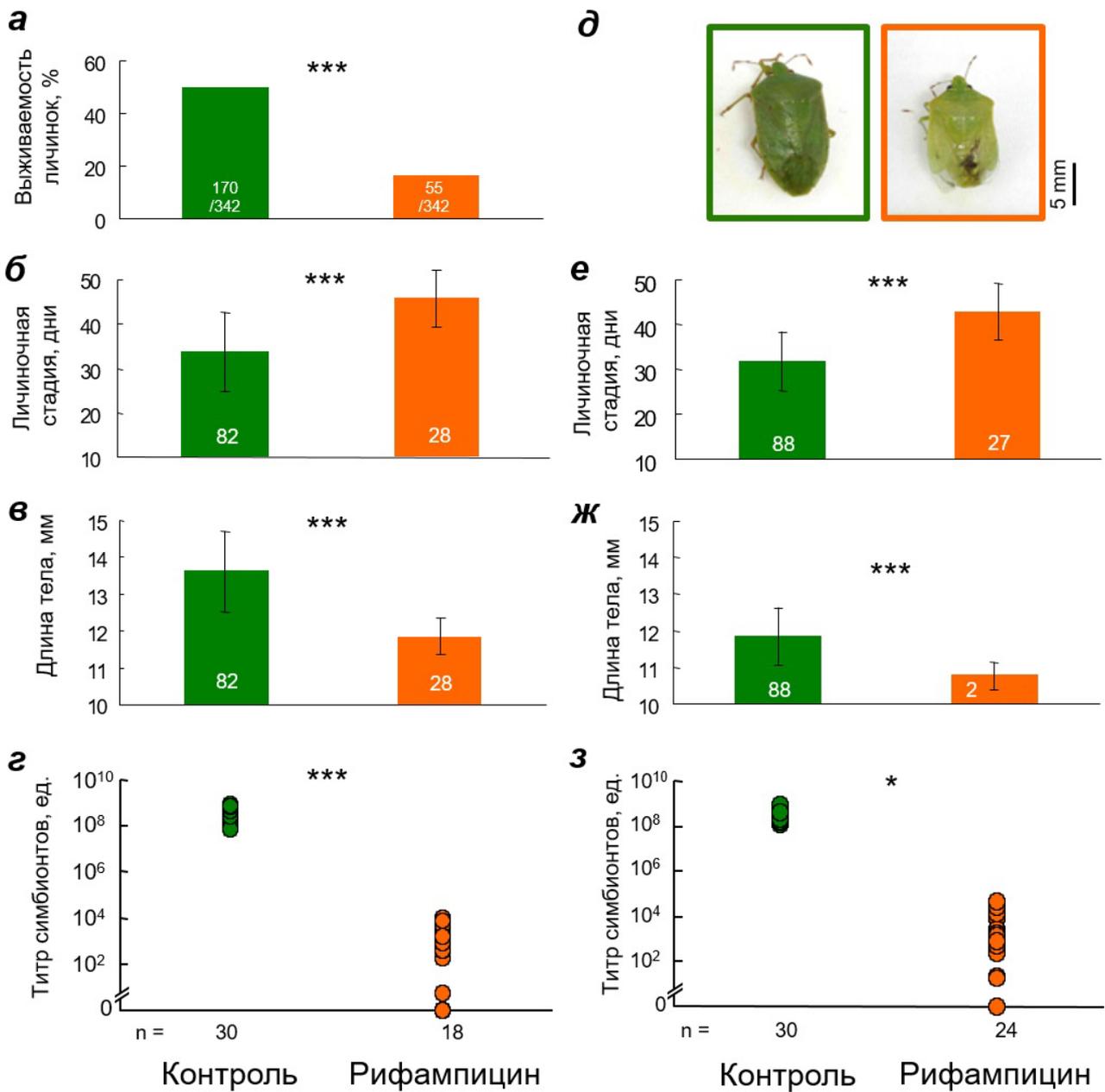


Рисунок 13. Влияние низкой дозы антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина) на показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий (по: Kikuchi et al., 2016).

а, выживаемость личинок; **б**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок; **в**, средняя (\pm S.D.) длина тела самок; **г**, титр бактерий-симбионтов (количество копий симбионтного гена *groEL* в одной самке); **д**, типичный внешний вид имаго вскоре после линьки на имаго в двух экспериментальных режимах; **е**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самцов; **ж**, средняя (\pm S.D.) длина тела самцов; **з**, титр бактерий-симбионтов (количество копий симбионтного гена *groEL* в одном самце). Температура 25 °C и длиннодневные фотопериодические условия (L:D 16:8). Зелёным цветом (слева) приведены данные, полученные в контроле, оранжевым цветом (справа) — полученные при применении низкой дозы антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина). Статистические тесты: тест Фишера (**а**), Мэнн-Уитни U-тест (**б**, **в**, **е**, **ж**), медианный тест (**г**, **з**). Достоверность различий между режимами: *, $P < 0,01$; ***, $P < 0,0001$. Цифры (n) — размер выборки.

Выводы

1. Диапауза как особая форма физиологического покоя является важнейшей сезонной адаптацией щитников надсемейства Pentatomoidea. Она может быть приурочена к любой стадии развития, т. е. у щитников существуют три типа диапаузы: эмбриональная, личиночная и имагинальная (= репродуктивная). В пределах надсемейства наиболее распространённым типом диапаузы является имагинальная ($\approx 82\%$ всех исследованных видов с зимней диапаузой); личиночная и эмбриональная зимние диапаузы встречаются среди щитников редко (соответственно, $\approx 11\%$ и $\approx 7\%$ видов). У щитников также есть две формы диапаузы: факультативная и облигатная. Из исследованных щитников примерно у 63% видов зимняя диапауза факультативная, тогда как у остальных 37% она облигатная. Факультативная диапауза доминирует и у щитников с имагинальной диапаузой. Также у щитников диапауза делится на два сезонных класса: зимняя и летняя диапаузы. Всё это создаёт основу для значительного биологического разнообразия как отдельных сезонных адаптаций, так и циклов сезонного развития, реализуемых щитниками.

2. У большинства щитников среди экологических факторов, контролирующих индукцию зимней факультативной диапаузы, доминирующим (и по силе влияния, и по распространённости) является длина дня, хотя есть виды, для которых ведущим фактором индукции диапаузы является температура или качество пищи, а длина дня имеет второстепенное значение. Постдиапаузное развитие большинства щитников (независимо от типа диапаузы, её формы и сезонного класса) регулируется преимущественно температурой, длиной дня и наличием пищи.

3. Важное значение для сезонного развития щитников имеют такие сезонные адаптации, как летняя диапауза, сезонные миграции, формирование агрегаций, фотопериодическая регуляция скорости роста личинок, сезонный полифенизм (в первую очередь по окраске имаго). Качественные и количественные проявления ФПР контролируют большой набор физиологических, биохимических и поведенческих процессов — от индукции и терминации диапаузы до скорости роста личинок и полиморфизма. Такие широко распространённые среди других таксонов полужесткокрылых сезонные адаптации, как сезонный полиморфизм по размеру крыльев или степени развития крыловой мускулатуры, очень редко встречаются у щитников. Только у ограниченного количества видов щитников зарегистрированы такие сезонные адаптации, как забота о потомстве, сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов, выборе растения-хозяина или выборе микростадий. Эти адаптации непосредственно не связаны с периодом зимовки, но являются важными элементами сезонного развития и/или репродуктивного цикла видов.

4. У щитников, распространённых в зоне умеренных широт и в субтропиках, тип, форма или сезонный класс диапаузы чётко не приурочены к определённым таксономическим группам в пределах надсемейства Pentatomoidea, т. е. эволюция их сезонных адаптаций не всегда соответствует филогенезу таксона.

5. Сезонный цикл локальной популяции того или иного вида щитников является не простой механической проекцией жизненного цикла вида на региональные климатические условия, а результатом длительной адаптации данной популяции к целому комплексу местных эколого-климатических условий, что проявляется в первую очередь в оптимальной временной приуроченности всех этапов жизненного цикла к тем сезонам года, в которые они могут наиболее успешно реализоваться и гарантировать стабильное сохранение и рост популяции.

6. Все гетеродинамные сезонные циклы щитников делятся на моновольтинные, поливольтинные (в том числе бивольтинные и тривольтинные) и многолетние (семивольтинные). При этом моновольтинизм может быть обусловлен включением в сезонный цикл как облигатной, так и факультативной диапаузы, или сочетанием двух диапауз разной природы. Среди проанализированных щитников подавляющее большинство видов имеют потенциально поливольтинный сезонный цикл с факультативной зимней имагинальной диапаузой, контролируемой ФПР длиннодневного типа, однако в реальных природных условиях умеренных широт лишь немногие виды щитников формируют более одного поколения за вегетационный сезон. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы относительно редок в надсемействе щитников.

7. Специфический сезонный цикл свойственен не столько виду в целом, сколько отдельным его популяциям, и он полностью определяется условиями обитания именно конкретной популяции вида в локальных условиях. Использование терминов «поливольтинизм» или «моновольтинизм» применительно к виду не совсем корректно. В зависимости от комплекса условий (в первую очередь географического положения) популяции одного и того же вида могут быть в одних случаях моновольтинными, а в других — поливольтинными. Поэтому эти термины правомерно применять только в отношении сезонного цикла популяции в определенном регионе. Вид в целом допустимо характеризовать как *потенциально поливольтинный*, а *моновольтинный* — только в тех случаях, когда известно, что вид завершает одно поколение на протяжении всего своего ареала или экспериментально показано, что невозможно спровоцировать последовательное бездиапаузное развитие череды поколений без применения специальных методов и условий, не встречающихся в природе.

8. Реакции щитников и других таксонов насекомых на изменение климата очень разнообразны и разделены на шесть типов изменений: (1) ареалов, (2) численности, (3) фенологии, (4) вольтинизма, (5) морфологии, физиологии и поведения и (6) взаимоотношений с другими видами в сообществе.

9. Влияние потепления климата на насекомых осуществляется через изменение не только температуры, но и всего комплекса внешних условий, причём эти изменения неодинаковы на протяжении разных сезонов года. Растения-хозяева, конкуренты, хищники, паразиты и симбионты насекомых по-разному реагируют на сезонные изменения многих физических и биологических факторов среды — как индивидуально, так и в комплексном взаимодействии.

10. Неблагоприятный эффект повышенных температур у некоторых видов щитников может быть связан не столько с непосредственным воздействием резкого или хронического температурного стресса прямо на их личинок или имаго, сколько с подавлением жизнедеятельности облигатных симбиотических бактерий, населяющих их пищеварительный тракт (как это показано у *N. viridula*). Реакции на потепление климата бывают неожиданными и неоднозначными, особенно в регионах с жарким летом. Виды (или популяции) из регионов с холодным или умеренным климатом обладают достаточной фенотипической пластичностью, чтобы выжить и успешно развиваться в условиях теплеющего климата, тогда как виды (или популяции), уже сейчас испытывающие стресс от высоких сезонных температур, имеют очень ограниченное «пространство для манёвра», поскольку испытываемые ими температуры уже близки к их верхним температурным порогам. Без реакции на генетическом уровне даже умеренное потепление подвергнет эти виды серьёзному физиологическому стрессу.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК для опубликования основных результатов диссертации:

1. **Musolin, D.L.** Egg diapause in *Alydus calcaratus* (L.) (Heteroptera: Alydidae): Photoperiodic induction under natural temperature conditions / D.L. Musolin, A.V. Maysov, A.H. Saulich // Applied Entomology and Zoology. — 1999. — Vol. 34, iss. 4. — P. 469—473.
2. **Musolin, D.L.** Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone / D.L. Musolin, A.H. Saulich // Entomological Science. — 1999. — Vol. 2, iss. 4. — P. 623—639.
3. **Musolin, D.L.** Summer dormancy ensures univoltinism in the predatory bug *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae) / D.L. Musolin, A.H. Saulich // Entomologia Experimentalis et Applicata. — 2000. — Vol. 95, iss. — P. 259—267.
4. **Musolin, D.L.** Timing of diapause induction outside the natural distribution range of a species: an outdoor experiment with the bean bug *Riptortus clavatus* / D.L. Musolin, H. Numata, A.H. Saulich // Entomologia Experimentalis et Applicata. — 2001. — Vol. 100, iss. 2. — P. 211—219.
5. **Musolin, D.L.** Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* in the forest-steppe zone (Heteroptera: Pentatomidae) / D.L. Musolin, A.H. Saulich // Entomologia Generalis. — 2001. — Vol. 25, N 4. — P. 255—264.
6. Torres, J.B. Thermal requirements and parasitism capacity of *Trissolcus brochymenae* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae) under constant and fluctuating temperatures, and assessment of development in field conditions / J.B. Torres, **D.L. Musolin**, J.C. Zanuncio // Biocontrol Science and Technology. — 2002. — Vol. 12, N 5. — P. 583—593.
7. **Musolin, D.L.** Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula* / D.L. Musolin, H. Numata // Physiological Entomology. — 2003a. — Vol. 28, N 2. — P. 65—74.

8. **Musolin, D.L.** Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: Is it costly to expand the distribution range? / D.L. Musolin, H. Numata // *Ecological Entomology*. — 2003b. — Vol.28, N 6. — P. 694—703.

9. **Musolin, D.L.** Late-season induction of diapause in *Nezara viridula* and its effects on adult coloration and post-diapause reproductive performance / D.L. Musolin, H. Numata // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2004. — Vol. 111, iss. — P. 1—6.

10. **Musolin, D.L.** Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control / D.L. Musolin, K. Tsytsulina, K. Ito // *Biological Control*. — 2004. — Vol. 31, iss. 1. — P. 91—98.

11. **Musolin, D.L.** Photoperiodic control of diapause termination, colour change and postdiapause reproduction in the southern green stink bug, *Nezara viridula* / D.L. Musolin, K. Fujisaki, H. Numata // *Physiological Entomology*. — 2007. — Vol. 32, N 1. — P. 64—72.

12. **Musolin, D.L.** Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change / D.L. Musolin // *Global Change Biology*. — 2007. — Vol. 13, iss. 8. — P. 1565—1585.

13. **Musolin, D.L.** Photoperiodic and temperature control of nymphal development and induction of reproductive diapause in two predatory *Orius* bugs: interspecific and geographic differences / D.L. Musolin, K. Ito // *Physiological Entomology*. — 2008. — Vol. 33, N 4. — P. 291—301.

14. Саулич, А.Х. Сезонное развитие и экология антокорид (Heteroptera, Anthocoridae) / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин** // *Энтомологическое обозрение*. — 2009. — Т. 88, вып. 2. — С. 257—291.

15. Tougou, D. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan / D. Tougou, **D.L. Musolin**, K. Fujisaki // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2009. — Vol. 130, iss. — P. 249—258.

16. **Мусолин, Д.Л.** Сезонное развитие антокорид (Heteroptera, Anthocoridae) зоны умеренного климата. / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. — 2010. — Вып. 192. — С. 186—193.

17. **Musolin, D.L.** Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) / D.L. Musolin, D. Tougou, K. Fujisaki // *Global Change Biology*. — 2010. — Vol. 16, iss. 1. — P. 73—87.

18. Takeda, K. Dissecting insect responses to climate warming: overwintering and post-diapause performance in the southern green stink bug, *Nezara viridula*, under simulated climate-change conditions / K. Takeda, **D.L. Musolin**, K. Fujisaki // *Physiological Entomology*. — 2010. — Vol. 35, N 4. — P. 343—353.

19. **Мусолин, Д.Л.** Изменения естественных ареалов насекомых в условиях современного потепления климата / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. — 2011. — Вып. 196. — С. 246—254.

20. Саулич, А.Х. Диапауза в сезонном цикле щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин** // *Энтомологическое обозрение*. — 2011. — Т. 90, вып. 4. — С. 740—774.

21. **Musolin, D.L.** Photoperiodic response in the subtropical and warm-temperate zone populations of the southern green stink bug *Nezara viridula*: why does it not fit the common latitudinal trend? / D.L. Musolin, D. Tougou, K. Fujisaki // *Physiological Entomology*. — 2011. — Vol. 36. N 4. — P. 379—384.

22. Obligate association with gut bacterial symbiont in Japanese populations of the southern green stinkbug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) / A. Tada, Y. Kikuchi, T. Hosokawa, **D.L. Musolin**, K. Fujisaki, T. Fukatsu // *Applied Entomology and Zoology*. — 2011. — Vol. 46, iss. 4. — P. 483—488.

23. **Мусолин, Д.Л.** Вольтинизм насекомых в условиях современного изменения климата / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. — 2012а. — Вып. 200. — С. 208—221.

24. **Мусолин, Д.Л.** Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // *Энтомологическое обозрение*. — 2012б. — Т. 91, вып. 1. — С. 3—35.

25. **Musolin, D.L.** Surviving winter: diapause syndrome in the southern green stink bug *Nezara viridula* in the laboratory, in the field, and under climate change conditions / D.L. Musolin // *Physiological Entomology*. — 2012. — Vol. 37. — P. 309—322.

26. **Мусолин, Д.Л.** Фенологические сдвиги у насекомых в результате современного изменения климата / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. — 2014. — Вып. 207. — С. 257—267, 298—299 (синопсис).

27. Саулич, А.Х. Сезонное развитие полушаровидных щитников (Heteroptera: Pentatomoidea: Plataspidae) / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин** // *Вестник Московского государственного университета леса — Лесной вестник*. — 2014а. — Т. 18, вып. 6. — С. 193—201.

28. Саулич, А.Х. Сезонные циклы щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса: разнообразие и регуляция / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин** // *Энтомологическое обозрение*. — 2014б. — Т. 93, вып. 2. — С. 263—302.

29. Pazyuk, I.M. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* / I.M. Pazyuk, **D.L. Musolin**, S.Ya. Reznik // *Journal of Applied Entomology*. — 2014. — Vol. 138, iss. 1. — P. 36—44.

30. Diapause and winter survival of two *Orius* species from southern Africa / J. Bonte, **D.L. Musolin**, D. Conlong, P. De Clercq // *BioControl*. — 2016. — Vol. 61, iss. 5. P. 519—532.

31. Collapse of insect gut symbiosis under climate change / Y. Kikuchi, A. Tada, **D.L. Musolin**, N. Hari, T. Hosokawa, K. Fujisaki, T. Fukatsu // *mBio*. — 2016. — Vol. 7, iss. 5: e01578-16.mBIO.

Монография:

32. Саулич, А.Х. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин**. — СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та. — 2007б. — 205 с.

Главы в коллективных монографиях:

33. The impact of global warming on insects: Case studies of the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and the southern green stink bug *Nezara viridula* / K. Fujisaki, K. Shimizu, D. Tougou, **D. Musolin**. // Entomological science and its perspective; eds. K. Fujisaki, R. Nishida, M. Sakoma. — Kyoto : Kyoto Univ. Press, 2009. — P. 13—40. (In Japanese).

34. *Nezara viridula* (L.) / J.F. Esquivel, **D.L. Musolin**, W.A. Jones, W. Rabitsch, J.K. Greene, M.D. Toews, C.F. Schwertner, J. Grazia, R.M. McPherson // Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management; ed. J.E. McPherson. — Boca Raton : CRC Press, 2017. — P. 331—403.

35. **Musolin, D.L.**, Diapause in Pentatomoidea / D.L. Musolin, A.Kh. Saulich // Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management; ed. J.E. McPherson. — Boca Raton : CRC Press, 2017. — P. 475—542.

36. Saulich, A.Kh. Seasonal cycles of Pentatomoidea / A.Kh. Saulich, **D.L. Musolin** // Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management; ed. J.E. McPherson. — Boca Raton : CRC Press, 2017. — P. 543—585.

Статьи, опубликованные в других изданиях:

37. **Musolin D.L.** The southern green shield bug *Nezara viridula* (L.) expands its distribution range, not only in the U.K. / D.L. Musolin // Het News (Newsletter of the Heteroptera Recording Schemes). Ser. 2. — 2005. — Vol. 5. — P. 2—3.

38. **Musolin, D.L.** Changes in ranges: trends in distribution of true bugs (Heteroptera) under conditions of the current climate warming / D.L. Musolin, K. Fujisaki // Russian Entomol. J. — 2006. — Vol. 15. P. 175—179.

39. Саулич, А.Х. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин** // Тр. Биол. НИИ СПбГУ: Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды; под ред. А.А. Стекольников. — 2007а. — Т. 53. — С. 25—106.

40. Saulich, A.H. Seasonal development of aquatic & semiaquatic true bugs (Heteroptera) / A.H. Saulich, **D.L. Musolin** // Het News (Newsletter of the Heteroptera Recording Schemes). Ser. 2. — 2008. — Vol. 11. — P. 4—6.

41. **Musolin, D.L.** Too hot to handle? Range expansion and life-history responses to climate warming of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) / D.L. Musolin, D. Tougou, K. Fujisaki // Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods (Christchurch, New Zealand, 8—13 Febr. 2009); ed. by P.G. Mason, D.R. Gillespie, C. Vincent. — Morgantown : United States Depart. of Agr., Forest Service, 2008. — P. 67—76.

42. **Musolin, D.L.** Range expansion of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) in response to the rapid climate change in Japan / D.L. Musolin // Het News (Newsletter of the UK Heteroptera Recording Schemes). Ser. 2. — 2010. — Vol. 15. — P. 4—6.

43. *Picromerus bidens* in autumn (a note) / S. Teale, P. Hodge, J. Boyd, **D. Musolin**, T. Bantock // *Het News* (Newsletter of the UK Heteroptera Recording Schemes). Ser. 2. — 2010. — Vol. 16. — P. 11.

44. Саулич, А.Х. Биология и экология хищного клопа *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera, Pentatomidae) и возможности его использования против колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Учебно-методическое пособие / А.Х. Саулич, **Д.Л. Мусолин** // СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2011. — 84 с.

45. **Musolin, D.L.** Life-history responses to the simulated climate warming of *Nezara viridula* / D.L. Musolin // *Het News* (Newsletter of the UK Heteroptera Recording Schemes). Ser. 2. — 2011. — Vol. 17/18. — P. 10—13.

46. **Мусолин, Д.Л.** Насекомые в условиях современного потепления климата / Д.Л. Мусолин. Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: материалы Всерос. конф. с международ. участием (Красноярск, 25—27 сент. 2012 г.). — Красноярск : Ин-т леса Сибир. отд. РАН, 2012. — С. 25—34.

47. **Мусолин, Д.Л.** Инвазионные клопы-щитники и близкие к ним виды (Pentatomoidea): биология, систематика, семиохимия и меры борьбы / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: материалы междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23—25 нояб. 2016 г.); под ред. Д.Л. Мусолина и А.В. Селиховкина. — СПб. : СПбГЛТУ, 2016. — С. 69—70.

48. Проценко, В.Е. Мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae) в субтропической зоне Черноморского побережья России / В.Е. Проценко, Н.Н. Карпун, **Д.Л. Мусолин** // IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: материалы междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23—25 нояб. 2016 г.); под ред. Д.Л. Мусолина и А.В. Селиховкина. — СПб. : СПбГЛТУ, 2016. — С. 96—97.

49. *Nezara viridula* (L.) — an agricultural pest without borders / J.F. Esquivel, J.E. McPherson, J. Grazia, G.K. Greene, W.A. Jones, R.M. McPherson, **D.L. Musolin**, W. Rabitsch, C. Schwertner, M. Toews // XXV Intern. Congress of Entomology (Sept. 25—30, 2016; Orlando, Florida, USA): abstracts, 2016. [DOI: 10.1603/ICE.2016.107814].

50. No butterflies in the stomach: The collapse of insect-microbe symbiosis under climate change / **D.L. Musolin**, Y. Kikuchi, A. Tada, N. Hari, T. Hosokawa, K. Fujisaki, T. Fukatsu // XXV Intern. Congress of Entomology (Sept. 25—30, 2016; Orlando, Florida, USA): abstracts, 2016. [DOI: 10.1603/ICE.2016.104893].

