

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет имени С.М. Кирова»

На правах рукописи

МУСОЛИН
Дмитрий Леонидович

**Щитники (Heteroptera: Pentatomidae):
разнообразие сезонных адаптаций, механизмов контроля
сезонного развития и реакций на изменение климата**

03.02.05 – Энтомология

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических
наук, профессор
Аида Хаматовна Саулич

Санкт-Петербург – 2017

Оглавление

Введение	7
Глава 1. Общая характеристика надсемейства щитников (Pentatomoidea) и реакций насекомых на изменение климата	15
1.1. Надсемейство щитников (Pentatomoidea): состав и общая характеристика	15
1.1.1. Семейство древесных щитников Acanthosomatidae Signoret, 1863	16
1.1.2. Семейство Canopidae Amyot et Serville, 1843	16
1.1.3. Семейство земляных щитников Cydnidae Billberg, 1820	16
1.1.4. Семейство Dinidoridae Stål, 1868	17
1.1.5. Семейство Lestoniidae China, 1955	17
1.1.6. Семейство Megarididae McAtee et Malloch, 1928	18
1.1.7. Семейство Parastrachiidae Oshanin, 1922	18
1.1.8. Семейство настоящих щитников Pentatomidae Leach, 1815	18
1.1.9. Семейство Phloeidae Amyot et Serville, 1843	19
1.1.10. Семейство полушаровидных щитников Plataspidae Dallas, 1851	19
1.1.11. Семейство Saileriolidae China et Slater, 1956	20
1.1.12. Семейство щитники-черепашки Scutelleridae Leach, 1815	20
1.1.13. Семейство Tessaratomidae Stål, 1865	20
1.1.14. Семейство Thaumastellidae Seidenstücker, 1960	21
1.1.15. Семейство Thyreocoridae Amyot et Serville, 1843	21
1.1.16. Семейство Urostylididae Dallas, 1851	21
1.2. Современное изменение климата как глобальное явление	22
1.3. Реакции насекомых на изменение климата (категории реакций)	26
1.3.1. Изменения ареалов	27
1.3.2. Изменения численности	30
1.3.3. Изменения фенологии	32
1.3.4. Изменения вольтинизма	34
1.3.5. Изменения в морфологии, физиологии и поведении	38
1.3.6. Изменения во взаимоотношениях с другими видами в сообществе	42
1.4. Негативное влияние изменения климата на насекомых	45

Глава 2. Материалы и методы	47
2.1. Введение	47
2.2. Основные виды щитников (Pentatomoidea), использованные в исследовании .	47
2.2.1. Итальянский щитник <i>Graphosoma lineatum</i> L. (Pentatomidae)	47
2.2.2. Зелёный древесный щитник <i>Palomena prasina</i> L. (Pentatomidae)	48
2.2.3. Двузубчатый щитник <i>Picromerus bidens</i> (L.) (Pentatomidae)	50
2.2.4. Подизус <i>Podisus maculiventris</i> (Say) (Pentatomidae)	51
2.2.5. Незара зелёная <i>Nezara viridula</i> (L.) (Pentatomidae)	52
2.2.6. Мраморный клоп <i>Halyomorpha halys</i> (Stål) (Pentatomidae)	53
2.2.7. Клеверный клоп <i>Coptosoma scutellatum</i> (Geoffroy) (Plataspidae)	53
2.3. Основные методы исследования	54
2.3.1. Лабораторные исследования экофизиологических адаптаций	54
2.3.2. Исследования в квазиприродных условиях	57
2.3.3. Исследования с применением методики имитации изменения климата	57
2.3.4. Исследования динамики физиологических показателей во время зимовки в квазиприродных условиях	62
2.3.5. Полевое определение границы ареала	64
2.3.6. Исследование бактериальных симбионтов щитника <i>Nezara viridula</i>	66
2.3.7. База данных по сезонным циклам и сезонным адаптациям полужесткокрылых	68
 Глава 3. Зимняя диапауза в сезонном цикле полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)	 69
3.1. Введение	69
3.2. Диапауза как форма физиологического покоя	71
3.2.1. Фазы диапаузы	71
3.2.2. Три типа диапаузы: эмбриональная, личиночная и имагинальная	74
3.2.3. Две формы диапаузы: облигатная и факультативная	74
3.2.4. Два сезонных класса диапаузы: зимняя и летняя диапаузы	76
3.2.5. Разнообразие биологических особенностей зимней диапаузы	76
3.3. Экологические факторы, контролирующие индукцию зимней диапаузы	78
3.3.1. Длина дня	79
3.3.1.1. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы	80
3.3.1.2. Чувствительные к длине дня стадии развития	83
3.3.1.3. Пакет фотопериодической информации	85

3.3.2. Температура	86
3.3.2.1. Влияние температуры на фотопериодическую реакцию при индукции зимней диапаузы	88
3.3.2.2. Температурный оптимум фотопериодической реакции	90
3.3.3. Пища	91
3.4. Собственно диапауза	95
3.4.1. Различия в особенностях зимней диапаузы между полами	98
3.4.2. Холодоустойчивость	99
3.5. Диапаузное развитие и терминация зимней диапаузы	100
3.5.1. Спонтанная терминация зимней диапаузы	101
3.5.2. Холодовая терминация (реактивация) зимней диапаузы	105
3.5.3. Фотопериодическая терминация (реактивация) зимней диапаузы	106
3.6. Экологические факторы, контролирующие постдиапаузное развитие весной .	110
3.6.1. Длина дня	111
3.6.2. Температура	111
3.6.3. Пища	112

Глава 4. Сопряженные с диапаузой сезонные адаптации

полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)	114
4.1. Введение	114
4.2. Сезонные миграции	114
4.3. Формирование агрегаций	117
4.4. Фотопериодическая регуляция скорости роста личинок	119
4.5. Сезонный полифенизм	121
4.5.1. Сезонный полифенизм по окраске у имаго	123
4.5.2. Сезонный полифенизм по окраске у личинок	136
4.5.3. Сезонный полифенизм по форме тела	139
4.5.4. Факультативная диапауза как сезонный полифенизм	142
4.6. Летняя диапауза (эстивация)	142
4.7. Сезонные аспекты заботы о потомстве	146
4.8. Сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов	149
4.9. Сезонные вариации при выборе растения-хозяина	150
4.10. Сезонные вариации при выборе микростадий	150

Глава 5. Сезонные циклы полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)	152
5.1. Введение	152
5.2. Моновольтинный сезонный цикл	156
5.2.1. Эндогенно контролируемый моновольтинный сезонный цикл	156
5.2.1.1. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной эмбриональной диапаузы	157
5.2.1.2. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной личиночной диапаузы	161
5.2.1.3. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной имагинальной диапаузы	165
5.2.2. Экзогенно контролируемый моновольтинный сезонный цикл	168
5.3. Поливольтинный сезонный цикл	175
5.3.1. Истинный поливольтинный сезонный цикл	176
5.3.2. Строго бивольтинный сезонный цикл	184
5.3.3. Частично бивольтинный сезонный цикл	186
5.4. Многолетний (семивольтинный) сезонный цикл	189
5.5. Значение фотопериодических и температурных реакций при расселении насекомых за пределы естественных ареалов	189
5.5.1. Естественные или случайные инвазии (на примере <i>Nezara viridula</i> и <i>Halyomorpha halys</i>)	190
5.5.2. Преднамеренные интродукции (на примере <i>Perillus bioculatus</i> и <i>Podisus maculiventris</i>)	198
5.6. Причины и закономерности формирования разнообразных сезонных циклов у Pentatomoidea	204
 Глава 6. Сезонное развитие полужесткокрылых (Heteroptera) в условиях изменения климата	210
6.1. Введение (Реакции полужесткокрылых на изменение климата)	210
6.2. Изменения ареалов	210
6.3. Изменения численности	216
6.4. Изменения фенологии	217
6.5. Изменения вольтинизма	218
6.6. Изменения в морфологии, физиологии и поведении	219
6.7. Изменения во взаимоотношениях с другими видами в сообществе	222

6.8. Комплексное влияние потепления климата на полужесткокрылых	225
Глава 7. Реакция настоящего щитника <i>Nezara viridula</i> (Pentatomidae)	
на изменение климата	227
7.1. Введение	227
7.2. Род <i>Nezara</i> в Японии	227
7.3. Сезонное развитие <i>Nezara viridula</i> и <i>N. antennata</i> в центральной Японии	231
7.4. Реакция <i>Nezara viridula</i> на изменение климата: смещение северной границы ареала и его причины	232
7.5. Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на зимовку и постдиапаузную репродукцию <i>Nezara viridula</i>	249
7.6. Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на фенологию и параметры жизненного цикла <i>Nezara viridula</i>	262
7.7. Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на бактерий-симбионтов <i>Nezara viridula</i>	287
Заключение	302
Выводы	313
Список сокращений и условных обозначений	317
Список литературы	318
Список иллюстративного материала	397
Приложение 1	408
Приложение 2	425
Приложение 3	431

Введение

Актуальность темы исследования. В надсемейство щитников (Pentatomoidea Leach, 1815) входит 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 всесветно и заселяют почти все сухопутные местообитания. Подавляющее большинство видов — фитофаги с разной широтой трофической ниши (от полифагов и генералистов до строгих монофагов), представители подсемейства Asopinae (Pentatomidae) — хищники (преимущественно полифаги, охотящиеся в основном за другими насекомыми), по крайней мере некоторые виды Canopidae, Megarididae и Plataspidae — возможно, мицетофаги. Ряд видов Pentatomidae и Scutelleridae, а также некоторые виды Cydnidae, Dinidoridae и Tessaratomidae — вредители сельского хозяйства разного уровня значимости. Отдельные виды хищных настоящих щитников используются для биологического контроля вредителей в закрытом и открытом грунтах, и эта практика может быть расширена в будущем (De Clercq, 2001). Знание биологии щитников, закономерностей их сезонного развития и, в первую очередь, формирования диапаузы очень важно при разработке систем ограничения вредоносности хозяйственно важных видов или, наоборот, программ сохранения и наращивания численности агентов биологического контроля.

В последнее десятилетие несколько видов щитников (например, настоящие щитники *Nezara viridula*, *Halyomorpha halys* и *Piezodorus guildinii* или полушаровидный щитник *Megacopta cribraria*) во многих странах мира — как в Северном, так и в Южном полушариях — расширили свои ареалы и приобрели статус инвазионных вредителей (Hayes, Barry, 2008; Mainka, Howard, 2010; Panizzi, 2015; Haye et al., 2015; McPherson, 2017). Для эффективного контроля численности этих видов также необходимо полное и разностороннее знание особенностей их биологии и вольтинизма. Эти инвазии щитников (как и других насекомых) обусловлены целым рядом причин. Часть 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 с этим явлений вызывают отчетливые

фенологические сдвиги, изменения ареалов, численности и сезонной динамики у многих видов насекомых. В этой ситуации очень важно иметь четкое представление о разнообразии сезонных адаптаций щитников, механизмах контроля их сезонного развития и реакциях на изменение климата.

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

Публикации о зимовке, диапаузе и сезонных циклах до недавнего времени касались лишь отдельных экономически значимых видов щитников. Никогда не проводилось сравнительного широкомасштабного анализа, охватывающего отдельные семейства или надсемейство щитников в целом.

В литературе присутствовала некоторая путаница в терминологии: не было логичной системы, классифицирующей имеющееся разнообразие типов и 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.

С учётом вышесказанного была определена цель и сформулированы задачи исследования.

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, методология и методы 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 (индуцирующие) терминацию сезонного покоя; рассмотрены экофизиологические 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 т.д.).

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 фото-термических адаптаций при расселении щитников за пределы их естественных ареалов. Выявлены наиболее важные реакции чужеродных видов, способствующие или препятствующие их успешной натурализации.

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

На примере адвентивного щитника *N. viridula* впервые экспериментально исследовано сезонное развитие вида на границе его естественного ареала в условиях

изменения климата в Японии: изучены фотопериодический и температурный контроль индукции диапаузы и 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 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 создает возможность избегать ошибок.

Экспериментально полученные сведения о механизмах регуляции сезонного развития (в первую очередь о формировании и терминации 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 натурализации их за пределами естественных ареалов. Они важны для разработки теории и практики карантина, а также важны в области охраны окружающей среды.

Проанализированное и систематизированное разнообразие реакций щитников на изменение климата, продемонстрированная комплексная реакция модельного объекта (настоящего щитника *N. viridula*), проявляющаяся в смещении границы ареала, неадаптивном времени формирования зимней диапаузы на севере ареала, критическом угнетении населяющих пищеварительный тракт 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 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. Автор диссертации работает в области изучения сезонных адаптаций полужесткокрылых более 20 лет. Результаты исследования и основные положения, выносимые на защиту, были

доложены автором и обсуждены на XXI (2000, Игуассу, Бразилия), XXII (2004, Брисбен, Австралия), XXIII (2008, Дюрбан, ЮАР), XXIV (2012, Дэгу, Корея) и XXV (2016, Орландо, США) Международных энтомологических конгрессах (International Congress of Entomology), VI Европейском энтомологическом конгрессе (VI European Congress of Entomology, 1998, Ческе-Будеёвице, Чехия), III (1998, Бирмингем, Великобритания) и IV (2001, Санкт-Петербург) Европейских симпозиумах по экофизиологии беспозвоночных (European Workshop of Invertebrate Ecophysiology), I (2005, Роскильде, Дания), II (2007, Дунедин, Новая Зеландия), III (2009, Цукуба, Япония) и IV (2011, Рене, Франция) Международных симпозиумах по экологической физиологии хладнокровных животных и растений (International Symposium on the Environmental Physiology of Ectotherms and Plants), I (1999, Кочи, Япония) и II (2002, Ческе-Будеёвице, Чехия) Международных японско-чешских энтомологических семинарах по сезонным адаптациям насекомых и клещей (International Japanese-Czech Seminar of Entomology: Seasonal Adaptations in Insects and Mites), Международном симпозиуме по эволюционным и пластичным реакциям животных на температуру (ThermAdapt Science Meeting Evolutionary and Plastic Responses of Animal Growth to Different Temperatures: Adaptations and Constraints, 2011, Тарту, Эстония), II Международном конгрессе по биологическим инвазиям (The Second International Congress on Biological Invasions: Biological Invasions, Ecological Safety and Food Security, 2013, Циндао, Китай), III Международном симпозиуме по биологическому контролю членистоногих (Third International Symposium on Biological Control of Arthropods, 2009, Крайстчерч, Новая Зеландия), Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (2011, Санкт-Петербург), XI (1998, Санкт-Петербург), XIII (2007, Краснодар) и XIV (2012, Санкт-Петербург) Съездах Русского энтомологического общества, 59-м (1999, Мацуяма), 60-м (2000, Нагоя) и 67-м (2007, Кобэ) Ежегодных съездах Энтомологического общества Японии (Annual Meeting of the Entomological Society of Japan), 47-м (2003, Мориока) и 53-м (2008, Саппоро) Ежегодных съездах Японского общества прикладной энтомологии и зоологии (Annual Meeting of the Japanese Society of Applied Entomology and Zoology), Чтениях памяти профессора А.С. Данилевского (2010, Санкт-Петербург), VII (2013), VIII (2014) и IX (2016) Чтениях памяти О.А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России» (Санкт-Петербург), ежегодных отчетных конференция и семинарах в Университете города Осака (Япония, 1998—2000), Национальном сельскохозяйственном исследовательском центре по региону Хоккайдо (Саппоро, Япония, 2001—2005), Киотского университета (Киото, 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) и др.

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 объемом более 65 печатных листов, а также в 45 тезисах докладов (в том числе 21 международного конгресса и совещания).

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 диссертационного исследования, а именно — в планировании работы (совместно с научным консультантом), сборе и анализе научной литературы, организации и сборе полевого материала и проведении экспериментов (совместно с коллегами) в России и Японии, статистической обработке и анализе полученных результатов, написании и публикации статей, глав и монографии (совместно с соавторами), представлении основных результатов на конференциях и симпозиумах, написании и оформлении рукописи диссертации по выполненной работе.

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, к.б.н. Е.А. Цыцулина, 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. Паници (A. Panizzi, Пасо Фундо), д.б.н., проф. А.В. Селиховкин, а также коллектив Кафедры защиты леса, древесиноведения и охотоведения СПбГЛТУ, коллектив Кафедры энтомологии и Лаборатории экспериментальной энтомологии БиНИИ СПбГУ, коллективы лабораторий, в которых я работал в Университете города Осака, Национальном сельскохозяйственном исследовательском центре по региону Хоккайдо (Саппоро) и Киотском университете и всех, кто помогал с поиском литературы, постановкой экспериментов, обсуждением данных. Большое спасибо Е.Н. Мусолиной, Д.А. Гамазину и Е.А. Цыцулиной, 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 этапа защиты диссертации. Я безмерно благодарен моей семье, которая поддержала мои интересы 20 лет назад и терпит их до сих пор.

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

1.1. Надсемейство щитников (Pentatomoidea): состав и общая характеристика

Надсемейство щитников (Pentatomoidea Leach, 1815) входит в инфраотряд пентатомоидные (Pentatomomorpha Leston, Pendergrast, Southwood, 1954) отряда полужесткокрылые, или клопы (Heteroptera Latreille, 1810), иногда также рассматриваемого в ранге подотряда отряда Hemiptera Linnaeus, 1758 (Schuh, Slater, 1995; Винокуров и др., 2010; Henry, 2017; Rider et al., 2017). Надсемейство считается монофилетическим таксоном (Schuh, Slater, 1995; Grazia et al., 2008).

По новейшим подсчетам, в надсемейство входит 16 ныне существующих (т. е. не вымерших) семейств, 1 410 родов и 8 042 вида (Rider et al., 2017). Они кратко охарактеризованы в разделах 1.1.1–1.1.16. В сумме это примерно 20% от видового состава полужесткокрылых (Гапон, 2008; Винокуров и др., 2010; Henry, 2009, 2017; Rider et al., 2017). Семейства Mesopentacoridae Popov, 1968 (с 1 родом и 1 видом) и Primipentatomidae Yao, Cai, Rider et Ren, 2013 (с 4 родами и 5 видами) считаются вымершими (Rider et al., 2017).

При таком видовом богатстве неудивительно, что щитники распространены практически всесветно и заселяют почти все сухопутные местообитания. Размеры щитников варьируют в очень широких пределах — от 2 до 40 мм.

Подавляющее большинство видов — фитофаги с разной широтой трофической ниши (от полифагов и генералистов до строгих монофагов), представители подсемейства Asopinae (Pentatomidae) — хищники (преимущественно полифаги, охотящиеся в основном за другими насекомыми), по крайней мере некоторые виды Canopidae, Megarididae и Plataspidae — возможно, мицетофаги.

Ряд видов Pentatomidae и Scutelleridae, а также некоторые виды Cydnidae, Dinidoridae и Tessaratomidae — вредители сельского хозяйства разного уровня значимости. Отдельные виды хищных настоящих щитников используют для биологического контроля вредителей в закрытом и открытом грунтах, и эта практика

может быть расширена (De Clercq, 2000; Саулич, Мусолин, 2011). В ряде регионов немногочисленные виды щитников используют в народной медицине и кулинарии (например, *Encosternum delegorguei*; Tessaratomidae; Dzerefos et al., 2009; здесь и далее семейство указано только у видов, которые не входят в семейство Pentatomidae; авторство видов приведено в Приложении 1).

1.1.1. Семейство древесных щитников Acanthosomatidae Signoret, 1863

В мировой фауне 3 подсемейства, 57 родов и 287 видов (Rider et al., 2017). В Палеарктике 9 родов и 107 видов (Винокуров и др., 2010). Распространены всесветно, но большинство видов — в Южном полушарии, на севере зоны умеренного климата или на возвышенности в тропиках (Henry, 2009; Rider et al., 2017). По форме тела напоминают настоящих щитников; имеют треугольный щиток (скутеллум). Размер тела имаго — 5–20 мм. Растительоядные. Большинство видов — полифаги, хотя есть моно- и олигофаги. Питаются в основном на листовенных деревьях и кустарниках, часто — на репродуктивных органах растений (сосут бутоны, ягоды, семена или плоды). В семействе известно социальное поведение, проявляющееся в различных формах заботы о потомстве (см. главу 4; Tallamy, Wood, 1986; Schuh, Slater, 1995; Tallamy, Schaefer, 1997; Tallamy, 2001; Faúndez, Osorio, 2010; Tsai et al., 2015). Зимуют имаго (Приложение 1), иногда образуя большие скопления в пещерах и трещинах скал (Винокуров и др., 2010).

1.1.2. Семейство Canopidae Amyot et Serville, 1843

В мировой фауне 1 род и 9 видов (Rider et al., 2017). Ранее их относили к семейству настоящих щитников Pentatomidae. Распространены в тропиках Нового света (Henry, 2009). По форме тела — округлые. Размер тела имаго — 5–7 мм. Биология практически неизвестна. Два вида из этого семейства собирали на грибах. Поры грибов находили и в кишечниках личинок и имаго, что говорит об их мицетофагии (McHugh, 1994). Зимовка и сезонное развитие не изучены.

1.1.3. Семейство земляных щитников Cydnidae Billberg, 1820

В мировой фауне 6 подсемейств, 111 родов и 852 вида (Rider et al., 2017). В Палеарктике 37 родов и 167 видов (Винокуров и др., 2010). Распространены

всесветно — как в тропиках, так и в умеренном климате. По форме тела очень разнообразны, но обычно — овальные. Часто блестящие. Размер тела имаго — 2–25 мм. Некоторые виды и, вероятно, отдельные морфы в других видах короткокрылые и не способны летать (Rider et al., 2017). Живут в подстилке (например, *Sehirinae*) или в почве (*Cephaloesteinae* и *Cydninae*). Растительноядные. Питаются на корнях растений, прикорневыми частями растений или опавшими плодами и семенами. Большинство видов — полифаги. В семействе известно социальное поведение, проявляющееся в различных формах заботы о потомстве, — например, охране кладок (иногда — размером до 100 яиц) и личинок, обеспечении личинок пищей (provisioning), в т. ч. трофическими яйцами (см. главу 4; Nakahira, 1994; Schuh, Slater, 1995; Filippi et al., 2008, 2009; Nakahira et al., 2013). У изученных видов зимуют имаго (Приложение 1). Некоторые виды могут вредить сельскохозяйственным культурам.

1.1.4. Семейство *Dinidoridae* Stål, 1868

В мировой фауне 2 подсемейства, 17 родов и 109 видов (Rider et al., 2017). В Палеарктике 4 рода и 19 видов (Lis, 2006a). Ранее их относили к семейству настоящих щитников *Pentatomidae*. Распространены в основном в тропиках Старого света. Форма тела имаго — округло-овальная. Размер тела имаго — 9–27 мм. Растительноядные (на вегетативных и генеративных органах растений). Большинство видов — полифаги, хотя есть моно- и олигофаги. Некоторые виды образуют агрегации на кормовых растениях (Rider et al., 2017). В семействе известно социальное поведение, по крайней мере, у одного вида — *Cyclopelta parva* (Hoffmann, 1936; Rider et al., 2017). Есть указание на то, что все изученные виды — моновольтинные и для них характерна смена кормовых пород в течение жизненного цикла (Schaefer et al., 2000). Некоторых представителей семейства человек использует в пищу или как медицинское средство (Rider et al., 2017). Отдельные виды могут вредить сельскому хозяйству (Schaefer et al., 2000).

1.1.5. Семейство *Lestoniidae* China, 1955

В мировой фауне только 1 род и 2 вида (Rider et al., 2017). Эндемики Австралии. Форма тела имаго — овоидная. Представители очень напоминают полушаровидных щитников. Размер тела имаго — 3–6 мм. Вероятно, растительноядные. Найдены рядом

с точками роста деревьев рода *Callitris* (Cupressaceae) (Cassis, Gross, 2002). Биология не изучена.

1.1.6. Семейство *Megarididae* McAtee et Malloch, 1928

В мировой фауне 1 род и 18 видов (Henry, 2009). Распространены только в неотропиках. По форме тела напоминают полушаровидных щитников, однако мельче по размеру (до 5 мм). Растительноядные (Schuh, Slater, 1995). Биология не изучена.

1.1.7. Семейство *Parastrachiidae* Oshanin, 1922

В мировой фауне 2 рода и 8 видов (Henry, 2009). В Палеарктике 1 род и 2 вида (Lis, 2006b). Ранее их относили к семейству настоящих щитников *Pentatomidae*, а позже — к семейству земляных щитников *Cydnidae*. Распространены в Ориентальной области (Африка) и в Восточной Палеарктике. Форма тела — овальная или вытянутая. Размер тела имаго — 15–18 мм. Растительноядные. Видимо, монофаги. В семействе известно социальное поведение. Так, хорошо изученная в Японии *Parastrachia japonensis* строит яйцевые камеры, обеспечивает потомство кормом (в т. ч. трофическими яйцами), охраняет яйца и личинок младших возрастов (см. главу 4; Filippi et al., 2000a, 2001, 2008; Hironaka et al., 2005). *Parastrachia japonensis* зимует на стадии имаго (Приложение 1), иногда образуя большие скопления на пищевом растении (см. Рисунок 4.1; главу 4;). Про остальные виды практически ничего не известно.

1.1.8. Семейство настоящих щитников *Pentatomidae* Leach, 1815

Крупнейшее семейство среди всех щитников. В мировой фауне 10 подсемейств, 940 родов и 4 949 видов, а предположительно на планете обитает не менее 6 000 видов (Rider, 2006a; Rider et al., 2017). В Палеарктике 4 подсемейства, 219 родов и 841 вид (Винокуров и др., 2010). Распространены всемирно. Форма тела имаго разнообразна — от овальной до вытянутой. Размер тела — 2–30 мм. В основном растительноядные, но есть и хищные виды (*Asopinae*, более 60 родов). Фитофаги питаются в основном на травянистых растениях, но есть виды, трофически связанные с листовыми деревьями и кустарниками, часто — на репродуктивных органах растений (сосут бутоны, ягоды, семена и плоды). Большинство видов — полифаги,

хотя есть моно- и олигофаги. Немногие виды живут на земле и в подстилке. В семействе известно социальное поведение, хотя оно, видимо, распространено не широко (Eberhard, 1975). Некоторые виды могут формировать агрегации (Brailovsky et al., 1988). Зимуют разные виды на разных стадиях, но чаще всего — на имагинальной (Приложение 1). Многие виды настоящих щитников вредят сельскому хозяйству (Panizzi et al., 2000). Некоторые виды хищных клопов из подсемейства Asopinae могут быть использованы в биологической борьбе (De Clercq, 2000; Саулич, Мусолин, 2011). В отдельных районах мира определённые виды настоящих щитников используют в народной медицине (Schuh, Slater, 1995).

1.1.9. Семейство Phloeidae Amyot et Serville, 1843

В мировой фауне только 2 рода и 3 вида (Hengy, 2009). Ранее их относили к семейству настоящих щитников Pentatomidae. Распространены в Южной Америке. По форме тела необычные: овальные, сжатые в дорсо-вентральном направлении, с широкими выростами в виде пластин вдоль тела. Крупные (имаго — 20–30 мм). Растительноядные. Проводят всю жизнь на коре деревьев, питаются соками. В семействе известно социальное поведение: самки оберегают кладки и потомство до III возраста, а личинки могут прикрепляться к самкам, чтобы те защищали и переносили их (Hussey 1934; Guilbert, 2003; Rider et al., 2017). Биология в остальном не изучена.

1.1.10. Семейство полушаровидных щитников Plataspidae Dallas, 1851

В мировой фауне 66 родов и 606 видов (Rider et al., 2017). В Палеарктике 10 родов и 104 вида (Винокуров и др., 2010). В Центральной Европе — только 2 вида. Распространены в Старом Свете (кроме 2 инвазионных видов, недавно появившихся в Северной Америке), в основном в тропиках и субтропиках. Форма тела полушаровидная. Размер тела имаго — 2–20 мм. Растительноядные. Большинство видов — полифаги, хотя есть и олигофаги. Оказывают явное предпочтение бобовым (травянистым и кустарниковым). Некоторые виды имеют мутуалистические отношения с муравьями (Maschwitz et al., 1987; Gibernau, Dejean, 2001; Tomokuni, 2012; Rider et al., 2017). В семействе известно социальное поведение, на которое могут влиять муравьи (Gibernau, Dejean, 2001). У изученных видов зимуют личинки или имаго

(Приложение 1). Некоторые виды могут образовывать большие агрегации во время эстивации (например, австралийский вид *Coptosoma lyncea*; Monteith, 1982).

1.1.11. Семейство Saileriolidae China et Slater, 1956

В мировой фауне 3 рода и 4 вида (Rider et al., 2017). Ранее их относили к семейству Urostylididae. Распространены в Китае и Юго-Восточной Азии. Тело имаго имеет овальную форму. Размер тела — до 5 мм. Растительноядные. Питаются на пальмах — вероятно, сосут их соки. Биология не изучена.

1.1.12. Семейство щитники-черепашки Scutelleridae Leach, 1815

В мировой фауне 8 подсемейств, 100 родов и 531 вид (Rider et al., 2017). В Палеарктике 38 родов и 158 видов (Винокуров и др., 2010). Распространены всесветно, но в основном в Старом свете, в тропиках и субтропиках. Форма тела имаго овальная, обычно с очень крупным щитком, из-за чего они по внешнему виду часто напоминают жесткокрылых. Некоторые представители очень ярко окрашены. Размер тела имаго — 5–20 мм. Растительноядные. Все щитники-черепашки — полифаги или даже генералисты (Eger et al., 2015), хотя есть виды, явно предпочитающие определённые кормовые породы. Питаются как на вегетативных, так и на репродуктивных органах растений. Живут на земле, травах или на деревьях. В семействе известно социальное поведение в виде заботы о потомстве. Личинки и имаго могут собираться в агрегации. Зимуют на личиночной или имагинальной стадиях (Приложение 1). Виды родов *Eurygaster*, *Calidea* и *Tectocoris* — серьёзные вредители сельского хозяйства (Javahery et al., 2000).

1.1.13. Семейство Tessaratomidae Stål, 1865

В мировой фауне 3 подсемейства, 62 рода и 252 вида (Rider et al., 2017). В Палеарктике 11 родов и 30 видов (Rider, 2006b). Распространены в основном в Старом свете, преимущественно в Африке, Индо-Малайзии, Австралии. Тело имаго имеет овально-вытянутую форму. Размер тела имаго — 10–40 мм. Растительноядные. Питаются как на вегетативных, так и на репродуктивных органах растений. В семействе известно социальное поведение: самка защищает и может переносить на себе потомство (Gogala et al., 1998; Monteith, 2006). Обычно моновольтинные, нередко со

сменой кормовых пород в течение года. У изученных видов зимуют личинки и/или имаго (Приложение 1). Некоторые виды вредят сельскому хозяйству, другие виды человек использует в пищу (Schaefer et al., 2000; Dzerefos et al., 2009).

1.1.14. Семейство Thaumastellidae Seidenstücker, 1960

В мировой фауне 1 род и 3 вида (Rider et al., 2017). В Палеарктике 1 вид (Lis, 2006c). Ранее их относили к семейству наземников Lygaeidae, а затем — к семейству земляных щитников Cydnidae. Распространены в Африке и на Среднем Востоке. Форма тела вытянутая, сжатая в дорсо-вентральном направлении. Мелкие (до 3,5 мм). Диморфные: есть короткокрылые и длиннокрылые формы (Schuh, Slater, 1995). Растительноядные. Вероятно, питаются на почве, в расщелинах опавшими семенами (Jacobs, 1989). Биология в остальном не изучена.

1.1.15. Семейство Thyreocoridae Amyot et Serville, 1843

В мировой фауне 2 подсемейства, 30 родов и 223 вида (Rider et al., 2017). В Палеарктике 1 род и 4 вида (Lis, 2006d). Ранее в разное время их относили к семейству земляных щитников Cydnidae и к другим таксонам. Распространены как в Старом, так и в Новом свете. Тело имаго имеет овально-вытянутую форму. Размер тела имаго — 3–8 мм. Растительноядные. Вероятно, полифаги. Питаются в основном на репродуктивных органах растений (цветы, созревающие плоды и семена) (Rider et al., 2017). Вероятно, есть как моно-, так и поливольтинные виды (Bundy, McPherson, 1997). Зимуют имаго (Приложение 1).

1.1.16. Семейство Urostylididae Dallas, 1851

В мировой фауне 2 подсемейства, 8 родов и 172 вида (Rider et al., 2017). В Палеарктике 8 родов и 130 видов (Винокуров и др., 2010). Ранее их относили к различным семействам полужесткокрылых. Распространены в Индии, Ориентальной области и Юго-Восточной Азии. По форме тела напоминают скорее представителей семейства красноклопов Pyrrhocoridae, чем щитников. Размер тела имаго — 8–15 мм. При яйцекладке формируют оотеку, что нетипично для полужесткокрылых (Kobayashi, Tachikawa, 2004; Rider et al., 2017). Растительноядные. Питаются в основном на лиственных деревьях. В семействе известно необычное социальное поведение в виде

заботы о потомстве: самка не только формирует оотеку, но покрывает кладку желеобразным составом, который вылупившиеся из яиц личинки употребляют в пищу. При этом личинки вылупляются очень рано (в феврале), и оставленного самкой состава им хватает до достижения III возраста (Kaiwa et al., 2014; см. главу 5). Немногие изученные к настоящему времени виды зимуют на эмбриональной стадии (Приложение 1).

1.2. Современное изменение климата как глобальное явление

Понятие *изменение климата* ещё 20 лет назад вызывало только ограниченный академический интерес, однако в настоящее время понимание серьёзности ситуации стремительно меняется, и сейчас её уже рассматривают как одну из приоритетных глобальных проблем, стоящих перед человечеством (Houghton, 2004; IPCC, 2007a, 2014; Rosenzweig et al., 2008; Рамсторф и Шельнхубер, 2009; Соколов, 2010; Pettorelli, 2012).

По терминологии Межправительственной группы экспертов по изменению климата (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC), понятие *изменение климата* относится к такому изменению состояния климата, которое может быть определено через изменения средних значений и/или вариабельность его свойств и которое сохраняется в течение продолжительного периода (как правило, нескольких десятилетий или больше). Оно относится к любому изменению климата во времени, будь то вследствие естественной вариабельности или в результате деятельности человека (IPCC, 2007a). Эта трактовка отличается от той, которая употребляется в Рамочной конвенции ООН, где *изменение климата* означает исключительно изменение, прямо или косвенно обусловленное деятельностью человека, вызывающее изменения в составе глобальной атмосферы, и накладывается на естественную изменчивость климата, наблюдаемую за сопоставимые периоды времени (IPCC, 2007a).

Потепление климата планеты в последние десятилетия — неоспоримый факт, подтвержденный данными о повышении глобальной средней температуры воздуха и океана, широко распространённом таянии снега и льда, повышении среднего уровня Мирового океана и многих других климатических показателей в разных регионах и климатических зонах планеты (Рисунок 1.1; IPCC, 2007a, 2014).

Инструментально определять среднюю температуру Земли начали примерно в 1880-х гг. С тех пор до настоящего времени 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 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 (Рисунок 1.1а; IPCC, 2007а). Однако самые последние исследования показывают, что связанное с деятельностью человека потепление климата началось ещё раньше — примерно с 1830-х гг., но по своим масштабам оно было значительно более скромным, чем современное (Abram et al., 2016).

Рост температуры наблюдается по всему земному шару, причём он более значителен в высоких северных широтах по сравнению с южными (IPCC, 2007а). Так, средние температуры в Арктике за последние 100 лет повышались темпами, почти вдвое превышающими средние по планете. Поверхность суши нагревалась быстрее, чем поверхность океанов. Наблюдения, проводимые с 1961 г., показывают, что средняя температура Мирового океана повысилась до глубины минимум в 3 000 м и что океан поглощает более 80% тепла, дополнительно поступающего в климатическую систему (IPCC, 2007а; Рамсторф и Шельнхубер, 2009).

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).

Повышение уровня моря согласуется с трендом на потепление (Рисунок 1.1б). Глобальный средний уровень моря повышался со средней скоростью 1,7 [1,5–1,9] мм в год в 1901–2010 гг., но в последние годы скорость этого повышения была значительно выше (около 3,2 [2,8–3,6] мм в год в 1993–2010 гг.). Неясно, однако, отражает ли более высокая скорость повышения температуры за 1993–2010 гг. десятилетнюю изменчивость или это долгосрочный тренд (IPCC, 2007а, 2013).

Наблюдаемое уменьшение площади снежного и ледового покровов также согласуется с общим трендом на потепление (Рисунок 1.1в). Спутниковые данные с 1978 г. показывают, что среднегодовая площадь арктического морского льда уменьшалась в среднем на 2,7 [2,1–3,3] % за десятилетие, причём летом процесс шёл быстрее — на 7,4 [5,0–9,8] % за десятилетие. Горные ледники и площадь снежного покрова в среднем сократились в обоих полушариях. Максимальная площадь сезонно замерзающего грунта в северном полушарии с 1900 г. уменьшилась приблизительно на 7%, причём весной этот показатель достигал 15%. Температуры в верхней части слоя вечной мерзлоты в Арктике с 1980-х гг. повысились на величину до 3 °С (IPCC, 2007а; Рамсторф и Шельнхубер, 2009).

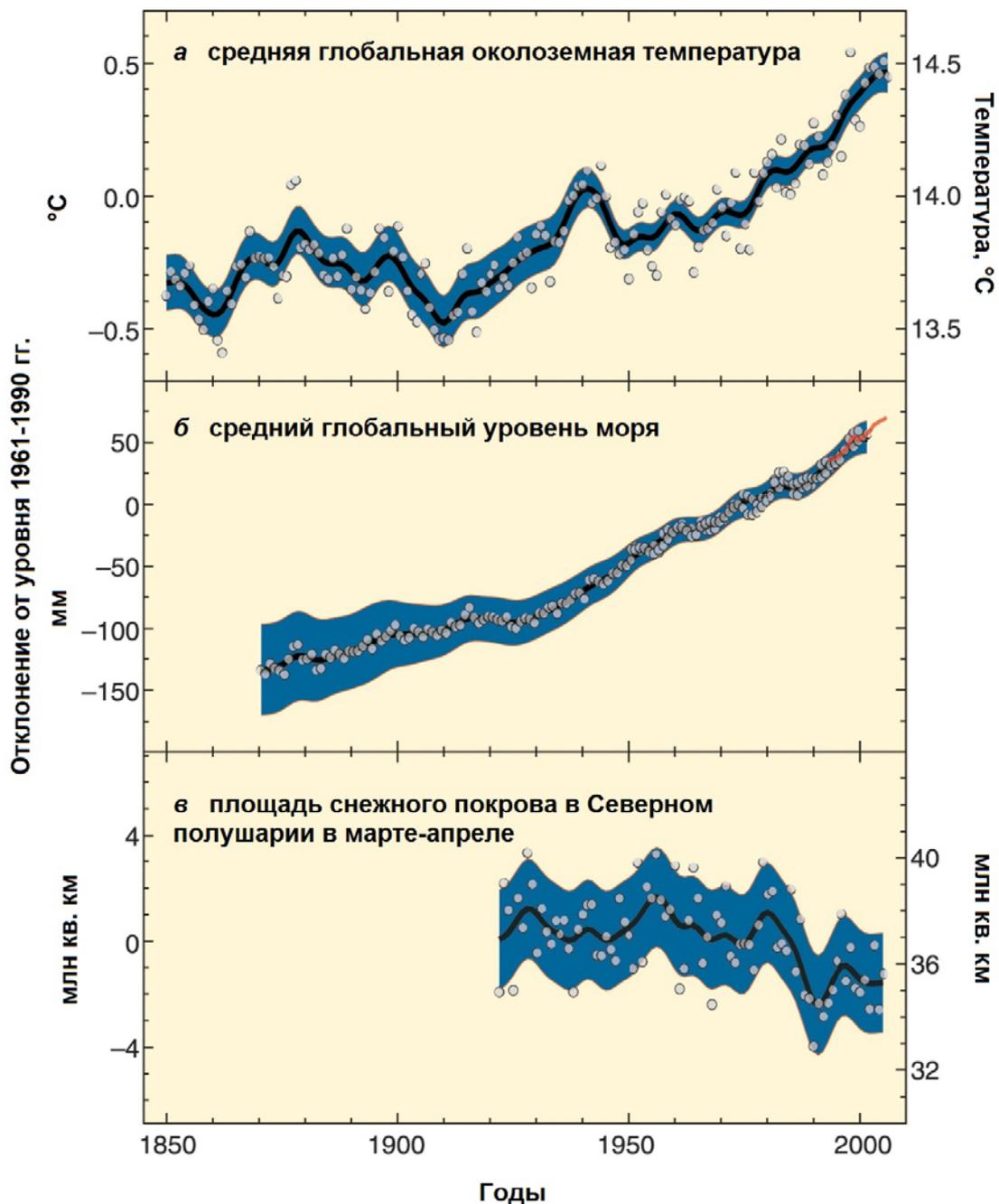


Рисунок 1.1. Изменение некоторых климатических показателей в XIX–XXI вв.

а, средняя глобальная околоземная температура; **б**, средний глобальный уровень моря (по данным с мареографов [синий] и со спутников [красный]); **в**, площадь снежного покрова в северном полушарии в марте–апреле. Все изменения даны относительно соответствующих средних значений за 1961–1990 гг. Сглаженные кривые представляют десятилетние средние значения, а кружки — годовые значения. Затенённые участки — интервалы неопределённости, оценённые путём комплексного анализа известных неопределённостей (**а** и **б**) и по временным рядам (**в**) (IPPC, 2007а).

Изменения в океане и на суше, включая наблюдаемое истончение морского льда, более короткие периоды ледостава на реках и озёрах, повышение температур почв и профили температур в стволах скважин, а также повышение уровня моря являются дополнительными доказательствами того, что мир становится теплее (Houghton, 2004; Schiermeier, 2006; IPCC, 2007a, 2013; MacKenzie, Schiedek, 2007; Соколов, 2010; Hoegh-Guldberg, Bruno, 2010).

Изменение температуры — не единственный компонент такого сложного и комплексного явления, как изменение климата. В масштабах континентов, регионов и бассейнов океанов также наблюдаются многочисленные долговременные изменения и других климатических характеристик. За период 1990–2005 гг. были зарегистрированы тренды изменения количества осадков по многим крупным регионам. Значительный рост объёма осадков за этот период отмечен в восточных частях Северной и Южной Америки, северной части Европы, северной и центральной частях Азии, тогда как уменьшение объёма осадков наблюдали в Сахеле, Средиземноморье, южной части Африки и в некоторых районах Южной Азии. Меняется состав атмосферы, частотность и масштаб различных погодных и сезонных явлений, прочие характеристики климата (Houghton, 2004; IPCC, 2007a, 2013, 2014; Рамсторф и Шельнхубер, 2009; Соколов, 2010).

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 (Lovejoy, Hannah, 2005; IPCC, 2007a; Rosenzweig et al., 2008).

Поскольку изменения большинства климатических компонентов невелики по масштабу и постепенны, то во многих случаях и реакция биоты в каждый конкретный год умеренна или малозаметна. Однако постепенные изменения складываются в продолжительный тренд, и в этом случае эффект может быть ярко выраженным и драматическим (например, приводящими к локальному вымиранию популяций, десинхронизации процессов в сообществе и т. д.; Malcolm et al., 2006; Rull, Vegas-Vilarrúbia, 2006; Schwartz et al., 2006; Møller et al., 2008).

В следующих разделах будут рассмотрены известные к настоящему времени реакции насекомых на повышение температуры — одного из наиболее важных компонентов такого комплексного явления как изменение климата.

1.3. Реакции насекомых на изменение климата (категории реакций)

Реакции насекомых на изменение климата очень разнообразны (Harrington, Stork, 1995; Bale et al., 2002; Walther et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Menéndez, 2007; Musolin, 2007; Robinet, Roques, 2010; Мусолин, Саулич, 2011, 2012а,б, 2014; Bellard et al., 2012; Donnelly et al., 2012; Lauren et al., 2012) и обусловлены рядом причин. Во-первых, само изменение климата включает в себя изменения не одного, а целого ряда факторов среды, основные из которых — температура, состав атмосферы и осадки. Изменения эти не только количественные, но нередко и качественные или сезонные (Houghton, 2004; IPCC, 2007а,б, 2013). Поскольку климат является очень сложной и многокомпонентной системой, то изменение одного параметра влечёт за собой цепные изменения многих других параметров (например, изменение состава атмосферы определяет изменения температуры, количества и динамики осадков и т. д.). Во-вторых, насекомые как пойкилотермные организмы не могут не реагировать на изменение температурных условий, и разные виды, безусловно, по-разному реагируют на изменения в окружающей среде в зависимости от своих экологических особенностей, жизненного и сезонного циклов, трофических связей, температурных оптимумов физиологических процессов, пределов толерантности к субоптимальным температурам и т. д.

Изучение реакций насекомых на современное изменение климата сопряжено с целым рядом методических сложностей и ограничений (Hassall, Thompson, 2010; Hoffmann, Sgrò, 2011). Изменения основных параметров климата происходят обычно очень медленно и постепенно; для них характерны сезонные, годовые и более продолжительные флуктуации, поэтому для выявления трендов необходимы точные данные за длительные периоды времени. Измерения должны проводиться в идентичных условиях, что нередко оказывается недостижимым. Так, многие пригородные метеостанции, на которых наблюдения проводили десятилетиями, в последнее время оказались в пределах мегаполисов, и к фоновому потеплению добавляется достаточно сильный, но локальный фактор — так называемый *эффект теплового острова* (Kato, 1996; Houghton, 2004; IPCC, 2007а, б; см. главу 7).

Серьёзной проблемой при изучении реакций насекомых является отсутствие данных для сравнительного анализа. Фенологические данные доступны в тех регионах, где тщательное и последовательное наблюдение за природой и её сезонными изменениями — часть давних культурных традиций (например, в Великобритании, Северной Европе), однако там насекомые обычно оказывались объектами

фенологических наблюдений значительно реже, чем, например, сельскохозяйственные растения или перелётные птицы. Важными индикаторами реакции насекомых на изменение климата (в частности, на его потепление) могли бы быть изменения границ ареалов тех или иных видов, но данные по точному расположению нынешних и особенно исторических границ ареалов бывают доступными чрезвычайно редко. Ещё бóльшую сложность представляет анализ изменений каких-либо физиологических параметров в ответ на исторические изменения условий среды.

Ни одно исследование физиологических параметров пока не смогло выявить комплексную реакцию вида на потепление климата или изменение других параметров среды. Общая дополнительная методическая трудность заключается в том, что полностью отсутствуют единые методики исследований — как при сравнении исторических данных с современными (Hassall, Thompson, 2010), так и при проведении лабораторно-полевых исследований или создании математических моделей (Мусолин, Саулич, 2012б).

Тем не менее, накопленный к настоящему времени объём информации позволяет выделить шесть предложенных ранее категорий реакций насекомых на изменение климата (Musolin, 2007). Ниже рассмотрены общие примеры, а в Главе 6 будут проанализированы реакции полужесткокрылых на изменение климата.

1.3.1. Изменения ареалов

Изменения ареалов отдельных видов насекомых — это наиболее легко регистрируемые и, вследствие этого, одни из наиболее часто отмечаемых реакций на изменение климата. Если в каком-либо хорошо исследованном регионе Северного полушария отмечен новый для него более южный вид и это происходит на фоне повышения температур в регионе, то часто с достаточной степенью уверенности можно утверждать, что мы имеем дело с реакцией вида на изменение климата в регионе. Изменения ареалов видов, вероятно, являются наименее противоречивыми индикаторами реакции биоты на потепление (Parmesan, 2001; Shoo et al., 2006; Thomas, 2010). Непосредственным примером расширения ареалов является проблема биологических инвазий, и потепление климата, несомненно, обостряет серьёзность этой проблемы (Smith et al., 2007; Ward, Masters, 2007; Hayes, Barry, 2008; Hoegh-Guldberg et al., 2008; Walther et al., 2009; Mainka, Howard, 2010; Robinet, Roques, 2010; Мусолин, Саулич, 2011; Buse et al., 2013; Novikov, Vaulin, 2014; Selikhovkin, Musolin, 2015; New, 2016). Изменения границ ареалов не всегда однотипны по характеру и

направлению. Как правило, в Северном полушарии в ответ на потепление северная граница вида продвигается на север в широтном направлении и вверх в высотном. Согласно имеющимся оценкам (Parry, 1989 — цит. по: Harrington et al., 2001), повышение температуры на 2 °С эквивалентно смещению климатических условий на 600 км к северу и 330 м в высоту в горах. Однако в действительности в силу целого спектра причин ареалы могут смещаться в разных направлениях. Так, например, могут смещаться западные и восточные границы, а южная (даже находящаяся в Северном полушарии) может оставаться неизменной, продвигаться к югу или втягиваться (отступать, т. е. фактически тоже продвигаться на север) (Parmesan, 2001). Известны случаи, когда северная граница ареала смещалась, а южная оставалась неизменной (например, у жужелицы *Agonum viridicupreum*; Drees et al., 2011) или, наоборот, южная граница смещалась к северу при том, что северная не смещалась, что в итоге приводило к сокращению ареалов у пчёл (Kerr et al., 2015). Безусловно, на процесс смещения ареала из-за изменения климата может наложиться целый ряд других процессов, вызывающих изменение ареала (Linn, Griebeler, 2015).

В Южном полушарии потепление климата обычно вызывает продвижение южной границы ареала к югу.

Наиболее часто смещения ареалов в настоящее время отмечают у представителей чешуекрылых (Warren, 1992; Pollard, Eversham, 1995; Parmesan, 1996, 2001; Mikkola, 1997; Burton, 1998, 2003; Parmesan et al., 1999; Hill et al., 2002; Conrad et al., 2006; Sparks et al., 2006, 2007; Pöyry et al., 2009) и стрекоз (Ott, 2001; Hickling et al., 2005; Dingemanse, Kalkman, 2008; Hassall, Thompson, 2010; Westwood, Blair, 2010).

Исследования, охватывающие большие таксономические или экологические группы видов, представляют более объективную картину, чем исследования, сконцентрированные на отдельных видах, т. к. они не игнорируют виды с нейтральной реакцией на потепление и виды, демонстрирующие не то, что *a priori* ожидает исследователь (Parmesan, 2006; Thomas, 2010). Такие комплексные проекты нередко демонстрируют массовый характер изменения ареалов биоты. Так, исследования 35 видов немигрирующих европейских бабочек показали, что в XX веке у 63% из них ареал сдвинулся к северу на 35–240 км, тогда как только у 3% видов сдвинулся к югу (Parmesan et al., 1999). Самое обширное из выполненных к настоящему времени исследований проанализировало динамику северных границ ареалов большого количества беспозвоночных и позвоночных животных, распространённых в Британии (Hickling et al., 2006). Из 329 видов (16 таксонов), отобранных в соответствии со

строгими требованиями к надёжности данных, за 25-летний период (в разных группах с 1960 по 2000 гг.) у 275 видов (83,6%) северные границы ареалов сдвинулись к северу, у двух видов (0,6%) остались стабильными и у 52 видов (15,8%) они сдвинулись к югу (Рисунок 1.2). Среднее для всех видов смещение северной границы ареала составило 31–60 км (для разных подгрупп). По результатам этого же исследования оказалось, что у 227 видов (69,0%) границы распространения в высотном направлении повысились, тогда как у 102 видов (31,0%) они понизились. Среднее для всех видов смещение в высотном направлении составило 25 м (Hickling et al., 2006). Статистически значимое смещение границ к северу и в высотном направлении было обнаружено в 12 из 16 таксономических групп (Hickling et al., 2006).

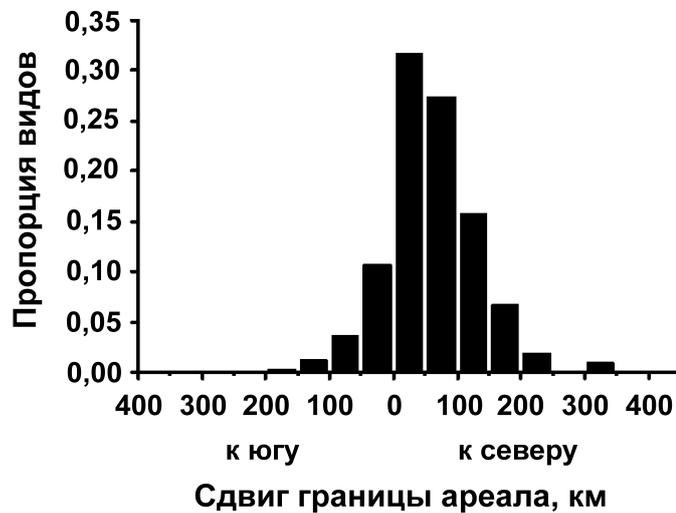


Рисунок 1.2. Смещение северных границ ареалов в группе из 329 распространённых в Великобритании видов беспозвоночных и позвоночных животных за период примерно 25 лет (по: Hickling et al., 2006; Thomas, 2010).

Другой анализ большого массива данных показал, что сдвиг границ ареалов в широтном направлении составляет от 18 до 140 км за десятилетие (Ogawa-Onishi, 2013).

Скорость смещения границ ареалов зависит, вероятно, от большого количества экологических, физиологических, географических и прочих факторов. Например, скорость смещения границ ареалов видов литоральной фауны может достигать 50 км за десятилетие (Helmuth et al., 2006), что выше обычно наблюдаемого смещения в сухопутных сообществах, хотя и в них, особенно на севере, смещение может достигать больших величин (например, свыше 300 км за десятилетие у одного из видов финских бабочек; Pöyry et al., 2009).

Неравномерность смещения ареалов у насекомых и их растений-хозяев может привести к нарушению трофических связей (Мусолин, Саулич, 2012б), что было показано, например, на модели взаимодействия бабочки-монофага *Boloria titania* и её кормового растения *Polygonum bistorta* (Schweiger et al., 2008). С учётом разных сценариев изменения климата был сделан прогноз, что ареал бабочки может расшириться на 124–258%, если при этом ареал кормового растения не лимитирован; однако *B. titania* может потерять до 52–75% своего нынешнего ареала, если *P. bistorta* будет ограничен в распространении. Таким образом, потепление климата и вызванное им несимметричное изменение ареалов могут нарушить существующие трофические связи между компонентами экосистемы (Schweiger et al., 2008).

Значительно труднее зафиксировать и доказать отступление (сжатие) границ ареала, чем появление вида в новых районах при расширении ареала (Thomas et al., 2006; Lindholm et al., 2012). Вероятно, отступления границ происходят реже, чем их расширение (Parmesan, Yohe, 2003). Тем не менее, специальное исследование показало, что из 21 вида чешуекрылых, относительно которых были доступны детальные данные по расположению границы при отступлении ареала, 17 видов (81%) в последние десятилетия демонстрировали отступление в широтном или высотном направлениях — явление, сопоставимое со смещением (расширением) противоположных границ ареалов (Thomas et al., 2006). Локальное отступление границ ареала в регионах, близких к тропикам, предсказывает и моделирование будущего распространения видов с использованием программы CLIMEX (Aljaryian et al., 2016).

1.3.2. Изменения численности

Кажется очевидным, что насекомые как пойкилотермные организмы должны развиваться лучше и быстрее при повышенной температуре и в результате этого иметь более высокую численность при потеплении климата. Однако поскольку вариации локальных температурных условий в зоне умеренного климата всегда существенны и часто перекрывают устойчивый, но слабый многолетний тренд роста средних температур, то наглядно показать влияние потепления на численность или плотность популяции того или иного вида всегда сложно. Экспериментальные данные на этот счёт практически отсутствуют, а модели малочисленны (Мусолин, Саулич, 2012б). В исследовании, проведённом в Великобритании, были проанализированы данные за 1974–1992 гг. и показано, что численность обычных и широко распространённых видов бабочек за этот период повысилась, хотя такой результат мог

быть обусловлен не только потеплением климата, но и рядом других факторов (Pollard et al., 1995). Более поздний анализ в основном того же массива данных выявил ярко выраженную зависимость между погодными условиями и колебаниями численности популяции (и их трендами) у 28 из 31 вида (Roy et al., 2001). Эти результаты были далее использованы для построения модели, имитирующей динамику популяций подвыборки из восьми видов в условиях одного из сценариев потепления климата в Великобритании к 2080 г. (UKCIP98). Из этих восьми видов пять показали тренд на повышение численности, один вид — тренд на снижение численности и два вида — отсутствие какого-либо выраженного тренда (Roy et al., 2001). Таким образом, даже виды, численность которых в высокой степени зависит от погодных (и климатических) условий, вероятно, будут реагировать на дальнейшее потепление климата по-разному (Harrington et al., 2001).

Влияние потепления было изучено на примере численности тлей. Так, было показано, что после более тёплых зим больше тлей попадали в ловушки весной и в начале лета, хотя это касалось только видов, зимующих в активном состоянии (Harrington et al., 1990, 1995). При этом более поздние сезонные пиковые значения численности у этих же видов были ниже после более тёплых зим, чем после более холодных, что, вероятно, связано с численностью и активностью естественных врагов тлей (Entwistle, Dixon, 1989; Harrington et al., 2001). Разработанная Ньюманом модель (Newman, 2005) прогнозирует, что к концу XXI века на юге Великобритании значительно снизится численность злаковых тлей, и это произойдёт в основном под влиянием изменений режима температуры и атмосферных осадков.

Полевой эксперимент с несколькими видами цикадовых (Auchenorrhyncha) показал, что их численность может повыситься при потеплении, хотя влияние осадков и других факторов тоже очень важно (Masters et al., 1998). Возросшую численность или плотность популяции при повышении температуры в полевом эксперименте отмечали и у арктической тли *Acyrtosiphon svalbardicum* (Strathdee et al., 1993), псиллиды *Strophingia ericae* (Miles et al., 2003) и пенницы *Neophilaenus lineatus* (Whittaker, Tribe, 1998). Однако, вопреки ожиданиям, у тли *Obtusicauda coweni* численность не повышалась (Adler et al., 2007).

В конце XX века резко возросла численность цикады *Cryptotympana facialis* в центральной Японии, но, вероятно, это не было непосредственной реакцией на повышение температуры — в экологической цепи было ещё как минимум одно звено. До периода резкого потепления климата вылупление личинок цикады из яиц фенологически происходило после ежегодного периода дождей, и в сухой почве

смертность нежных личинок в момент вылупления была очень высокой. Потепление вызвало фенологический сдвиг сроков вылупления личинок, и его пик стал совпадать с периодом дождей. Вследствие этого в последние годы смертность личинок при вылуплении из яиц во влажной почве значительно понизилась, что способствовало существенному росту численности *C. facialis* в регионе (Moriyama, Numata, 2011).

Экспериментальное исследование сообщества хирономид показало, что повышение температуры в водоёме вызвало снижение общей численности этих насекомых, при этом их таксономическое богатство осталось прежним, но поменялся состав фауны (Tixier et al., 2009).

Не без основания ожидается — и этому есть уже ряд примеров — что изменение климата вызовет значительный рост вредоносности многих хозяйственно важных видов насекомых (Мусолин, Саулич, 2012б; Marini et al., 2012). Однако есть мнение, что это коснется только видов, имеющих практически неограниченную кормовую базу. Виды, кормовая база которых в значительной степени лимитирована, будут иметь очень неустойчивую популяционную динамику (Adamo et al., 2012).

В целом, хотя условия полевых экспериментов кажутся наиболее приближёнными к естественным, они могут нести и системные ошибки — когда, например, источник тепла привлекает насекомых с окружающих участков, что искажает результат эксперимента (Moise, Henry, 2010).

1.3.3. Изменения фенологии

Изменения в фенологии, в целом, вероятно, являются самыми массово регистрируемыми реакциями на потепление климата, отчасти в связи с тем, что даты посева и сбора урожая на протяжении столетий документировались в сельскохозяйственной практике, так же как регистрировались и фенофазы ключевых видов растений и животных в ботанических садах и заповедниках (Menzel et al., 2006; Parmesan, 2006; Estrella et al., 2007; Menzel, 2010; Robinet, Roques, 2010). По некоторым видам имеются исключительно продолжительные ряды наблюдений. Так, даты начала цветения сакуры *Prunus jamasakura* в Киото (Япония) документированы с XI века (Aono, Omoto, 1994), что позволило выявить ярко выраженный тренд более раннего начала цветения с 1950-х гг. (Menzel, Dose, 2005). Недавние исследования показали, что достоверные фенологические изменения можно проследить не только на популяционно-видовом уровне, но и на уровне сообществ (например, растений — см.: Amano et al., 2010).

Поскольку многие чешуекрылые демонстрируют высокую корреляцию между датами начала лёта в природе и весенними температурами, то неудивительно, что на фоне повышения средних весенних температур на 1,5 °C за 1976–1998 гг. в Великобритании начало лёта сдвинулось на более ранние сроки у 26 из 35 видов чешуекрылых, причём эта зависимость была статистически значимой как минимум у 13 видов (Roy, Sparks, 2000). Наиболее ярко это проявилось у *Anthocharis cardamines* (сдвиг начала лёта на 17,5 дней) и *Vanessa atalanta* (сдвиг на 36,3 дней). Аналогичный тренд зафиксирован у всех 17 массовых видов чешуекрылых, включённых в анализ в Испании (Stefanescu et al., 2003). Также 70% из 23 видов бабочек в центральной Калифорнии за 31 год сдвинули начало лёта в среднем на 24 дня (Forister, Shapiro, 2003). Исследование показало, что климатические факторы объясняют 85% вариации даты начала лёта у этих видов, и тёплые, сухие зимы сдвигают лёт бабочек на более ранние сроки.

Влияние потепления климата на фенологию исследовано достаточно подробно у тлей. Так, была обнаружена ярко выраженная негативная корреляция между зимними температурами и первой регистрацией многих видов тлей в ловушках в Великобритании (Harrington et al., 1990, 1995). При этом связь с весенними температурами была выражена не так ярко (Harrington et al., 1990), что, по всей видимости, связано с особенностями зимовки голоциклических и аголоциклических видов тлей. Для *Myzus persicae*, каждый дополнительный 1 °C средней температуры января–февраля сдвигает начало весенних миграций приблизительно на 2 недели (Bale et al., 1992; Woiwod, Harrington, 1994). Другое исследование включало 29 видов тлей и на основе данных наблюдений в Европе моделировало влияние дальнейшего потепления климата на фенологию тлей. Реакции отдельных видов сильно варьировали в зависимости от их жизненных циклов и того, развиваются ли они на травянистых или древесных растениях. В целом, модель предсказывает, что смещение начала лёта тлей в среднем составит 8 дней в течение ближайших 50 лет (Harrington et al., 2007).

Повышенная температура смещала фенофазы и у арктической тли *Acyrtosiphon svalbardicum* в полевом эксперименте на о. Шпицберген (Strathdee et al., 1993).

Значительные фенологические сдвиги зафиксированы в период 1960–2004 гг. и у стрекоз в Великобритании. Они составили в среднем 1,51 дня за десятилетие или 3,08 дня на 1 °C повышения температуры (Hassall et al., 2007).

Сравнительное экспериментальное исследование трёх видов прямокрылых во Внутренней Монголии показало, что, хотя искусственное потепление ускорило

отрождение личинок из яиц, диапауза нивелировала этот фенологический сдвиг. Каждый из трёх включённых в исследование видов (*Dasyhippus barbipes*, *Oedaleus asiaticus* и *Chorthippus fallax*) имел свою сезонную приуроченность и реагировал на экспериментальное потепление по-своему (Guo et al., 2009).

Данные по другим отрядам практически единичны, что свидетельствует скорее не об отсутствии реакции на потепление климата у представителей этих отрядов, а о слабой изученности этого вопроса.

Безусловно, смещаются не только фенофазы начала вегетационного сезона, но и всё дальнейшее летнее развитие популяции. При этом фенофазы, связанные с окончанием сезонного развития, наоборот, обычно отодвигаются на более поздние сроки, что в результате приводит к удлинению периода активного развития (у растений — вегетационного периода; у насекомых — периода активности и лёта; Menzel, 2000; Sparks, Menzel, 2002; Linderholma, 2006; Parmesan, 2006; O'Neill et al., 2012). Как и с любыми другими из рассмотренных реакций, тенденции могут различаться в зависимости от рассматриваемых видов и географических регионов (Parmesan, 2006; Мусолин, Саулич, 2012б). Так, существует статистически значимая корреляция: с увеличением широты усиливается смещение весенних фенофаз к более ранним срокам. Однако анализ показал, что широтная составляющая объясняет только 3,5% вариации (Parmesan, 2007). Следует отметить, что в высоких широтах отмечается и наиболее ярко выраженное потепление климата (IPCC, 2007a,b).

Нельзя исключать того, что фенологические реакции на потепление у отдельных видов насекомых будут отличаться от общего тренда, что, например, уже известно относительно растений: экспериментальное повышение температуры сдвигало репродукцию одних видов к более ранним срокам, но при этом задерживало её у других видов (Sherry et al., 2007).

1.3.4. Изменения вольтинизма

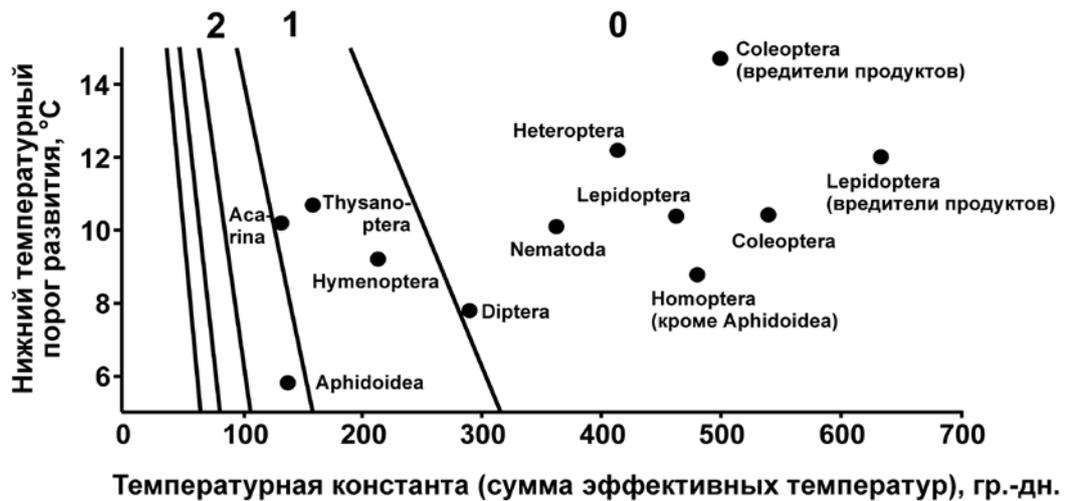
Логично предположить, что если потепление климата приводит к более раннему возобновлению активности весной, ускоренному развитию в течение лета и более позднему прекращению активности осенью и уходу на зимовку, то, по крайней мере, некоторые поливольтинные виды с факультативной зимней диапаузой могут увеличить количество ежегодных поколений (Bale et al., 2002; Мусолин, Саулич, 2012б, 2014; Knell, Thackeray, 2016). Особенно это касается видов, у которых часть популяции постоянно или только в тёплые годы даёт неполное дополнительное поколение, что

свидетельствует о том, что суммы эффективного тепла хватает для дополнительного поколения только у наиболее ранних и/или быстро развивающихся особей. При потеплении климата моновольтинный сезонный цикл у потенциально поливольтинных видов (т. е. видов с факультативной диапаузой, вольтинизм локальных популяций которых ограничен температурными условиями) позволит таким видам периодически или постоянно давать второе поколение. Такое развитие событий смоделировано, например, для короеда-типографа *Ips typographus* в Скандинавии. Сейчас этот вид в регионе почти всегда развивается только в одном поколении за год, но потепление климата, как показывают расчёты, приведёт к значительным изменениям в фенологии и сезонной динамике вида. В результате «граница бивольтинности» у *I. typographus* сдвинется примерно на 600 км к северу, и этот вид в регионе будет давать почти всегда два поколения в год (Jönsson et al., 2007, 2009; Lange et al., 2010).

Во многом похожее возрастание доли поливольтинных видов было недавно зарегистрировано в Финляндии (Pöyry et al., 2011).

Согласно этой же логике была разработана модель, которая, опираясь на средние значения нижнего температурного порога и температурной константы в разных отрядах насекомых, клещей и нематод (в исследование были включены данные по более чем 400 видов), позволила определить количество дополнительных поколений, которые будут давать беспозвоночные при потеплении климата (Yamamura, Kiritani, 1998; Kiritani, 2006, 2007). Согласно этим (во многом упрощенным) расчётам, повышение температуры на 1 °C позволит дать дополнительное полное поколение только трипсам, перепончатокрылым и клещам и два поколения — тлям, тогда как большинство других групп рассмотренных насекомых и нематод будут давать столько же полных поколений, сколько они дают и сейчас (Рисунок 1.3а). При повышении температуры на 2 °C полное дополнительное поколение будут давать ещё и чешуекрылые, полужесткокрылые, равнокрылые (за исключением тлей) и нематоды. В среднем два ежегодных дополнительных поколения будут давать в этих условиях двукрылые и перепончатокрылые, три — трипсы и клещи, четыре — тли (Рисунок 1.3б). Аналогичные результаты были получены при моделировании сезонного развития четырёх видов вредителей с использованием 20 сценариев потепления климата (Luedeling et al., 2011). Однако необходимо понимать, что не только температура, но и другие факторы (в первую очередь — длина дня и пища) имеют важное значение при контроле сезонного развития, и эти факторы тоже должны быть включены в прогностические модели (Valtonen et al., 2011; Мусолин, Саулич, 2012б).

а Дополнительные поколения при потеплении на 1 °С



б Дополнительные поколения при потеплении на 2 °С

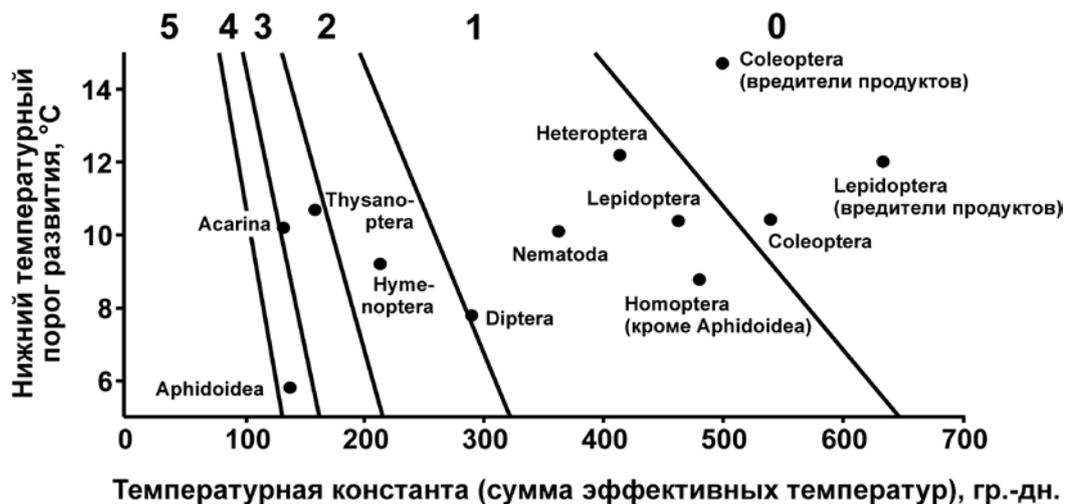


Рисунок 1.3. Влияние потепления климата на вольтинизм беспозвоночных животных (по: Yamamura, Kiritani, 1998).

а, сценарий потепления на 1 °С; **б**, сценарий потепления на 2 °С. Цифры над графиками указывают расчётное количество дополнительных ежегодных поколений, которое, согласно расчетам, могут иметь представители разных групп насекомых, клещей и нематод при соответствующем потеплении климата.

Смоделировать подобный эффект потепления климата на основе экспериментально определённых температурных норм развития насекомых проще, чем обнаружить реальное изменение количества поколений, развивающихся в сезоне. Однако анализ архивных данных показал, что вольтинизм некоторых видов всё же меняется. Так, дополнительная полная генерация в последние годы зафиксирована у листовёртки *Lobesia botrana* в Испании (Martín-Vertedor et al., 2010). Данные по

динамике и фенологии лёта 263 видов чешуекрылых в Центральной Европе с середины XIX века по настоящее время показали, что значительная часть поливольтинных видов теперь чаще дают дополнительные поколения, чем ранее, а 44 вида вообще увеличили количество ежегодных поколений в период после 1980 г. (Altermatt, 2010a).

Аналогичный эффект был показан и на японской популяции инвазионного вида — американской белой бабочке *Hyphantria cunea*. В г. Фукуи (36° с. ш. 136° в. д.) этот вид впервые был обнаружен в 1974 г. (Nakata, 1996), и до первой половины 1990-х гг. сезонный цикл этого вида был в основном бивольтинным в этом регионе (Gomi, Takeda, 1996). Однако повторное исследование 2002 г. показало, что к этому времени по крайней мере у части популяции сезонное развитие было уже тривольтинным (Gomi et al., 2007). Авторы наглядно показывают, что изменения в вольтинизме сопряжены с изменениями параметров ФПР индукции зимней диапаузы. Они происходят на фоне повышения температуры воздуха и, соответственно, аккумулируемой суммы эффективных температур относительно нижнего температурного порога развития локальной популяции *H. cunea* (Gomi et al., 2007).

Несмотря на существование выявленных и описанных выше общих трендов, понятно, что каждый вид насекомых будет реагировать на изменение климата по-своему. На формирование реакции могут влиять и факторы, которые, на первый взгляд, не должны иметь в этом вопросе первостепенное значение. Так, при анализе базы данных по фенологии 566 видов европейских чешуекрылых за более чем 150-летний период было показано, что уровень реакции на потепление климата (т. е. величина фенологического сдвига) часто зависит от типа пищи (травоядные виды или дендрофаги), широты пищевой специализации гусениц и типа жизненного цикла (вольтинизма): у питающихся травами видов чешуекрылых фенологические сдвиги периода лёта были меньше, чем у видов-дендрофагов, но при этом у первых в большей степени менялся вольтинизм (Altermatt, 2010b).

Вероятно, далеко не всегда и не для всех видов насекомых потепление климата будет благоприятно. Исследования нимфалиды *Lasiommata megera* (Nymphalidae) в Северной Европе показали, что в последние годы этот не так давно бивольтинный и массовый вид стал малочисленным и редким. Теперь все особи в популяции дают начало третьему поколению вместо формирования диапаузы. Это третье поколение не имеет достаточно времени для развития и достижения диапаузирующей стадии. Авторы называют его «суицидальным», а ситуацию — экологической ловушкой

(developmental trap; Van Dyck et al., 2014). В чем-то похожая ситуация была обнаружена и у подёнки *Baetis liebenavae* в Польше (Glazaczow et al., 2016).

Также, вероятно, для некоторых видов, развивающихся без летней диапаузы в тропических и субтропических регионах, даже незначительное потепление может быть неблагоприятным. Исследование температурных норм развития и вольтинизма поливольтинных галлиц рода *Asphondylia* (Cecidomyiidae) на юге Японии даёт основание предположить, что повышение летних температур негативно скажется на этих видах и приведёт к снижению выживания летом и сокращению количества ежегодных поколений (Yukawa et al., 2016).

1.3.5. Изменения в морфологии, физиологии и поведении

Обсуждённые выше изменения в фенологии (раздел 1.3.3) и вольтинизме (раздел 1.3.4) происходят (или будут происходить при дальнейшем потеплении климата) не только из-за смещения временных (сезонных) границ развития, но и из-за физиологических реакций и, в первую очередь, ускорения преимагинального развития и созревания имаго под прямым воздействием температуры среды. Повышение температуры не только влечёт за собой более раннее начало или возобновление развития в сезоне, но и обуславливает более высокие скорости роста и развития и, вероятно, скорости всех (или большинства) физиологических процессов, протекающих в насекомых. Однако доказать, что сейчас в природных условиях насекомые развиваются быстрее, чем они это делали раньше (т. е. до периода заметного изменения климата), чрезвычайно сложно — в первую очередь из-за того, что межгодовые вариации температурных условий значительно превышают и маскируют тренд на повышение температуры из-за потепления климата (IPCC, 2013). Не проще выявить и другие физиологические, морфологические или поведенческие реакции биоты на потепление, хотя ясно, что все они имеют место (Helmuth et al., 2005). Ситуация усложняется тем, что даже у пойкилотермных организмов динамика изменения температуры тела не всегда в высокой степени скоррелирована с динамикой температуры воздуха (наиболее часто анализируемого климатического параметра) (Helmuth et al., 2010).

На основе анализа данных было высказано предположение, что многие особенности поведения дающих периодические вспышки массового размножения насекомых-вредителей изменятся (интенсифицируются) под влиянием дальнейшего потепления климата, что повлечёт за собой серьёзные экологические и хозяйственные

последствия (Logan et al., 2003). Недавно это было показано на примере изменения ареала и динамики численности у пядениц *Operophtera brumata* и *Epirrita autumnata* (Geometridae) в Фенноскандии (Jepsen et al., 2008).

Хорошо известно, что существует функциональная зависимость между размерами тела, длительностью развития и температурой у животных (Chown, Nicolson, 2004). В нескольких проведённых к настоящему времени исследованиях было показано, что на фоне текущего потепления климата происходит уменьшение размеров тела у животных, и это рассматривается как реакция именно на повышение температуры (например, у птиц — см.: Yom-Tov et al., 2006; Teplitsky et al., 2008; Yom-Tov, Geffen, 2011; Mason et al., 2014). В других случаях наблюдали обратную реакцию (Chamaillé-Jammes et al., 2006; Tryjanowski et al., 2006; Baar et al., 2017). Исследование 52 популяций 22 видов хищных позвоночных животных показало, что только у шести популяций трёх видов (*Mustela erminea*, *M. vison* и *M. frenata*; Mustelidae) есть статистически значимый тренд изменения размера тела (в трёх популяциях увеличение, в трёх — уменьшение размера), причём даже в пределах одного вида (*M. erminea*), но в разных географических зонах реакции разнятся (Meiri et al., 2009).

Реакции пойкилотермных животных на потепление должны быть выражены сильнее, чем у гомойотермных — в силу бóльшей зависимости их роста и развития от температуры. Более чем 80% исследований показывают, что повышение температуры ведёт к уменьшению размера насекомых (Atkinson, 1994). Недавнее исследование музейных коллекций на юге США показало, что за период с 1928 г. по 1988 г. средний размер тела имаго населяющих ручьи водных жуков *Gyretes sinuatus* (Gyrinidae) не уменьшился, а, наоборот, увеличился (на 8%), в то время как отношение длины тела к его ширине (относительное удлинение) увеличилось на 6%. Однако противоречия здесь нет, т. к. район исследований относится к тем немногим регионам планеты, где сейчас происходит не потепление, а похолодание. Понижение среднегодовых температур статистически значимо связано с увеличением размера и пропорции тела жуков (Babin-Fenske et al., 2008).

Известно, что у медленно развивающегося арктического паука *Pardosa glacialis* (Lycosidae) ярко выражен половой диморфизм (самки крупнее самцов). Исследование в Гренландии показало, что связанное с потеплением более раннее таяние снега приводит к увеличению разницы по размерам между полами, т. к. самки растут интенсивнее (Нøуе et al., 2009).

Более позднее сезонное понижение температуры и наступление осени позволяет пойкилотермным организмам дольше быть активными. Чтобы полностью использовать

эту сезонную возможность, поливольтинным видам необходимо сокращение порога фотопериодической реакция (ФПР) индукции факультативной диапаузы (см. главу 3). Такое изменение было показано, например, у американской белой бабочки *Hyphantria cunea* (Arctiidae) в Японии (Gomi et al., 2007). Фотопериодическую реакцию индукции факультативной диапаузы у этого вида в г. Фукуи определяли в 1995 и в 2002 гг. Сравнение результатов показало, что с 1995 г. по 2002 г. линия ФПР при 25 °С сместилась, и её порог понизился на 14 мин. Это привело к более поздней индукции диапаузы и к изменению вольтинизма популяции с преимущественно бивольтинизма к преимущественно тривольтинизму (Gomi et al., 2007).

Самое подробное к настоящему времени исследование по этой проблеме было проведено с комаром *Wyeomyia smithii* (Culicidae), сезонное развитие и фотопериодизм которого чрезвычайно подробно изучены в Северной Америке. Фотопериодические реакции у многих популяций этого вида очень точно определяли с 1972 по 1996 г. Сравнение порогов ФПР между 1972 и 1996 г. оказалось возможным для семи популяций и показало, что во всех семи случаях пороги 1996 г. оказались ниже, чем в 1972 г. Средняя разница в парах составила $14,8 \pm 4,4$ мин (статистически значимая разница; Bradshaw, Holzapfel, 2001). Кроме того, для каждой популяции была определена её широта, скорректированная с учётом высотности (altitude-corrected latitude), определена зависимость порога ФПР индукции диапаузы от географической широты популяции и проведён ковариационный анализ. Он показал, что линия географического тренда более поздних порогов ФПР (1996 г.) имеет более острый угол наклона, чем линия более ранних порогов ФПР (1972 г.) (Рисунок 1.4), что свидетельствует о том, что сдвиг к более коротким («южным») порогам со временем усилился больше в северных широтах. Результаты показали, что на широте 50° с. ш. критический порог понизился с 15 ч 47 мин (в 1972 г.) до 15 ч 11 мин (в 1996 г.). Это соответствует девятидневной задержке в формировании диапаузы осенью. Поскольку эти эксперименты проводили в идентичных и строго контролируемых условиях, был сделан вывод о том, что полученные различия свидетельствуют о генетических изменениях в ФПР индукции диапаузы, вероятно, связанных с изменением климата (Bradshaw, Holzapfel, 2001, 2008). Также сделан вывод о том, что генетические изменения такого уровня могут происходить очень быстро (в другом эксперименте они были отмечены уже через 5 лет; Bradshaw, Holzapfel, 2001). Подчёркивается, что все известные к настоящему времени генетические изменения в ответ на текущее потепление климата отражают селекцию, связанную с оптимизацией времени наступления тех или иных сезонных событий (фенофаз, возобновление активности,

сезонный покой и т.п.), и ни в одном случае не было показано, что генетические изменения затрагивают температурные оптимумы физиологических процессов и реакций, устойчивость к высоким температурам и т.п. (Bradshaw, Holzapfel, 2008).



Рисунок 1.4. Изменение величины критического фотопериода у комара *Wyeomyia smithii* между 1972 и 1996 г. (по: Bradshaw, Holzapfel, 2001).

Упомянутый выше вывод о том, что генетические изменения, касающиеся ФПР индукции диапаузы, могут происходить очень быстро (Bradshaw, Holzapfel, 2001), получил подтверждение в работе, определившей изменения в ФПР индукции диапаузы биологического агента по борьбе с тамариксом в США — интродуцированного листоеда *Diorhabda carinulata* (Chrysomelidae). За 7 лет с момента интродукции жуков критическая длина дня их ФПР сократилась настолько, что дала локальной популяции 16 дополнительных дней для питания на тамариксе и репродукции (Bean et al., 2012).

Исследование хромосом в 26 популяциях *Drosophila subobscura* (Drosophilidae) и сравнение результатов с данными более ранних сборов в этих же популяциях (в среднем 24 года назад), а также анализ погодных данных в местах их обитания показали, что особи 22 популяций оказались в настоящее время в более тёплых условиях. При этом у 21 из них повысилась частота генотипических характеристик, типичных для популяций более тёплого климата, что свидетельствует не только о генетических реакциях на потепление климата, но и о глобальности этого процесса (Balanyá et al., 2006, 2007). В целом аналогичная реакция была показана и на растениях (Jump et al., 2008).

В тропиках и субтропиках даже незначительное повышение температуры летом может оказать сильное негативное влияние на физиологические процессы и — как следствие — на физическое состояние, репродукцию и выживание на индивидуальном и популяционном уровнях некоторых видов. Такая реакция была показана на примерах тли *Myzus varians* (Aphididae) на Тайване (Chiu et al., 2012), тли *Sipha flava* (Aphididae) в Бразилии (Aquad et al., 2012), псевдоскорпиона *Cordylochernes scorpioides* (Chernetidae) в Панаме (Zeh et al., 2012) и галлиц рода *Asphondylia* (Cecidomyiidae) на юге Японии (Yukawa et al., 2016).

1.3.6. Изменения во взаимоотношениях с другими видами в сообществе

Рассмотренные выше реакции на изменение климата (и в первую очередь — изменения в распространении, фенологии и физиологических реакциях) будут видоспецифичными. Однако поскольку виды существуют не изолированно, а направление и сила реакции будут разными между видами даже в ответ на одни и те же изменения в среде, то во многих случаях взаимоотношения между видами в сообществах будут нарушены (Donnelly et al., 2011; Мусолин, Саулич, 2012б; Russell et al., 2012). Более того, взаимоотношения между видами в сообществах в определённых случаях могут кардинально изменить реакции отдельных видов на изменение климата (Gilman et al., 2010).

Исследований, охватывающих реакции на потепление климата не одного вида, а сообщества или нескольких взаимодействующих видов, очень мало. В одном из таких исследований Дэвис (Davis et al., 1998a,b) с соавторами изучали три вида дрозофилы (*Drosophila melanogaster*, *D. subobscura* и *D. simulans*, Drosophilidae) вместе с паразитоидом (*Leptopilina boulardi*, Figitidae) — вместе и в разных комбинациях — в лабораторном микрокосме, в разных частях которого температура поддерживалась в пределах от 15 до 30 °С. Включение паразитоида в экспериментальную систему влияло не только на численность, но и на распределение и конкурентные взаимоотношения между видами дрозофилы — они отличались от того распределения, которое складывалось при отсутствии паразитоида. В результате сделан вывод о том, что потепление может привести к неожиданным изменениям в распространении и численности отдельных видов насекомых, особенно если виды взаимодействуют между собой и имеют способность перемещаться в пространстве на значительные расстояния. Сами по себе два последних фактора (межвидовые взаимоотношения и способность перемещаться) могут влиять на распространение и

численность видов. По современным ареалам видов трудно судить о том, как эти ареалы изменятся при изменении климата. Авторы подчёркивают особую комплексность и сложность взаимоотношений между видами и важность обратных связей (Davis et al., 1998a,b).

Математическая модель, разработанная Скёрвином с соавторами (Skirvin et al., 1997), симулирует динамику ряда популяционных параметров тли *Sitobion avenae* (Aphididae) и хищной коровки *Coccinella septempunctata* (Coccinellidae) как по отдельности, так и в условиях сосуществования этих двух видов. Было протестировано девять температурных режимов, в том числе имитирующих потепление. Модель предсказывает, что потепление вызовет снижение численности тлей и в меньшей степени — коровок. Эффект присутствия коровок, проявляющийся в подавлении численности тлей, должен наиболее ярко проявиться в условиях наиболее значительного потепления.

В полевом исследовании в США манипулировали температурой, составом атмосферы и осадками и определяли, как такие манипуляции могут повлиять на энтомофауну заброшенного поля (Villalpando et al., 2009). Из всех трёх перечисленных экологических факторов на состав энтомофауны сильнее всего влияла температура. Нагревание статистически значимо повышало встречаемость трипсов, но уменьшало разнообразие и равномерность представленных морфовидов. При повышении температуры у небольшого количества доминирующих видов встречаемость повысилась, тогда как у других видов она понизилась. Сделан вывод о том, что потепление климата может изменить структуру сообществ насекомых преимущественно через влияние на наиболее чувствительные и, таким образом, наиболее быстро и сильно реагирующие виды (Villalpando et al., 2009).

Совершенно другой подход был использован в исследовании, проведённом в Австралии. Качественный и количественный состав фауны членистоногих-консортов акации *Acacia falcata* определяли вдоль протяжённого широтного градиента (от 35,9° ю. ш. до 25,7° ю. ш., всего 1150 км), полагая, что численность (обилие) и биомасса членистоногих увеличатся при продвижении из зоны умеренного климата к тропикам, и это в некоторой степени может соответствовать потенциальной реакции сообщества членистоногих на ожидаемое потепление климата. Однако при рассмотрении результатов по группам питания никакого устойчивого тренда изменения численности зафиксировано не было. Слабую широтную зависимость демонстрировала биомасса хищников (снижение от тропиков к умеренной зоне), но по другим группам такой реакции зафиксировано не было. Высказано предположение, что

потенциальное смещение климатических зон, возможно, не вызовет ощутимого изменения структуры сообществ на уровне групп питания, хотя смена структуры внутри этих групп несомненно ожидаема (Andrew, Hughes, 2005a).

Множество исследований показало, что потепление климата вызывает смещение фенофаз на более ранние сроки у многих, хотя и не всех, видов животных и растений (см. раздел 1.3.3; Bale et al., 2002; Harrington et al., 2007; Musolin, 2007; Parmesan, 2006, 2007; Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003; Мусолин, Саулич, 2012б). Если смещения фенофаз у видов в экосистеме неравные, это может грозить потерей временной синхронизации между разными видами и трофическими уровнями, т. е. между представителями одного вида, их пищевым ресурсом и/или хищниками и паразитами. Чтобы выжить, потребители должны адаптироваться к фенологическому сдвигу предыдущего трофического уровня (своего пищевого ресурса). При этом более низкий трофический уровень может использовать эту появившуюся асинхронность для ухода от пресса со стороны более высокого трофического уровня (Visser, Both, 2005; Visser et al., 2006; Van Asch, Visser, 2007; Møller et al., 2008; Both et al., 2009; Robinet, Roques, 2010). Эта проблема была исследована на примере трофической цепи: дуб (*Quercus robur* [Fagaceae]) — листогрызущие чешуекрылые (*Tortrix viridana* [Tortricidae] и *Operophtera brumata* [Geometridae]) — насекомоядные птицы (*Cyanistes caeruleus*, *Parus major*, *Parus ater* [Paridae] и *Ficedula pyroleuca* [Muscicapidae]) и хищник (*Accipiter nisus* [Accipitridae]). Фенологические данные за 1988–2005 гг. показывают, что распускание почек дуба сместилось на более ранние сроки в среднем на 0,17 дней в год (статистически незначимо), тогда как за период 1985–2005 гг. пик численности филлофагов и вылупления птенцов у четырёх видов насекомоядных птиц сдвинулись на более ранние сроки в среднем на 0,75 дней в год и 0,36–0,5 дней в год соответственно. Сроки вылупления птенцов хищника не изменились за период 1985–2004 гг. (Both et al., 2009). Даты пиков численности филлофагов скоррелированы с датами распускания почек дуба, как и даты вылупления птенцов насекомоядных птиц — с датами пика биомассы гусениц, однако реакции потребителей были слабее реакций пищи/жертвы. Реакция хищника тоже была слабее реакции насекомоядных птиц, но даты вылупления птенцов хищника не были скоррелированы с датами максимальной доступности насекомоядных птиц. В результате синхронность между потребностью в пище и её доступностью ухудшается с течением времени как для насекомоядных птиц, так и для хищника. Потеря синхронности может иллюстрировать как неспособность более высоких трофических уровней полностью адаптироваться к потеплению климата, так и попытку насекомоядных птиц выйти из-под пресса

хищников. В более общем виде это исследование показывает, насколько реакции сообщества сложнее реакций отдельных входящих в него видов (Both et al., 2009).

Исследование нимфалиды *Euphydryas aurinia* (Nymphalidae) и её паразита-наездника *Cotesia bignellii* (Braconidae) в имитированных условиях потепления климата в Англии показали, что повышение температуры значимо влияло на сроки развития хозяина, но не паразита. Однако этой разницы в реакции было недостаточно, чтобы десинхронизировать развитие паразита с развитием его хозяина (Klarwijk et al., 2010).

Анализ 30 симуляционных моделей влияния потепления климата на ареалы позвоночных животных (2 954 вида амфибий, птиц и млекопитающих) в Северной и Южной Америке показал, что 80% моделей предсказывают потери как минимум 10% фауны позвоночных животных на локальном уровне даже при сценарии умеренного потепления. Наиболее массовые потери следует ожидать в тундре, Центральной Америке и в Андах, где в некоторых районах до 90% фауны претерпят изменения (Lawler et al., 2009).

Высказано предположение, что изменения в сообществах будут масштабнее и драматичнее в тропиках, чем в умеренном климате (Sheldon et al., 2011), однако существует и противоположное мнение (Walters et al., 2012).

Широкомасштабный мета-анализ охватил более 25 500 единиц фенологических данных по 726 сухопутным и водным таксонам в Великобритании и показал, что фенологические сдвиги встречаются очень часто и во многих случаях различаются по своим масштабам между трофическими уровнями. При сохранении этой тенденции следует ожидать серьёзного разбалансирования связей в экосистемах и нарушения синхронности между фенологическими фазами и экологическими процессами (Thackeray et al., 2010), что может угрожать полноценному выполнению экосистемами своих функций (Knell, Thackeray, 2016; Thackeray et al., 2016).

1.4. Негативное влияние изменения климата на насекомых

Как можно судить по приведённым выше данным, многие виды насекомых умеренного климата получают те или иные преимущества от повышения температуры как основного компонента современного изменения климата: весеннее развитие сдвинется на более ранние сроки, осеннее прекращение вегетации растений и развития насекомых отодвинется на более поздние сроки, у некоторых видов появится возможность увеличить количество ежегодных поколений и т. д. (Deutsch et al., 2008; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б). Тем не менее ряд экспериментов показывает,

что ситуация может быть не такой прямолинейной. Например, выраженные задержки личиночного развития *Nezara viridula*, меньший размер, ослабленное физическое состояние окрылившихся имаго, укороченная продолжительность их жизни в жаркий сезон (Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010; см. главы 6 и 7) дают основания предположить, что повышенные температуры будут благоприятны далеко не всегда. Как было указано выше, негативное влияние потепления на биоту было показано или смоделировано в нескольких исследованиях. Так, Ньюман (Newman, 2005) спрогнозировал, что к концу XXI века значительно снизится численность злаковых тлей на юге Великобритании, и это произойдёт в основном под влиянием изменений в режиме температуры и атмосферных осадков. Показано также, что повышенные температуры, связанные с изменением климата, приводят к физиологическому стрессу и снижению реализованного репродуктивного потенциала у листоеда *Chrysomela aeneicollis* (Dahlhoff et al., 2008), продуктивности риса (Peng et al., 2004), показателей роста деревьев в зоне умеренного климата (Jump et al., 2006) и в тропиках (Feeley et al., 2007). Ожидается, что потепление климата может оказать заметное влияние на фитнес отдельных видов или экологических групп, и такое влияние будет закономерно различным в разных географических широтах (Deutsch et al., 2008). Как показали эксперименты со щитником *N. viridula* (см. главы 6 и 7), вызванное потеплением угнетение развития насекомых может быть не только опосредованным (через изменения в режиме осадков или влияние на растения-хозяев, как это предполагалось ранее — см. Newman, 2005; Feeley et al., 2007), но и прямым воздействием температуры на насекомых (или, вероятно, на систему насекомое–симбионты). Насколько, как именно и как быстро насекомые смогут адаптироваться к меняющимся условиям, остаётся неясным.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Введение

При исследовании сезонных адаптаций и механизмов контроля сезонного развития щитников было использовано несколько разных экспериментальных методов и подходов, которые кратко описаны в этой главе. Экспериментальные методы включали работу в лаборатории с рядом щитников, распространённых в России и Японии. Кроме лабораторных методов были применены методики работы в квазиприродных условиях, позволяющие точнее определить механизмы, участвующие в контроле сезонного развития насекомых. Для исследования потенциального влияния изменения климата на щитников были разработаны и применены специальные оригинальные методики. Обследования в природе позволили собрать данные для анализа динамики северной границы ареала щитника *Nezara viridula* в центральной Японии. Наконец, для исследования бактериальных симбионтов этого же вида были применены специальные лабораторные микробиологические методики. Также была создана специальная база данных по сезонным адаптациям полужесткокрылых, из которой были извлечены сведения о щитниках. Полученные собственные оригинальные лабораторные и полевые данные в совокупности с литературными сведениями о сезонном развитии щитников легли в основу приведённого в диссертации анализа. Использованные виды щитников и основные методы кратко описаны в этой главе. Полностью применённые методики изложены в оригинальных публикациях, ссылки на которые приведены в соответствующих разделах диссертации.

2.2. Основные виды щитников (*Pentatomoidea*), использованные в исследовании

2.2.1. Итальянский щитник *Graphosoma lineatum* L. (*Pentatomidae*)

Итальянский щитник *Graphosoma lineatum* L. (Рисунок 2.1а) — массовый для средней полосы России и широко распространённый в Палеарктике настоящий щитник (Пучков, 1961б, 1987; Асанова, Исаков, 1977; Hawkins, 2003; Rider, 2006а и др.). Предпочитает луговые ассоциации, опушки, разреженные колки, речные долины

(Петрова, 1980). Зимует на стадии имаго под опавшими листьями в лесах, парках, реже на опушках. Весной перезимовавшие имаго появляются немного позже других щитников — в лесостепи это происходит во второй половине мая (Пучков, 1961б). В это время взрослые клопы чаще встречаются на деревьях и кустарниках, где питаются на молодых побегах. На древесной растительности вид задерживается недолго и постепенно переселяется на зонтичные, которые и являются его основными кормовыми растениями. Наиболее часто личинки и имаго встречаются на *Conium maculatum*, *Pastinaca sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sibiricum* и др. Из культивируемых растений пищевыми объектами этого щитника могут быть пастернак, петрушка, морковь, укроп кориандр и другие зонтичные (Пучков, 1961б, 1987; Заяц, 1971). Личинки и молодые имаго питаются преимущественно на генеративных органах, повреждая цветы и семена на всех стадиях их созревания.

Спаривание начинается с начала июня и может носить массовый характер ещё до переселения на зонтичные. Самки откладывают яйца с середины июня на листья, стебли и соцветия. Откладка яиц в лесостепной зоне продолжается всё лето. Лишь ко второй половине августа численность перезимовавших имаго снижается, причём многие из них погибают, не отложив всех яиц.

Эмбриональное развитие занимает 8–10 дней. Личинки в течение первого возраста держатся вместе на пустых кладках, а затем расползаются по растению, чаще всего в зонтик. Личиночное развитие длится до 50–60 дней (Пучков, 1961б), хотя нередко и значительно меньше (Мусолин, Саулич, 1995). Первые молодые клопы окрыляются в конце июля, но массово имаго появляются в августе. Молодые имаго питаются на семенах зонтичных. Иногда их можно встретить и на других растениях (например, на ягодах). Их уход на зимовку начинается с середины сентября.

Graphosoma lineatum как объект использован в следующих работах: Musolin, Saulich, 2001, 2017; Мусолин, Саулич, 2012а; Саулич, Мусолин, 2011б, 2014б; Saulich, Musolin, 2017.

2.2.2. Зелёный древесный щитник *Palomena prasina* L. (Pentatomidae)

Зелёный древесный щитник *Palomena prasina* L. (Рисунок 2.1б) распространён в лесостепной и лесной зонах Палеарктики (Rider, 2006а). Это широкий полифаг: он развивается на более чем 100 видах растений (в том числе травянистых, некоторых огородных культурах), может питаться на древесных (клён, ясень, берёза, вяз) и

кустарниковых породах (ольха, калина, карагана, лещина и др.; Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961б, 1987; Асанова, Исаков, 1977 и др.).



Рисунок 2.1. Основные экспериментальные объекты исследования.

а, *Graphosoma lineatum* (фото: W. Müller); **б**, *Palomena prasina* (фото: M. Auer); **в**, *Picromerus bidens* (фото: W. Müller); **г**, *Podisus maculiventris* (фото: T. Murray); **д**, *Nezara viridula* (репродуктивно-активная особь [слева] и диапаузирующая [справа], фото: Д.Л. Мусолин); **е**, *Coptosoma scutellatum* (фото: M. Auer) (источники фотографий: **а**, **б**, **в**, **е**, <http://www.koleopterologie.de/heteroptera/>; **г**, <http://bugguide.net/node/view/74639/bgpage>).

Личинки младших возрастов сосут в основном вегетативные части растений, а личинки старших возрастов и имаго развиваются на генеративных частях. Щитник может наносить значительный вред лещине и некоторым другим видам растений.

Palomena prasina зимует на имагинальной стадии в лесной подстилке. В лесостепной зоне перезимовавшие клопы активизируются и перелетают в открытые и прогреваемые биотопы в середине мая, спариваются, а уже через 2–3 недели самки приступают к яйцекладке. Яйцекладка растянута до середины или конца июля; к этому времени большинство перезимовавших клопов погибает.

Яйца развиваются 7–8 дней. Личиночная стадия длится около двух месяцев, но может затягиваться, как указывает Пучков (1961б), даже до трёх месяцев. Массовый вылет имаго в лесостепной зоне обычно приходится на первую половину августа.

Palomena prasina как объект использован в следующих работах: Musolin, Saulich, 1999, 2017; Мусолин, Саулич, 2014; Саулич, Мусолин, 2007а, 2014б; Saulich, Musolin, 2017.

2.2.3. Двухзубчатый щитник *Picromerus bidens* (L.) (Pentatomidae)

Двухзубчатый щитник *Picromerus bidens* L. (Рисунок 2.1в). Ареал вида очень широк. В Палеарктике он распространён от примерно 64° с. ш. на севере до севера Африки на юге и от Ирландии на западе до Сибири и Китая на востоке (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961; Larivière, Laroche, 1989; Rider et al., 2006а и др.). В Северной Америке известно более 180 мест, где этот вид был зарегистрирован (Larivière, Laroche, 1989). Считается, что на этот континент *P. bidens* был завезён непреднамеренно и, вероятно, это могло произойти на эмбриональной стадии при ввозе живых растений или инвентаря (Javahery, 1986; Larivière, Laroche, 1989). Вид успешно акклиматизировался в Новом Свете.

Picromerus bidens предпочитает лесные станции, хотя может встречаться и на хорошо прогреваемых солнцем лесных опушках или в садах (Larivière, Laroche, 1989 и др.). В большей степени связан с листовыми древесными породами, чем с хвойными. Среди предпочитаемых растений — ольха, берёза, бук, тополь, дуб, ива, липа, лещина, малина, можжевельник. В Северной Америке список таких видов тоже обширен и включает более 50 видов высших растений (Larivière, Laroche, 1989).

Двухзубчатый щитник — хищник-полифаг. Его пищевыми объектами являются личинки, значительно реже — имеющие мягкие покровы куколки или имаго

разнообразных насекомых — всего не менее 250 видов (Пучков, 1961а, 1961б; Larivière, Laroche, 1989; De Clerq, 2000; Rider et al., 2006а).

В I возрасте, как и у большинства других хищных полужесткокрылых, личинки пикромеруса употребляют в пищу только воду или сок растений. Со II возраста они начинают охотиться сначала на мелких, а затем и на крупных насекомых. Личинки часто нападают группой, в которой могут быть особи разных возрастов.

Принято считать, что сезонное развитие вида — моновольтинное с облигатной эмбриональной диапаузой (Пучков, 1961б; Javahery, 1986; Larivière, Laroche, 1989 и др.). Выход личинок из перезимовавших яиц в условиях лесостепи происходит с начала мая и длится около месяца (Пучков, 1961а,б). Личинки I возраста держатся группами на нижней стороне листьев недалеко от поверхности земли. Со II возраста они постепенно переходят к одиночному образу жизни, хотя могут охотиться и группами. Личинки активно питаются и растут 40–60 дней. В южных районах первые молодые имаго появляются уже в начале июня (Пучков, 1961б); окрыление заканчивается к середине июля. Молодые имаго усиленно питаются и лишь в августе приступают к спариванию, которое может повторяться многократно. Самки начинают откладывать яйца с начала сентября, а уже в конце этого месяца в природе отмечали гибель имаго, хотя яйцекладущих самок встречали и в начале октября (Пучков, 1961б). Отложенные осенью яйца зимуют. Весной из них отрождаются личинки. Однако ряд находок и литературных указаний свидетельствует о том, что возможны и модификации изложенного сезонного цикла (Leston, 1955 и др.).

Picromerus bidens как объект использован в следующих работах: Musolin, Saulich, 2000, 2017; Мусолин, Саулич, 2014; Саулич, Мусолин, 2007а, 2011б, 2014б; Saulich, Musolin, 2017.

2.2.4. Подизус *Podisus maculiventris* (Say) (Pentatomidae)

Подизус *Podisus maculiventris* (Say) (Рисунок 2.1а) — эндемик Северной Америки. Распространен он на территории континента от юго-востока Канады (Квебек) до юго-востока США (Флорида). Заселяет разнообразные биотопы и играет большую роль в регуляции численности многих лесных, садовых и сельскохозяйственных вредителей (Greenstone et al., 2010). Является полифагом. Среди его жертв известно как минимум 75 видов насекомых из 41 семейства 8 отрядов (McPherson, 1982). В Канаде, в центральной и северной частях США подизус имеет два поколения в год, южнее — до четырёх, в теплых регионах на юге континента клопы активны круглый год (Mukerji,

Le Roux, 1965; Warren, Wallis, 1971; Richman, Mead, 1980). Зимуют имаго в лесной подстилке, под камнями, под корой деревьев и в других защищенных местах.

В Европу подизус был впервые интродуцирован в 1930-е гг., сначала во Францию, позже в Германию. Однако дальнейшие работы были прекращены из-за начала Второй мировой войны. Вновь изучение подизуса в Европе возобновилось лишь в 1974 г., когда лабораторная культура хищника была завезена из США в СССР. Эти насекомые были размножены и переданы в различные учреждения страны с целью изучения их массового разведения. В 1979 г. подизус был повторно интродуцирован в нашу страну из полевой популяции штата Миссури (США, 38° с. ш.) (Ижевский, Зискинд, 1981).

Podisus maculiventris как объект использован в следующих работах: Саулич, Мусолин, 2007а, 2011а,б, 2014; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017.

2.2.5. Незара зелёная *Nezara viridula* (L.) (Pentatomidae)

Незара зелёная *Nezara viridula* (L.) (Рисунок 2.1б) имеет обширный и постоянно расширяющийся ареал. Считается, что этот вид возник в Эфиопском регионе Африки (Hokkanen, 1986; Jones, 1988; Kavar et al., 2006) и расселился сначала в Азию и сравнительно недавно — в Европу и Америку (Kavar et al., 2006; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017). Сейчас он широко распространён в тропических и субтропических регионах Евразии, Африки, Австралии, Северной и Южной Америки (Yukawa, Kiritani, 1965; Todd, 1989; McPherson, McPherson, 2000; Panizzi et al., 2000; Musolin, 2007; Ferrari et al., 2010; Panizzi, Lucini, 2016; Esquivel et al., 2017). Незара — широкий полифаг, питающийся более чем 150 видами из более чем 30 семейств растений (Todd, 1989; Esquivel et al., 2017), и серьёзный вредитель сельского хозяйства, повреждающий сою, рис, томаты, кукурузу, хлопчатник и многие другие культуры (Todd, 1989; McPherson, McPherson, 2000; Panizzi et al., 2000; Panizzi, Lucini, 2016; Esquivel et al., 2017). *Nezara viridula* даёт 3–4 поколения в год (Numata, Nakamura, 2002; Musolin, 2007; Esquivel et al., 2017).

Nezara viridula как объект использован в следующих работах: Musolin, Numata, 2003а,б, 2004; Musolin, Fujisaki, 2006; Саулич, Мусолин, 2007а, 2011б, 2014б; Musolin, 2007, 2012; Musolin et al., 2007, 2010, 2011; Tougou et al., 2009; Takeda et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2011, 2012а,б, 2014; Tada et al., 2011; Kikuchi et al., 2016; Esquivel et al., 2017; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017.

2.2.6. Мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål) (Pentatomidae)

Мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål) — крупный настоящий щитник с естественным азиатским ареалом (Китай, Япония, Корея, Мьянма (Бирма), Тайвань и Вьетнам (Lee et al., 2013; Hays et al., 2014, 2015; Lee, 2015; Митюшев, 2016; Проценко и др., 2016; Hamilton et al., 2017; Musolin et al., 2017). С активизацией международной торговли и туризма вид расширил свой ареал. Первая публикация о нахождении *H. halys* в США появилась в 2003 г., хотя вероятно, вид начал акклиматизироваться в Северной Америке по крайней мере с 1996 г. (Hoebeke, Carter, 2003). С тех пор мраморный клоп активно и быстро распространяется по США: сейчас он зарегистрирован уже в более чем 40 штатах и становится в некоторых из них серьёзным вредителем (Hamilton et al., 2017).

В Европе *H. halys* впервые был зарегистрирован в Швейцарии в 2007 г., хотя, скорее всего, жил в этой стране и в соседнем Лихтенштейне с 2004 г. К настоящему времени мраморный клоп найден не менее чем в 9 странах Европы (Hamilton et al., 2017).

В 2014 г. вид был впервые обнаружен в России в г. Сочи (Митюшев, 2016). При этом было неясно, завезён ли мраморный клоп в Сочи с посадочным материалом (который в больших масштабах и практически без фитосанитарного контроля привозили в Сочи во время строительства объектов Зимних Олимпийских игр 2014 г.) или он прилетел сам, расширяя свой вторичный ареал в Европе (Проценко и др., 2016; Musolin et al., 2017).

Мраморный клоп — широкий полифаг, питающийся более чем 120 видами растений. Представляет огромную опасность для сельского хозяйства, плодоводства и овощеводства Европы и Северной Америке (Hamilton et al., 2017). Поливольтинный вид; на большей части своего естественного ареала даёт 1–2 поколений в год (указание о 6 поколениях скорее всего является ошибкой; Hamilton et al., 2017; Musolin et al., 2017).

Halyomorpha halys как объект использован в следующих работах: Проценко и др., 2016; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017.

2.2.7. Клеверный клоп *Coptosoma scutellatum* (Geoffroy) (Plataspidae)

Клеверный клоп *Coptosoma scutellatum* Geoffroy (Рисунок 2.1e) — полушаровидный щитник с евроазиатским ареалом (Davidová-Vilímová, 2006). Вид

трофически связан с бобовыми, преимущественно многолетними: ракитник, дрок, карагана, люцерна, стальник, клевер, эспарцет, донник и др. (Пучков 1962, 1972; Davidová-Vilímová, 2006 и др.).

Сезонный цикл очень необычен для щитников. Зимует в фазе личинки III–IV возраста под засохшими кормовыми растениями в верхних слоях подстилки. С наступлением устойчивого тёплого периода личинки выползают на молодые побеги бобовых и начинают их сосать. Личинки по мере роста поднимаются по стеблю растения выше, а закончив питание, снова спускаются на землю (Пучков, 1961б). Имаго питаются так же, как и личинки. Яйцекладка начинается в первой половине июня. Самка откладывает несколько яиц аккуратной кладкой в виде колоса на нижнюю поверхность листьев в нижнем или среднем ярусе травостоя. Имаго живут до августа, а некоторые особи — до сентября. Но в конце июня отмечается снижение их численности (Пучков, 1961б).

Coptosoma scutellatum как объект использован в следующих работах: Саулич, Мусолин, 2014а; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017.

2.3. Основные методы исследования

2.3.1. Лабораторные исследования экофизиологических адаптаций

Экофизиологические адаптации, как и все базовые параметры развития насекомых, в первую очередь изучают в лабораторных условиях. Обычно для этого используют термостаты или инкубаторы разных моделей, которые позволяют обеспечить постоянные условия — прежде всего температуру, освещение и влажность. Базовые подходы к созданию лабораторного оборудования для экофизиологических экспериментов были сформулированы Н.И. Горышиным (1966). В последние несколько десятилетий инкубаторы и термостатированные камеры выпускаются промышленностью, иногда малыми сериями или под заказ лабораторий (см. ниже). В экспериментах с *G. lineatum*, *P. prasina*, *P. bidens*, *P. maculiventris* и *C. scutellatum*, проведённых в Лаборатории энтомологии СПбГУ на базе заповедника «Лес на Ворскле» («Белогорье», Белгородская область) были использованы оригинальные инкубаторы с программным управлением (Горышин, 1966; Браун, Горышин, 1978, 1980, 1984). В экспериментах с *N. viridula*, проведённых на кафедре биогеографических наук Университета города Осаки (Osaka City University, Осака, Япония), в отделе агроэкологических наук Национального сельскохозяйственного

исследовательского центра в регионе Хоккайдо (National Agricultural Research Center for Hokkaido Region, Саппоро, Япония) и в лаборатории экологии насекомых Киотского университета (Kyoto University, Киото, Япония) были использованы промышленные инкубаторы разных моделей (преимущественно — NK Systems, Осака, Япония; Рисунок 2.2).



Рисунок 2.2. Экспериментальные термостатированные камеры и инкубаторы NK Systems, использованные в лабораторных исследованиях.

а, однокамерный инкубатор; **б**, многокамерный инкубатор; **в**, отдельная камера многокамерного инкубатора.

В базовых экспериментальных исследованиях при выращивании насекомых обычно задают постоянную длину дня, которую описывают формулой $L:D N_1:N_2$, где L — это фотофаза (период освещения, light period, аналог естественного светового дня в природе) продолжительностью N_1 (в часах), D — скотофаза (период темноты, darkness period, аналог естественной ночи в природе) продолжительностью N_2 (в часах). Так, длинный день продолжительностью 16 ч (фотофаза 16 ч, скотофаза 8 ч) обозначается обычно как режим $L:D 16:8$. В специальных экспериментах длина дня может быть не постоянной, а изменяющейся день ото дня или по особому протоколу. Непостоянной может быть и заданная интенсивность освещения или общий период цикла (несуточный вместо 24-часового).

Мелких насекомых обычно выращивают в чашках Петри, крупных — в более объёмных пластиковых прозрачных контейнерах, обязательно с вентиляционными отверстиями для аэрации (Рисунок 2.3).



Рисунок 2.3. Выращивание *Nezara viridula* в лабораторных экспериментах.

а, кладки яиц; **б**, личинки II возраста; **в**, **г**, личинки III, IV и V возрастов; **д**, имаго; **е**, имаго во время спаривания и отложенная кладка яиц.

Результаты оригинальных лабораторных исследований длительности развития, индукции и терминации диапаузы, динамики изменения окраски и т.д. приведены в следующих работах: Musolin, Saulich, 1999, 2000, 2001, 2017; Musolin, Numata, 2003a,b, 2004; Саулич, Мусолин, 2007а, 2011а,б, 2014а,б; Musolin et al., 2007, 2010, 2011; Tougou

et al., 2009; Takeda et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2011, 2012а,б, 2014; Tada et al., 2011; Kikuchi et al., 2016; Esquivel et al., 2017; Saulich, Musolin, 2017. В этих работах детально изложена методика конкретных экспериментов.

2.3.2. Исследования в квазиприродных условиях

Чтобы лучше понять, как работают механизмы контроля сезонного развития насекомых в природных условиях, базовые лабораторные исследования, как правило, дополняют полевыми экспериментами, схемы и протоколы которых могут сильно различаться. Нередко используют методику сквозного тестирования среды, позволяющую уточнить сезонную приуроченность фенофаз развития насекомых — например, сроки индукции диапаузы или динамику изменения окраски. Кроме того, такая методика позволяет уточнить, возможно ли в принципе бездиапаузное развитие популяции в конкретном регионе. Для насекомых создают условия, максимально приближенные к природным (квазиприродные условия) — с естественной длиной дня и суточным ходом температуры, влажности и прочих параметров, но обычно защищённые от хищников, паразитоидов, прямого солнечного света и дождя.

Пример схемы такого эксперимента приведён на Рисунке 2.4. В нём свежие яйцекладки *N. viridula* выставляли в такие квазиприродные условия в Киото (Япония) каждые две недели с 1 августа по 15 ноября 2006 г. и в следующем году 1 июня и 1 июля 2007 г. Такая схема эксперимента позволила проследить всё сезонное развитие *N. viridula* в регионе исследований.

Результаты оригинальных исследований в квазиприродных условиях приведены в следующих работах: Musolin, Saulich, 2000, 2001; Musolin, Numata, 2003b, 2004; Musolin et al., 2010, 2011; Takeda et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2012а; Kikuchi et al., 2016; Esquivel et al., 2017; Saulich, Musolin, 2017. В этих работах детально изложена методика конкретных экспериментов.

2.3.3. Исследования с применением методики имитации изменения климата

Для исследования потенциального влияния изменения климата на развитие насекомых (разделы 7.5 и 7.6) была разработана специальная методика и спроектирована экспериментальная установка. Эксперименты по этой методике проводили под открытым небом. Создавали экспериментальные режимы двух типов: (1) **квазиприродные условия** и (2) **условия имитации потепления климата**.

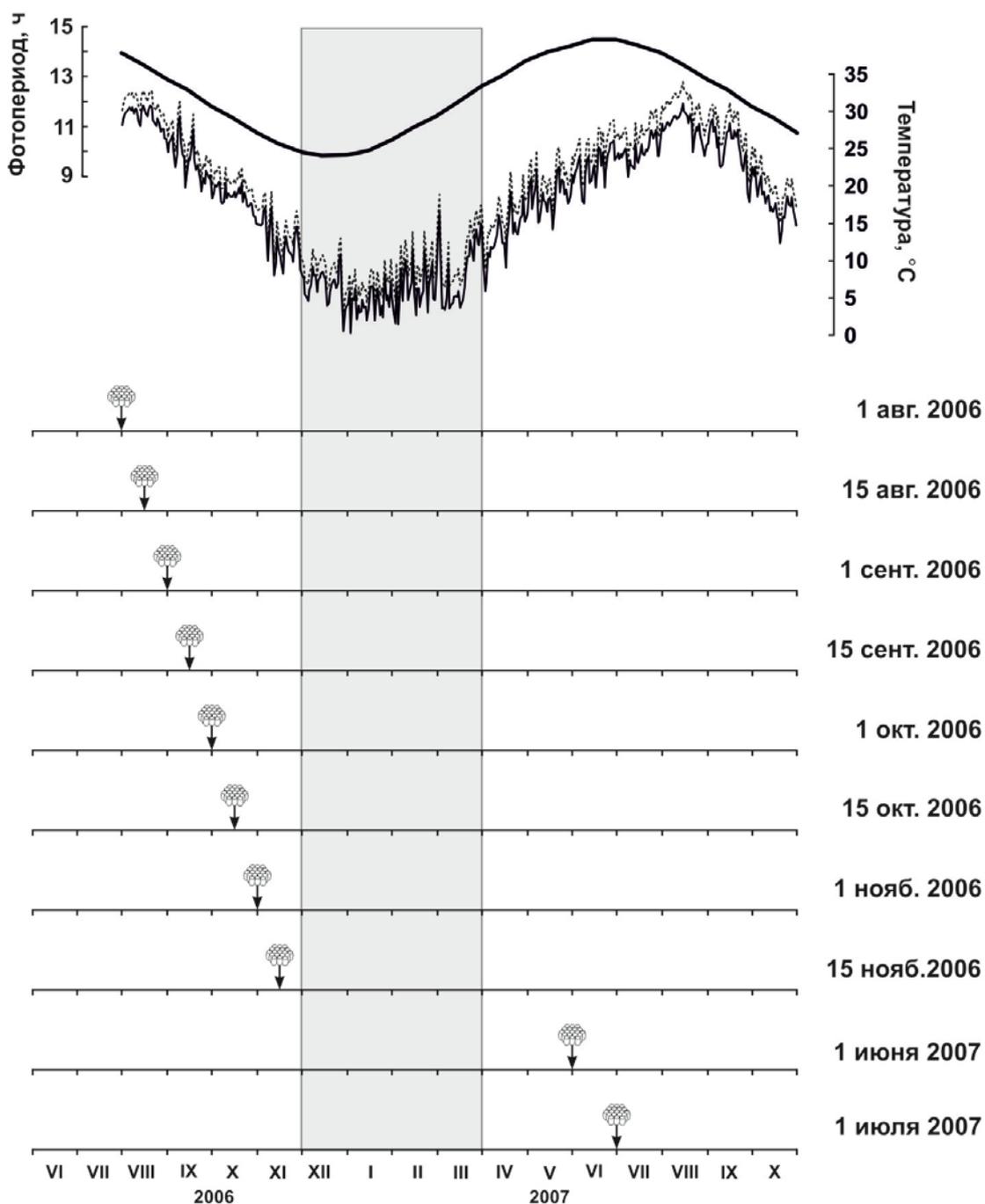


Рисунок 2.4. Схема одного из экспериментов, использующих методику сквозного тестирования среды (по: Musolin et al., 2010).

Место проведения: Киото, Япония. Свежие яйцекладки *Nezara viridula* выставляли в квазиприродные условия каждые две недели с 1 августа по 15 ноября 2006 г. и дополнительно 1 июня и 1 июля 2007 г. (обозначено стрелками). В верхней части рисунка приведены данные по естественной длине дня и температуре (в квазиприродных условиях и в экспериментальном инкубаторе, имитирующем потепление климата). Заштрихованная зона — период зимовки.

Квазиприродные условия — это естественная длина дня, температура, влажность (включая суточную динамику); фактически, это выращивание насекомых в экспериментальных контейнерах на открытой металлической этажерке, которая расположена в природных условиях (Рисунок 2.5а, в, г; см. раздел 2.3.2).

Условия имитации (симуляции) потепления климата были созданы в специально модифицированном экспериментальном инкубаторе с прозрачными стенками с трёх сторон, в котором температура постоянно была выше температуры в квазиприродных условиях на 2,5 °С (Рисунок 2.4б). Инкубатор был установлен в непосредственной близости от открытой металлической этажерки, использованной для создания квазиприродных условий. Для поддержания постоянной разницы температуры в 2,5 °С термодатчик шесть раз в минуту измерял температуру на средней полке открытой металлической этажерки с квазиприродными условиями, передавал эти данные в миникомпьютер, который корректировал температуру внутри экспериментального инкубатора. Температуру в инкубаторе контролировали с помощью дополнительного датчика (Рисунок 2.4д).

В специальном долгосрочном эксперименте было исследовано влияние умеренного потепления на протяжении круглого года на основные параметры жизненного цикла и фенологию *N. viridula*. Собранных в г. Кочи (33,6° с. ш., 133,6° в. д.) в 2006–2007 гг. имаго *N. viridula* содержали в Киото (35,0° с. ш., 135,8° в. д.) в квазиприродных условиях, и отложенные ими яйца использовали в дальнейшем эксперименте. Насекомые были разделены между двумя экспериментальными режимами: (1) квазиприродные условия и (2) условия имитации потепления климата. Для повышения гомогенности материала между экспериментальными режимами и повышения его гетерогенности в каждом режиме 5–16 яйцекладок (200–550 яиц в каждой) были использованы в каждой экспериментальной серии (Рисунок 2.3а). Каждая яйцекладка была разделена на две половины, которые далее были распределены между двумя экспериментальными режимами. В 2006 г. было заложено восемь экспериментальных серий (каждые 15 дней, начиная с 1 августа и до 15 ноября) и в 2007 г. — две дополнительные серии (1 июня и 1 июля; Рисунок 2.4). Яйца, личинок, а позднее имаго содержали в небольших прозрачных пластиковых контейнерах (имаго — парами; Рисунок 2.3). Вылупление личинок и окрыление регистрировали ежедневно, изменение окраски имаго, смертность, спаривание и другие индивидуальные параметры — каждый второй день. Далее 10 декабря 2006 г. всех самок пронумеровали водостойкими чернилами и вместе с самцами группами по 8–15 пар поместили в групповые прозрачные контейнеры на период зимовки (Рисунок 2.6а).

С декабря по март учёт проводили каждые 4–5 дней. По мере того как имаго приступали к спариванию весной (Рисунок 2.6б), пары снова рассаживали в небольшие прозрачные пластиковые контейнеры.



Рисунок 2.5. Экспериментальная установка для исследования сезонного развития насекомых в квазиприродных условиях.

а, в, г, квазиприродные условия (открытая металлическая этажерка); **б,** специально модифицированный экспериментальный инкубатор (прозрачные стенки с трёх сторон; температура постоянно выше температуры в квазиприродных условиях на 2,5 °С); **д,** датчик контроля температуры в инкубаторе.



Рисунок 2.6. Содержание имаго *Nezara viridula* в групповых контейнерах в квазиприродных условиях.

а, в начале зимовки; **б**, в конце зимовки.

Результаты оригинальных исследований с применением методики имитации изменения климата приведены в следующих работах: Musolin, 2007, 2012; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010; Kikuchi et al., 2016; Esquivel et al., 2017; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017. В этих работах детально изложена методика конкретных экспериментов.

2.3.4. Исследования динамики физиологических показателей во время зимовки в квазиприродных условиях

В специальном эксперименте была исследована динамика основных физиологических изменений во время зимовки (декабрь–март) и после неё у обоих полов *N. viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (раздел 7.6). Целью этого эксперимента было выяснить, как происходит зимовка самцов и самок *N. viridula*, определить, сходным ли образом оба пола будут реагировать на дальнейшее потепление климата, и проанализировать, как потепление климата может сказаться на успешности зимовки и постдиапаузного размножения этого вида.

Кладки от собранных в центральной Японии (34,5–34,8° с. ш., 135,5–135,6° в. д.) имаго *N. viridula* содержали в Киото (35,0° с. ш., 135,8° в. д.) в квазиприродных условиях. Личинок, появившихся на свет между 26 августа и 10 сентября и достигших имагинальной стадии между 17 сентября и 12 октября 2007 г., использовали в дальнейшем эксперименте. Эти сроки развития являются наиболее благоприятными для подготовки к зимовке (Musolin, Numata, 2003b; Musolin et al., 2010; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017). В эксперименте были использованы только особи, не приступившие к репродукции перед зимовкой. Таких особей содержали в групповых прозрачных контейнерах по 10–15 пар/контейнер (Рисунок 2.7а) и 15 ноября 2007 г. (Рисунок 2.7б) все контейнеры разделили между двумя экспериментальными режимами: (1) квазиприродными условиями и (2) условиями имитации потепления климата.

С октября 2007 г. по май 2008 г. регулярно проводили как наблюдения за поведением и окраской имаго, так и вскрытие и определение состояния развития внутренних репродуктивных органов и жирового тела. На основе этих данных определяли долю диапаузирующих особей каждого пола в выборке. Всего с октября по май было вскрыто 200 самок и 187 самцов в квазиприродных условиях и 210 самок и 197 самцов в условиях имитации потепления климата.



Рисунок 2.7. Содержание имаго *Nezara viridula* в групповых контейнерах в квазиприродных условиях в эксперименте по изучению физиологических показателей во время зимовки.

а, осенью; **б**, в начале зимовки.

- Для характеристики состояния особей были использованы следующие категории:
- **окраска тела имаго:** зелёные, промежуточной окраски (40–60% тела имеет светло-коричневый цвет) и коричневые;
 - **поведение имаго:** активные (передвигающиеся, питающиеся или пробующие пищу, пьющие воду, греющиеся на солнце, спаривающиеся и откладывающие яйца особи) и неактивные (малоподвижные, собравшиеся в группы, прячущиеся под листьями особи);
 - **состояние овариол у самок:** категория 0 (прозрачные овариолы без ооцитов в гермарию), две промежуточные категории развития (1 и 2), категория 3 (полупрозрачные овариолы с развитыми яйцами; состояние, типичное для репродуктивных самок);
 - **состояние сперматеки у самок:** категория 1 (маленькая, пустая, сжатая сперматека, типичная для неспаривавшихся самок) и категория 2 (крупная, расширенная сперматека, заполненная спермой и сопутствующими продуктами, полученными от самцов, типичная для спаривавшихся самок);
 - **состояние эктодермальных мешков самцов:** категория 0 (прозрачные, пустые, компактные), две промежуточные категории развития (1 и 2), категория 3 (расширенные, объёмные, заполненные полупрозрачным бело-желтым секретом; см. примеры категорий развития репродуктивных органов и номенклатуры: Esquivel, 2009);
 - **жировое тело самок и самцов:** 1 (небольшое, неплотное, слаборазвитое), промежуточная категория 2 и категория 3 (расширенное, массивное, плотное, хорошо развитое).

Зимнюю и весеннюю **смертность** имаго *N. viridula* определяли в отдельной выборке из 132 самок и 138 самцов в квазиприродных условиях и 112 самок и 112 самцов в условиях имитации потепления климата. Репродуктивные показатели определяли у всех успешно перезимовавших имаго. Эти имаго и отложенные ими после зимовки яйца содержали в тех же условиях, что и зимой.

Результаты оригинальных исследований динамики физиологических показателей во время зимовки в квазиприродных условиях приведены в следующих работах: Takeda et al., 2010; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017; Musolin, Saulich, 2017.

2.3.5. Полевое определение границы ареала

Чтобы определить современную северную границу ареала *N. viridula* в центральной Японии, в 2006–2007 гг. было проведено широкомасштабное полевое

исследование, в процессе которого было обследовано шесть префектур в центральной Японии (Вакаяма и ближайшие к ней префектуры, расположенные на север и северо-восток), преимущественно прибрежные районы, подножия гор и холмов (список точек — см. Приложение 2; см. раздел 7.4).

Наличие хотя бы одного из видов *Nezara* было зафиксировано в 50 точках во всех шести префектурах. Для дальнейшего анализа были привлечены результаты обследования из трёх дополнительных точек (сборы 1999–2003 гг.; см. Рисунок 7.8; Приложение 2). В общей сложности было собрано 770 имаго и личинок старших возрастов *N. viridula* и 705 — *N. antennata* (Рисунок 2.8).

Результаты полевого определения границы ареала *N. viridula* приведены в следующих работах: Tougou et al., 2009; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017. В этих работах детально изложена методика обследования.

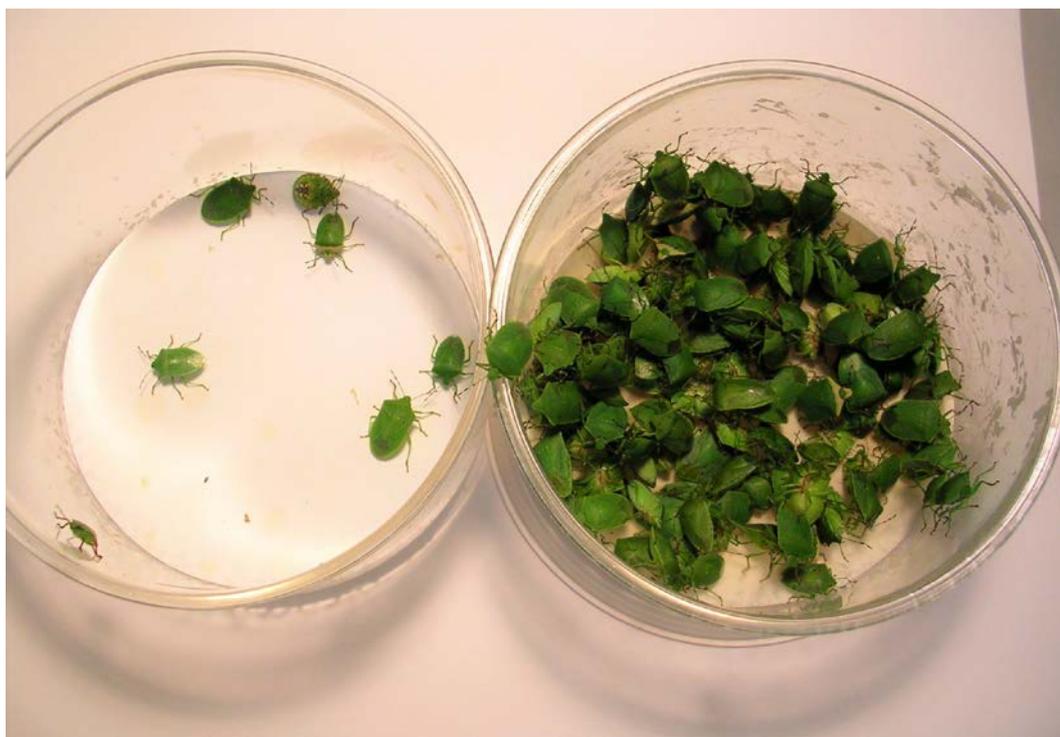


Рисунок 2.8. Полевые сборы имаго *Nezara viridula* при определении северной границы ареала вида в центральной Японии.

2.3.6. Исследование бактериальных симбионтов щитника *Nezara viridula*

При исследовании влияния имитации повышения климата на сезонное развитие *N. viridula* отдельное внимание было уделено состоянию кишечных бактериальных симбионтов этого щитника (раздел 7.7).

Стерилизации поверхности яйцекладки. Чтобы проверить, является ли облигатным присутствие кишечных бактериальных симбионтов *N. viridula*, т. е. может ли щитник развиваться без бактерий, в предварительном эксперименте проводили искусственное удаление кишечного выделения самок с поверхности яйцекладки путём стерилизации поверхности яйцекладки. Для этого каждую кладку разделяли на две примерно равные части. Одну часть использовали как контрольный вариант, а вторую опускали в 70% этиловый спирт на 10 мин, затем в 4% формальдегид на 5 мин, затем дважды промывали в 70% этиловом спирте. После этого кладки просушивали и проводили эксперимент в благоприятных условиях длинного дня (L:D 16:8) при температуре 25 °C (см. раздел 7.7).

Определение филогенетического положения симбиотических бактерий. Для уточнения филогенетического положения симбиотических бактерий был проведён анализ генетического материала бактерий из кишечных крипт имаго из 10 японских популяций *N. viridula*. Чтобы выделить ДНК для клонирования и секвенирования, у вскрытых имаго отсекали секцию M4 заднего отдела кишечника и проводили экстракцию ДНК с использованием QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen). 1,5 кб регион бактериального гена 16S рПНК амплифицировали с праймерами 16SA1 (5'-AGA GTT TGA TCM TGG CTC AG-3') и 16SB1 (5'-TAC TAC GGY CTT GTT ACG ACT T-3') (Fukatsu, Nikoh, 1998). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с AmpliTaq Gold DNA polymerase (Applied Biosystems) в соответствии с температурным профилем 95 °C в течение 10 мин, затем 30 циклов при 95 °C в течение 30 сек, 55 °C в течение 1 мин и 72 °C в течение 2 мин. Далее проводили клонирование и секвенирование продуктов амплификации (Kikuchi et al., 2007). Для диагностической ПЦР 0,83 кб регион 16S рПНК симбионта амплифицировали с праймерами MMAOf1 (5'-GGG ATA ATG CCT AAT AYG CAT G-3') и MMAOr1 (5'-GCT TGC TCT TGC GAG GTT-3') в соответствии с температурным профилем 95 °C в течение 10 мин с последующими 30 циклами 95 °C в течение 30 сек, 55 °C в течение 1 мин и 72 °C в течение 1 мин (Folmer et al., 1994). Для молекулярного генетического анализа была использована программа Clustal W (Thompson et al., 1994). Филогенетические построения были выполнены с

использованием программ PhyML 3.0 (Guindon et al., 2010), PAUP 4.0b10 (Swofford, 2001) и Clustal W (Thompson et al., 1994).

В следующей серии экспериментов, проведённых также в Киото, было изучено, как повышенная температура влияет на симбиоз *N. viridula* и её кишечных бактерий.

Количественная оценка обилия симбиотической кишечной фауны при содержании *N. viridula* в квазиприродных условиях. В первой серии экспериментов личинок выращивали в двух экспериментальных режимах: (1) квазиприродные условия (см. Рисунок 2.5а) и (2) условия имитации потепления климата (Рисунок 2.5б).

В соответствии с протоколом, в эксперименте было четыре серии: кладки выставляли в экспериментальный режим в начале каждого месяца — 5 июня, 5 июля, 5 августа и 5 сентября (см. раздел 7.7). В двух экспериментальных режимах определяли выживаемость от яйца до имаго (самки и самцы в совокупности, т.к. у погибших личинок младших возрастов визуально невозможно определить пол), также далее у самок и самцов фиксировали продолжительность завершившейся стадии личинки, размер имаго (длину тела, определённую как расстояние от крайней точки головы до крайней точки брюшка), их окраску, и методами количественного генетического анализа подсчитывали титр симбиотических бактерий в криптах (Kikuchi et al., 2016).

Влияние высокой температуры на симбиотическую кишечную фауну *N. viridula*. Чтобы экспериментально проверить, связаны ли обнаруженные в середине лета в условиях имитации потепления симптомы патологического развития с высокой температурой, была проведена вторая серия экспериментов. Кладки *N. viridula* были выставлены в инкубаторы с пятью постоянными температурами: 25,0, 27,5, 30,0, 32,5 и 35,0 °C при длинном дне (L:D 16:8). В этих постоянных условиях личинок выращивали до имагинальной стадии и определяли те же параметры, что были описаны выше. Затем методами количественного генетического анализа подсчитывали титр симбиотических бактерий в криптах (Kikuchi et al., 2016).

Лабораторное подавление симбионта без теплового стресса. Чтобы проверить рабочие гипотезы (см. раздел 7.7), был проведён третий эксперимент — лабораторное подавление симбионта без теплового стресса: экспериментальных насекомых содержали с эмбриональной до имагинальной стадии при благоприятной температуре 25 °C и использовали малую дозу антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина = рифампина), которую насекомые получали с питьевой водой. По окончании эксперимента определяли те же параметры, что были описаны выше, и методами

количественного генетического анализа подсчитывали титр симбиотических бактерий в криптах (Kikuchi et al., 2016).

Результаты оригинальных исследований бактериальных симбионтов *N. viridula* приведены в следующих работах: Tada et al., 2011; Kikuchi et al., 2016. В этих работах детально изложена методика исследования.

2.3.7. База данных по сезонным циклам и сезонным адаптациям полужесткокрылых

Для того чтобы иметь основу для проведения исследований сезонного развития отдельных таксонов полужесткокрылых, в 2000 г. была создана и с тех пор регулярно пополняется база публикаций по сезонным адаптациям и сезонным циклам полужесткокрылых. В настоящее время она охватывает практически все семейства отряда и насчитывает около 5 000 публикаций (библиографическое описание, аннотация, pdf-копии публикации). Для анализа разнообразия сезонных адаптаций и сезонных циклов щитников (главы 3 и 4, Приложение 1) были использованы данные по всем 16 семействам щитников.

Результаты исследований, выполненных с использованием базы данных по сезонным адаптациям и сезонным циклам полужесткокрылых, приведены в следующих работах: Musolin, Saulich, 1999, 2017; Musolin, Fujisaki, 2006; Саулич, Мусолин, 2007а,б, 2009, 2011а,б, 2014а,б; Мусолин, Саулич, 2010, 2011, 2012а,б, 2014; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017; Saulich, Musolin, 2017.

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

3.1. Ведение

Физиологический покой — это относительно широкий, собирательный термин. Он определяется как адаптивное, экологически и эволюционно значимое состояние подавления активного развития (или даже приостановка такого развития) (Košťál 2006). У насекомых известны разные формы физиологического покоя, которые различаются между собой по интенсивности (глубине) и продолжительности (прочности), но все они связаны с повышенной неспецифической устойчивостью к неблагоприятным внешним условиям. Любые формы физиологического покоя насекомых — это сложные физиологические состояния, сформированные для переживания периодов сезонного неблагополучия — таких как холодные зимы, жаркие и сухие периоды лета, сезоны дождей или периоды дефицита пищи. Другая экологическая функция покоя — синхронизация сезонного развития популяции с сезонными колебаниями локальных экологических условий, а также внутривидовых и межвидовых взаимоотношений в экосистеме (Данилевский, 1961; Saunders, 1976; Tauber et al., 1986; Виноградова, 1991; Саулич и Волкович, 2004). Наиболее изученная и, возможно, наиболее распространённая форма физиологического покоя насекомых — диапауза.

Согласно современным представлениям, **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 условий (Košťál, 2006). Диапауза как гормонально обусловленное состояние организма может быть охарактеризована как комплекс физиологических, морфологических и поведенческих особенностей, нередко называемый «**синдромом диапаузы**» (Tauber et al., 1986).

Ещё одно близкое состояние — **оцепенение** — непосредственный (как в плане регуляции, так и в плане оперативности) физиологический ответ организма на ухудшение любого лимитирующего экологического фактора (или совокупности

факторов) ниже физиологически значимого порога; это состояние прекращается; при этом нормальные физиологические процессы и реакции возобновляются незамедлительно после восстановления внешних условий (Košťál, 2006). По своим характеристикам оцепенение может напоминать диапаузу и во многих случаях определённо имеет большое экологическое значение для насекомых.

Насекомые могут переживать неблагоприятные периоды года (например, холодные зимы, периоды слишком жаркой температуры летом, засухи или сезоны дождей), находясь в разных специфических физиологических состояниях. Так, одни виды зимуют в состоянии глубокой диапаузы, тогда как другим видам и в других условиях для зимовки достаточно оцепенения. Аналогичное разнообразие можно наблюдать и летом: одни виды активны весь летний сезон, тогда как другим нужна глубокая летняя диапауза или непродолжительное оцепенение.

Явления, аналогичные диапаузе насекомых, обнаружены в разных группах растений и животных. Они могут существенно различаться по своим свойствам, но решают одну и ту же экологическую задачу — приспособление к ритму климата. В настоящее время диапауза как эколого-физиологическая адаптация в большей степени изучена у насекомых, чем у других организмов, о чем свидетельствует обширная литература, касающаяся как самой проблемы, так и особенностей этого состояния в различных группах членистоногих. Однако степень изученности отдельных систематических групп даже среди насекомых сильно различается. Так, полужесткокрылые, или клопы (Heteroptera), заметно уступают в этом отношении таким отрядам, как чешуекрылые (Lepidoptera) или двукрылые (Diptera) и по количеству изученных видов, и по глубине исследования, хотя относятся к числу наиболее крупных отрядов насекомых, характеризуются чрезвычайным разнообразием сезонных адаптаций и имеют большое экономическое значение (Schuh, Slater, 1995; Мусолин, Саулич, 1996; Panizzi et al., 2000; Саулич, Мусолин, 2007а; Panizzi, Grazia, 2015; Henry, 2017).

В целом, по новейшей сводке (Rider et al., 2017), надсемейство щитников (Pentatomoidea) включает 8 042 вида полужесткокрылых 1 410 родов. Из них 4 949 видов входят в самое крупное семейство — настоящих щитников (Pentatomidae), остальные 3 093 вида — в 15 прочих семейств разного размера (см. Главу 1).

3.2. Диапауза как форма физиологического покоя

Диапауза — одна из наиболее широко распространённых форм физиологического покоя насекомых. Ей посвящена обширная литература, охватывающая физиологию, экологию и генетику этого состояния (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Саулич, Волкович, 2004; Denlinger, 2008; Denlinger, Lee, 2010; Goto et al., 2010; Nelson et al., 2010; Numata, Helm, 2014; Saunders, 2010; Goto, Numata, 2015). Диапауза — это не просто состояние, но и сложный и динамичный физиологический процесс. В определённых (более редких) случаях диапауза **облигатна**, т. е. её начало (инициация) не нуждается во внешних (экзогенных) сигналах или факторах, поскольку она сама является элементом генетически контролируемой онтогенетической программы, которая реализуется в каждом поколении независимо от экологических условий. В более распространённых случаях диапауза **факультативна**, и для её индукции нужны внешние (экзогенные) сигналы или факторы. В этом случае онтогенез индивида может пойти по одному из двух альтернативных путей — продолжить активное физиологическое развитие или сформировать диапаузу, по завершении которой (например, на следующий год) активное физиологическое развитие возобновится (Košťál, 2006 и др.).

3.2.1. Фазы диапаузы

Неоднократно предпринимались попытки выделить отдельные стадии или фазы в процессе диапаузы насекомых (см. Данилевский, 1961; Saunders, 1976; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Заславский, 1986; Hodek, 1996, 2002; Саулич, Волкович, 2004). Недавно была предложена достаточно удачная упрощённая модель, выделяющая три фазы диапаузы — преддиапаузу, диапаузу и постдиапаузу (Košťál, 2006). Эта модель была адаптирована для полужесткокрылых (Саулич, Мусолин, 2011; Musolin, Saulich, 2017) и представлена на Рисунок 3.1.

Во время **преддиапаузной фазы** продолжается активное физиологическое развитие (морфогенез). У видов с факультативной диапаузой эта фаза может быть разделена на две подфазы, тогда как у видов с облигатной диапаузой подфазы выделять нет смысла. При факультативной диапаузе для её индукции необходим внешний сигнал. Насекомое должно получить этот сигнал, передать и интерпретировать его нервно-гормональной системой. Затем происходит переключение с траектории активного физиологического развития на траекторию

диапаузы. Эти процессы в совокупности названы **подфазой индукции диапаузы**. В то же время у видов с облигатной диапаузой индукции диапаузы нет, следовательно, нет и такой подфазы. Далее следует **подфаза подготовки диапаузы**, в процессе которой насекомое проходит поведенческие и/или физиологические изменения (например, синтезирует и аккумулирует энергетические ресурсы — такие как жиры или иногда у щитников-черепашек — крахмал), освобождает пищеварительную систему, мигрирует на большие расстояния или локально, иногда меняет окраску тела и т. п.

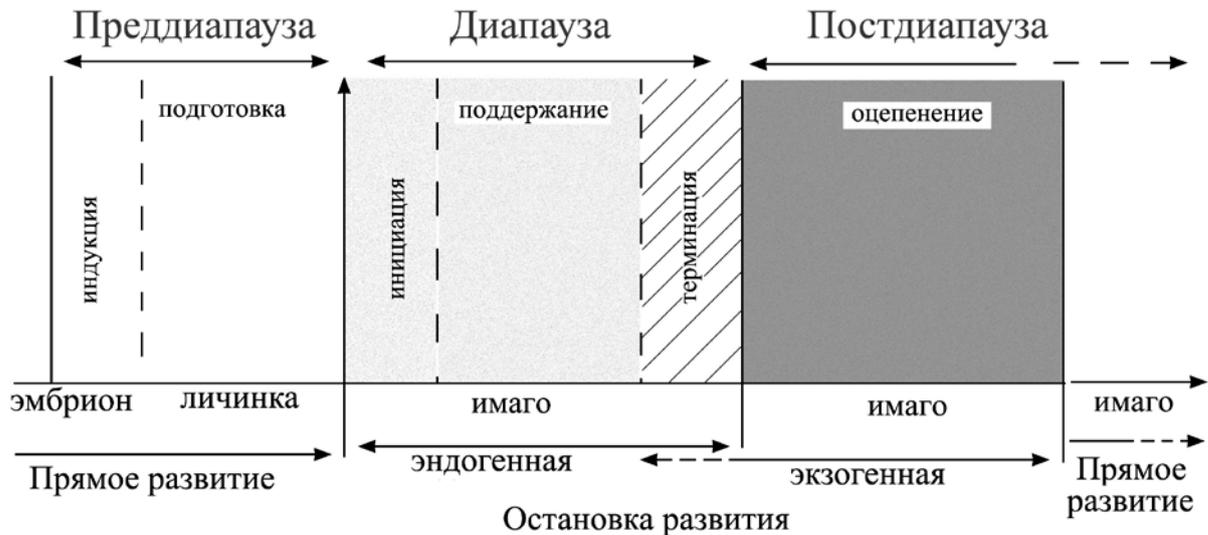


Рисунок 3.1. Схема последовательных этапов развития диапаузы (на примере видов с имагинальной диапаузой) (по: Košťál, 2006, с изменениями).

Следующий этап — непосредственно **фаза диапаузы**. Она обычно более продолжительна, и во время этой стадии активное физиологическое развитие эндогенно приостанавливается, а альтернативная онтогенетическая программа пока ещё не полностью определённых физиологических процессов запускается. Эта фаза диапаузы делится на три подфазы. В течение **подфазы инициации диапаузы** активное физиологическое развитие прекращается, происходит глубокая физиологическая перестройка, в результате которой интенсивность, или глубина, диапаузы оказывается максимальной. В некоторых случаях насекомое может ещё продолжать питаться, принимать воду, аккумулировать энергетические запасы и/или искать места для зимовки (или эстивации). Далее следует **подфаза поддержания диапаузы**, во время которой эндогенный запрет активного физиологического развития сохраняется вне зависимости от внешних экологических условий. На этой стадии

скорость метаболизма низка и относительно стабильна, а внешние экологические сигналы или факторы могут поддерживать диапаузу (или предотвращать её терминацию). Малоизученные пока физиологические процессы ведут к более или менее постепенному снижению интенсивности диапаузы и повышению чувствительности к терминирующим диапаузу внешним условиям. С течением времени изменения во внешних условиях могут стимулировать снижение интенсивности диапаузы до её минимального уровня и таким образом привести к **подфазе терминации диапаузы**. В течение этой подфазы далее понижается интенсивность диапаузы, и к её концу достигается обычное активное физиологическое состояние. В этот момент, если внешние условия (и в первую очередь — температура) позволяют, то активное развитие может полностью восстановиться, и насекомое начинает двигаться, питаться, линять (в случае личиночной диапаузы) или демонстрировать репродуктивное поведение (в случае имагинальной диапаузы). Если же внешние условия не позволяют (например, температура слишком низкая или отсутствует пища), то полное восстановление активности задерживается и насекомое не покидает местообитание, в котором оно провело зимовку.

Далее следует **фаза постдиапаузы**. В естественных условиях фаза диапаузы насекомых часто завершается зимой или ранней весной, когда температура и прочие экологические условия ещё совершенно непригодны для восстановления активного развития. В этом случае насекомые часто оказываются в состоянии экзогенно индуцированного **постдиапаузного оцепенения**, которое прекращается только после того, как экологические условия допускают полное восстановление активных физиологических процессов.

Безусловно, наши знания о природе диапаузы и входящих в неё стадий далеки от полноты. Схема, кратко описанная выше и изображённая на Рисунок 3.1, была предложена В. Кошталеком (Košťál, 2006) и адаптирована для полужесткокрылых (Саулич, Мусолин, 2011; Saulich, Musolin, 2017), однако в разные годы в литературе были предложены другие варианты модели (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Заславский, 1986; Hodek, 1996, 2002; Саулич, Волкович, 2004; Белозеров, 2009). В последующих разделах главы фазы диапаузы рассмотрены подробнее на примерах различных видов щитников. Для упорядочения терминологии предложено выделять три типа диапаузы (эмбриональная, личиночная и имагинальная), две формы диапаузы (облигатная и факультативная) и два сезонных класса диапаузы (зимняя и летняя диапаузы).

3.2.2. Три типа диапаузы: эмбриональная, личиночная и имагинальная

У разных видов насекомых диапауза может быть приурочена к любой стадии развития. У полужесткокрылых, таким образом, можно выделить три типа диапаузы — эмбриональную, личиночную и имагинальную (нередко называемую репродуктивной, что вносит некоторое противоречие, т. к. этот тип диапаузы подразумевает именно отсутствие репродукции). Однако у каждого конкретного вида полужесткокрылых диапауза, как правило, может формироваться только на одной видоспецифичной стадии развития. Более того, часто даже в пределах одной стадии развития диапауза строго приурочена к определённому этапу онтогенеза. Так, например, Р. Коббен (Cobben, 1968) приводит примеры 16 видов из различных семейств полужесткокрылых со строгой приуроченностью диапаузы к определённым этапам эмбриогенеза, тем самым показывая огромное разнообразие возможных моделей даже в границах одной эмбриональной диапаузы (см. подробнее: Саулич, Мусолин, 2007).

Наряду с этим в литературе есть примеры, когда полужесткокрылые одного вида или даже одной популяции зимуют на различных стадиях жизненного цикла. Например, известна совместная зимовка личинок и имаго у *Ischnodemus sabuleti* (Lygaeidae; Tischler 1960) и *Chiloxanthus pilosus* (Saldidae; Cobben, 1968). Кроме того, некоторые виды полужесткокрылых имеют жизненные циклы продолжительностью более одного календарного года. В этих случаях в одном жизненном цикле может быть два или более периодов диапаузы, и диапаузировавшие такие виды нередко могут на разных стадиях развития (например, отдельные виды в семействах Aradidae, Aphelocheiridae и Reduviidae; Саулич, Мусолин, 2007б, 2011; Musolin, Saulich, 2017).

3.2.3. Две формы диапаузы: облигатная и факультативная

Хотя в этом вопросе пока нет полного единства мнений, всё же чаще считается, что диапауза у насекомых может быть облигатной или факультативной. **Облигатная диапауза** не нуждается в индукции; её наступление генетически детерминировано, и она присутствует в каждом поколении вида вне зависимости от внешних условий. Облигатная диапауза у конкретного вида строго и безальтернативно определяет моновольтинный сезонный цикл. В данном случае по всему ареалу этого вида всегда завершается только одно поколение в году, поскольку активное развитие прерывается наступлением обязательной диапаузы в каждом поколении (см. Главу 5). В других случаях диапауза **факультативна**, т. е. её наступление индуцировано внешними

(экзогенными) факторами (сигналами), и она не является обязательной в каждом поколении. Такая природа наступления факультативной диапаузы позволяет многим популяциям давать два или несколько поколений в течение вегетационного сезона, и только в последнем из них формируется зимняя диапауза. Кроме того, факультативность диапаузы определяет разное количество поколений за сезон у разных популяций одного и того же вида в разных регионах или у одной и той же популяции, но в разные по температурным условиям годы.

У разных видов щитников известны обе формы диапаузы (и облигатная, и факультативная). Среди щитников, у которых зимняя диапауза и сезонное развитие были исследованы в большей или меньшей степени, примерно 37 % имели облигатную зимнюю диапаузу, тогда как остальные 63 % видов — факультативную (Приложение 1).

Следует отметить, что ярко выраженная связь между формой диапаузы (факультативная или облигатная), её типом (т. е. ассоциацией с той или иной стадией онтогенетического развития — эмбриональной, личиночной или имагинальной) и таксономическим положением вида отсутствует. При высокой степени изученности и достаточном размере выборки практически любые комбинации типа и формы диапаузы, скорее всего, могут быть обнаружены в любом таксоне Pentatomoidea (Приложение 1).

Форма диапаузы (факультативная или облигатная) обычно рассматривается как видоспецифичный признак у полужесткокрылых, однако при исследовании нескольких популяций в пределах одного вида было показано, что могут существовать примеры и внутривидовой вариации по форме диапаузы и механизмам контроля вольтинизма (Нодек, 1977). Например, у настоящих щитников рода *Aelia* с широким ареалом в Северном полушарии тенденция к формированию диапаузы может быть сильнее выражена у северных популяций по сравнению с южными. У таких северных популяций диапауза облигатна, тогда как при продвижении к центру ареала в зоне умеренного климата популяции гетерогенны (часть особей имеет облигатную диапаузу, а часть — факультативную). Далее на юг популяции могут иметь факультативную диапаузу или даже демонстрировать выраженную тенденцию к гомодинамному сезонному развитию (см. главу 4). В целом, для тропических и субтропических популяций роль длины дня при индукции зимней диапаузы и сама важность зимней диапаузы снижаются по сравнению с популяциями из зон умеренного или холодного климата. Такие тенденции были отмечены у щитников *Euthyrhynchus floridanus* (Mead, 1976; Richman, Whitcomb, 1978) и *Podisus maculiventris* (De Clercq, Degheele, 1993) во Флориде (США).

3.2.4. Два сезонных класса диапаузы: зимняя и летняя диапаузы

В контексте обсуждения сезонного развития насекомых диапауза прежде всего ассоциируется с зимовкой. Примеры **зимней диапаузы** хорошо известны у сотен видов насекомых (Данилевский, 1961; Saunders, 1976; Tauber et al., 1986; Danks, 1987) и десятков видов полужесткокрылых (Мусолин, Саулич, 1996; Мусолин 1997; Саулич, Мусолин 2007). Однако диапауза как особое физиологическое состояние может быть приурочена к любому сезону года, когда востребованы её свойства. Чаще, чем считали ранее, факультативная или облигатная диапауза приурочены к пику летней жары, периоду засухи или, наоборот, сезону дождей. В этих случаях диапауза будет **летней**, или **эстивацией**. В определённых случаях даже один и тот же индивидуум имеет две разные диапаузы в своём жизненном цикле. Например, у настоящего щитника *Picromerus bidens* есть облигатная зимняя эмбриональная диапауза и факультативная летняя имагинальная диапауза (Musolin, Saulich, 2000). Как и зимняя диапауза, эстивация играет важную роль синхронизации сезонного цикла популяции с локальными экологическими (погодными) условиями. Летняя диапауза полужесткокрылых изучена значительно слабее, чем их зимняя диапауза. Особенности летней диапаузы будут рассмотрены в Главе 4, а основное внимание в данной главе сосредоточено на зимней диапаузе щитников.

3.2.5. Разнообразие биологических особенностей зимней 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 надсемейства Pentatomoidea, у которых были изучены зимняя диапауза и/или сезонное развитие, большинство видов (67, или $\approx 80\%$) зимуют на стадии имаго (Таблица 3.1, Приложение 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, и эти виды принадлежат к семействам настоящих щитников (*Pentatomidae*) и *Urostylididae*. У девяти видов зимуют личинки; среди них два вида входят в семейство щитников *Pentatomidae* (*Carbula humerigera* и *Pentatoma rufipes*), два — в семейство полушаровидных щитников *Plataspidae* (*Coptosoma mucronatum* и

Coptosoma scutellatum), четыре — в семейство щитников-черепашек Scutelleridae (*Odontoscelis dorsalis*, *Odontoscelis fuliginosa*, *Odontoscelis lineola* и *Poecilocoris lewisi*) и один — в семейство 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 пятому — у *P. lewisi* [Tanaka et al., 2002] и второму, ещё до начала питания, — у *M. sulciventris* [Cant et al., 1996]). В семи других случаях диапауза, очевидно, не так строго связана с каким-либо личиночным возрастом: чаще со вторым-третьим/четвертым, чем с пятым; ни у одного вида щитников пока не было показано, что формировать зимнюю диапаузу могут личинки первого возраста (Приложение 1).

Таблица 3.1. Различные типы и формы диапаузы у щитников (надсемейство 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		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).

У каждого конкретного вида насекомых обычно только одна онтогенетическая стадия способна формировать зимнюю диапаузу. Среди щитников исключение

известно пока, вероятно, только у *Pentatoma rufipes*. Было высказано предположение, что у этого вида не только личинки, но и имаго способны перезимовывать (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961). Нужно отметить, что эти предположения не были проверены экспериментально, а редкие обнаружения имаго *P. rufipes* ранней весной могут быть связаны с вынужденной зимовкой паразитированных имаго, а не с существованием альтернативного сезонного цикла (см. подробнее в Главе 5).

У некоторых настоящих щитников (например, *Perillus bioculatus* [Jasič, 1975] и *Graphosoma lineatum* [Пучков, 1961; Nakamura et al., 1996]) отдельные имаго могут жить больше года и, таким образом, зимовать дважды (т. е., формировать зимнюю диапаузу в течение двух последовательных лет). Такая возможность не исключена также у *Sinopla perpunctatus* Signoret (Faúndez, Osorio, 2010).

Bagrada hilaris и *Murgantia histrionica* могут быть физиологически активны круглый год (т. е. развиваться, очевидно, без периода физиологического покоя) — по крайней мере в тёплых регионах (например, в Индии [Singh, Malik, 1993; Siddiqui, 2000] или в США [Sullivan, Brett, 1974; McPherson, McPherson, 2000; Taylor et al., 2015; DiMeglio et al., 2016]).

Данные Таблица 3.1. и Приложение 1 позволяют заключить, что зимняя имагинальная диапауза является самой распространённой формой покоя у щитников. Такое заключение соответствует ранее высказанному, но основанному на меньших выборках, мнению о том, что зимняя имагинальная диапауза наиболее характерна и для других семейств клопов, например, антокорид (Musolin et al., 1999, 2004; Torres et al., 2002; Саулич, Мусолин, 2007а, 2009, 2010; Musolin, Ito, 2008; Pazyuk et al., 2014; Bonte et al., 2016), и для отряда полужесткокрылых в целом (Hertzel, 1982; Ruberson et al., 1998; Саулич, Мусолин, 2007б, 2012; Esenbekova et al., 2015). По этому признаку клопы отличаются от других таксонов насекомых, в частности — чешуекрылых (Саулич, Волкович, 2004). Однако следует помнить, что из этой общей закономерности есть исключения. Так, например, для семейства слепняков (Miridae) типична зимняя эмбриональная диапауза (Wheeler, 2001).

3.3. Экологические факторы, контролирующие индукцию зимней диапаузы

Экологические факторы очень часто имеют двойственное значение для живых организмов. С одной стороны, они определяют условия окружающей среды, при которых эти организмы живут — таким образом они играют жизненно важную **витальную функцию**. С другой стороны, многие экологические факторы могут быть

использованы в качестве надёжных предикторов изменений окружающей среды, с которыми экосистема столкнётся в близком или отдалённом будущем. Так они выполняют **сигнальную функцию** и выступают в качестве экологического сигнала (Тыщенко, 1980). Например, витальное действие температуры определяет диапазон температур, в пределах которого конкретный вид может существовать, в то время как суточный ритм температуры (терморитм) нередко выполняет функцию экологического сигнала и предсказывает грядущие сезонные изменения в окружающей среде. Несколько абиотических и биотических факторов, которые имеют регулярную ритмичность в природе, могут быть использованы насекомыми в качестве сигналов для синхронизации их сезонного развития с условиями окружающей среды. Во многих случаях для структурирования своего сезонного цикла насекомые используют более чем один экологический сигнал, что делает сезонный контроль значительно более надёжным.

3.3.1. Длина дня

Длина дня имеет астрономическую точность и не подвержена никаким земным влияниям. Таким образом, естественная длина дня является самым надёжным экологическим сигналом из всех доступных. Многие виды насекомых используют длину светового дня в качестве надёжного сигнала для структурирования своего сезонного цикла и синхронизации сезонного развития с локальными экологическими условиями. Решающее значение здесь имеет астрономически точная сезонная динамика длины дня (и ночи), а не энергетические показатели или интенсивность солнечной радиации (Данилевский, 1961).

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 как среди насекомых в целом, так и в надсемействе Pentatomoidea (Приложение 1). 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 температуры и служит триггером гормонального каскада, ведущего к паузе в активном развитии (т. е. к диапаузе).

3.3.1.1. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы

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 происходит индукция диапаузы (Рисунок 3.2), поскольку длиннодневные условия имитируют природную ситуацию весны и начала лета, тогда как короткодневные — 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 % индивидуумов конкретной популяции формируют диапаузу.

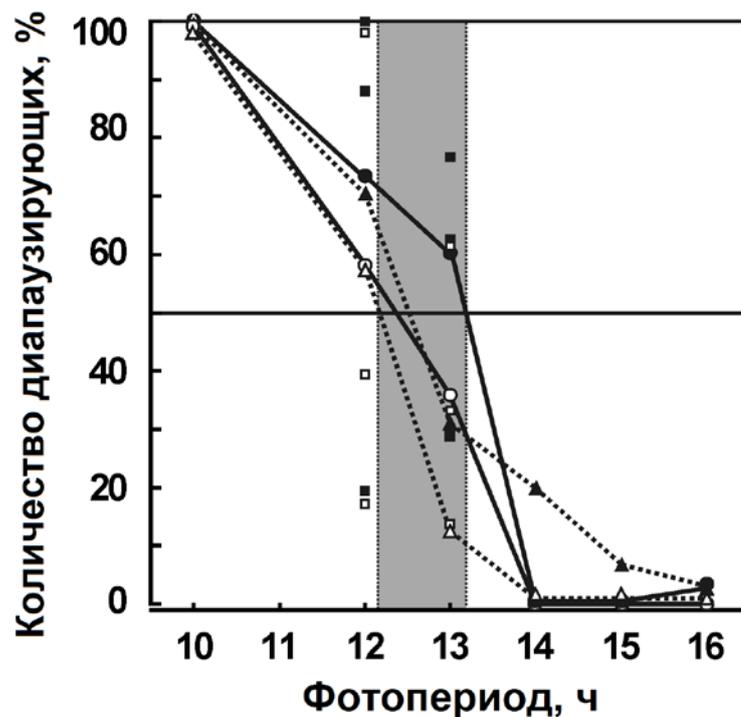


Рисунок 3.2. Фотопериодическая реакция индукции факультативной зимней имагинальной диапаузы у *Nezara viridula* при температуре 20 и 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2003a).

Непрерывная линия и чёрные треугольники — самки при 25 °С; непрерывная линии и белые треугольники — самцы при 25 °С; пунктирная линия и чёрные треугольники — самки при 20 °С; пунктирная линия и белые треугольники — самцы при 20 °С. В фотопериодах L:D 12:12 и L:D 13:11 при 25 °С также приведены данные трёх повторностей (черные квадраты — самки, белые квадраты — самцы). Затенённая область показывает диапазон критического фотопериода, который индуцирует диапаузу у 50 % имаго.

ФПР длиннодневного типа обнаружена у большого количества видов щитников Северного полушария, имеющих в своём сезонном цикле зимнюю диапаузу. На Рисунок 3.2 приведена типичная ФПР индукции зимней диапаузы длиннодневного типа, обнаруженная в лабораторном эксперименте у щитника *Nezara viridula* (популяция из г. Осака; Musolin, Numata, 2003a). Множество аналогичных примеров, в т. ч. ФПР щитников, были приведены ранее (Мусолин, Саулич, 1997; Musolin, Saulich, 1999, 2000, 2017; Саулич, Мусолин, 2007а, б, 2012 и др.). Критический фотопериод и его вариация между полами и в зависимости от температуры также показаны на Рисунок 3.2.

В приведённом выше примере речь идёт о качественной оценке длины дня, в ответ на которую организм демонстрирует только один из двух возможных вариантов реакции (по принципу «да / нет» — «диапауза / активное развитие»). Однако во многих других случаях ФПР контролирует не качественные, а количественные параметры (например, длину крыльев, вес, длительность или скорость развития определённой стадии, интенсивность окраски и т. п.). В этих случаях мы имеем дело с количественными проявлениями ФПР (Тыщенко, 1977; Заславский, 1988; Numata, Kobayashi, 1994; Мусолин, Саулич, 1997; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007б).

Один из таких примеров приведён на Рисунок 3.3. Самок рисового клопа *Scotinophara lurida* выращивали на всём протяжении онтогенеза при температуре 25 °С в длиннодневных условиях L:D 16:8. После окрыления самок их переносили в длинный или короткий день при одном из четырёх вариантов температуры (15, 20, 25 и 30 °С). ФПР определяли как преовипозиционный период (по терминологии авторов: DFO = Days of first oviposition; Cho et al., 2008). При температуре 20...30 °С проявлялся достаточно однозначный и явный тренд: преовипозиционный период был более коротким в вариантах с более длинным днём — типичное количественное проявление ФПР (при субоптимальной температуре 15 °С реакция не проявлялась).

Ещё одним примером количественного проявления ФПР могут служить данные о скорости, с которой происходит изменение окраски имаго щитника *Nezara viridula* при формировании имагинальной диапаузы в короткодневных условиях с разной длиной дня. Так, в лабораторном эксперименте с фотопериодами L:D 10:14, 12:12 и 13:11 имаго меняли цвет с зелёного на промежуточный и потом на коричневый, но этот процесс проходил значимо быстрее в типично коротком дне L:D 10:14, чем в околопороговом длинном дне L:D 13:11. При этом в типичном длинном дне (L:D 14:10, 15:9 и 16:8) имаго вообще не меняли цвет (Рисунок 3.4; Musolin, Numata, 2003a).

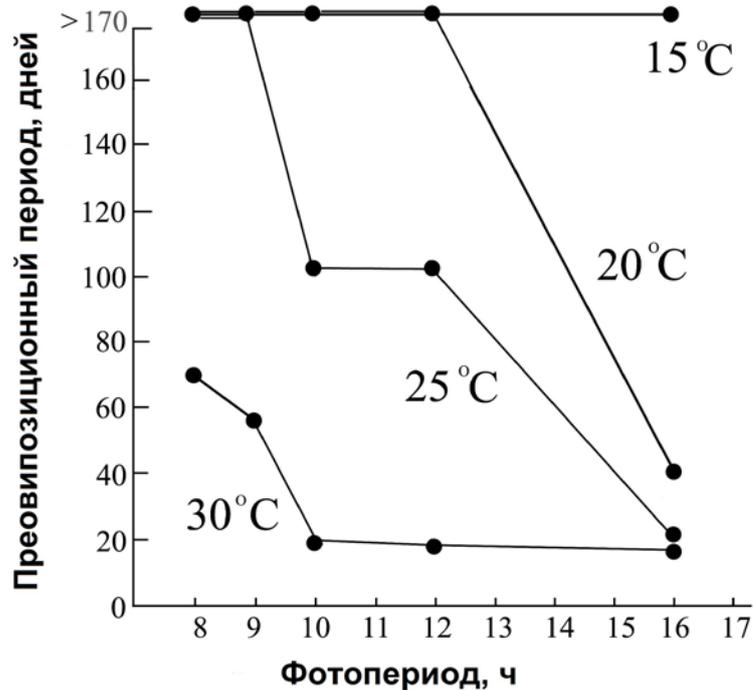


Рисунок 3.3. Влияние длины дня и температуры на преовипозиционный период у самок *Scotinophara lurida* (Тэсан, Корея, 37° с. ш.) (по: Cho et al., 2008).

Самок содержали от эмбриональной до имагинальной стадии при температуре 25 °С и фотопериоде L:D 16:8, а после окрыления переносили в различные экспериментальные режимы (фотопериод указан по горизонтальной оси, а температура — около кривой).

Необходимо также помнить, что в полевых условиях насекомые живут в условиях не постоянной длины дня (как обычно в лабораторных экспериментах), а при ежедневно меняющейся (увеличение до дня летнего солнцестояния и затем сокращение до дня зимнего солнцестояния). Многие виды насекомых могут улавливать эти незначительные ежедневные изменения длины дня, и в связи с этим эксперименты с использованием изменяющейся длины дня могут быть более информативными, чем эксперименты в постоянных условиях, при изучении механизмов контроля сезонного развития насекомых (Данилевский, 1961; Saunders, 1976; Tauber et al., 1986; Саулич, Волкович, 2004). Представители надсемейства Pentatomoidea практически не исследованы в этом плане (Саулич, Мусолин, 2014).

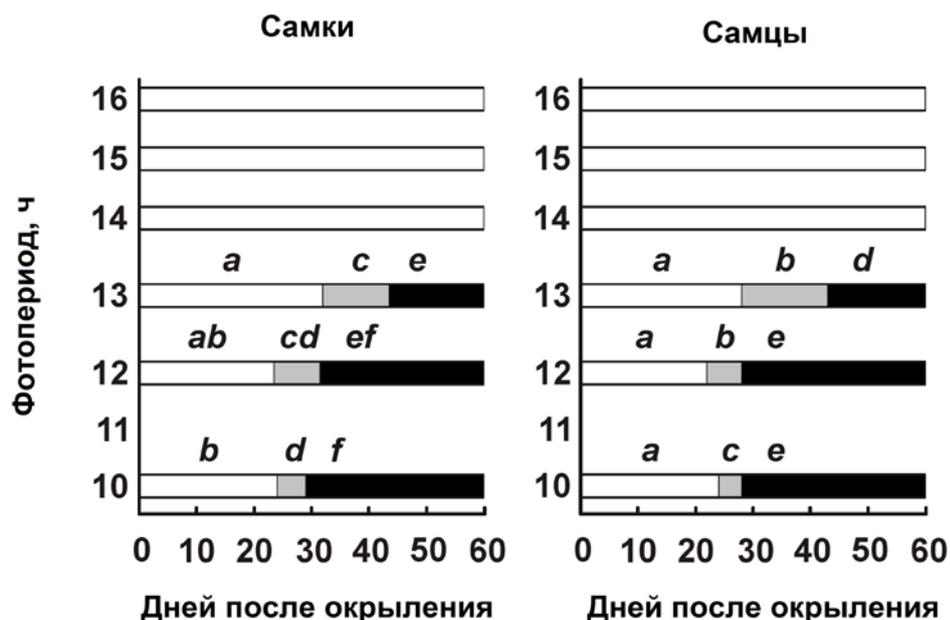


Рисунок 3.4. Влияние длины дня на скорость изменения окраски у *Nezara viridula* при температуре 20 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (данные: Musolin, Numata, 2003a).

Клопов содержали от эмбриональной до имагинальной стадии при температуре 20 °С и постоянной длине дня (фотофаза 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.

3.3.1.2. Чувствительные к длине дня стадии развития

Индукция факультативной диапаузы подразумевает, что на первом этапе этого процесса определённая стадия развития насекомого обладает чувствительностью к длине дня, т. е. в состоянии воспринять и идентифицировать внешний сигнал (оценить длину дня), а затем передать и сохранить эту информацию (Тыщенко, 1977). Чувствительная к длине дня стадия обычно видоспецифична и предшествует диапаузирующей стадии (Saunders, 1976; Саулич, Волкович, 2004). К настоящему времени показано, что чувствительность к длине дня у разных видов может проявляться на разных стадиях онтогенеза от яйца до имаго или охватывать несколько стадий. Наибольшее разнообразие в соотношении положения чувствительной и реагирующей стадий обнаружено в случае имагинальной диапаузы, которая свойственна и большинству щитников. Даже при одинаковом типе диапаузы

чувствительность может возникать на разных этапах онтогенеза и иметь разную продолжительность (Таблица 3.2; Musolin, Saulich, 1999). Продолжительность и положение чувствительной стадии в онтогенезе во многом определяют характер всего сезонного развития и адаптивные возможности вида (Саулич, 1994).

Таблица 3.2. Чувствительные к длине дня стадии развития при фотопериодической индукции зимней диапаузы у щитников надсемейства Pentatomoidea.¹

Чувствительные к длине дня стадии	Вид (ссылка)
Личиночная диапауза	
Личинки	<i>Carbula humerigera</i> (Kiritani, 1985a, b)
Имагинальная диапауза	
Личинки II возраста	<i>Oebalus poecilus</i> (Albuquerque, 1993)
Личинки начиная с III возраста и имаго	<i>Podisus maculiventris</i> (Волкович и др., 1991)
Личинки двух последних (IV и V) возрастов и имаго или только последнего (V) возраста и имаго	<i>Dolycoris baccarum</i> (Перепелица, 1971) <i>Halyomorpha halys</i> (Niva, Takeda, 2003) <i>Eysarcoris lewisi</i> (Hori, Kimura, 1993)
Главным образом имаго	<i>Graphosoma lineatum</i> (Мусолин, Майсов, 1998) <i>Arma custos</i> (Саулич, Волкович, 1996) <i>Perillus bioculatus</i> (Jasič, 1967, 1975) <i>Aelia acuminata</i> (Hodek, 1971a) <i>Chinavia hilaris</i> (Wilde, 1969) <i>Nezara viridula</i> (Ali, Ewiess, 1977) <i>Plautia stali</i> (Kotaki, Yagi, 1987)

¹ Все виды принадлежат к семейству Pentatomidae. Доступных примеров из других семейств пока нет.

3.3.1.3. Пакет фотопериодической информации

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

Процесс накопления фотопериодических сигналов изучен лишь у немногих видов щитников, но во всех случаях определённое состояние (будь то диапауза или активное развитие) достигается только при заполнении соответствующего короткодневного или длиннодневного пакета фотопериодической информации. В частности, экспериментально определённый короткодневный пакет информации у *Podisus maculiventris* составил 10 или 11 дней (при 20 °С). Для индукции диапаузы при более высокой температуре (например, 24 °С) такое количество дней пребывания в коротком дне оказалось недостаточным. Лишь увеличение периода действия короткодневных условий до 16 дней вызывало диапаузу у 30 % самок. Снижение количества диапаузирующих особей *P. maculiventris* при высоких температурах связано именно со значительной величиной короткодневного пакета информации. При 24 °С продолжительность личиночного развития сокращается до 21 дня, а при 28 °С — до 16 дней. Поскольку личинки приобретают чувствительность к длине дня только начиная с III возраста, необходимая для индукции диапаузы сумма короткодневных сигналов успевает накопиться при высоких температурах только у небольшой части особей (Волкович и др., 1991; Саулич, Мусолин, 2011).

Установить, когда завершается становление диапаузы (Рисунок 3.1), не всегда удаётся. Хорошим индикатором того, что диапауза окончательно сформировалась, служит уровень выживаемости диапаузирующих особей при пониженной температуре. Например, наибольшая выживаемость подизуса в период хранения при благоприятной для зимовки температуре +8 °С наблюдалась у особей, перенесённых в холод через 17–19 суток после имагинальной линьки (Рисунок 3.5), из чего можно заключить, что именно к этому моменту заканчивается преддиапаузное питание клопов и происходит окончательное формирование состояния диапаузы. Клопы, не достигшие этого

возраста, так же как и прошедшие его, проявили меньшую устойчивость к действию неблагоприятных условий во время зимовки.

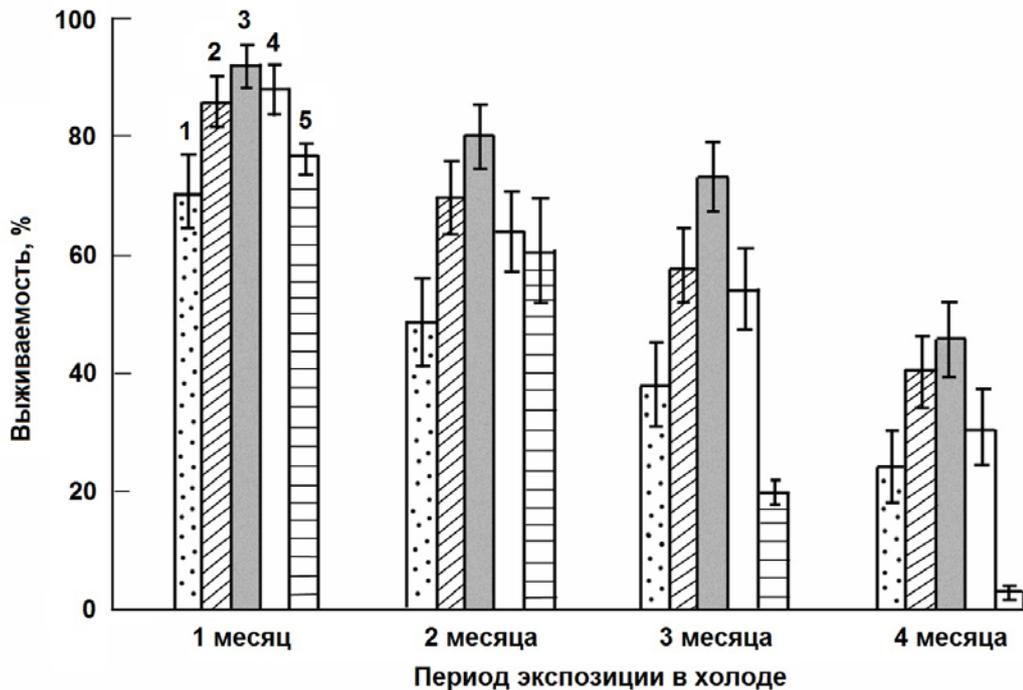


Рисунок 3.5. Влияние возраста диапаузирующих самок *Podisus maculiventris* на выживаемость при низких температурах (+8 °С; лабораторная культура из Миссури, США, 38° с. ш.) (по: Горышин и др., 1989).

Показана выживаемость самок, выращенных при L:D 12:12 и 20 °С и затем в разном возрасте перенесённых в четыре варианта экспозиции при низкой температуре (1, 2, 3 и 4 месяца при +8 °С, фотопериод L:D 12:12, влажность 90–95 %). Цифрами обозначены возрастные группы самок (возраст после окрыления на момент переноса в холод): 1 — 11–13 дней; 2 — 14–16 дней; 3 — 17–19 дней; 4 — 20–22 дней; 5 — 22–25 дней.

3.3.2. Температура

Температура обычно лишь модифицирует воздействие фотопериода при индукции диапаузы, но известно, что у некоторых видов насекомых она является главным фактором такой индукции. Наиболее отчётливо её ведущая роль в качестве индуктора диапаузы была показана у тропических мух (Denlinger, 1986). Среди исследованных щитников только у обитающего в тропиках и субтропиках поливольтинного хищника *Andrallus spinidens* зимняя имагинальная диапауза явно регулируется температурой: при температуре ниже 25 °С независимо от длины дня у части особей всегда индуцировалась диапауза (Рисунок 3.6; Shintani et al., 2010). В регионе исследований (южная Япония, Таканабе, 32° с. ш.) средняя многолетняя

температура сентября составляет 26,8 °С в начале сентября и 22,3 °С — в конце сентября. Имаго последнего поколения формируют факультативную зимнюю диапаузу в первую очередь в ответ на такое понижение температуры, а не в ответ на сокращение светового дня (Рисунок 3.6). Несмотря на субтропический климат, личинки, вылупившиеся из яиц в конце октября, не способны достичь зимующей стадии (имаго) до начала зимы и не могут сформировать диапаузу, что делает своевременное формирование имагинальной диапаузы критически важным. В лабораторных экспериментах при выращивании личинок и имаго *A. spinidens* при постоянной длине дня диапауза формировалась во всех фотопериодах (с продолжительностью фотофазы от 12 до 16 ч) при температурах 20...22,5 °С; при более высоких температурах (25...30 °С) и любых фотопериодах все имаго были физиологически активными (Рисунок 3.6). Чувствительными к сигнальному действию температуры оказались как личинки, так и имаго. Под воздействием низких температур зимой диапауза терминируется, и имаго возобновляют свою активность весной. Таким образом, в отличие от многих других щитников, поливольтинный сезонный цикл *A. spinidens* контролируется в первую очередь температурой, тогда как длина дня играет только второстепенную (и, вероятно, незначительную) роль (Рисунок 3.6; Shintani et al., 2010; Саулич, Мусолин, 2011).

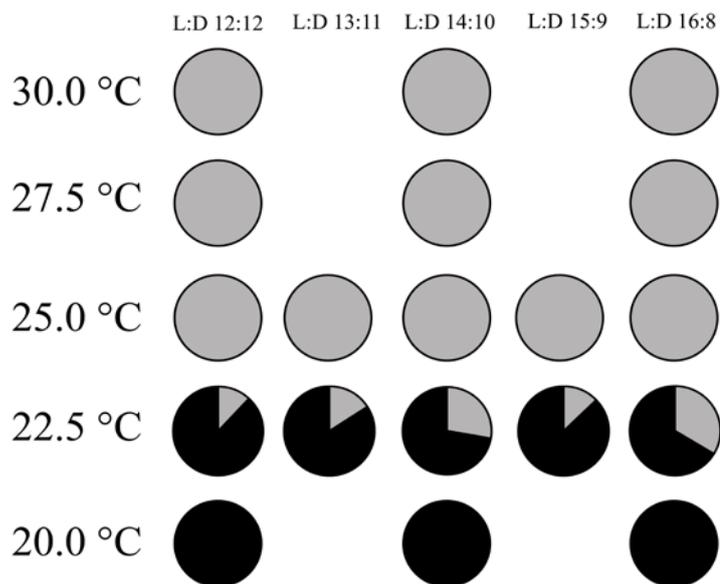


Рисунок 3.6. Роль фотопериода и температуры при индукции зимней имагинальной диапаузы у *Andrallus spinidens* (Таканабе, Япония, 32° с. ш.) (по: Shintani et al., 2010).

Личинок и имаго содержали в условиях постоянной длины дня (указана сверху) и температуры (указана слева). Серые секторы — репродуктивно-активные (т. е. недиапаузирующие) самки, чёрные секторы — диапаузирующие самки.

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

3.3.2.1. Влияние температуры на фотопериодическую реакцию при индукции зимней диапаузы

В большинстве изученных случаев низкая температура усиливает тенденцию к формированию зимней диапаузы. У одних видов, этот эффект ярче проявляется в области фотопериодического порога (который смещается под действием температуры), у других — в короткодневной или длиннодневной частях спектра. Субоптимально высокая температура (такая как 30...32 °С) может в значительной степени подавить ФПР и полностью предотвратить формирование зимней диапаузы, тогда как субоптимально низкие температуры (например, 15 °С) в значительной степени усиливают тенденцию формирования диапаузы и приводят к ситуации, при которой диапауза формируется вне зависимости от длины дня (Мусолин, Саулич, 1995; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007).

Уровень (или степень) чувствительности критического фотопериода к температуре варьирует у разных видов. По этому признаку можно выстроить ряд, который будет начинаться видами с сильной зависимостью критического фотопериода от температуры и заканчиваться видами с термостабильной ФПР (Саулич, Волкович, 2004; Саулич, Мусолин, 2007). Для большинства исследованных насекомых из разных отрядов установлено, что в пределах промежутка температур от 20 до 27 °С сдвиг температуры на 5 °С вызывает сдвиг критического фотопериода примерно на 1 час (Данилевский, 1961). Аналогичная тенденция была отмечена и для щитников (Саулич,

Мусолин, 2007). Однако при этом есть виды, у которых порог ФП остаётся практически стабильным в экологически значимом диапазоне температур. Например, у *Podisus maculiventris* порог практически не изменяется в диапазоне температур от 17,5 до 25,5 °С даже при том, что доля диапаузирующих особей закономерно снижается в короткодневных условиях и реакция на длину дня в значительной степени подавляется при высоких температурах (Рисунок 3.7; Горышин и др., 1988; Саулич, Мусолин, 2011).

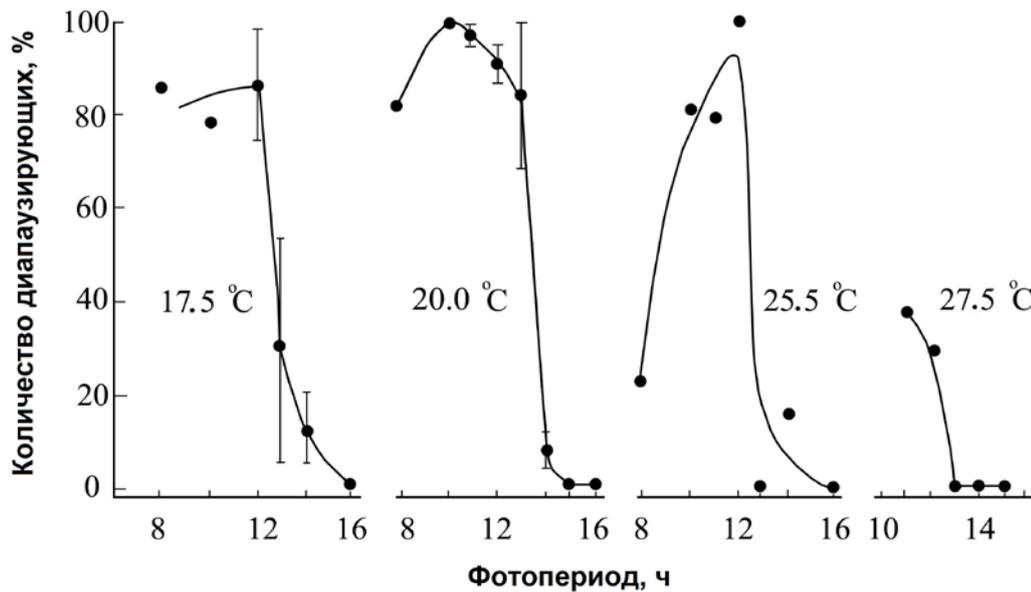


Рисунок 3.7. Влияние постоянной температуры на фотопериодическую реакцию индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Podisus maculiventris* (лабораторная культура из Миссури, США, 38° с. ш.) (по: Горышин и др., 1988).

Личинок и имаго содержали в условиях постоянной длины дня и температуры. Вертикальные линии — пределы разброса результатов в разных повторностях эксперимента.

Как было недавно показано, температура может подобным образом влиять и на количественные проявления ФПР: чем выше была температура в эксперименте, тем сильнее она подавляла ФПР даже в типичных индуцирующих диапаузу условиях у щитника *Scotinophara lurida* (Рисунок 3.3; Cho et al., 2008).

Основной экологической функцией температуры при индукции диапаузы у насекомых можно считать оптимизацию времени индукции диапаузы в течение сезона. В тёплые годы индукция зимней диапаузы отодвигается на более поздние сроки за счёт снижения критического фотопериода под воздействием температуры, тогда как в более холодные годы происходит более ранняя индукция зимней диапаузы. В целом, повышение температуры подавляет тенденцию формирования диапаузы, а её

снижение, наоборот, стимулирует индукцию зимней диапаузы. Важно отметить, что сигнальное действие температуры не всегда можно легко отделить от прямого подавления активности низкими температурами (сигнальное и витальное действия экологических факторов, о которых речь шла выше). Вероятно, во многих случаях (особенно у обитающих на юге и имеющих имагинальную диапаузу видов) отсутствие яйцекладки в течение холодного сезона обусловлено скорее непосредственным подавлением созревания и/или яйцекладки низкой температурой окружающей среды, чем индукцией полноценной зимней диапаузы (Саулич, Мусолин, 2009).

3.3.2.2. Температурный оптимум фотопериодической реакции

Как, вероятно, все физиологические реакции, каждая ФПР имеет свой температурный оптимум, который определяет эффективность ФПР в природных условиях. Чем он шире, тем большее значение в регуляции сезонного развития приобретает длина дня. Диапазон температур, при котором адекватно проявляется реакция на длину дня, очень сильно различается у разных видов. Вероятно, он формируется в тесной взаимосвязи с другими внешними факторами, имеющими критическое значение. Например, у *Arma custos* узкий температурный оптимум ФПР (Рисунок 3.8) приурочен к области высокой температуры, вследствие чего даже в условиях длинного дня активное развитие возможно только при температуре выше 27 °С (Волкович, Саулич, 1994). Такая особенность ФПР практически исключает возможность би- или поливольтинного развития данного вида в лесостепной зоне Европы, несмотря на факультативный характер имагинальной диапаузы. В регионе просто слишком прохладно для бездиапаузного развития, и диапауза формируется в каждом поколении. Реально реализуемое количество поколений у щитников нередко меньше, чем потенциально возможное, т. к. развитие клопов ограничено не только температурой, но и такими факторами, как доступность, обилие и качество пищи (Саулич, Волкович, 1996; Саулич, Мусолин, 1996; Saulich, Musolin, 2017).

Подобные результаты были получены в эксперименте с ещё одним видом щитников — *Dybowskyia reticulata* — в Японии (Nakamura, Numata, 1998). Температурный оптимум ФПР индукции имагинальной диапаузы этого вида тоже сдвинут в область высоких температур: адекватная реакция проявляется только если температура находится на уровне 27,5 °С или выше, тогда как понижение температуры до 25 °С обуславливает индукцию диапаузы у всех имаго как в короткодневных, так и в длиннодневных фотопериодах. В Осаке (34,7° с. ш.) *D. reticulata* завершает только одно

поколение в относительно прохладные годы и два поколения — в более тёплые. Сравнительно низкие летние температуры (25 °C и ниже) исключают вариативность физиологической реакции на длину дня, и все имаго формируют диапаузу вне зависимости от сроков окрыления. Необходимость строго лимитировать количество поколений связана с тем, что *D. reticulata* — узкий олигофаг, питающийся семенами зонтичных, которые доступны только непродолжительное время летом и опадают ещё до начала сентября (Nakamura, Numata, 1998).

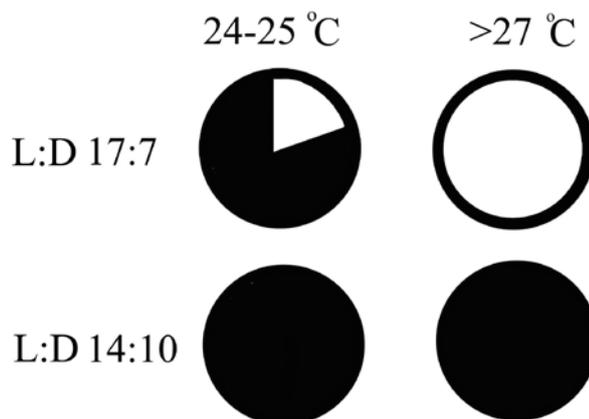


Рисунок 3.8. Роль фотопериода и температуры при индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Arma custos* (Белгородская обл., 50° с. ш.) (по: Волкович, Саулич, 1994; Саулич, Мусолин, 2007а).

Личинок и имаго содержали в условиях постоянной длины дня и температуры. Белые секторы — репродуктивно-активные (т. е. недиапаузирующие) самки, чёрные секторы — диапаузирующие самки.

3.3.3. Пища

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

Сигнальное значение пищевого фактора в регуляции сезонного развития очень подробно исследовано у щитника *Eurydema rugosum* с имагинальной диапаузой. В Японии (34° с. ш.) личинки этого вида могут питаться как листьями, так и семенами различных крестоцветных (Brassicaceae, или Cruciferae). Особи первого поколения клопов питаются на дикорастущих крестоцветных (горчице), которые увядают уже в начале лета. Имаго окрыляются в середине июня, и большая их часть формирует диапаузу. На всех культивируемых растениях (например, редис и капуста) зелёные

листья сохраняются значительно дольше, и большинство живущих на них имаго первого поколения активно размножается, а зимующий запас формируется за счёт диапаузирующих имаго второго поколения, окрыляющихся в конце лета (Ikeda-Kikue, Numata, 2001). Чтобы выявить роль отдельных факторов в регуляции сезонного развития этого вида, личинок выращивали на листьях и семенах рапса в экспериментальных условиях, близких к природным (Рисунок 3.9).

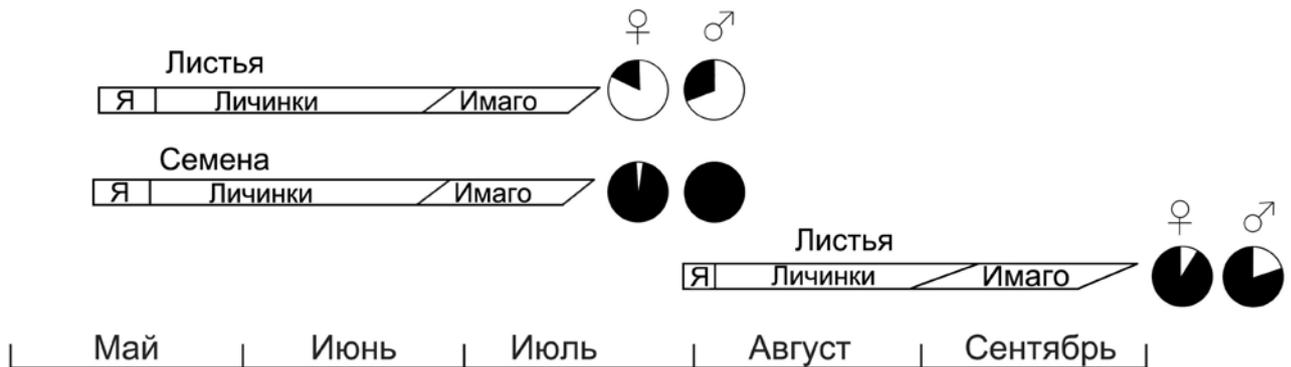


Рисунок 3.9. Влияние корма (листья или семена) на индукцию зимней имагинальной диапаузы у *Eurydema rugosum* в квазиприродных условиях в Осаке, Япония (34,7° с. ш.) (по: Ikeda-Kikue, Numata, 2001).

Белые секторы — репродуктивно-активные (т. е. недиапаузирующие) имаго, чёрные секторы — диапаузирующие имаго. Я — яйца.

Развитие личинок *Eu. rugosum* в июне проходило на фоне длинного дня и на разных видах корма шло синхронно. В большинстве случаев самки и самцы, окрылившиеся в июле и выращенные на листьях, были активными; самки отложили яйца и дали начало второму поколению. А имаго, отродившиеся в это же время, но на семенах, почти все сформировали диапаузу. Далее личинок второго поколения также выращивали на листьях рапса, но большинство окрылившихся в сентябре имаго были диапаузирующими (Рисунок 3.9). Таким образом, доминирующую роль в индукции зимней диапаузы играет фотопериод, но в середине лета пищевая база в значительной степени модифицирует ответ и, таким образом, влияет на вольтинизм популяции. В лабораторных опытах (Рисунок 3.10) было показано, что у этого вида пища выполняет сигнальную функцию только на фоне длинного дня, а в коротком дне все самки формируют диапаузу независимо от пищи (Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004).

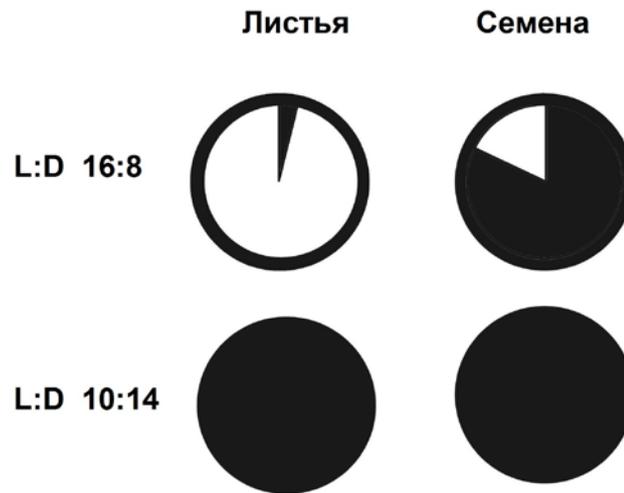


Рисунок 3.10. Роль фотопериода и пищи (листья или семена) в индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Eurydema rugosum* при температуре 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004).

Белые секторы — репродуктивно-активные (т. е. недиапазирующие) имаго, чёрные секторы — диапазирующие имаго.

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

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

Влияние пищи на ФПР индукции диапаузы имеет специфические черты и у хищных клопов. Например, у щитника *Perillus bioculatus* (лабораторная культура, полученная из Канады, ~ 46° с. ш.) в одном и том же фотопериодическом режиме (L:D 16:8) при питании яйцами и личинками колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* все особи были активными, а при питании диапаузирующими имаго все клопы формировали диапаузу (Шагов, 1977). Позже аналогичные результаты были получены в опытах с популяцией из США (46,5° с. ш.): в одних и тех же фотопериодах (с фотофазами 16, 15 и 14 ч) при питании личинками старших возрастов колорадского жука большее количество имаго *P. bioculatus* формировало диапаузу, чем при питании яйцами и личинками младших возрастов (Рисунок 3.11). Таким образом, возрастная структура популяции жертвы является сигналом к формированию диапаузы у хищника (Horton et al., 1998). Однако так же, как и у фитофагов, сигнальная роль пищи проявлялась только на фоне длинного дня.

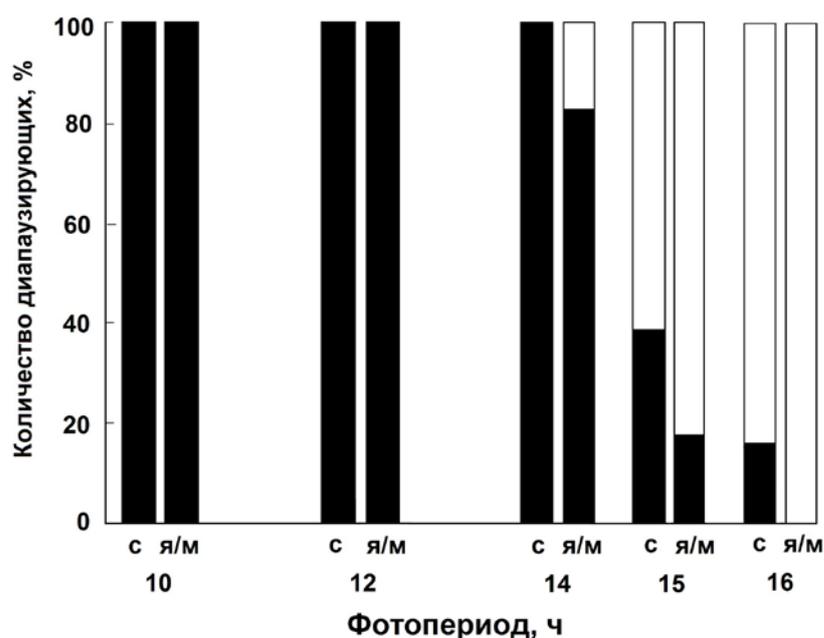


Рисунок 3.11. Влияние фотопериода и корма (яйца и личинки разного возраста колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*) на индукцию зимней имагинальной диапаузы у самок *Perillus bioculatus* (Вапато, Вашингтон, США, 46,5° с. ш.) (по: Horton et al., 1998).

Личинок и имаго содержали в условиях постоянной длины дня (показано на горизонтальной оси) и при температуре 23 °С на двух разных диетах: с — личинки жука старших возрастов, я/м — яйца и личинки жука младших возрастов. Белые секторы — репродуктивно-активные (т. е. недиапаузирующие) самки, чёрные секторы — диапаузирующие самки.

В отличие от олигофага *P. bioculatus* пищевой рацион полифага *Podisus maculiventris* включает не менее 75 видов насекомых из 8 отрядов (McPherson, 1982; Саулич, Мусолин, 2011). У этого вида влияние корма на ФПР индукции имагинальной диапаузы, как и ожидалось, проявилось значительно слабее. Лишь в пороговой зоне отмечено увеличение доли диапаузирующих насекомых среди особей, выращенных в лабораторных условиях на неблагоприятном корме — личинках комнатной мухи *Musca domestica* (Горышин и др., 1988б).

3.4. Собственно диапауза

Как было отмечено выше, 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 (Рисунок 3.12в, д), 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 (Рисунок 3.12а). 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 (ср. Рисунки 3.12б и 3.12г, е) (Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017).

У щитников обоих полов подготовка к зимней диапаузе сопровождается активным ростом жирового тела (Рисунок 3.13), изменением биохимического состава тканей, у отдельных видов — секрецией воскоподобных веществ (например, у тессаратомиды *Encosternum delegorgue*; Dzerefos et al., 2009), миграциями, накоплением специфических питательных веществ (например, крахмала у вредной черепашки *Eurygaster integriceps*; Федотов, 1947), изменениями в поведении (Рисунок 3.13), окраске (см. ниже). Сам период диапаузы характеризуется пониженным уровнем потребления кислорода (Saulich, Musolin, 2017).

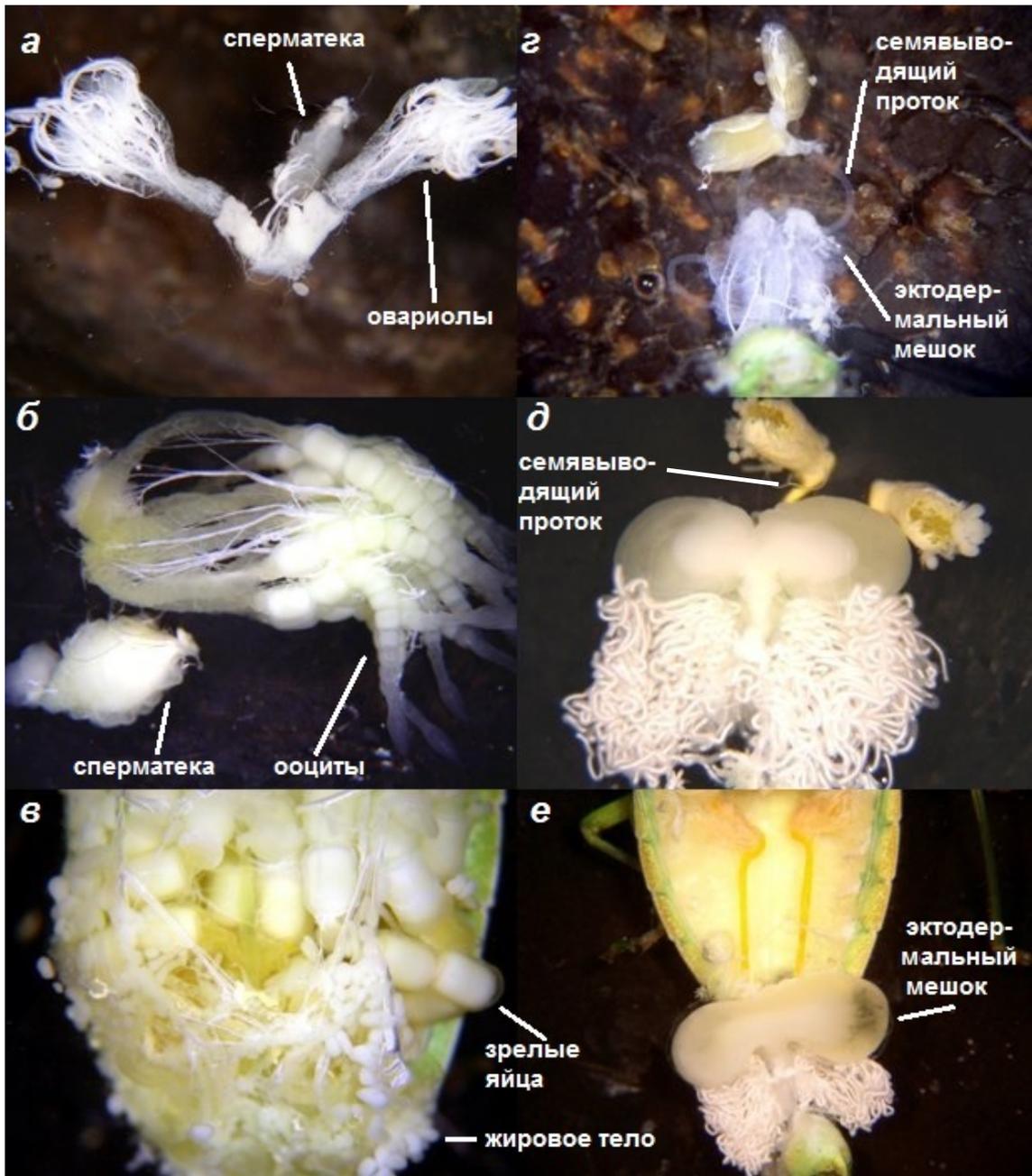


Рисунок 3.12. Состояние гонад у диапазирующих (т. е. нерепродуктивных) и репродуктивно-активных (т. е. недиапазирующих) имаго *Nezara viridula*.

а, диапазирующая (молодая, не приступившая к созреванию) самка: гермарины без ооцитов, овариолы прозрачные, сперматека пустая; **б**, репродуктивно-активная самка: развивающиеся ооциты с желтком, заполненная сперматека; **в**, репродуктивно-активная самка: созревшие яйца, слаборазвитое жировое тело; **г**, диапазирующий (молодой, не приступивший к созреванию) самец: семявыводящий проток прозрачный, эктодермальный мешок пустой и сжатый; **д**, **е**, репродуктивный самец: семявыводящий проток непрозрачный и жёлтый, эктодермальный мешок расширенный и заполненный полупрозрачным бело-жёлтым секретом. Подробнее о морфологии гонад и стадиях развития см.: Esquivel (2009) (фото **а**, **б**, **в** и **г** из Esquivel [2009], фото **д** и **е** из Esquivel et al. [2017]).

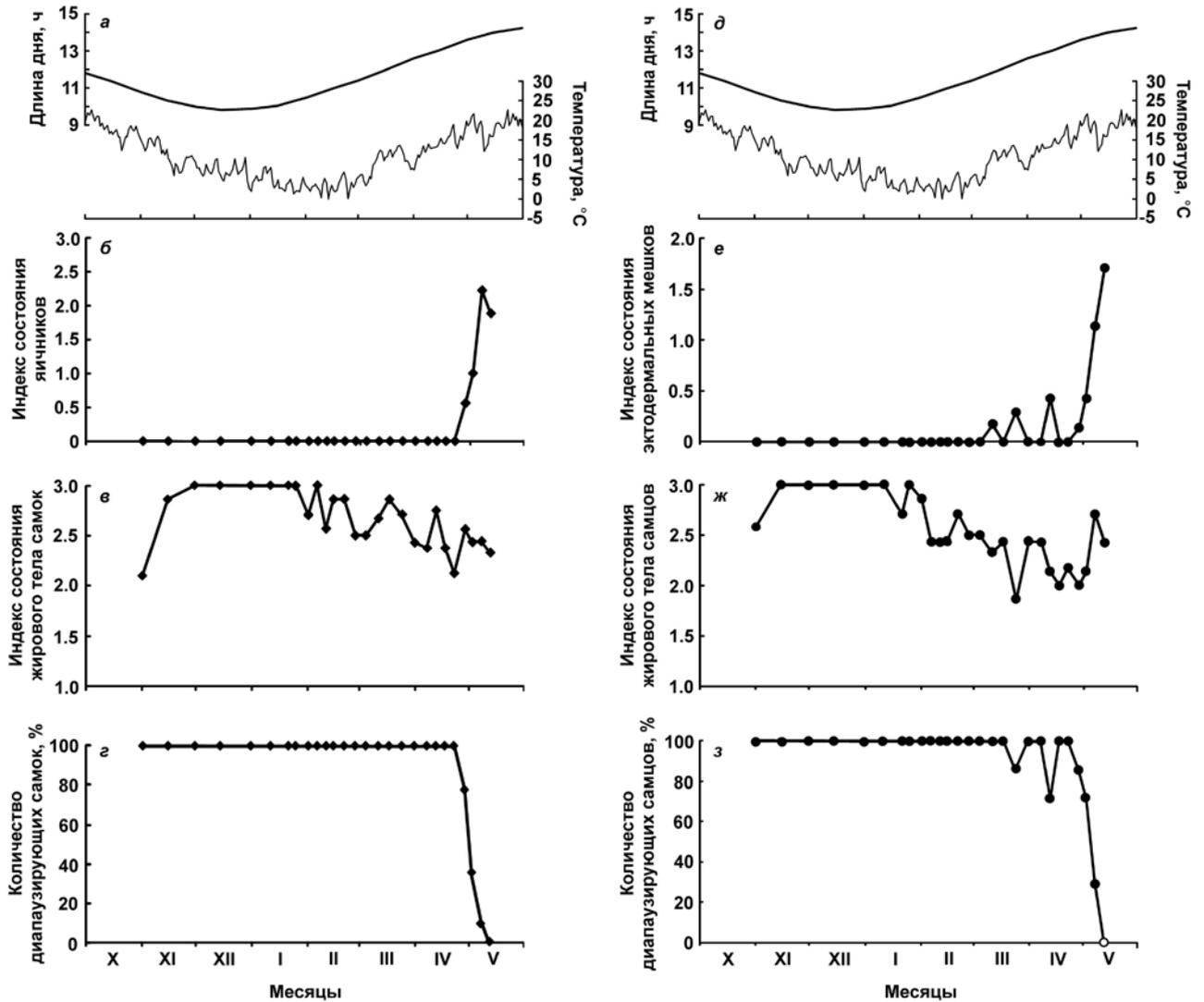


Рисунок 3.13. Динамика физиологических показателей во время зимовки в квазиприродных условиях у самок (слева) и самцов (справа) *Nezara viridula* в Киото (Япония, 35,0° с. ш.) (по: Takeda et al., 2010, с изменениями).

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

3.4.1. Различия в особенностях зимней диапаузы между полами

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 диапаузы и зимовки (Рисунок 3.13; 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. Такая стратегия известна в семействах Nabidae (Kott et al., 2000), Anthocoridae (Kobayashi, Osakabe, 2009; Musolin, Saulich, 2009) и Pyrrhocoridae (Socha, 2010). Среди щитников подобная стратегия обнаружена у *Menida disjecta* (= *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 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).

Наконец, у полушаровидного щитника *Megacopta cribraria* примерно 15 % перезимовавших самок содержат живую сперму как минимум до середины марта. Это не только позволяет им начинать размножаться без дополнительной копуляции весной, но и значимо повышает инвазионный потенциал этого вида, поскольку даже одна оплодотворённая самка может (по крайней мере, теоретически) стать основательницей новой инвазионной популяции (Golec, Hu, 2015).

3.4.2. Холодоустойчивость

Известно, что диапауза обеспечивает общую неспецифическую устойчивость насекомых к действию неблагоприятных внешних условий, в том числе к холоду. Вопросам выживаемости насекомых в условиях низких температур в последнее время уделяется достаточно большое внимание (Lee, Denlinger, 1991; Bale, 1993, 1996; Leather et al., 1993; Hodková, Hodek, 2004; Danks, 2005; Denlinger, Lee, 2010; Саулич, 2014 и др.), однако данных по полужесткокрылым получено немного. В целом, реакции насекомых на холод комплексные. Они обычно различаются между физиологически активными и диапаузирующими особями, в разные периоды года, на разных онтогенетических стадиях или между разными популяциями.

У насекомых известны три стратегии переживания низких отрицательных температур (Zachariassen, 1985; Bale, 2002; Sinclair et al., 2003):

- холодостойкость (freeze intolerance, freeze avoidance, freeze susceptibility или chill intolerance),
- морозостойкость (freeze tolerance),
- холодозащитное иссушение (cryoprotective dehydration).

Большинство видов насекомых (включая всех изученных к настоящему времени щитников) использует первую стратегию: они не могут пережить формирование льда в тканях своего тела, поэтому избегают замерзания благодаря способности к переохлаждению без образования льда в клетках. Нередко используется феномен переохлаждения, при котором вода и водные растворы не замерзают даже при низких температурах, если отсутствуют центры замерзания (ice nucleating agents). Это было показано, например, в чрезвычайно неблагоприятных условиях Аляски у древесного щитника *Elasmotethus interstinctus* (Barnes et al., 1996; Duman et al., 2004).

Вместе с тем есть насекомые, выживающие при полном замерзании жидкостей тела (обычно в межклеточном пространстве). Они выработали набор адаптаций, позволяющий им пережить такое формирование льда (морозостойкость). Использование стратегии холодозащитного иссушения позволяет третьей группе насекомых переживать отрицательные температуры благодаря способности отдавать воду в окружающую среду, что приводит к повышению концентрации остающихся в теле жидкостей и, соответственно, понижению температуры замерзания (Zachariassen, 1985; Bale, 2002; Sinclair et al., 2003; Chown, Nicolson, 2004; Berman et al., 2013; Storey, Storey, 2015). Видов, использующих вторую и третью стратегии, среди полужесткокрылых пока не обнаружено.

Анализу взаимосвязи между зимней диапаузой и холодоустойчивостью посвящено большое количество специальных работ (например, Denlinger, 1991; Leather et al., 1993; Danks, 2000; Bale, 2002; Denlinger, Lee, 2010; Саулич, 2014). В целом, по совокупности данных можно заключить, что зимняя диапауза необходима для повышения холодоустойчивости и успешной зимовки насекомых в климатических зонах с ярко выраженной сезонностью; однако, есть определённое количество исключений из этого правила, когда, например, насекомые могут пережить зиму, используя другие стратегии, без формирования настоящей диапаузы (Denlinger, 1991; Šlachta et al., 2002; Khanmohamadi et al., 2016).

Для сравнительной оценки устойчивости насекомых к холоду в экспериментальных условиях используют **температуру переохлаждения** (ТП, или SCP), которую измеряют термоэлектрическим методом. На примере нескольких видов показано, что ТП не остаётся постоянной в течение года. Так, у щитника *Graphosoma lineatum* в Чехии ТП была на уровне $-7,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в мае–июне, понижалась до $-14,0\text{...}-12,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в августе–октябре, достигала $-18,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в декабре–январе и затем повышалась к весне (Šlachta et al., 2002). Аналогичный характер изменения ТП был обнаружен у щитников *Scotinophara lurida* в Корее (Cho et al., 2007) и *Halyomorpha halys* в США (Cira et al., 2016).

Однако сезонные тренды не всегда проявляются так отчётливо. Например, у *Podisus maculiventris* (лабораторная культура, полученная из США, 38° с. ш.), ТП недиапаузирующих яиц и личинок I возраста составляла $-34,1\pm 0,28\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $-29,0\pm 0,40\text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно, хотя этот вид зимует на имагинальной стадии. В то же время ТП диапаузирующих и активных самок была очень близкой ($-17,8\pm 0,46\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $-15,0\pm 0,60\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Борисенко, 1987). Почти не было разницы в ТП также у диапаузирующих ($-11,7\pm 0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$) и недиапаузирующих ($-10,4\pm 0,8\text{ }^{\circ}\text{C}$) имаго *Nezara viridula* (Южная Каролина, США; Elsey, 1993). Эти данные свидетельствуют об отсутствии или слабости связи между холодоустойчивостью и состоянием диапаузы у указанных видов.

3.5. Диапаузное развитие и терминация зимней диапаузы

Постепенные изменения, происходящие в течение диапаузы и в результате приводящие к её изживанию, обозначают терминами «диапаузное развитие» или «реактивация» (Рисунок 3.1). Оба термина показывают, что диапауза — не только особое физиологическое состояние, но и динамический процесс, завершением

которого является восстановление активности. Завершение диапаузы достигается в результате деблокирования нейросекреторных центров в результате спонтанной и индуцированной реактивации.

Особенности диапаузного состояния и процессы, протекающие во время диапаузы, изучены слабо. На основе исследования постепенных изменений, происходящих во время имагинальной диапаузы, Ходек (Hodek, 1983) предложил различать хоротелические (медленно протекающие, спонтанные) и тахителические (быстрые, индуцированные) процессы в диапаузном развитии.

Хоротелические процессы — это относительно медленные и эндогенно регулируемые процессы диапаузного развития, протекающие в более или менее постоянных условиях (т. е. в тех же условиях, при которых диапауза сформировалась). В этих случаях диапауза заканчивается спонтанно, т. е. не является реакцией на внешнее воздействие и не требует каких-то внешних стимулов или сигналов. Тахителические процессы, напротив, протекают, когда диапаузное развитие испытывает влияние изменившихся внешних факторов (обычно диапаузное развитие ускоряется в ответ на внешнее воздействие). Диапауза, таким образом, прекращается (терминируется) преждевременно из-за воздействия внешних сигналов, например, действия низкой температуры (холодовая реактивация) или изменения длины дня (фотопериодическая реактивация). Другими словами, относительно медленно протекающие хоротелические процессы закономерно завершаются спонтанной терминацией диапаузы, тогда как относительно быстрые тахителические процессы ускоряют диапаузное развитие и приближают экзогенно вызванное терминирование диапаузы (Заславский, 1986; Hodek, 1993, 1996, 2002; Саулич, Мусолин, 2007; Musolin, Saulich, 2017). При этом следует отметить, что в природе практически невозможно найти действительно стабильные неменяющиеся условия и, следовательно, тахителические процессы (вызванные, например, холодной зимой) перекрывают внутренние хоротелические процессы.

3.5.1. Спонтанная терминация зимней диапаузы

Этот тип терминации зимней диапаузы (реактивации) основан на эндогенных (хоротелических) процессах и может протекать в тех же условиях, при которых диапауза была индуцирована. Спонтанная реактивация наиболее успешно завершается у видов с непрочной диапаузой и, как правило, тропического и субтропического происхождения. Поскольку в природной обстановке условия

практически никогда не остаются постоянными, полноценную спонтанную реактивацию можно наблюдать только в стабильных экспериментальных условиях. Возможность возобновления активного развития при сохранении условий, индуцировавших диапаузу, показана для многих полужесткокрылых, в том числе для настоящих щитников *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985b), *Plautia stali* (Kotaki, 1998a, 1998b) и *Nezara viridula* (Musolin et al., 2007; Musolin, 2012) и др.

Так, имаго *N. viridula*, диапауза которых была индуцирована в лаборатории в очень коротком дне, оставались в диапаузе дольше тех имаго, диапауза которых была индуцирована в околопороговых режимах (Рисунок 3.14). Со временем диапауза терминировалась спонтанно, без изменения внешних условий. При 25 °C у самок сильно варьировал средний период, в течение которого они сохраняли коричневую окраску, свойственную диапаузному состоянию (см. раздел 3.7.4): он составлял 84 дня при L:D 13:11, 126 дней при L:D 12:12 и 154 дня при L:D 10:14 (Рисунок 3.15; Musolin et al., 2007). Это говорит о том, что при спонтанной реактивации диапаузное развитие затянуто, а разные особи завершают диапаузу и возобновляют активную жизнедеятельность не одновременно. После полной терминации диапаузы имаго в описываемом эксперименте приступали к репродукции и демонстрировали следующую тенденцию: разница в возрасте на момент начала яйцекладки между самыми ранними и самыми поздними самками *N. viridula* в разных короткодневных режимах при 25 °C варьировала от 106 (L:D 13:11; Рисунок 3.15в) до 158 дней (L:D 10:14; Рисунок 3.15а), тогда как без диапаузы при той же температуре этот диапазон составил всего 43 дня (Рисунок 3.15г). В случае зимовки в природных условиях разница в возрасте начала яйцекладки между первыми и последними самками была ещё меньше — всего 23 дня (Musolin et al., 2007). Как видно, скорость спонтанной реактивации у *N. viridula* зависела от фотопериодических условий индукции диапаузы и последующего содержания имаго. Иными словами, диапауза, индуцированная и поддерживаемая в разных фотопериодах, различалась по продолжительности (прочности): чем короче фотофаза, тем прочнее была диапауза и тем позже самки начинали откладывать яйца (Рисунок 3.15а–г).

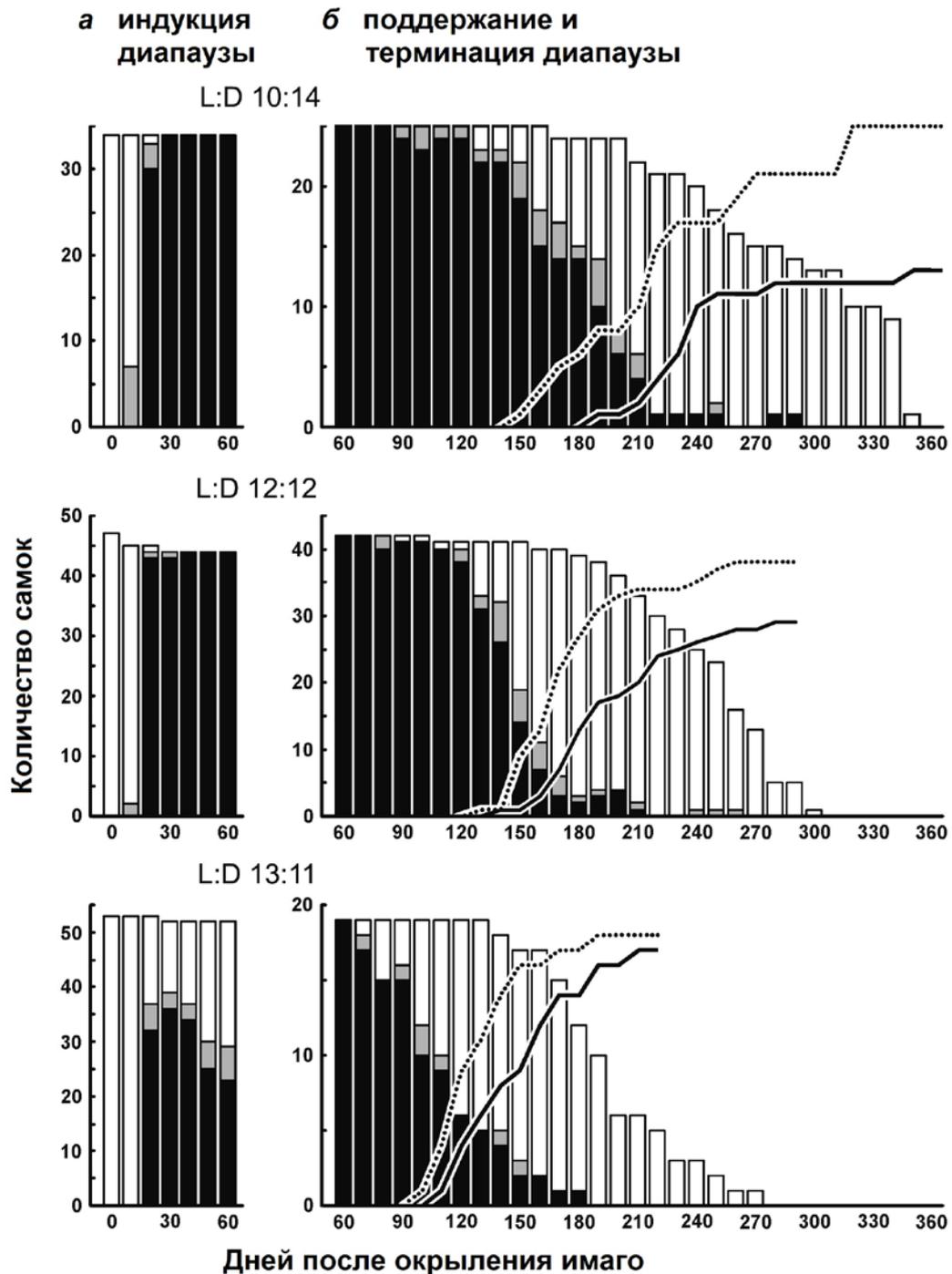


Рисунок 3.14. Влияние фотопериода на динамику окраски тела, диапаузу и постдиапаузную репродукцию самок *Nezara viridula* при температуре 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin et al., 2007).

а, индукция диапаузы; **б**, поддержание и терминация диапаузы.

Личинок и имаго содержали в условиях постоянной длины дня. На 60-й день после окрыления (т. е. по завершении фазы индукции диапаузы) все самки, имеющие зелёную и промежуточную окраску, были удалены из эксперимента, а коричневые самки оставлены в нём. 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.

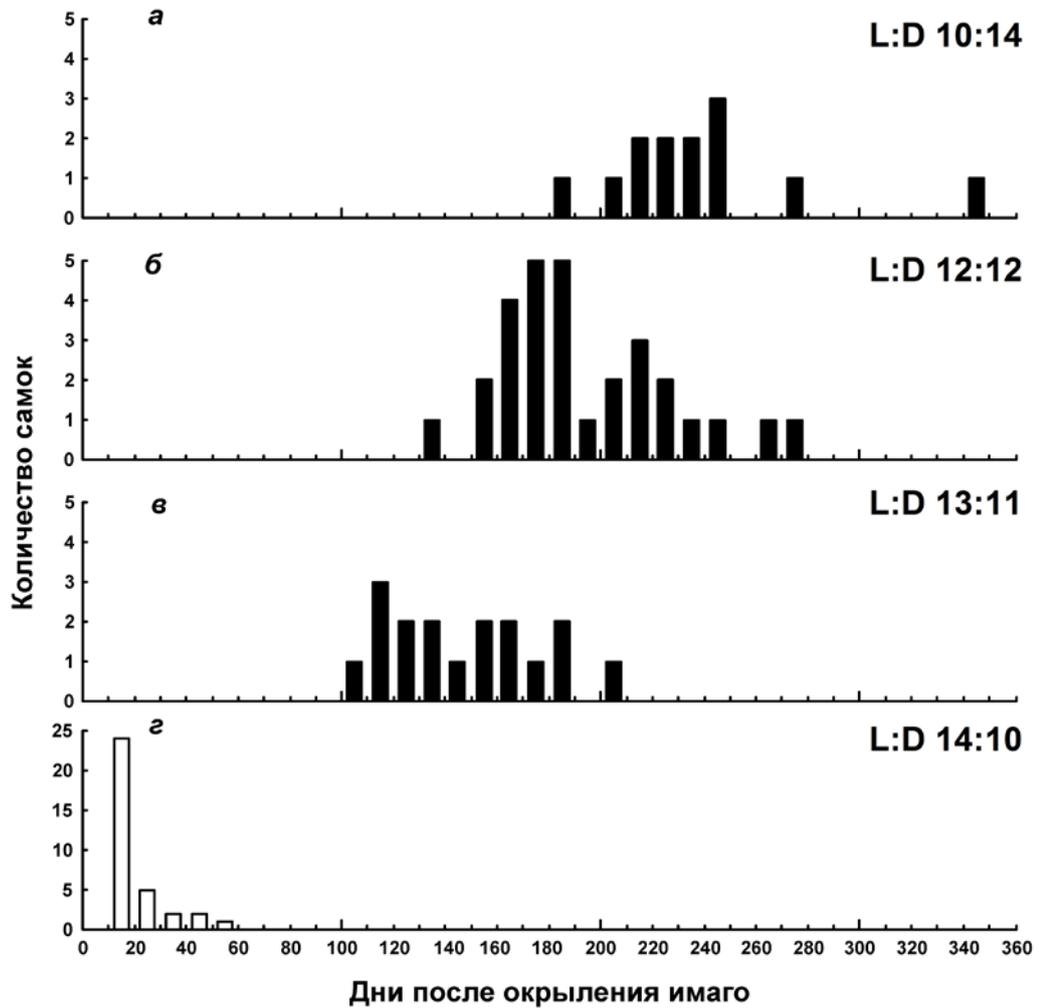


Рисунок 3.15. Влияние фотопериода на преовипозиционный период у самок *Nezara viridula* при температуре 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin et al., 2007).

Личинок и имаго содержали в условиях постоянной длины дня (обозначена над гистограммой). **а–г**, разные фотопериоды; режим **г** приведён для сравнения (данные из: Musolin, Numata, 2003a).

У *Picromerus bidens* (Musolin, Saulich, 2000) эмбриональная диапауза облигатна по своей природе, но при этом было показано, что она может терминироваться достаточно быстро по крайней мере у части особей (Рисунок 3.16; Musolin, Saulich, 2000). Как это обсуждается ниже и в Главе 5, такая слишком быстрая терминация губительна, т. к. вылупившиеся личинки не будут иметь времени вырасти, полинять на имаго и полноценно подготовиться к зимовке. Чтобы нейтрализовать отрицательные эффекты непрочной зимней эмбриональной диапаузы, у популяции из лесостепной зоны появилась специальная сезонная адаптация в виде летней диапаузы (эстивации).

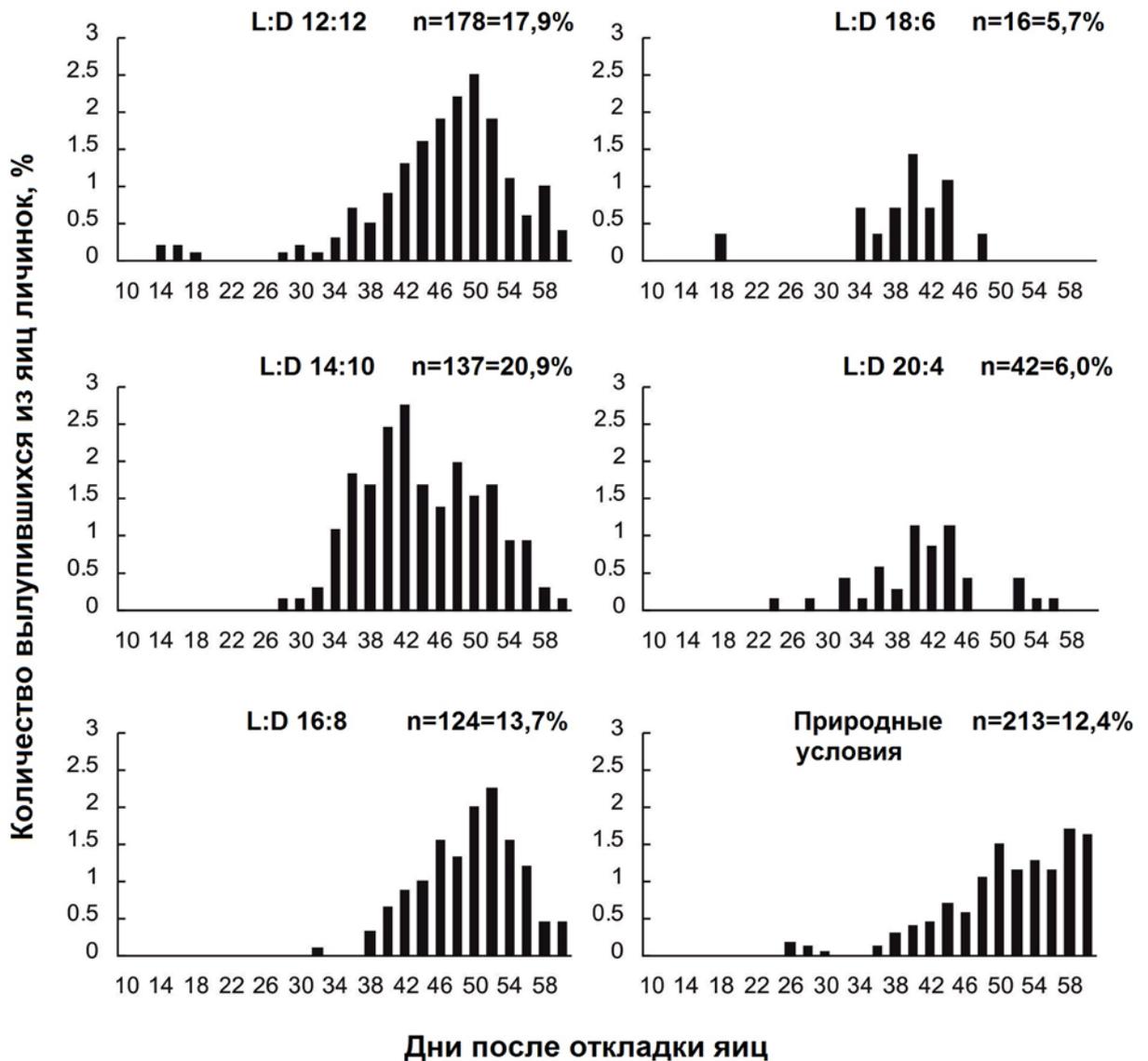


Рисунок 3.16. Отрождение личинок из яиц *Picromerus bidens* в течение 60 дней после откладки яиц при постоянной длине дня и температуре 25 °С (Московская область, 56° с. ш.) (по: Musolin, Saulich, 2000).

Яйцекладки в варианте «Природные условия» содержали в квазиприродных условиях до 10 сентября (10–40-й дни с момента откладки) и затем перенесли в режим L:D 16:8 при 25 °С; n — количество личинок, отродившихся из яйцекладок в каждом режиме, и доля относительно всех яиц, отложенных самками в соответствующем режиме.

3.5.2. Холодовая терминация (реактивация) зимней диапаузы

Достаточно большой объем накопленных экспериментальных данных даёт основание заключить, что холодовая терминация (реактивация) зимней диапаузы имеет исключительно важное значение для большинства видов насекомых умеренного

климата, хотя в полевых условиях терминирующий диапаузу эффект низкой температуры обычно невозможно отделить от процессов спонтанной (хоротелической) терминации диапаузы (Hodek 1983, 1996, 2002).

Для восстановления активности насекомых (т. е. для терминации диапаузы) обычно необходимо воздействие температур от 0 до +10 °С, хотя у отдельных видов диапазон благоприятных для терминации температур может быть более узким. Отрицательные температуры, как правило, сильно тормозят процесс реактивации. При температуре выше 15 °С он также обычно не реализуется. Температурные требования диапаузирующих стадий определяются преимущественно условиями обитания и географическим происхождением и практически не зависят от стадии, на которой происходит зимовка того или иного вида насекомых (Саулич, Волкович, 2004).

Условия зимовки и реактивации сказываются на физиологическом состоянии последующих фаз. Даже незначительное отклонение температуры от оптимума холодной экспозиции может оказывать существенные негативные последствия на насекомых. Например, показано, что хранение диапаузирующих особей *Podisus maculiventris* только при температурах +6...8 °С обеспечивает максимальную выживаемость имаго и высокую плодовитость самок в дальнейшем (Горышин и др., 1989).

Продолжительность холодной экспозиции, необходимая для терминации диапаузы, варьирует у разных видов от 1 до 6 месяцев. Охлаждение постепенно выводит нейроэндокринные центры из заблокированного состояния, и они приобретают способность оказывать немедленный стимулирующий развитие эффект при повышении температуры (Tauber et al., 1986).

3.5.3. Фотопериодическая терминация (реактивация) зимней диапаузы

После фотопериодической индукции диапаузы многие виды насекомых сохраняют чувствительность к длине дня, и диапауза у них может быть терминирована изменением фотопериодических условий. Прекращение диапаузы под влиянием фотопериодических условий, альтернативных тем, которые её индуцировали, происходит у всех насекомых, сохраняющих чувствительность к длине дня во время диапаузы. Такой способ реактивации типичен для видов с личиночной и имагинальной диапаузой.

В основе фотопериодической реактивации также лежит взаимодействие спонтанных (т. е. хоротелических) и индуктивных (т. е. тахителических) процессов. Об

этом свидетельствует неодинаковая продолжительность периода активации в условиях длинного дня у насекомых на разных этапах диапаузы. В начальный период (Рисунок 3.1) диапауза неглубокая, но способность к возобновлению развития оказывается наиболее прочно заблокированной. Поэтому перенос диапаузирующих особей осенью из короткого дня в длинный не вызывает быстрой активации, проявляющейся, например, в откладке яиц в случае имагинальной диапаузы. В дальнейшем благодаря развитию хоротелического процесса прочность блокирования морфогенеза снижается, и фотопериодическая активация требует все меньшего времени для завершения (Hodek, 1983, 2002; Košťál, 2006).

Фотопериодические реакции, прекращающие диапаузу, в некоторых случаях проявляют удивительное сходство с реакциями, индуцирующими её, а критические пороги часто совпадают. Совпадение кривых ФПР может свидетельствовать о том, что реактивирующий эффект фотопериода является результатом того же физиологического механизма, который контролирует наступление диапаузы. В других случаях форма кривых ФПР может несколько различаться, как, например, у *Nezara viridula* (Musolin et al., 2007).

Взаимодействие спонтанных и индуцированных процессов при терминации диапаузы показано в двух экспериментах со щитником *Podisus maculiventris*, привезённым из шт. Миссури (США, 38° с. ш.).

В первом опыте индукция и терминация диапаузы, а также постдиапаузная яйцекладка были исследованы после того, как клопы испытали на себе влияние разных фотопериодических и температурных условий (Рисунок 3.17; Chloridis et al., 1997). Когда самки были выращены начиная с эмбриональной стадии в длиннодневных условиях (L:D 16:8) при температуре 23 °С, и их продолжали содержать в этих же условиях и после окрыления, все из них оказывались репродуктивно-активными и откладывали яйца (Рисунок 3.17; линия А). Практически тот же самый результат был получен, когда самок изначально содержали так же, но на 13-й день после имагинальной линьки перенесли в короткий день (L:D 8:16) при той же температуре и дальше содержали в этих условиях: все самки были репродуктивно-активны и не прекратили яйцекладку как минимум в течение 27 дней после переноса из длиннодневных в короткодневные условия (Рисунок 3.17; линия В). Противоположная ситуация имела место, когда самки были выращены начиная с эмбриональной стадии в короткодневных условиях (L:D 8:16) при той же температуре 23 °С, и их продолжали содержать в этих условиях и после окрыления: все из них сформировали диапаузу (Рисунок 3.17; линии С, D и E). Далее самки испытывали разные условия. Если условия

оставались неизменными (L:D 8:16 при 23 °C), то по истечении некоторого времени происходила спонтанная терминация диапаузы (Рисунок 3.17; линия С), некоторые самки начинали откладывать яйца на 47-й день, что свидетельствовало о небольшой глубине и стабильности диапаузы, сформированной в короткодневных условиях (L:D 8:16) при 23 °C. Включение холодного периода (+4 °C в течение 10 дней) на фоне того же короткого дня (L:D 8:16) ускоряло начало яйцекладки и увеличивало количество яйцекладущих самок по сравнению с самками, которых постоянно содержали при 23 °C (Рисунок 3.17; линии Е и В). Однако даже на 130-й день к откладке яиц приступило лишь немногим более 40 % самок. Значительно более сильный стимулирующий эффект проявился при последовательном действии холода (+4 °C в течение 10 дней) и длинного дня (L:D 16:8; Рисунок 3.17; линия D): самки начали откладывать яйца уже на 25-й день (т. е. через 15 дней после окончания воздействия холода), и к 70-му дню все самки реактивировались. Этот эксперимент показывает, что имаго *P. maculiventris* сохраняют чувствительность к длине дня в процессе факультативной зимней имагинальной диапаузы, что является необходимым условием для фотопериодической терминации диапаузы. Более того, чувствительность к длине дня сохраняется даже после холодового воздействия (Chloridis et al., 1997; Саулич, Мусолин, 2011а, б).

Возможность фотопериодической терминации факультативной зимней диапаузы была независимо показана в другом эксперименте с этой же популяцией *P. maculiventris*. Клопы, у которых короткий день (L:D 12:12) при температуре 20 °C индуцировал диапаузу, на 25–30-й после окрыления были перенесены в режим длинного дня (L:D 16:8) при 20 и 24 °C (Таблица 3.3). При обеих температурах диапауза вскоре терминировалась, и самки приступили к яйцекладке. Более высокая температура (24 °C) имела более выраженный эффект терминации диапаузы: при ней преовипозиционный период был короче (Таблица 3.3). К сожалению, в данном случае невозможно отделить влияние температуры на процесс терминации диапаузы от такового на процесс созревания самок уже после терминации диапаузы.

Видимо, сохранение чувствительности к длине дня во время диапаузы свойственно многим видам, зимующим на имагинальной стадии. В частности, это обнаружено у настоящих щитников *Halyomorpha halys* (Yanagi, Hagihara, 1980), *Graphosoma lineatum* (Nakamura et al., 1996) и *Eysarcoris lewisi* (Hori, Kimura, 1993). Интересно отметить, что для индукции диапаузы у подизуса необходимо воздействие короткого дня, начиная с III личиночного возраста (см. выше), у *E. lewisi* — с V возраста, тогда как для фотопериодической терминации диапаузы у обоих видов достаточно воздействия длинного дня только на имагинальной стадии. Таким образом,

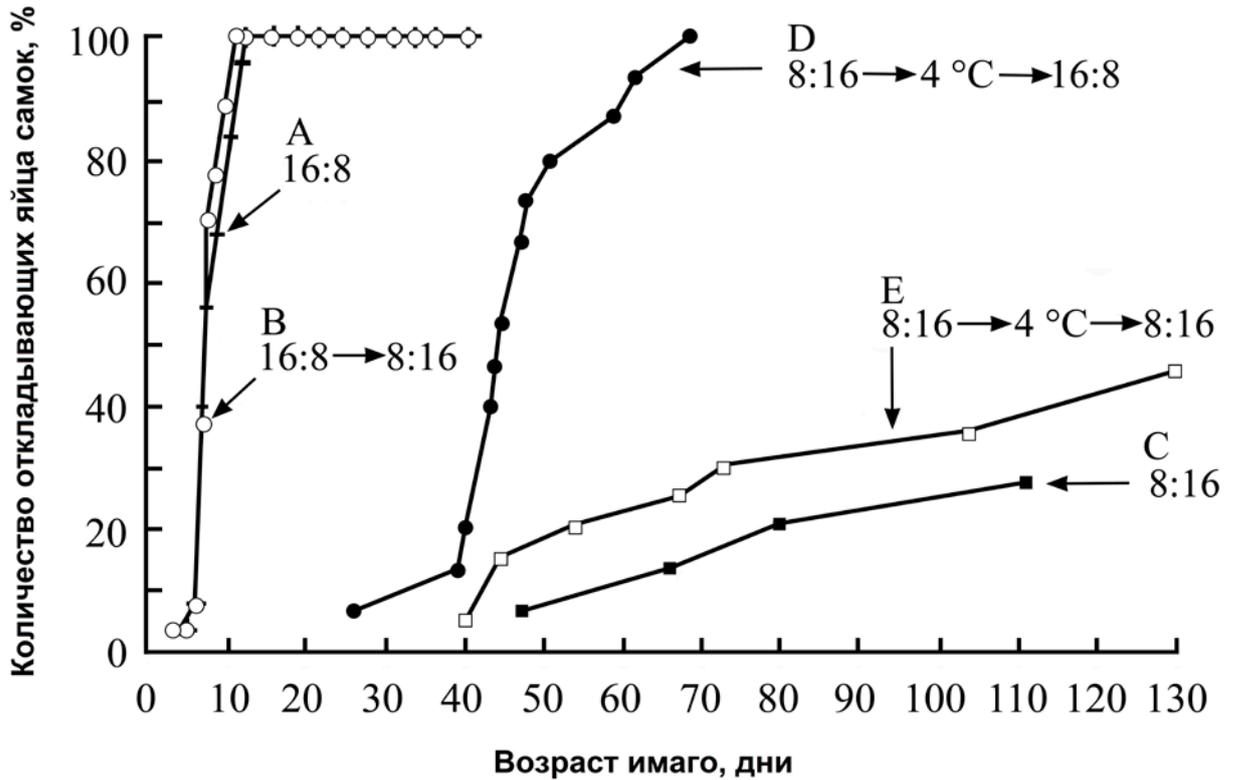


Рисунок 3.17. Динамика яйцекладки у самок *Podisus maculiventris* в различных фотопериодических режимах при температуре 23 °С (лабораторная культура из Миссури, США, 38° с. ш.) (по: Chloridis et al., 1997).

Условия содержания самок (варианты эксперимента): **А**, постоянно в длинном дне (L:D 16:8); **В**, от яйца до имаго в длинном дне, затем на 13-й день после окрыления перенесены в короткий день (L:D 8:16); **С**, постоянно в коротком дне; **Д**, в коротком дне до 13-го дня с момента окрыления имаго, затем 10 дней при +4 °С (в темноте), затем в длинном дне; **Е**, от яйца до имаго в коротком дне, затем на 13-й день после окрыления перенесены на 10 дней в +4 °С (в темноте), затем перенесены в длинный день.

Таблица 3.3. Фотопериодическая реактивация диапаузирующих клопов (по: Горышин и др., 1989).

Температура, °С	Возраст имаго при переносе в длиннодневные условия (L:D 16:8), дни	Количество		Сроки начала яйцекладки, дни (средние ± S.E.)
		пар	реактивиро- ванных особей, %	
20	18	25	100	23,0±1,65
	25	23	100	26,1±1,37
	27–29	11	100	25,2±2,42
24	25–30	26	100	17,8±0,93

существует определённая разница в продолжительности чувствительной стадии при индукции и терминации диапаузы: индуктивные процессы требуют значительно более длительного действия сигнального фактора и связаны с более глубокой настройкой эндокринной системы, чем процессы, вызывающие терминацию диапаузы и возобновление активности. Такое заключение было недавно подтверждено данными, полученными в эксперименте с другим щитником — *Scotinophara lurida* (Cho et al., 2008).

3.6. Экологические факторы, контролирующие постдиапаузное развитие весной

На примере разных видов насекомых умеренного климата показано, что у большинства из них в природных условиях диапауза заканчивается уже в декабре, а в наиболее суровый период зимы они находятся в состоянии постдиапаузного оцепенения (Данилевский, 1961; Hodek, 1971b, 1996; Hodková, 1982; Ушатинская, 1990; Саулич, Волкович, 2004; Košťál, 2006; Саулич, Мусолин, 2007а, и др.). Очень точное определение этого состояния дал В. Кошталь (Košťál, 2006: с. 121): «Состояние постдиапаузного оцепенения — это экзогенно вызванное угнетение развития и метаболизма, которое следует после завершения диапаузы в условиях, неблагоприятных для возобновления развития». Постдиапаузное оцепенение обеспечивает обе функции диапаузы — выживание и синхронизацию развития, не подменяя при этом диапаузу, а лишь дополняя её, повышая точность механизмов сезонной синхронизации развития (Veerman, 1985; Белозеров, 2009). Среди внешних факторов, контролирующих весеннее возобновление развития, для насекомых умеренных широт наибольшее значение имеют длина дня, температура и наличие пищи, т. е. те же факторы, которые регулируют наступление факультативной зимней диапаузы осенью.

Возобновление активного развития щитников после зимнего покоя может проявляться по-разному и касаться разных физиологических и поведенческих процессов в зависимости от типа зимней диапаузы. Так, при эмбриональной диапаузе завершается эмбриогенез и происходит вылупление личинок из яйца, при личиночной диапаузе — возобновляется морфогенез и становится возможной очередная линька; наконец, при имагинальной диапаузе — деблокируется оогенез и становится возможным развитие репродуктивных желёз. У щитников весеннее возобновление развития было изучено в основном у видов с зимней имагинальной диапаузой.

3.6.1. Длина дня

В экспериментальных условиях длинный день часто ускоряет возобновление развития насекомых после диапаузы, но, вероятно, только немногие виды проявляют способность к фотопериодической реактивации в природе. Обычно длительное охлаждение приводит к постоянной или временной фоторефрактерности, т. е. нечувствительности к длине дня: насекомые получают возможность развиваться при любой длине дне, т. к. ни длинный, ни короткий день не подавляют активное развитие. Поэтому весной с наступлением тёплой погоды большинство видов щитников восстанавливают активную жизнедеятельность независимо от длины дня и размножаются до конца жизни. Такая нейтральная реакция на фотопериод после диапаузы впервые была описана у клопа-солдатика и поэтому была названа реакцией типа *Pyrrhocoris* (*Pyrrhocoris*-like; Hodek, 1971b, 1977).

В противоположность видам, необратимо утрачивающим фотопериодическую чувствительность, многие виды теряют её осенью или зимой, но после небольшого периода фоторефрактерности весной вновь восстанавливают это свойство в начале лета. Этот тип реакции был впервые обнаружен у *Aelia acuminata* и назван реакцией типа *Aelia* (*Aelia*-like), или циклической реакцией (recurrent response; Hodek, 1971a). Позже было показано, что подобным свойством обладают и другие виды, например, *Dolycoris baccarum* (Hodek, 1977), *Eurydema rugosum* (Ikeda-Kikue, Numata, 1992), *Graphosoma lineatum* (Nakamura et al., 1996). Восстановление фотопериодической чувствительности, вероятно, может обеспечивать насекомым возможность формирования диапаузы более одного раза в течение жизни и, таким образом, дать возможность перехода к многолетнему циклу развития. Такой сценарий предполагается и у *Perillus bioculatus* (Jasič, 1967).

3.6.2. Температура

Хорошо известно, что возобновление развития насекомых весной контролируется повышением температуры. Однако температурный фон весной очень неустойчив, поэтому некоторые виды, зимующие на личиночной или имагинальной стадии и имеющие тесные связи с кормовыми растениями или определёнными фенофазами растений (моно- или олигофаги), могли бы использовать в качестве триггеров весеннего возобновления развития более точные внешние сигналы, в частности — длину дня, как и при индукции диапаузы. Тем не менее, по имеющимся сведениям,

большинство видов, для которых в лабораторных условиях была показана способность к фотопериодической терминации диапаузы, в течение зимовки необратимо утрачивает чувствительность к длине дня. Поэтому весной с наступлением тёплой погоды клопы вне зависимости от длины дня восстанавливают активную жизнедеятельность и размножаются до конца жизни.

На примере щитника *Eurydema rugosum* показано, что диапауза у перезимовавших самок к началу апреля в центральной Японии полностью терминируется. К этому моменту они находятся в состоянии постдиапаузного оцепенения и не начинают размножение из-за тормозящего воздействия низкой температуры. Ни наличие пищи, ни длинный день не снимают этого тормоза. Только после того, как температура превысит значение нижнего температурного порога постдиапаузного морфогенеза, самки начинают откладывать яйца (Ikeda-Kikue, Numata, 1992). Точно так же самки щитника *Aelia fieberi*, перенесённые в конце марта или начале апреля из природы в лабораторные условия (25 °C), при наличии подходящего корма независимо от длины дня начинали откладывать яйца намного раньше, чем в природных условиях, где главным фактором, тормозящим начало откладки яиц, оставалась низкая температура (Nakamura, Numata, 1997b). При этом яйцекладка продолжалась до конца жизни самок.

3.6.3. Пища

Одним из важных компонентов внешней среды, имеющим значение для весенней активизации пентатомид, является наличие полноценной кормовой базы. Особенно отчётливо её роль проявляется в регуляции постдиапаузного развития видов, питающихся семенами и плодами растений. Роль пищи как триггера весеннего размножения была показана в экспериментах со щитником *Dybowskyia reticulata* (Nakamura, Numata, 1997a). Самки, собранные в природе и перенесённые в лабораторию в марте, начинали яйцекладку и в коротком, и в длинном дне, но только при наличии пищи (Рисунок 3.18).

Отсутствие пищи задерживало яйцекладку на длительный срок в обоих фотопериодических режимах. Доступность пищи стимулировала размножение (на Рисунок 3.1 время, когда пища становилась доступной, показано стрелкой). Таким образом, ни температура, ни длина дня весной не контролируют начало размножения у этого вида. Только доступность пищи имеет определяющее значение. Если летом наличие пищи и её качество чаще служат лишь второстепенными сигнальными

факторами, то весной отсутствие пищи становится основным тормозом для созревания гонад.

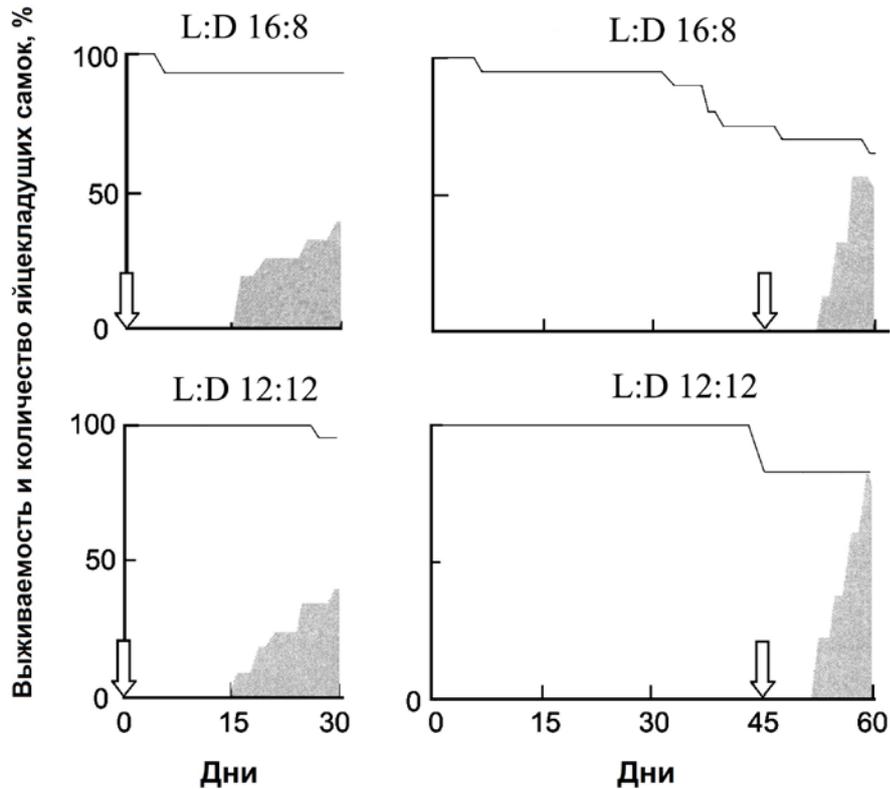


Рисунок 3.18. Выживаемость и яйцекладка у самок *Dybowskyia reticulata* при переносе из природных условий в альтернативные лабораторные условия при 25 °С в конце марта (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Nakamura, Numata, 1997a; Numata, 2004).

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

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

4.1. Введение

Зимняя диапауза — важнейшая сезонная адаптация щитников, так же, как и большинства других наземных и водных представителей других таксонов класса насекомых. Она не только имеет решающее значение для переживания зимы во многих регионах земного шара (если не в большинстве из них), но является также главным синхронизатором их жизненных циклов с локальными условиями существования (Данилевский, 1961; Saunders, 1976; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Musolin, 2012; Musolin, Saulich, 1999, 2017). Тем не менее, зимняя диапауза — это только одна (хотя и очень сложная) 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; Numata, 2004; Саулич, Мусолин, 2007а, б, 2009, 2012, 2014). Часть этих адаптаций в той или иной степени связана с зимовкой (как, например, сезонные миграции или полифенизм), в то время как другие, вероятно, не имеют такой прямой связи с зимним периодом. В этой главе 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.

4.2. Сезонные миграции

Миграция — 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 (dispersal) и других многочисленных и частых форм движений насекомых в пространстве, направленных на поиск микростаций для питания, спаривания, кратковременного укрытия, яйцекладки и т. п.

В настоящее время сложились достаточно чёткие представления о миграционном состоянии насекомых как о проявлении особого поведенческого и

физиологического синдрома (Johnson, 1969; Dingle, 1996; Saulich, Musolin, 2017). 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).

Несмотря на важность явления и большое внимание, которое исторически уделялось миграциям насекомых, им трудно дать исчерпывающее определение (Johnson, 1969; Dingle, 1996). Хью Дингл (Dingle, 1996, с. 38) предложил пять важнейших характеристик, которые отличают миграцию от других форм движения животных. К таким характеристикам он относит:

- 1) постоянство (= регулярность),
- 2) направленность (= упорядоченность),
- 3) отсутствие реакций на внешние стимулы, обычно привлекающие насекомых,
- 4) наличие специфических поведенческих реакций,
- 5) специфическое перераспределение энергетических запасов.

В надсемействе 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 — ограниченно мигрирующие (semi-migratory) (например, *Aelia furcula*, *Dolycoris penicillatus*) или вообще немигрирующие (*Aelia acuminata* и, вероятно, большинство других видов) (Brown, 1962; Javahery, 1995).

Особое место занимают миграции у представителей сем. Scutelleridae, наиболее подробно исследованные у вредной черепашки. Как справедливо отмечал

К. В. Арнольди (1947), клопы рода *Eurygaster* не могут быть отнесены к разряду хороших летунов. Они, несомненно, уступают в своих лётных качествах таким признанным мигрантам, как саранчовые или чешуекрылые. Тем не менее, масштабность, продолжительность и регулярность переселений *Eurygaster integriceps* заслуживают специального рассмотрения. В жизненном цикле черепашки выделяют три более или менее закономерные миграции:

- 1) весенние — с мест зимовки на поля,
- 2) летние — с полей к местам эстивации,
- 3) осенние — к местам зимовки.

Расстояния, которые преодолевают клопы во время миграций, зависят от зоны обитания популяций. Дальние миграции (150–200 км) характерны для популяций, связанных с горными зимовками на склонах Кавказского хребта и в горах Средней Азии. Для равнинных популяций характерна меньшая протяжённость перелётов — 20–50 км. Чем дальше на север, тем дальность перелётов уменьшается. Например, на юге Европейской равнины и в Средней полосе России, где черепашка зимует в долинных лесах и лесополосах, необходимость в дальних миграциях отпадает, и перемещения к местам зимовки не превышают 10–15 км. В специальных опытах с мечением клопов радиоактивными изотопами в Ставропольском крае молодые клопы были обнаружены в местах зимовки на расстоянии до 10 км (Андреев и др., 1964).

Кроме того, среди физиологических/поведенческих особенностей черепашки К. В. Арнольди (1947) выделяет три ярко выраженных состояния (ранее не очень удачно называемые «инстинктами»), создающих предпосылки для дальних перелётов — кочевой, агрегационный и миграционный в собственном смысле слова. Кочевое состояние проявляется как у взрослых клопов, так и у личинок, и выражается не только в местных постоянных перемещениях, но, видимо, связано с особым физиологическим статусом организма. Агрегационное состояние проявляется и в период активной жизнедеятельности, и в период физиологического покоя, о чём свидетельствует неравномерный характер распределения клопов по микростациям во время летней диапаузы или зимовки, когда одно укрытие буквально переполнено насекомыми, а соседние, практически аналогичные первому, совсем или почти не заселены. Наконец, собственно миграционное состояние связано с поиском благоприятных, явно избираемых диапаузирующими клопами мест сначала для летней, затем — для зимней диапаузы (Арнольди, 1947; Brown, 1962; Critchley, 1998; Saulich, Musolin, 2017).

4.3. Формирование агрегаций

Формирование больших скоплений (агрегаций) в разные сезоны года — характерная черта биологии многих представителей надсемейства Pentatomoidea, независимо от того, к какому семейству этого таксона они относятся. Среди множества видов, обладающих этой способностью, особенно выделяют несколько: *Eurygaster integriceps* (Brown, 1962), *Elasmotherus humeralis* (Kobayashi, Kimura, 1969), *Menida disjuncta* (Inaoka et al., 1993), *Halyomorpha halys* (Nielsen, Hamilton, 2009; Nielsen et al., 2011; Hoebeke, Carter, 2003), *Coptosoma scutellatum*, *C. mucronatum* (Davidová-Vilimová, Štys, 1982; Саулич, Мусолин, 2014a), *Caternaultiella rugosa* (Gibernau, Dejean, 2001), *Megacopta cribraria* (Suiter et al., 2010; Eger et al., 2010), *Coptosoma lyncea* (Monteith, 1982).

Агрегации могут быть очень разными по размеру, начиная от сравнительно небольших групп, содержащих несколько десятков клопов (как, например, у щитников *Biprorulus bibax* [James, 1990a, b], *Euschistus heros* [Panizzi, Niva, 1994], *Halys dentatus* и *Erthesina fullo* [Dhiman et al., 2004] или древесного щитника *Elasmotherus interstinctus* [Mappes et al., 1996]) до групп в сотни (как у настоящего щитника *Cyrtocoris trigonus* [Brailovsky et al., 1988]) или тысячи особей (как у щитников семейства Dinidoridae). Некоторые виды образуют агрегации на кормовых растениях: например, *Parastrachia japonensis* может формировать агрегации для зимовки размером до 2 м, включающие до 4000 имаго (Рисунок 4.1; Tachikawa, Schaefer, 1985).

У большинства видов агрегации формируют имаго, у других — исключительно личинки (например, полушаровидный щитник *Coptosoma scutellatum* [Davidová-Vilimová, Štys 1982], настоящий щитник *Cyrtocoris trigonus* (Brailovsky et al., 1988) или древесный щитник *Elasmotherus interstinctus* [Mappes et al., 1996]). Однако известны примеры смешанных агрегаций, образованных совместно имаго и личинками (*Caternaultiella rugosa* [Gibernau, Dejean, 2001]; *Cyrtocoris egeris* [Lucini, Panizzi, 2016]).

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; Vulines, 1990) и повышается кумулятивный защитный эффект против 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. Это показано, например, на *Nezara viridula* и её паразитоиде *Trissolcus basalis* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) на Гавайях (Nishida, 1966; Jones, Westcot, 2002).



Рисунок 4.1. Агрегация *Parastrachia japonensis* в Японии.

а, на стволе (фото: <http://scisne.net/a-1164>); **б**, на ветви (фото: Т. Komatsu, <http://sangetuki.blog.fc2.com/category11-1.html>).

Экологический смысл такой поведенческой реакции, как образование скоплений во время диапаузы, был специально исследован у *Parastrachia japonensis* (Parastrachiidae) в Восточной Азии. Этот вид относится к числу монофагов, поскольку питается только на плодах *Schoepfia jasminodora* (Olacaceae). В связи с необходимостью синхронизировать сезонный цикл с чрезвычайно коротким периодом доступности корма, клопы проводят в состоянии диапаузы около десяти 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. Экспериментально доказано, что уровень потребления кислорода вдвое понижается у клопов в агрегации по сравнению с этим показателем у изолированных клопов. 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).

Настоящие щитники также могут синтезировать агрегационные феромоны для привлечения партнёров для спаривания или особей своего вида к источнику пищи или месту зимовки. Так, самцы щитника *Halyomorpha halys* выделяют недавно идентифицированный двухкомпонентный агрегационный феромон (Khrimian, 2005; Khrimian et al., 2008, 2014). Этот вид также реагирует на кайромон, который представляет собой агрегационный феромон азиатского щитника *Plautia stali*, хотя этот стимул становится привлекательным только начиная с августа (Aldrich et al., 2009; Nielsen et al., 2011; Weber et al., 2014), что тоже можно рассматривать как своего рода сезонную адаптацию.

Осенью, во время периода подготовки к зимней диапаузе, многие настоящие 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 (Рисунок 4.2; Kobayashi, Kimura, 1969; Inaoka et al., 1993; Watanabe et al., 1995; Hoebeke, Carter, 2003; Inkley, 2012; Lee et al., 2014; Проценко и др., 2016; Hamilton et al., 2017).

4.4. Фотопериодическая регуляция скорости роста личинок

Безусловно, на скорость развития личинок, а следовательно, и на продолжительность личиночного периода, в первую очередь влияет внешняя температура: в пределах температурного оптимума повышение температуры ускоряет развитие личинок, а понижение — замедляет его. Однако скорость развития зависит и от других факторов. Так, одна из важных сезонных адаптаций у насекомых — фотопериодическая модификация скорости роста личинок: при одной



Рисунок 4.2. Агрегация *Halyomorpha halys*.

а, на дереве *Pistacia chinensis* (фото: <http://www.mtdemocrat.com/news/something-stinks-bout-this-bug/>; **б**, на стене здания (фото: www.stopbmsb.org).

и той же температуре личиночное развитие может протекать быстрее в одних фотопериодических условиях и медленнее — в других.

У бóльшего количества видов ускорение развития наблюдается в короткодневных условиях — с осенним сокращением длины дня и приближением зимы скорость роста личинок возрастает и обеспечивает возможность достижения зимующей стадии до ухудшения внешних условий. Такая адаптация впервые была описана у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Saunders, 1983; Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993). В дальнейшем она была обнаружена у щитников *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994) и *Palomena prasina* (Saulich, Musolin, 1996; Musolin, Saulich, 1999), а также у многих других видов клопов (Мусолин, Саулич, 1997, 1999). У *Halyomorpha halys* короткий день ускоряет развитие личинок, в то время как длинный день ускоряет созревание самок (Niva, Takeda, 2003). Две фотопериодические реакции на разных этапах онтогенеза обеспечивают точную сезонную приуроченность как диапаузы, так и воспроизводства, что, вероятно, способствует поддержанию моновольтинного цикла у *H. halys* в природных условиях (Saulich, Musolin, 2017).

Как и в случае с индукцией диапаузы, для реализации фотопериодической реакции должны быть некие (предшествующие) этапы, во время которых индивид чувствителен к сигналу, индуцирующему эту реакцию (т.е., в данном случае — к длине дня; Мусолин, Саулич, 1997, 1999). У некоторых видов эти стадии уже известны. Так, у *Eysarcoris lewisi*, ускорение или замедление дальнейшего роста личинок контролируют фотопериодические условия, с которыми сталкиваются личинки III возраста, в то время как физиологическое состояние (размножение или диапауза на имагинальной стадии) контролируют фотопериодические условия, действующие на личинок V возраста или имаго (Hori, Kimura, 1993).

Несмотря на явную адаптивность, фотопериодическая регуляция скорости роста не универсальна. У некоторых видов личинки растут быстрее в условиях длинного (а не короткого) дня, а сама реакция на длину дня может проявляться диаметрально противоположно у разных популяций одного вида. Такие различия были обнаружены, в частности, у популяций *Dolycoris baccarum* из Норвегии и Японии (Congradi-Larsen, Sømme, 1973; Nakamura, 2003) и *Nezara viridula* из Египта и Японии (Ali, Ewiess, 1977; Musolin, Numata, 2003a). Подобные примеры свидетельствуют о том, что данная адаптация характеризует популяционный уровень и обеспечивает высокую степень приспособленности локальной популяции к условиям её обитания.

Наряду с этим существуют виды, скорость личиночного роста которых не зависит от фотопериодических условий. Например, не обнаружено закономерной связи между изменениями длительности развития и фотопериодическими условиями содержания личинок у *Podisus maculiventris* (Горышин и др., 1988б), также она слабо выражена у *Picromerus bidens* (Мусолин, Саулич, 1997).

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

4.5. Сезонный полифенизм

Внешний вид особей одного и того же вида и стадии развития может меняться у некоторых видов насекомых в течение сезона. Эти изменения могут произойти в ходе онтогенетического развития одних и тех же особей или присутствовать у представителей последовательных поколений одного и того же вида. Такие случаи

нередко трудно заметить и классифицировать, а генетические и физиологические механизмы, лежащие в основе этих изменений, по-прежнему мало изучены. Тем не менее, разнообразие таких форм часто описывают в терминологии полиморфизма или полифенизма.

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» [discontinuous variation]; Kennedy, 1961; Walker, 1986; Nijhout, 2003; Саулич, Мусолин, 2007а,б; Simpson et al., 2011; Rogers, 2015; Musolin, Saulich, 2017).

Полиморфизм можно разделить на:

- генетический полиморфизм [genetic polymorphism] (различные фенотипы обусловлены разными генотипами) и
- экологический полиморфизм, или полифенизм [environmental, or ecological polymorphism, or polyphenism, or conditional polyphenism] (различные фенотипы обусловлены одним генотипом в разных условиях окружающей среды).

Наличие нескольких генетически контролируемых цветовых морф у щитника *Nezara viridula* (Рисунок 4.3; Hokkanen, 1986; Ohno, Alam 1992; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017), полиморфизм по размеру крыла у многих водных и околоводных полужесткокрылых (Саулич, Мусолин, 2007б), а также все случаи полового диморфизма можно считать примерами генетического полиморфизма. Различия по длине крыла известны также у мелких щитников семейства Thaumastellidae (Schuh, Slater, 1995) и недавно были описаны у неотропического рода *Braunus* (Pentatomidae) (Barão et al., 2017), однако степень выраженности и природа этих различий (т.е. является это генетическим или экологическим полиморфизмом), а также механизм контроля пока не известны.

Термин «экологический полиморфизм», или «полифенизм», 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 под влиянием сезонных экологических факторов ежегодно повторяется, то речь идёт о **сезонном полифенизме**.



Рисунок 4.3. Генетически детерминированный полиморфизм по окраске имаго у *Nezara viridula* (по: Ohno, Alam, 1992).

Слева направо, сверху вниз: формы smaragdula (тип G), torquata (тип O), viridula (тип R), тип OR (результат скрещивания типов O и R) тип OY (результат скрещивания самки типа O и самца типа G или типа O).

4.5.1. Сезонный полифенизм по окраске у имаго

Сезонные изменения окраски тела 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, 1999; Саулич, Мусолин, 2007а). Так, две сезонные формы клопов *Euschistus tristigmus tristigmus* (McPherson, 1975а), 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 щитников *Thyanta calceata* (McPherson, 1977, 1978), *Plautia stali* (Kotaki, Yagi, 1987; Kotaki, 1998), *Oebalus ypsilon* (Vecchio et al., 1994; Panizzi, 2015), *Euschistus servus* (Borges et al., 2001), *Euschistus conspersus* (Cullen, Zalom, 2006), *Nezara viridula* (Musolin, Numata, 2003a; Musolin, 2012), *Piezodorus guildinii* (Рисунок 4.4; Zerbino et al., 2014, 2015) и других видов. В полевых условиях сезонный полифенизм показан, в частности, у щитников *Brachynema germarii* (Рисунок 4.5), *Palomena prasina* (Рисунок 4.6) и *Plautia stali* (Рисунок 4.7).

а полоса на пронотуме

светлая

тёмная



б обод брюшка

светлый

тёмный



белый

бело-розовый

розовый

розово-чёрный

чёрный

Рисунок 4.4. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Piezodorus guildinii* (по: Zerbino et al., 2015).

а, вариации по окраске полосы на пронотуме; **б**, вариации по окраске обода брюшка. Диапаузному состоянию соответствуют формы со светлой полосой на пронотуме и светлым ободом брюшка.

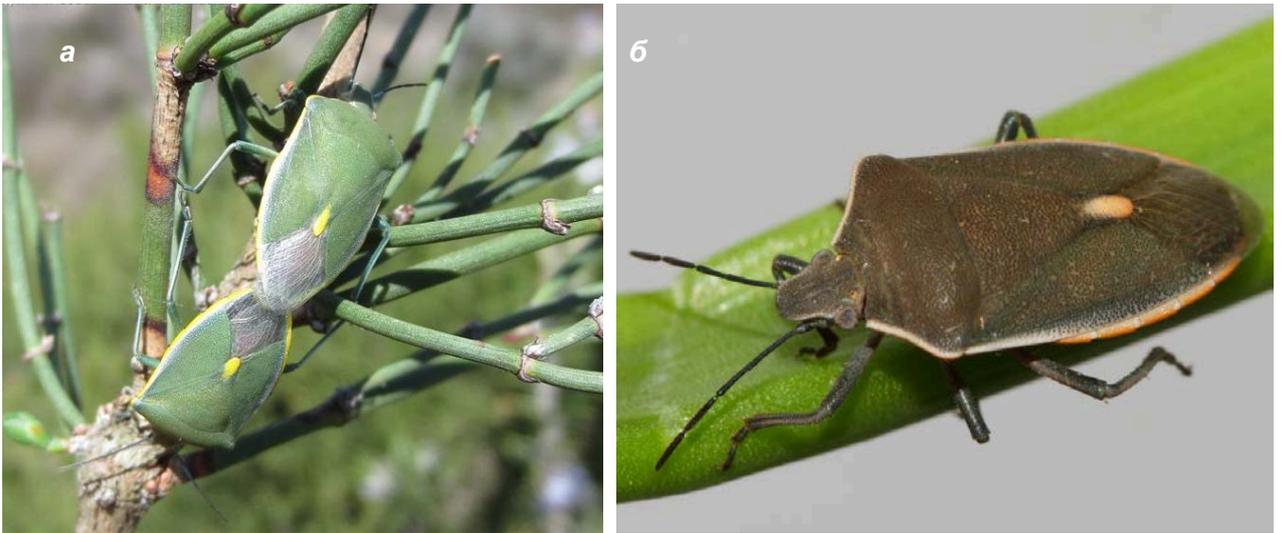


Рисунок 4.5. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Brachynema germarii*.

а, репродуктивно-активная форма, спаривающиеся имаго (фото: С. Escuer, <http://www.biodiversidadvirtual.org/insectarium/Brachynema-germarii-img664636.html>); **б**, диапаузирующая форма (фото: О. Koçak, <https://dogalhayat.org/property/brachynema-virensgermarii/>).



Рисунок 4.6. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Palomena prasina*.

а, репродуктивно-активная форма, спаривающиеся имаго (фото: В. Schoenmakers, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Palomena_prasina_\(Green_shield_bug\)_adult,_Westenschouwen,_the_Netherlands.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Palomena_prasina_(Green_shield_bug)_adult,_Westenschouwen,_the_Netherlands.jpg)); **б**, диапаузирующая форма (фото: J. Botting, http://www.britishbugs.org.uk/heteroptera/Pentatomidae/palomena_prasina.html).

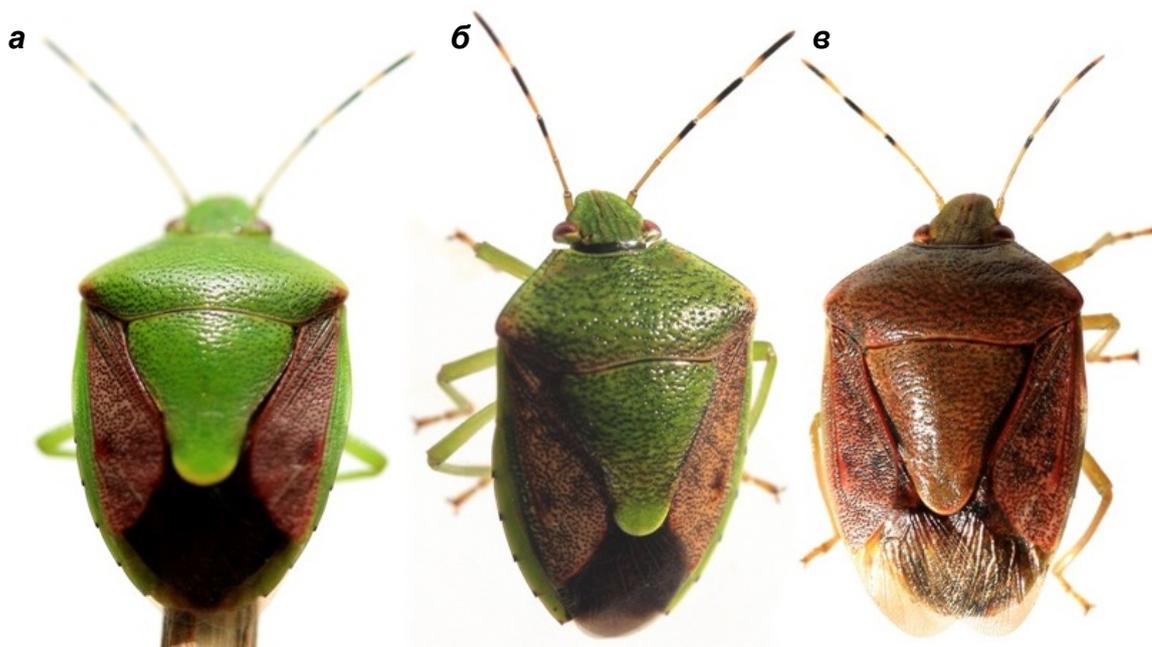


Рисунок 4.7. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Plautia stali*.

а, самка, репродуктивно-активная форма, собрана 15.05.2008; **б**, самец, диапаузирующая форма, собран 06.11.2008; **в**, самка, диапаузирующая форма, собрана 21.11.2008 (Итикава, центральная Япония; фото: <http://tanatyan.cocolog-nifty.com/blog/2008/12/index.html>).

У щитника *Halyomorpha halys* сезонный полифенизм окраски и других морфофизиологических признаков проявляется и на личиночной, и на имагинальной стадиях. Так, красный тон стернума имаго был в большей степени типичен для репродуктивных имаго, а светлый — для диапаузирующих (Niva, Takeda, 2002). У личинок V возраста, выращенных в условиях короткого дня L:D 11:13, пронотум имел крупные тёмные коричневые элементы (Рисунок 4.8а), тогда как у личинок этого же возраста, выращенных в условиях длинного дня L:D 16:8 было больше светлых элементов (Рисунок 4.8б–э). Кроме того, личинки в этих режимах отличались по размерам: они были мельче в коротком дне и крупнее — в длинном. Также было отмечено, что чем дольше личинки испытывали на себе влияние короткого дня, тем сильнее у них проявлялись признаки, характерные для короткодневной формы (Niva, Takeda, 2002, 2003).

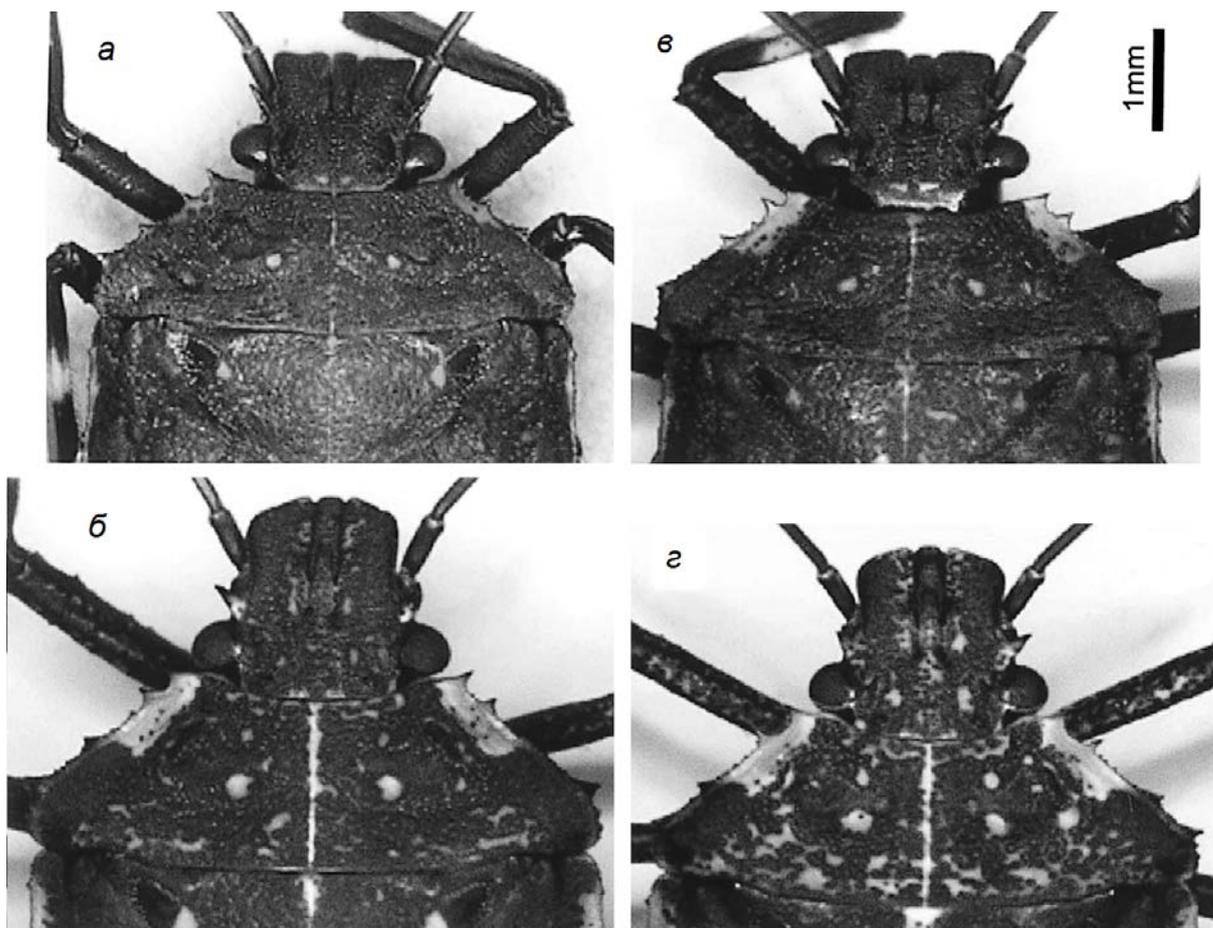


Рисунок 4.8. Сезонный полифенизм по окраске личинок V возраста у *Halyomorpha halys* (по: Niva, Takeda, 2003).

а–г, вариация по окраске светлой полосы на боковой стороне пронотума.

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, Рисунок 4.3). Эта же окраска сохраняется и при репродукции (Рисунок 4.9а). 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 скоррелировано 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 пигментом 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; Рисунок 4.9б–ж), у первых он находится в растворённом состоянии, а у вторых — в виде тёмно-красных кристаллов (Gogala, Michieli, 1962, 1967; Harris et al., 1984). Было также отмечено, что коричневая окраска несколько темнее у самок, чем у самцов (Kiritani, Hokuo, 1970). 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).



Рисунок 4.9. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Nezara viridula* (по: Musolin, 2012).

а, репродуктивно-активная особь, зелёная окраска, лабораторное выращивание в длинном дне (L:D 16:8, 25 °C); **б**, диапаузирующие особи, переходная форма окраски (слева) и коричневая форма окраски (справа), лабораторное выращивание в коротком дне (L:D 12:12, 25 °C); **в**, в основном диапаузирующие особи, переходная и коричневая формы окраски (справа), групповое выращивание в квазиприродных условиях в Киото, ноябрь–декабрь; **г**, особи разной окраски в конце диапаузы, групповое выращивание в квазиприродных условиях в Киото, март; **д**, диапаузирующая особь, переходная форма окраски, лабораторное выращивание в коротком дне (L:D 12:12, 25 °C); **е**, диапаузирующая особь, коричневая форма окраски, лабораторное выращивание в коротком дне (L:D 12:12, 25 °C); **ж**, в основном диапаузирующие особи, переходная и коричневая формы окраски (справа), групповое выращивание в квазиприродных условиях в Киото, ноябрь–декабрь; **з**, терминация диапаузы, весеннее изменение окраски и начало постдиапаузной репродукции, групповое выращивание в квазиприродных условиях в Киото, апрель.



Рисунок 4.9.

Детальные лабораторные эксперименты с зелёной морфой показали, что изменения окраски имаго *N. viridula* находятся под фотопериодическим контролем (это касается не только зелёной морфы, но и, вероятно, всех остальных, что следует из многочисленных экспериментов в квазиприродных условиях, однако в описываемых экспериментах учтена была только зелёная). В эксперименте личинок и затем имаго содержали при разной постоянной длине дня с продолжительностью фотофазы от 10 до 16 ч при двух постоянных температурах 20 и 25 °С (Рисунок 4.10). В длиннодневных условиях (фотофазы от 14 до 16 ч) имаго оставались зелёными всю свою жизнь (Рисунок 4.9а), а в короткодневных режимах при обеих температурах практически все имаго постепенно начали менять окраску сначала на переходную (Рисунок 4.9в, г), а затем на коричневую (Рисунок 4.9в, г).

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; Рисунок 4.11), что несколько неожиданно, т. к. часто считается, что низкая температура (в пределах благоприятного для развития промежутка) должна ускорять подготовку к диапаузе (Musolin, Numata, 2003a).

В околопороговых фотопериодах практически всегда присутствовали имаго, имеющие переходную окраску (Рисунок 4.12в), а некоторые имаго меняли цвет несколько раз (с зелёного через переходный на коричневый, потом обратно и т. д.). Самцы и самки демонстрировали одинаковые тренды как по динамике процесса, так и по пропорциям меняющих окраску имаго. Как было упомянуто выше (раздел 3.3.1.1), в процессе изменения окраски проявилась количественная ФПР: имаго меняли цвет с зелёного на промежуточный и потом на коричневый значительно быстрее в типично коротком дне L:D 10:14, чем в околопороговом длинном дне L:D 13:11; при этом в типичном длинном дне (L:D 14:10, 15:9 и 16:8) имаго вообще не меняли цвет (Рисунок 3.4; Musolin, Numata, 2003a). Это дополнительно подтверждает, что в основе контроля окраски лежит реакция на длину дня.



Рисунок 4.10. Влияние фотопериода и температуры на окраску тела имаго *Nezara viridula* (по: Musolin, Numata, 2003a).

Личинок и затем имаго содержали при постоянных условиях (фотопериод указан в центре рисунка, температура — над гистограммами). 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.

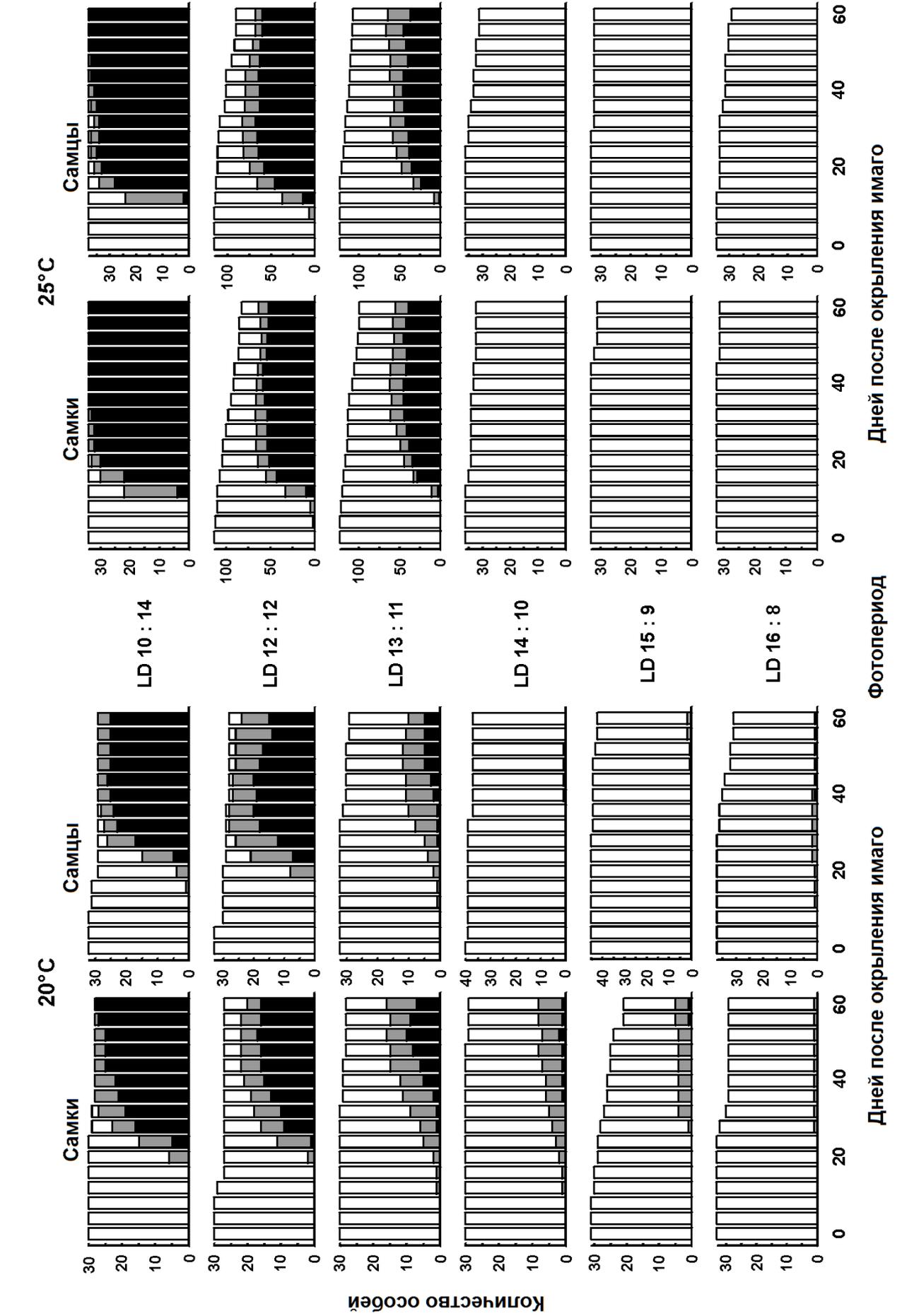


Рисунок 4.10.

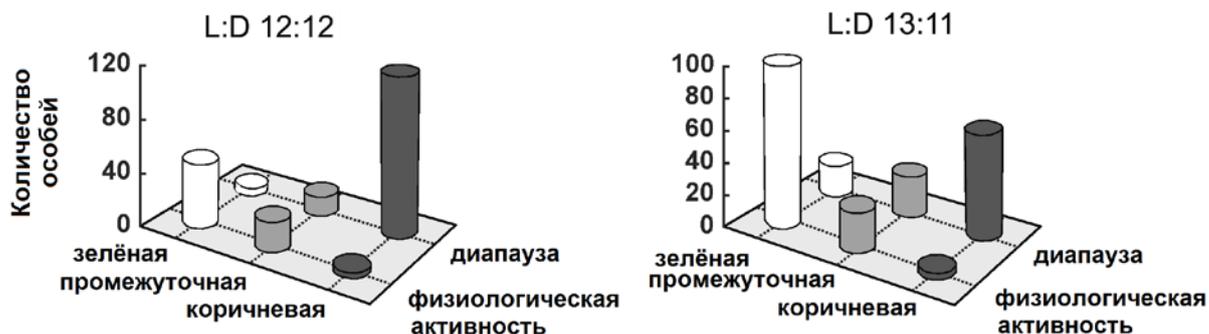


Рисунок 4.11. Физиологический статус и окраска имаго *Nezara viridula* на 60-й день после окрыления в околопороговых фотопериодических условиях L:D 12:12 и L:D 13:11 при температуре 25 °C (по: Musolin, Numata, 2003a).

Оба пола показаны вместе.

Изменение окраски имаго *N. viridula* непосредственно связано с развитием гонад. При содержании в коротком дне (L:D 10:14) через два месяца после окрыления имаго гонады практически у всех особей были в состоянии, типичном для диапаузы, и их тело имело коричневый цвет, тогда как в длиннодневных условиях (например, L:D 16:8), наоборот, практически все имаго имели гонады в репродуктивно активном состоянии и зелёный цвет (Рисунки 3.2, 3.12, 4.10 и 4.11). При этом в околопороговых режимах L:D 12:12 и L:D 13:11 все комбинации по окраске и состоянию гонад присутствовали на 60-й день после окрыления (Рисунок 4.11). Важно отметить, что в таких околокритических фотопериодических условиях диапаузирующие особи могут иметь разный цвет тела (от зелёного до коричневого). То же самое справедливо для недиапаузирующих имаго: они могут иметь разный цвет тела. Тем не менее, несмотря на то, что подавляющее большинство зелёных имаго были репродуктивными (т.е., недиапаузирующими) в таких условиях, некоторые зелёные имаго были все же в диапаузе (если оценивать по состоянию их репродуктивных органов). То же самое верно и для промежуточно-окрашенных или коричневых имаго: некоторые из них могли быть в диапаузе, тогда как другие в тех же условиях были недиапаузирующими (Рисунок 4.11). Эти результаты показывают, что зимняя диапауза и изменение цвета тела имаго — это сложные и динамические процессы (Musolin, Numata 2003a; Musolin, 2012).

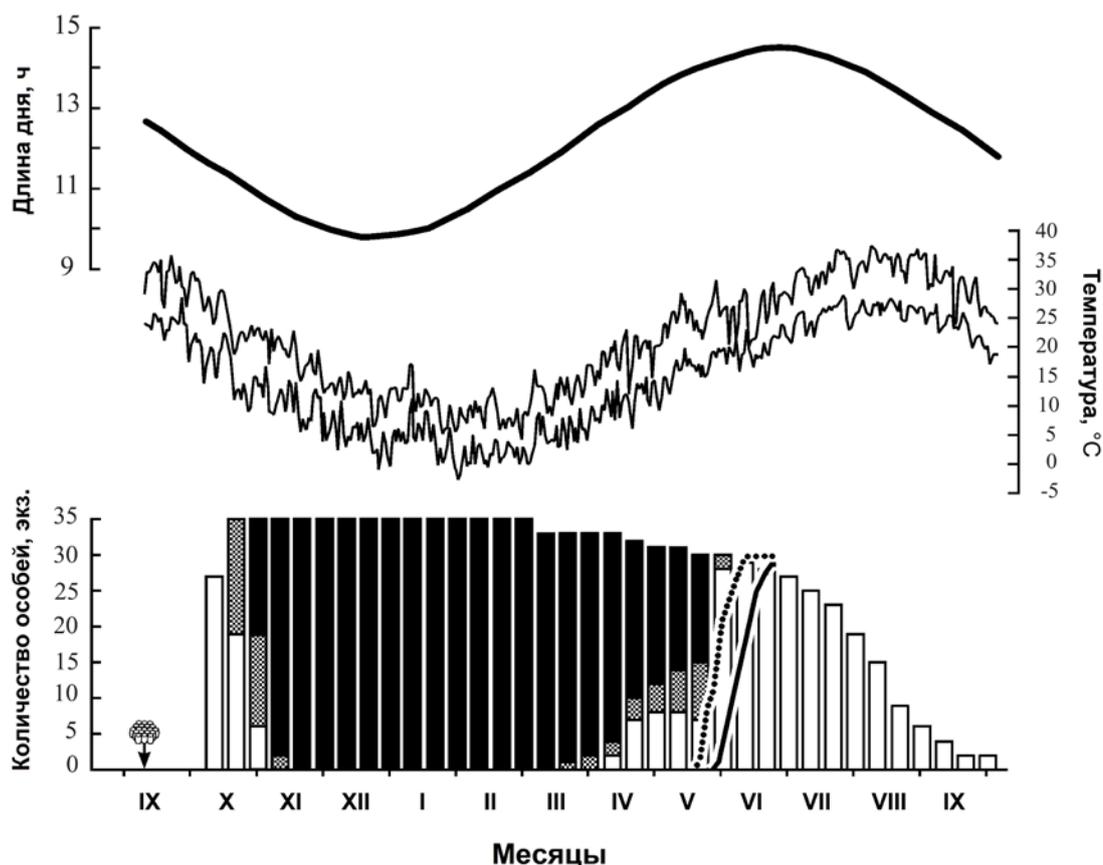


Рисунок 4.12. Сезонные изменения окраски самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях в г. Осака, Япония ($34,7^{\circ}$ с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2003b).

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.

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 продолжается до апреля (Рисунок 4.12; 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 (Рисунки 3.13 и 4.10). Их гонады

находятся в диапаузном состоянии (Рисунки 3.12 и 3.13). Диапаузирующие имаго обоих полов накапливают жировые запасы (Рисунок 3.13; Esquivel, 2009, 2011; Takeda et al., 2010).

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 в последнем ежегодном (зимующем) поколении, относительно высокие и благоприятные температуры всё же необходимы для успешной подготовки к диапаузе и полной смене цвета. 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 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 мая в Киото (Takeda et al., 2010) или в конце мая в Осаке (Рисунок 4.12; Musolin, Numata, 2003b), все имаго меняют свою тёмную окраску на зелёную. В то же время поведение имаго резко меняется: они начинают активно перемещаться, греться, искать пищу и воду (Рисунок 3.13; Takeda et al., 2010). После периода питания имаго приступают к пост-диапаузной репродукции (Рисунок 4.12).

Таким образом, *N. viridula* является хорошим примером вида, проявляющего сезонный полифенизм по окраске, при котором смена окраски обратима.

Не столь яркий, но достаточно интересный пример сезонного адаптивного изменения окраски имаго даёт щитник *Graphosoma lineatum*. У изученной в Швеции моновольтинной популяции было отмечено, что в конце лета личинки старших возрастов, питающиеся на часто уже высохших зонтичных, имеют криптическую бледно-коричневую окраску. Похожую неяркою покровительственную окраску имеют и окрыляющиеся из этих личинок в конце лета преддиапаузные имаго (Рисунок 4.13а, в). Окончив питание, эти имаго уходят на зимовку. Однако во время зимовки у них происходит изменение окраски тела, и весной (в мае) клопы появляются уже значительно более ярко окрашенными, имея яркие черные и красные полосы (Рисунок 4.13б, г). Такая окраска считается апосематической (предупредительной). В эксперименте было показано, что при содержании криптически окрашенных бледно-коричневых преддиапаузных имаго в условиях высокой температуры (26 °C) через 2–3 недели они меняют окраску и приступают к

яйцекладке. Интересно, что такие сезонные изменения окраски были отмечены только в Швеции, т.е. на севере широкого ареала этого щитника (Tullberg et al., 2008; Gamberale-Stille et al., 2010; Johansen et al., 2010; Johansen, 2011).

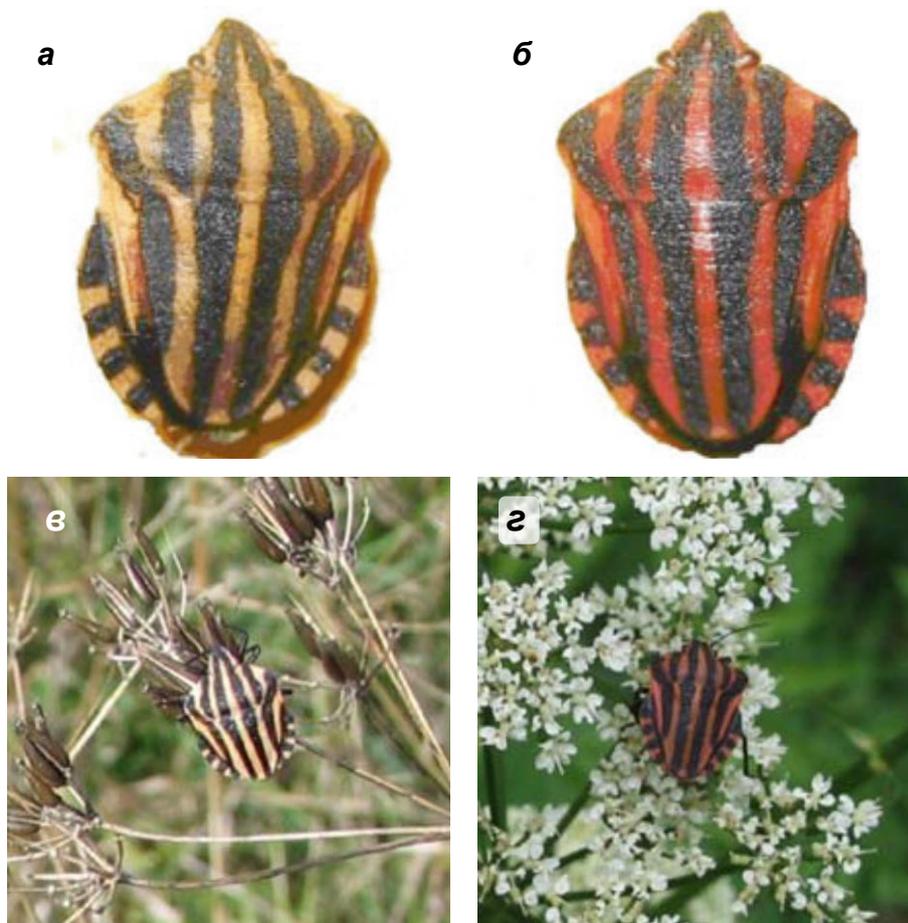


Рисунок 4.13. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Graphosoma lineatum* (по: Gamberale-Stille et al., 2010; Johansen et al., 2010).

а, бледно-коричневая (диапаузная) форма; **б**, яркоокрашенная (черно-красная) (репродуктивная) форма имаго; **в**, бледно-коричневая форма на кормовом растении в конце лета; **г**, яркоокрашенная форма на кормовом растении в начале лета, после диапаузы.

У хищного щитника *Podisus maculiventris*, степень меланизации которого также меняется в течение сезона, имаго летом светлее, чем весной или осенью. Оказалось, что в данном случае для регуляции окраски имаго температура имеет большее значение, чем длина дня (Aldrich, 1986).

В целом, анализ приведённых примеров показывает, что у пентатомид, находящихся в состоянии зимней имагинальной диапаузы, в окраске тела преобладают коричневые тона и матовая поверхность покровов. Это делает их

менее заметными осенью, зимой и ранней весной, обеспечивая пассивную защиту от хищников (сезонный камуфляж). Нельзя исключать возможность того, что тёмная окраска также даёт некоторые адаптивные преимущества и в терморегуляции, что может иметь значение даже зимой. Однако при этом существуют и исключения. Особенно возрастает роль сезонной смены окраски у видов, образующих большие скопления малоподвижных особей в местах зимовки и/или эстивации, что нередко встречается у *Pentatomoidea*. Так, тропический щитник *Oebalus poecilus* имеет более тёмную окраску во время репродуктивного сезона, чем во время зимовки (Albuquerque, 1993).

4.5.2. Сезонный полифенизм по окраске у личинок

Изменения окраски тела под влиянием длины дня могут проявляться и на стадиях, предшествующих диапаузе, или вообще с ней напрямую не связанных. Так, у активно развивающихся личинок щитника *Plautia stali* из Японии выделены шесть различающихся цветовых форм (фенотипов). Частота их встречаемости определяется фотопериодическими условиями содержания (Рисунок 4.14а; Numata, Kobayashi, 1994). Цвет кутикулы личинок варьирует от зелёного до тёмно-коричневого. Усиление пигментации связано с воздействием короткого дня, а в длинном дне развиваются светлоокрашенные личинки. Индукция диапаузы у этого вида также контролируется ФПР, но приурочена к имагинальной стадии (Рисунок 4.14б; Numata, Kobayashi, 1994). Как было отмечено выше, у *Plautia stali* сезонный полифенизм по окраске ярко проявляется и на имагинальной стадии (Рисунок 4.8).

Аналогичные тенденции обнаружены и у хищного щитника *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994). У этого вида короткий день и пониженная температура стимулируют появление тёмноокрашенных личинок. В альтернативном варианте доля пигментированных личинок была значительно меньше (Рисунок 4.15). Согласно полученным экспериментальным данным, индукция диапаузы у имаго *A. custos* и изменение окраски у личинок — два самостоятельно регулируемых процесса, что доказывается не только их приуроченностью к разным стадиям, но и сопоставлением температурных диапазонов проявления. ФПР, контролирующая индукцию имагинальной диапаузы, наиболее выражена при высоких температурах (27–30 °С) и полностью подавляется низкими, тогда как фотопериодический контроль окраски проявляется при всех исследованных температурах (Волкович, Саулич, 1994). Можно предположить, что описанное выше усиление пигментации

тела личинок происходит в прохладные периоды вегетационного сезона и, вероятнее всего, связано с оптимизацией процессов терморегуляции. Известно, что меланизация покровов насекомых весной и осенью (когда день в природе короткий) способствует усилению поглощения солнечного излучения, в результате чего температура тела может превышать температуру окружающего воздуха на 10–15 °С (Hoffmann, 1974; Tauber et al., 1986). Наоборот, светлая окраска, вследствие уменьшения пигментации, позволяет избегать дневных перегревов в жаркий период середины лета.

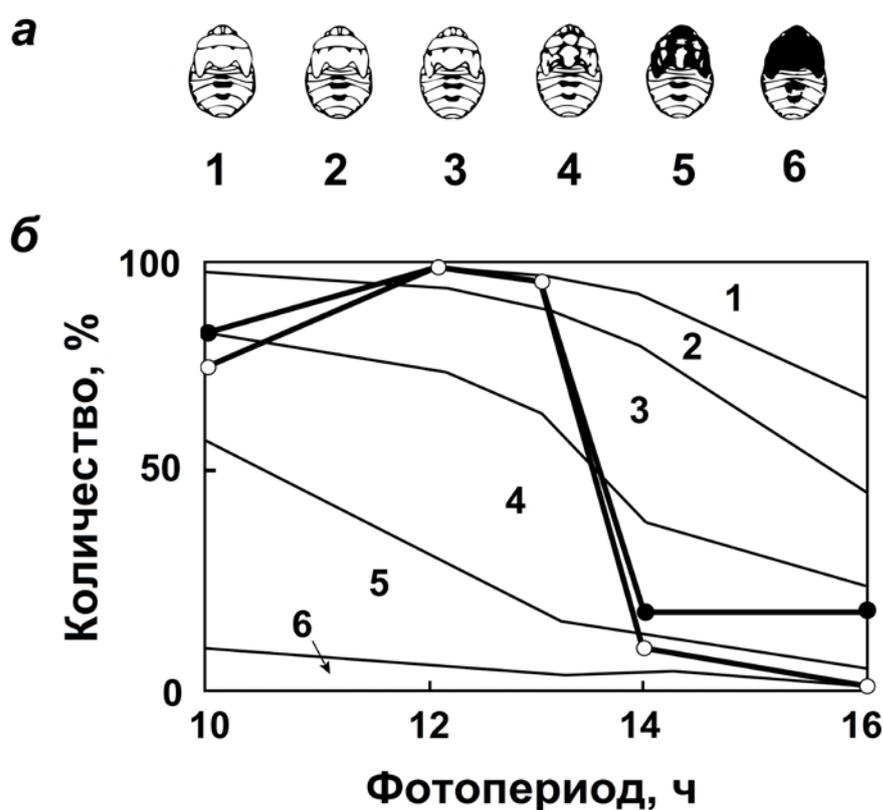


Рисунок 4.14. Влияние фотопериода на окраску тела личинок V возраста и фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы *Plautia stali* при температуре 25 °С (по: Numata, Kobayashi, 1994).

а, категории личинок V возраста по окраске (1–6); **б**, две фотопериодические реакции: распределение личинок по категориям окраски тела (цифры 1–6 — категории [по **а**] и тонкие линии) и фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы у взрослых самок (белые символы, толстая линия) и самцов (черные символы, толстая линия). Личинок и затем имаго содержали при постоянных условиях.

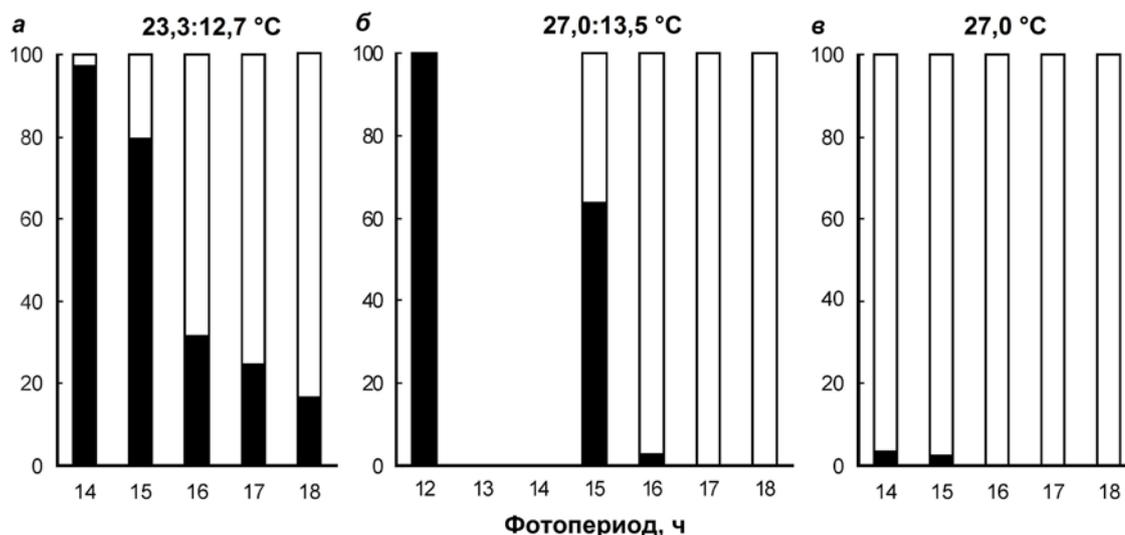


Рисунок 4.15. Влияние фотопериода температуры на соотношение личинок двух цветковых форм у *Arma custos* (по: Волкович, Саулич, 1994).

Личинок и затем имаго содержали при постоянном фотопериоде (показан под горизонтальной осью), но при разных температурных условиях: **а**, квазиприродные условия (при регулируемой длине дня), за период развития средняя температура дня 23,3 °С, ночи — 12,7 °С (т.е. терморитм 23,3:12,7 °С); **б**, лабораторный терморитм 27,0:13,5 °С; **в**, лабораторные условия, постоянная температура 27,0 °С. Категории по окраске: белые части столбцов — светлоокрашенные личинки, чёрные — тёмноокрашенные личинки).

Интересный случай изменения окраски описан у *Sinopla perpunctatus* (Acanthosomatidae) (Faúndez, Osorio, 2010). На юге Чили (Пунта-Аренас, 53° ю. ш.) *S. perpunctatus* имеет моновольтинный сезонный цикл. Осенью, после окрыления, молодые имаго обоих полов имеют тёмно-зелёный цвет тела, соответствующий цвету листьев их кормового растения *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae). Перед зимовкой окраска имаго обоих полов меняется от тёмно-зелёной до оранжевой, что считается в определённой степени адаптивным, поскольку листья и подстилка, где зимуют имаго, имеют преимущественно коричневый цвет. Весной, после зимовки, как самки, так и самцы снова меняют цвет тела, но с этого момента траектории изменения окраски начинают различаться между полами (Рисунок 4.16а, в). Самцы снова становятся тёмно-зелёными. Самки в период спаривания и яйцекладки меняют окраску на светло-зелёную, что скоррелировано с цветом нижней стороны листьев, где самки охраняют свою единственную кладку яиц (Рисунок 4.16б). Самки находятся рядом с потомством до того момента, как личинки достигнут V возраста, что является типичным для древесных щитников поведением (Cobben, 1968;

Tallamy, Wood 1986; Kudo, 2006). Только после достижения личинками IV–V возрастов самки снова меняют цвет — на этот раз на тёмно-зелёный, а затем либо отмирают, либо, возможно, снова уходят на зимовку. Высказано предположение, что изменение окраски (или как минимум один из его этапов — переход от светло-зелёного к тёмно-зелёному цвету у самок), вероятно, не контролируется длиной дня, а индуцируется гормонально в процессе размножения, так как проявляется только у самок. Оранжевая окраска свойственна обоим полам зимой, а зелёная — весной. Авторы считают, что изменение окраски адаптивно и связано с криптической защитной функцией: осенью оранжевая окраска менее заметна на фоне оранжево-коричневых листьев, весеннее возвращение зелёной окраски также выполняет защитную функцию как у тёмно-окрашенных самцов, так и у светло-окрашенных самок, охраняющих своё потомство на светлых листьях (Faúndez, Osorio, 2010).

4.5.3. Сезонный полифенизм по форме тела

Сезонный полифенизм у щитников не ограничивается только изменениями окраски тела. Яркими примерами полифенизма как сезонной адаптации у полужесткокрылых являются сезонные изменения, затрагивающие длину крыльев, степень развития крыловой мускулатуры или других органов. Сезонный полифенизм крыльев и/или крыловой мускулатуры является важной реакцией, позволяющей многим видам пережить неблагоприятные сезоны года или расселиться и эффективно использовать доступные ресурсы в период благоприятных условий. Однако эта широко распространённая в некоторых семействах клопов категория полифенизма (например, у *Gerromorpha* и *Nepomorpha*) пока не обнаружена практически ни у одного вида из *Pentatomoidea* (Саулич, Мусолин, 2007а, б). Исключение, вероятно, составляет земляной щитник *Scaptocoris carvalhoi* из Бразилии (Nardi et al., 2008). Этот вид представлен в природе двумя крыловыми формами: длиннокрылой и короткокрылой. Длиннокрылые имаго демонстрируют бóльшую локомоторную активность, чем короткокрылые; кроме того только они могут летать. Исследуя частоту встречаемости крыловых форм в разные периоды года, авторы пришли к заключению, что появление длиннокрылой формы *S. carvalhoi* имеет сезонную цикличность. Более того, высказано предположение, что стимулировать появление такой формы может отсутствие дождей (и как следствие — пониженная влажность почвы) (Nardi et al., 2008).

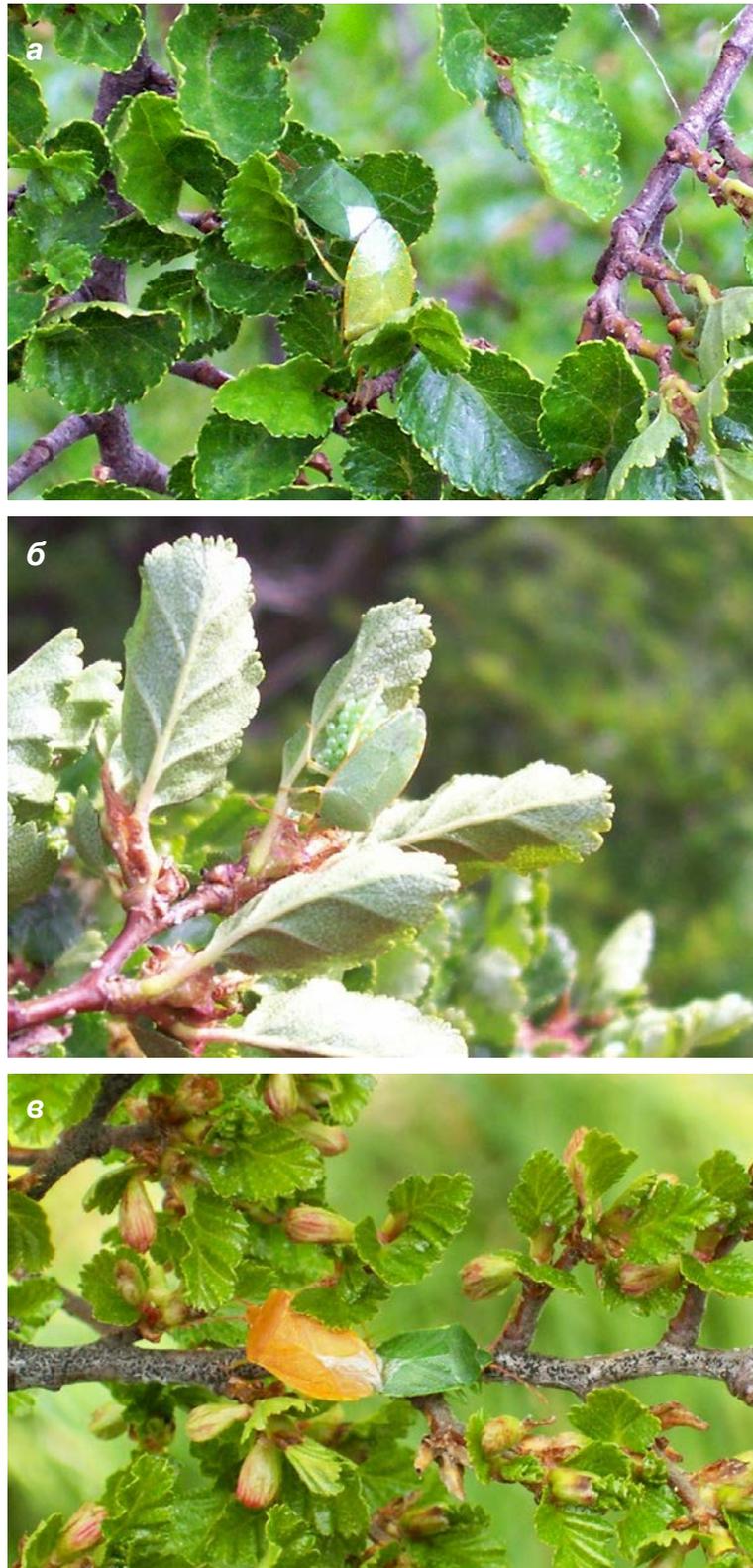


Рисунок 4.16. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Sinopla per punctatus* (по: Faúndez, Osorio, 2010).

а, копуляция поздней весной, самка со светло-зелёной окраской, самец с тёмно-зелёной окраской; **б**, летом самка со светло-зелёной окраской охраняет кладку с нижней стороны листьев; **в**, копуляция ранней весной, самка с оранжевой (зимовочной) окраской, самец с тёмно-зелёной (летней) окраской.

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 щитников *Euschistus tristigmus tristigmus* (McPherson, 1975a,b), *Oebalus ypsilon* (Рисунок 4.17; Vecchio et al., 1994; Panizzi, 2015), *Euschistus heros* (Mourão, Panizzi, 2002) и *Dichelops melacanthus* (Рисунок 4.18; Chocorosqui, Panizzi, 2003). Это примеры необратимых изменений (в отличие от окраски тела имаго, которая в большинстве случаев может меняться, например, после терминации диапаузы). В некоторых случаях морфологический полифенизм (диморфизм) может сочетаться с полифенизмом по окраске имаго (например, у *Oebalus ypsilon*; Рисунок 4.17; Vecchio et al., 1994; Panizzi, 2015). Практически во всех перечисленных случаях (когда это экспериментально проверяли) было показано, что морфологический полифенизм основывается на физиологическом состоянии организма, индуцируемом специфическими ФПР.

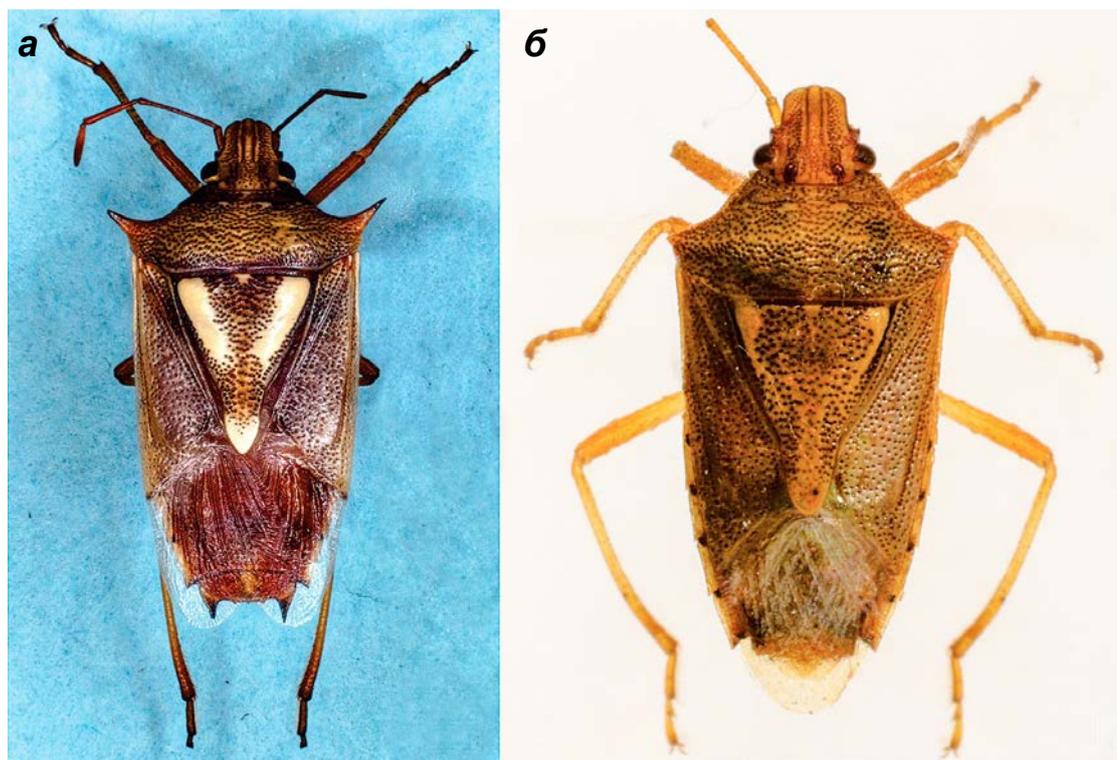


Рисунок 4.17. Сезонный диморфизм по форме шипов на переднеспинке у имаго *Oebalus ypsilon* (по: Panizzi, 2015).

а, летний фенотип; **б**, зимний фенотип (фото: **а**, G. Gonçalves; **б**, P.R.V.S. Pereira).

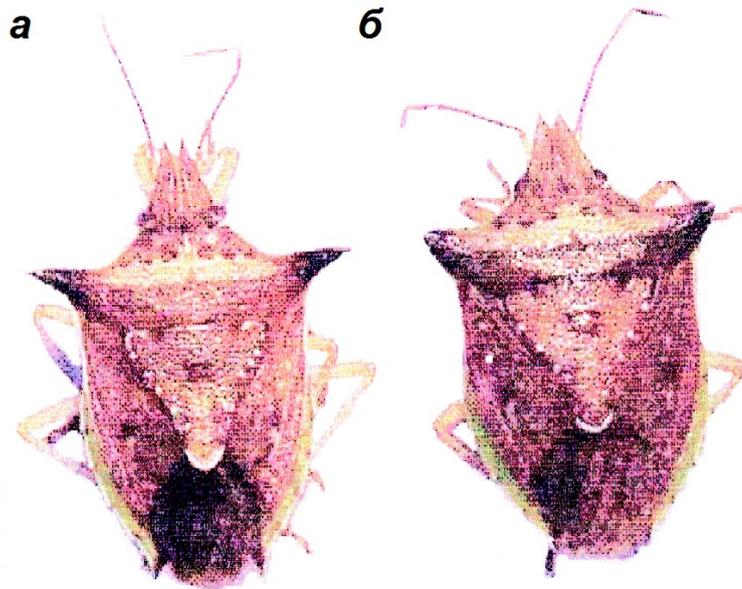


Рисунок 4.18. Фотопериодический контроль сезонного диморфизма по форме шипов на переднеспинке у имаго *Dichelops melacanthus* (по: Chocorosqui, Panizzi, 2003).

а, длиннодневная форма; **б**, короткодневная форма.

4.5.4. Факультативная диапауза как сезонный полифенизм

Если проанализировать определение термина «экологический полиморфизм» (или «полифенизм»), обозначающего ситуацию, при которой различные фенотипы обусловлены одним генотипом и реализуются в разных условиях окружающей среды, то становится очевидным, что любой случай фотопериодически контролируемой индукции факультативной диапаузы можно рассматривать как пример такого экологического полиморфизма, поскольку диапаузный и недиапаузный фенотипы являются результатом одного и того же генотипа. При этом после терминации диапаузы (например, после зимовки) диапаузный фенотип становится неотличимым от недиапаузного фенотипа. Эта трактовка была введена Т. Уокером в 1986 г., но в литературе факультативная диапауза и полифенизм пока обычно рассматриваются по отдельности (Walker, 1986).

4.6. Летняя диапауза (эстивация)

Диапауза у насекомых обеспечивает не только выживание в зимний период, но также может выполнять защитную и синхронизирующую функции летом. В этом случае она формируется в условиях длинного дня и высокой температуры. Как и зимняя диапауза, эстивация может быть облигатной и наступать ежегодно в каждом

поколении, или факультативной, находящейся под контролем внешних факторов, например, ФПР короткодневного типа (Masaki, 1980; Саулич, Волкович, 1996, 2004; Саулич, Мусолин, 2007а). Она также может быть связана с любой стадией развития от яйца до имаго, но эта приуроченность, как правило, видоспецифична, т. е. вид может формировать летнюю диапаузу только на определённой стадии. В отличие от зимней, летняя диапауза обычно менее продолжительна и в некоторых случаях длится не более нескольких недель.

Показано, что некоторые щитники могут иметь в своём жизненном цикле и зимнюю, и летнюю диапаузы, как, например, щитники *Scotinophara lurida* (Fernando, 1960) и *Picromerus bidens* (Musolin, Saulich, 2000). Эти диапаузы могут быть приурочены к одной и той же или (что бывает чаще) различным стадиям онтогенеза и быть одинаковыми или различными по форме (облигатная или факультативная диапауза).

Даже при том, что условия окружающей среды (по крайней мере, температурные, фотопериодические и трофические) сильно различаются летом и зимой, во многих отношениях летняя диапауза похожа на зимнюю. Обе они формируются задолго до фактического ухудшения условий окружающей среды. Подготовка к летней диапаузе связана с выраженными физиологическими изменениями и повышением неспецифической устойчивости организма к неблагоприятным условиям, т. е. с набором хорошо известных адаптаций, характерных для зимней диапаузы. Тем не менее, летняя диапауза более редка и гораздо менее изучена у щитников и других насекомых.

Имаго некоторых щитников на период эстивации мигрируют в горы. Так, в Турции *Aelia rostrata* поднимается на высоту до 1500 м над уровнем моря (Şişli, 1965). Некоторые виды могут мигрировать дважды — сначала к местам эстивации, а позже в этом же сезоне — от мест эстивации к местам зимовки (так, например, может поступать *Dolycoris baccarum*; Krambías 1987).

Хотя летняя диапауза наблюдается чаще у насекомых тропической и субтропических зон (Masaki, 1980), виды, которые включают в свой сезонный цикл летнюю диапаузу, могут быть также найдены в зоне умеренного климата. Так, летняя имагинальная диапауза обнаружена и экспериментально исследована у настоящих щитников *Nezara antennata* (Noda, 1984), *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985a,b), *Picromerus bidens* (Musolin 1996; Musolin, Saulich, 2000) и клопа-черепашки *Poecilocoris lewisi* (Tanaka et al., 2002) (Приложение 1).

Эксперименты показали, что в индукции летней диапаузы у хищного щитника *Picromerus bidens* участвует короткодневная ФПР (см. Рисунок 5.3; Глава 5; Мусолин, 1996; Musolin, Saulich, 2000). В короткодневных режимах L:D 12:14 и L:D 14:10 все самки синхронно в среднем на 15-й день после окрыления приступили к откладке яиц, тогда как в остальных лабораторных режимах и в природе в июле клопы не размножались (Рисунок 4.19).

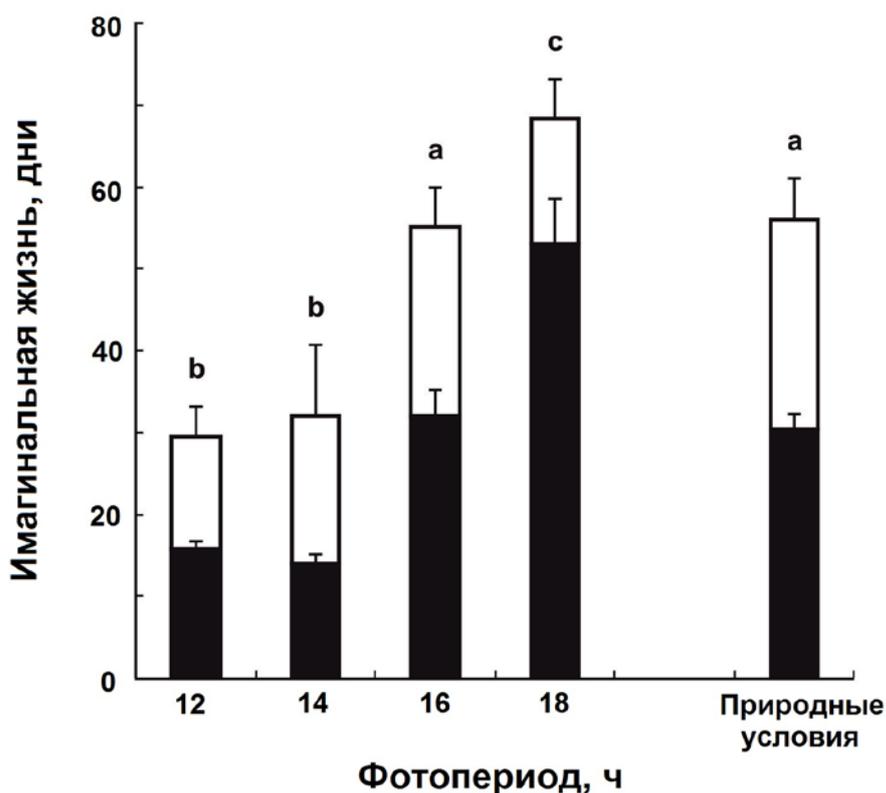


Рисунок 4.19. Фотопериодическая индукция эстивации у *Picromerus bidens*: преовипозиционный и последующий репродуктивный периоды у самок в лабораторных и природных условиях (по: Musolin, Saulich, 2000).

Чёрная часть столбца — период до первой яйцекладки (преовипозиционный период), белая часть столбца — последующий репродуктивный период. Лабораторные условия: фотопериод указан под горизонтальной осью, температура 24,5 °С. Природные условия: начиная с 6 июля. Продолжительность репродуктивного периода статистически значимо не различается между лабораторными фотопериодическими режимами, тогда как преовипозиционный период различается (показано разными буквами над гистограммой; $P < 0,05$; тест Тьюки, $n = 10...17$).

Самки, которых продолжали постоянно содержать в длиннодневных режимах L:D 16:8 и L:D 18:6, а также в природных условиях (где длина дня в период окрыления имаго составляла около 16 ч 30 мин), постепенно терминировали летнюю

имагинальную диапаузу и примерно через два месяца практически все начали откладывать яйца. Как было обсуждено выше (см. раздел 3.5.1) и подробнее рассматривается в Главе 5, у *P. bidens* зимовка протекает в состоянии облигатной эмбриональной диапаузы. Однако по своей природе эта диапауза не очень прочная и может спонтанно терминироваться ещё до начала зимы по крайней мере у части яиц (до 20 % яиц почти во всех кладках; Рисунки 3.16 и 4.20; Musolin, Saulich, 2000). Такая слишком быстрая терминация эмбриональной диапаузы может быть губительной, т. к. вылупившиеся личинки не способны перезимовать. Чтобы нейтрализовать отрицательные эффекты неадаптивно ранней терминации зимней эмбриональной диапаузы, у популяции, обитающей в лесостепной зоне, возникла особая сезонная адаптация в виде летней диапаузы имаго, отодвигающей начало яйцекладки до конца лета или начала осени, когда низкие температуры препятствуют интенсивному эмбриогенезу и предотвращают вылупление личинок (Musolin, Saulich, 2000; Saulich, Musolin, 2017).

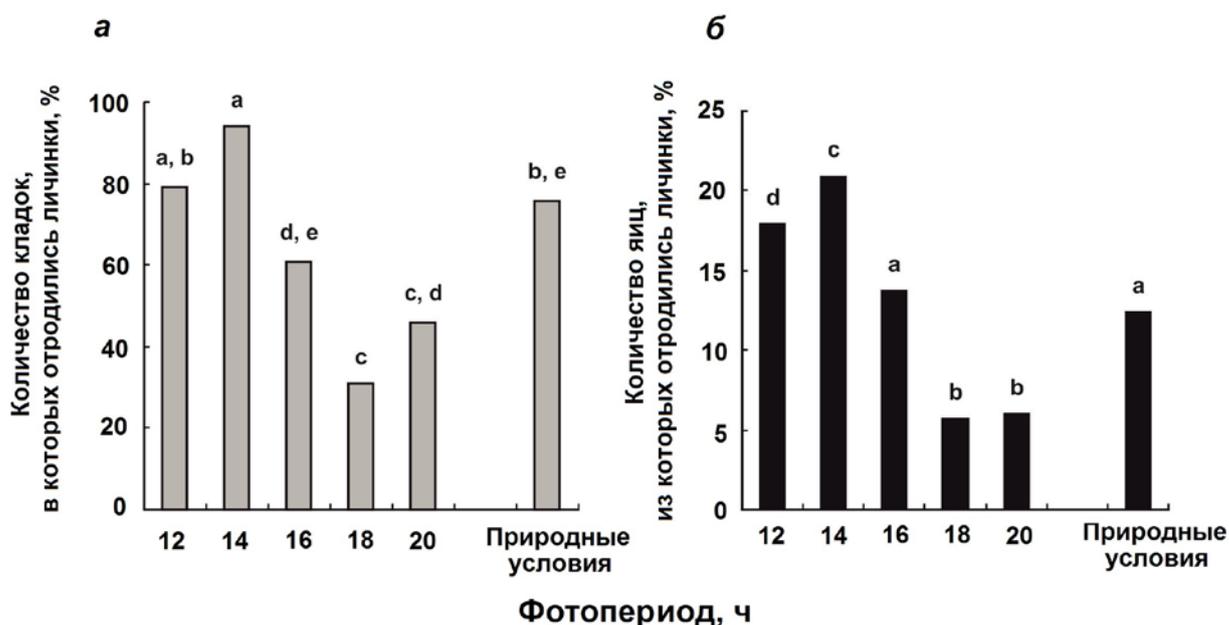


Рисунок 4.20. Отрождение личинок *Picromerus bidens* без воздействия холода в течение первых 60 дней после яйцекладки (по: Musolin, Saulich, 2000).

а, доля кладок, в которых отродились личинки ($n = 13...41$); **б**, доля яиц, из которых отродились личинки ($n = 281...1721$). Лабораторные условия: фотопериод указан под горизонтальной осью, температура 24,5 °С. Природные условия: до 10 сентября в квазиприродных условиях, затем при температуре 24,5 °С. Значения, отмеченные одинаковыми буквами, статистически значимо не различаются, $P > 0,05$; тест Тьюки для пропорций.

У некоторых видов или популяций диапауза, формирующаяся достаточно рано в течение летнего сезона, не заканчивается осенью, а продолжается до конца зимы. Такая форма покоя может быть названа летне-зимней диапаузой. Эта модель диапаузы, например, может объяснить сезонное развитие полушаровидного щитника *Coptosoma scutellatum* (см. Главу 5). Каждый такой случай должен быть изучен всесторонне, поскольку летне-зимняя диапауза может, на самом деле, оказаться двумя последовательными диапаузами (летней и зимней) с коротким периодом физиологической активности между ними.

Даже эти немногие примеры летней диапаузы наглядно демонстрируют важность этой сезонной адаптации в жизненных циклах щитников и механизмов, благодаря которым этот дополнительный период сезонного покоя может оптимизировать сезонное развитие популяции.

4.7. Сезонные аспекты заботы о потомстве

Забота о потомстве со стороны имаго (parental care, or maternal care, care behavior, maternal instinct) является интересной особенностью некоторых щитников. В большинстве случаев это социальное поведение, свойственное только некоторым таксонам надсемейства, вероятно, не связано непосредственно с зимней диапаузой, но оно, по-видимому, является важным элементом сезонного развития и репродуктивного цикла таких видов (Musolin, Saulich, 2017). Забота о потомстве характерна для Acanthosomatidae (Tallamy, Wood, 1986; Tallamy, Schaefer, 1997; Tallamy, 2001; Faúndez, Osorio, 2010; Hanelová, Vilímová, 2013; Tsai et al., 2015), Cydnidae (Nakahira, 1994; Schuh, Slater, 1995; Filippi et al., 2008, 2009; Mukai et al., 2012; Nakahira et al., 2013), Dinidoridae (Hoffmann, 1936), Parastrachiidae (Filippi et al., 2000b, 2001, 2008; Gibernau, Dejean, 2001; Hironaka et al., 2005; Mukai et al., 2014), Pentatomidae (Eberhard, 1975), Phloeidae (Hussey 1934; Guilbert, 2003), Plataspidae (Gibernau, Dejean, 2001), Scutelleridae (Nakahira, 1994; Peredo, 2002), Tessaratomidae (Gogala et al., 1998; Monteith, 2006) и Urostylididae (Kaiwa et al., 2014).

Сравнительный анализ распространённости родительской заботы о потомстве в разных семействах щитников свидетельствует о том, что в пределах надсемейства существуют различные уровни сложности такого поведения, начиная от довольно простых реакций до сложных поведенческих моделей (Tallamy, Schaefer, 1997). Во многих примитивных случаях самки от момента яйцекладки и до вылупления личинок просто защищают яйцекладки своими телами от паразитоидов и хищников

(в том числе иногда и от самцов своего же вида; Eberhard, 1975). В других случаях (например, у земляных щитников *Sehirus luctuosus* и *Titomegas bicolor*) самки не только охраняют яйцекладки, но и периодически переносят их из одной микростации в другую, пытаясь найти наиболее благоприятные условия для эмбриогенеза (Коринек, 1940). Самки *Adomerus rotundus* (Cydnidae) в определённый момент производят вибрирующие движения своим телом, и эти движения стимулируют синхронность вылупления личинок из яиц (hatching care); самки также охраняют личинок и обеспечивают их кормом (Mukai et al., 2012). Похожее поведение известно и у *Parastrachia japonensis* (Parastrachiidae) (Mukai et al., 2014). В семействе Phloeidae самки не только оберегают кладки и потомство до III возраста, но личинки могут прикрепляться к самкам, чтобы те защищали и переносили их (Hussey, 1934; Guilbert, 2003; Rider et al., 2017). В ещё более сложном варианте заботы о потомстве самки не только оберегают свои кладки и личинок, но и обеспечивают потомство пищей, иногда в форме продуцирования дополнительных неоплодотворённых «трофических» яиц, которые будут съедены молодыми вылупившимися личинками, как, например, у *Adomerus triguttulus* (Nakahira, 1994), *Parastrachia japonensis* (Filippi et al., 2000a,b), *Canthophorus niveimarginatus* (Filippi et al., 2009).

Отдельно стоит недавно описанный необычный пример заботы о потомстве у японских щитников *Urostylis westwoodii* и *U. annulicornis* (Urostylididae), которые живут на дубах (*Quercus acutissima* и *Q. serrata*) (Kaiwa et al., 2014). В конце осени у репродуктивных самок распухает брюшко (Рисунок 4.21а), и они откладывают на ствол дуба большие кладки яиц (Рисунок 4.21б), при этом полностью покрывая их массами особой желеобразной субстанции (Рисунок 4.21в). Каждое яйцо в кладке имеет по три дыхательные трубки, через которые развивающиеся эмбрионы дышат сквозь желе (Рисунок 4.21в, г). Специальные исследования показали, что личинки вылупляются из яиц очень рано в сезоне — зимой (в конце февраля), задолго до распускания почек и появления листьев дуба, когда ещё у личинок нет возможности питаться соками дерева. Личинки в это время находятся на кладках и питаются желе (Рисунок 4.21д). Биохимический анализ показал, что оно состоит из галактанов и других полисахаридов, сбалансированного набора аминокислот, симбиотических бактерий и, возможно, неких антимикробных соединений. Его количество и качество оказалось достаточным, чтобы поддержать рост личинок в течение примерно месяца, т.е. до их III возраста (Рисунок 4.21е). В марте, когда раскрываются почки и появляется листва дуба, личинки III возраста заканчивают потребление желе и покидают яйцекладки.



Рисунок 4.21. Забота о потомстве у *Urostylis westwoodii* (по: Kaiwa et al., 2014).

а, самка с распухшим брюшком (слева) во время спаривания; **б**, самка откладывает яйца и покрывает яйцекладку желеобразной субстанцией; **в**, яйцекладка; стрелками показаны отходящие от каждого яйца дыхательные трубки; **г**, отдельные яйца, каждое с тремя дыхательными трубками; **д**, личинки I возраста в процессе питания желе на яйцекладке; **е**, личинки III возраста; желе практически полностью съедено; **ж**, покрытая желе яйцекладка (контроль); **з**, яйцекладка, с которой снято желе; **и**, личинки II возраста из контроля (**ж**) и эксперимента (**з**).

В отдельном эксперименте было показано, что если личинок ограничить в доступе к желе, то они сильно отстают в росте и массово гибнут, с трудом доживая даже до II возраста (Рисунок 4.21*и*). Таким образом, самки не только передают

своему потомству облигатных бактериальных симбиотических бактерий, необходимых для нормального роста личинок, что нередко встречается у полужесткокрылых (см. Главу 7; Kikuchi et al., 2008; Tada et al., 2011; Hosokawa et al., 2013), но и обеспечивают им возможность начать рост уже зимой, когда, например, нет хищников и паразитоидов. Если бы личинки начинали постдиапаузное развитие весной, это бы дало возможность бактериям проникнуть из желе в кишечник и там начать свою «работу» по продуцированию необходимых для роста личинок соединений, но зимой температура слишком низкая, чтобы бактерии могли начать полноценную жизнедеятельность. Поэтому самки снабжают яйцекладки таким обильным количеством насыщенного питательными элементами желе, которого достаточно для обеспечения личинок пищей, а бактерии субстратом до весны. Кроме питательной функции, желе защищает кладки от пересыхания, хищников, паразитов и микробного загрязнения. Такая забота о потомстве со стороны родительского поколения позволяет личинкам начать рост и развитие очень рано в сезоне (Kaiwa et al., 2014).

Экологическое значение родительской заботы о потомстве как особого рода сезонной адаптации хорошо документировано в семействах Acanthosomatidae, Cydnidae, Parastrachiidae и Urostylididae, но всё ещё нуждается в дальнейшем изучении и оценке.

4.8. Сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов

Проявление сезонных особенностей в распределении репродуктивных ресурсов (reproductive allocation) было отмечено пока только у древесного щитника *Elasmotethus interstinctus* (Mappes et al., 1996). В начале и в середине периода размножения самки этого вида откладывают более мелкие яйца, чем в конце этого периода. Вес яйцекладки и количество яиц в кладке тоже снижаются в ряду кладок каждой самки. Реализованная за всю жизнь плодовитость самок положительно коррелирует с размером самки: крупные самки производят больше яиц и при этом живут дольше, чем мелкие самки. В то же время средний размер яйца не варьирует в зависимости от размера самки. Вероятность того, что личинка успешно доживёт до имагинальной стадии, возрастает с увеличением веса яйца, из которого она вылупилась. Поскольку у этого вида репродукция происходит только после зимовки имаго, и личинки из более поздних кладок имеют меньше времени для достижения имагинальной стадии и накопления достаточных ресурсов для зимовки, чем личинки

из более ранних кладок, то оказывается важным, чтобы яйца, отложенные позже в сезоне, были более высокого качества по сравнению с яйцами, отложенными раньше в сезоне. Таким образом видно, что распределение репродуктивных ресурсов изменяется в течение репродуктивного периода: в начале сезона размножения самка вкладывает относительно больше ресурсов в количество потомства, а в конце сезона (и своей жизни) — больше в качество потомства (отложенных ею яиц) (Mappes et al., 1996).

4.9. Сезонные вариации при выборе растения-хозяина

Сезонные вариации при выборе растения-хозяина (реализованная последовательная полифагия) позволяют насекомым максимально использовать тёплое время года, даже если основное растение-хозяин не доступно с ранней весны до поздней осени. Так, в Германии в течение весны и в начале лета личинки древесного щитника *Elasmucha grisea* развиваются исключительно на берёзе (*Betula pendula*) и не могут до начала августа успешно развиваться на ольхе (*Alnus glutinosa*). Только в августе имаго переходят на ольху и используют её уже до конца сезона. Лабораторные тесты показали предпочтение имаго *E. grisea* берёзы весной и ольхи летом. Такая сезонная смена растения-хозяина обеспечивает оптимальную эффективность реализации репродуктивного потенциала этого вида, поскольку два поколения *E. grisea* используют два разных вида растения-хозяина в течение сезона (Melber et al., 1981).

Подобная, хотя, вероятно, менее строгая смена растений-хозяев была описана у щитников-полифагов, например, у *Halyomorpha mista* (Kawada, Kitamura, 1983), *Nezara viridula*, *Piezodorus guildinii* и *Euschistus heros* (Panizzi, 1997, 2007). Несомненно, полифагия позволяет многим щитникам использовать несколько пищевых растений и благодаря этому реализовывать большее количество поколений и в более полной мере использовать местные температурные условия, раньше начиная активное развитие весной и позже формируя зимнюю диапаузу по сравнению с монофагами.

4.10. Сезонные вариации при выборе микростаций

Сезонные изменения при выборе микростаций отличаются от только что описанной сезонной вариации при выборе растения-хозяина. Так, в тропической

Бразилии *Phloea subquadrata* (Phloeidae) не нуждается в выраженной зимней диапаузе, и его имаго и личинки активны круглый год, но сезон яйцекладки ограничен в основном тёплым сезоном дождей. Чтобы не страдать от ежегодной смены сухих и влажных сезонов, у этого вида возникла сезонная адаптация в виде вариации при выборе микростанции: во время сухого сезона имаго и личинки находятся ближе к основанию ствола дерева-хозяина (*Plinia cauliflora*; Myrtaceae), а в сезон дождей они поднимаются по этому же стволу и живут выше (Salomão, Vasconcellos-Neto, 2010).

Другой пример адаптации подобного рода известен у земляных щитников: в периоды длительной засухи яйца клопов рода *Scaptocoris* Perty находили на глубине до 1,5 м, — вероятно, в зависимости от внешних условий самки определяют глубину, на которой они откладывают яйца (Nardi et al., 2008).

Глава 5. Сезонные циклы полужесткокрылых надсемейства щитников (Pentatomoidea)

5.1. Введение

Насекомые представляют богатый материал для исследований эволюции и разнообразия сезонных адаптаций и формирующихся на их основе годовых циклов. Каждый вид, а во многих случаях и каждая популяция, имеют свойственные только им годовые циклы, которые отличаются от годовых циклов других видов (в том числе систематически близких и совместно обитающих) или популяций.

Сравнительное изучение сезонных адаптаций в отдельных таксонах в сочетании с таксономическим анализом относится к числу эффективных подходов при решении фундаментальных вопросов эволюции. Существующие гипотезы эволюции сезонно-циклических адаптаций насекомых построены именно на таком принципе, но пока примеры исследований в этом направлении немногочисленны и ограничены преимущественно отдельными семействами отряда чешуекрылых (Тыщенко, 1983; Masaki, Yata, 1988), жесткокрылых (жужелицы; Маталин, 2007), сетчатокрылых (златоглазки; Волкович, 2007), прямокрылых (сверчки; Tauber et al., 1986; Masaki, Walter, 1987), перепончатокрылых (муравьи; Кипятков, Лопатина, 2007), двукрылых (Виноградова, 1991; Виноградова, Карпова, 2010), а также некоторых паукообразных (Белозеров, 2007, 2012) и ракообразных (Алексеев, 1990). Изучение сезонных циклов у представителей надсемейства Pentatomoidea, второго по объёму (после Miroidea) в отряде полужесткокрылых (Heteroptera) и включающего, по последним данным, 8042 вида (Rider et al., 2017), дополняет и расширяет возможности подобного анализа.

В ранее опубликованных статьях (Мусолин, Саулич, 1997; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007а, 2011, 2014а,б; Saulich, Musolin, 2017) нами была представлена система сезонно-циклических адаптаций, участвующих в формировании разнообразных годовых циклов у насекомых. Среди них выделены четыре категории явлений, определяющих сезонный цикл у щитников:

— **активное состояние** и реакции, управляющие активным развитием, преимущественно его скоростью;

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

Именно на основе комбинации этих сезонных адаптаций, часть которых подробно рассмотрены в Главах 3 и 4, в большинстве случаев и создаётся то разнообразие сезонных схем у насекомых, которое принято сводить к нескольким основным типам. Прежде всего, различают *гомодинамный* и *гетеродинамный* типы 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.

Гомодинамные циклы главным образом характерны для видов, населяющих регионы или микростации с относительно стабильными условиями. Это обитатели субтропиков и тропиков, синантропные виды, некоторые 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 щитника *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 щитника *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). Гомодинамное развитие характерно для щитников *Bagrada hilaris* и *Murgantia histrionica* на юге Индии (Singh, Malik 1993; Siddiqui 2000) и в южных штатах США (Sullivan, Brett, 1974; McPherson, McPherson, 2000; Taylor et al., 2015; DiMeglio et al., 2016).

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 цикла** различают **моновольтинизм** (и, соответственно,

моновольтинные циклы), **поливольтинизм** (бивольтинные, тривольтинные и поливольтинные циклы), а также **семивольтинизм** (тип сезонного развития, требующий для своего завершения более одного календарного года).

Главная отличительная черта моновольтинного 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, череда которых завершается диапаузой и зимовкой. Экологическая регуляция поливольтинизма оказалась однотипной у большинства исследованных видов (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Саулич, Волкович, 1996; Danks, 1987). Она обычно осуществляется на основе ФПР длиннодневного типа: осеннее уменьшение длины дня индуцирует диапаузу, и это часто усиливается под влиянием понижения 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.

В связи с зональностью климата количество генераций за вегетационный сезон у большинства насекомых в Северном полушарии увеличивается по мере движения с севера на юг. При этом обычно проявляется чёткая закономерность: переход от моновольтинизма в северных частях ареала через би- и поливольтинизм к гомодинамному типу сезонного цикла на юге. Соответственно, в Южном полушарии поливольтинные виды переходят к моновольтинизму по мере движения к Южному полюсу. Часто у тропических популяций диапауза полностью не исчезает, но меняются её количественные показатели — интенсивность и продолжительность, а также сама тенденция к формированию диапаузы (Denlinger, 1986; Саулич, Мусолин, 2014; Saulich, Musolin, 2017).

Однако в редких случаях на севере ареала наблюдается развитие ежегодно более одного поколения. Такая ситуация известна, например, для *Orius strigicollis* (Poppius) (Anthocoridae) и *Eccritotarsus catarinensis* (Carvalho) (Miridae) (Musolin et al.,

2004; Coetzee et al., 2007; Саулич, Мусолин, 2009). Из щитников аналогичную тенденцию демонстрирует и *Nezara viridula* (L.) в Японии: даже рядом с северной границей ареала этот вид развивается не в одном, а в двух или даже трёх поколениях в год (Kiritani et al., 1963; Musolin, Numata, 2003a,b; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017; Musolin, Saulich, 2017). Однако большинство потенциально поливольтинных видов полужесткокрылых и других насекомых моновольтинны или даже семивольтинны у северной (или южной — в Южном полушарии) границы ареала (см.: Danks, 1987; Saulich, Musolin, 1996; Саулич, 2010).

Полужесткокрылые в целом относятся к термофильным насекомым. Для завершения онтогенетического цикла им необходима довольно большая сумма эффективных температур (СЭТ), поэтому даже в умеренных широтах они обычно дают только одно поколение за год, а на юге завершается не более трёх или четырёх поколений в год (Саулич, Мусолин, 2007а, 2014б). При сезонном ограничении доступности пищи число ежегодных поколений может уменьшаться.

У сравнительно небольшого числа медленно развивающихся видов формируются **многолетние, или семивольтинные, жизненные циклы**, требующие для завершения более одного календарного года; тогда в зависимости от внешних условий эти циклы могут продолжаться в течение двух, трёх и более лет. Такие циклы развития свойственны видам приполярных областей с дефицитом тепла или видам, заселяющим стабильно холодные местообитания (например, пещеры, горные ручьи, холодные водоёмы и т. п.).

В этой главе проанализированы типичные и наиболее подробно 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. Имеющиеся в распоряжении литературные данные и собственный экспериментальный материал охватывают три (*Asopinae*, *Pentatominae* и *Podopinae*) из 10 выделяемых в настоящее время подсемейств семейства *Pentatomidae* (Rider et al., 2017) и только небольшое количество доступных примеров из других семейств *Pentatomoidea* (см. Приложение 1). К сожалению, как оказалось, характер сезонного развития и реакции, контролирующей развитие в природных условиях, у огромного большинства видов этого крупного и важного в экономическом отношении таксона остаются пока неисследованными.

5.2. Моновольтинный сезонный цикл

При моновольтинном цикле развивается всегда только одно поколение за вегетационный сезон. Причину моновольтинности до недавнего времени связывали исключительно с наступлением облигатной диапаузы в каждом онтогенетическом цикле (поколении), независимо от внешних условий. Однако в дальнейшем выяснилось, что существуют разнообразные способы поддержания такого сезонного цикла, а экологические механизмы, лежащие в их основе, удаётся выявить только в специальных экспериментах (Саулич, Волкович, 1996; Saulich, Musolin, 1996). В настоящее время в пределах моновольтинизма различают **моновольтинизм на эндогенной основе** (генетически закреплённый моновольтинизм на основе облигатной диапаузы) и **экзогенно контролируемый моновольтинизм** (являющийся следствием влияния внешних факторов, ограничивающих число поколений в разных частях ареала у потенциально поливольтинных видов в силу тех или иных причин).

5.2.1. Эндогенно контролируемый моновольтинный сезонный цикл

При такой сезонном цикле в каждом поколении вида или популяции независимо от внешних условий обязательно (облигатно) наступает диапауза. В умеренных широтах формирование зимней диапаузы синхронизировано с наступлением осеннего похолодания (см. Главу 3). Если виду свойственна облигатная диапауза, то на всем протяжении ареала все популяции вида всегда завершают только одно поколение в год. Это главная особенность данного типа сезонных циклов. Наряду с этим у отдельных видов обнаружены гетерогенные популяции. В этом случае популяция состоит из двух фракций, одна из которых при данных условиях имеет обязательную диапаузу, а вторая — факультативную, наступление которой определяется внешними условиями (Hodek 1977; Заславский, 1986). Поэтому одна часть популяции образует только одно поколение, а другая даёт начало второму поколению, успешность завершения которого определяется погодными условиями конкретного года.

Диапауза может быть связана с любой, но строго специфичной для вида, стадией онтогенеза. Так, среди исследованных щитников облигатная эмбриональная диапауза обнаружена у *Picromerus bidens* (Leston, 1955; Larivière, Laroche, 1989; Мусолин, 1996; Musolin, Saulich, 2000), *Apoecilus cynicus* (Whitmarsh, 1916; Coppel,

1963; Jones, Javahery, 1994), вероятно, у *Urostylis westwoodii* и *U. annulicornis* (Urostylididae; Kaiwa et al., 2014); облигатная личиночная диапауза — у *Pentatoma rufipes* (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961, Musolin, Saulich, 2017); облигатная имагинальная диапауза — у *Menida disjecta* (= *M. scotti*) (Koshiyama et al., 1993, 1994, 1997), *Palomena angulosa* (Hori, 1986; Hori, Kimura, 1993), *Palomena prasina* (Southwood, Leston, 1959; Саулич, Мусолин, 1996, 2007a), а также почти у всех изученных видов семейств Acanthosomatidae, Scutelleridae и большинства Cydnidae.

Кажущаяся простота моновольтинного цикла часто сопряжена с различными адаптациями, способствующими не только поддержанию такого сезонного цикла, но и синхронизации сроков прохождения отдельных стадий с определёнными периодами сезона, наиболее благоприятными для их активного развития или, напротив, зимовки. Такие адаптации могут быть обнаружены только экспериментальным путём. В данной главе приведены наиболее изученные примеры, демонстрирующие разные механизмы и причины формирования моновольтинного цикла у щитников, а также роль дополнительных сезонных адаптаций в поддержании такого цикла.

5.2.1.1. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной эмбриональной диапаузы

***Picromerus bidens*.** В большинстве литературных источников сезонный цикл этого хищного щитника рассматривается как моновольтинный с облигатной диапаузой на эмбриональной стадии (Leston, 1955; Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961; Javahery, 1986; Larivière, Laroche, 1989). Наряду с этим имеются немногочисленные достаточно давние сообщения о находках активных взрослых клопов ранней весной (Schumacher, 1910–1911; Butler, 1923), чего быть не должно, если имаго погибают вскоре после спаривания и яйцекладки в конце лета или в начале осени. Такие весенние находки имаго позволили выдвинуть гипотезу об одновременном сосуществовании двух типов сезонного развития вида: основного с зимовкой на эмбриональной стадии и более редкого (вторичного) — с зимовкой имаго (Larivière, Laroche, 1989).

Проведённый нами анализ коллекционного материала ЗИН РАН подтвердил факты находок имаго *P. bidens* в разных регионах России в апреле-мае (Рисунок 5.1).

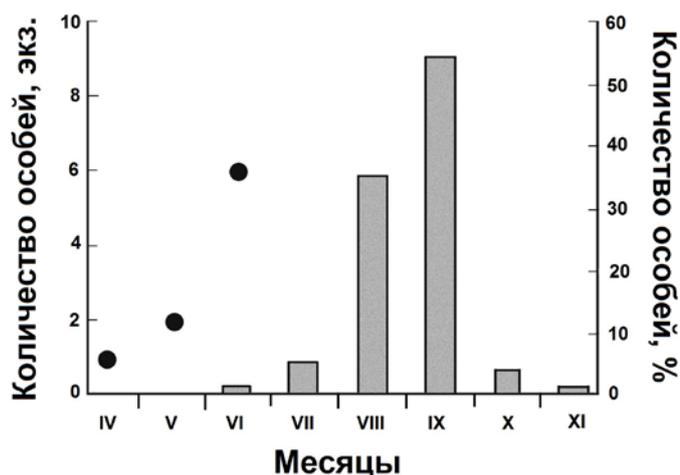


Рисунок 5.1. Находки имаго *Picromerus bidens* в природе в Великобритании (правая ось ординат и столбцы; $n > 300$; по: Leston, 1955) и ранние находки имаго в разных регионах России (по материалам коллекции ЗИН; левая ось ординат и точки) (по: Саулич, Мусолин, 2014).

Фенологические данные свидетельствуют о том, что в Средней полосе России и в Украине основная масса клопов окрыляется в июле (Пучков, 1961); в Великобритании окрыление пикромеруса происходит в конце июля и в августе (Southwood, Leston, 1959; Hawkins, 2003). Поскольку находки взрослых клопов весной не вписываются в фенологическую схему вида с зимовкой на эмбриональной стадии, было высказано предположение, что перезимовывают клопы, заражённые мухами-фазиинами (Diptera, Tachinidae, Phasiinae; Leston, 1955). Позже такая возможность зимовки паразитированных особей на несвойственной виду стадии была подтверждена при исследовании других видов насекомых (Викторов, 1976; Tauber et al., 1986; Danks, 1987). Присутствие эндопаразитических насекомых существенно влияет на сезонное развитие хозяев, изменяя их физиологическое состояние. Фазиины заражают взрослых клопов, появляющихся осенью. Отрождающиеся личинки фазиин задерживают развитие половой системы хозяина путём кастрации; кастрированные клопы не участвуют в размножении и остаются зимовать. Таким образом, личинка паразита получает возможность перезимовать в теле хозяина и завершить развитие весной следующего года.

Для уточнения сезонного развития пикромеруса в природных условиях были проведены эксперименты в Белгородской области, дающие представление о характере сезонного цикла этого щитника в умеренном климате лесостепной зоны (Рисунок 5.2). Как было показано в полевом эксперименте, весной из перезимовавших яиц отрождаются личинки. В июне клопы окрыляются, но

самками в середине лета, отрождение личинок могло бы происходить летом того же года, но личинки пикромеруса не способны зимовать и неминуемо погибали бы зимой. Индуцируемая длинным днём эстивация имаго продолжительностью 1,5–2 месяца отодвигает откладку яиц на конец лета, а осеннее понижение температуры предотвращает эмбриогенез, препятствуя отрождению личинок осенью, когда у них нет шансов на выживание.

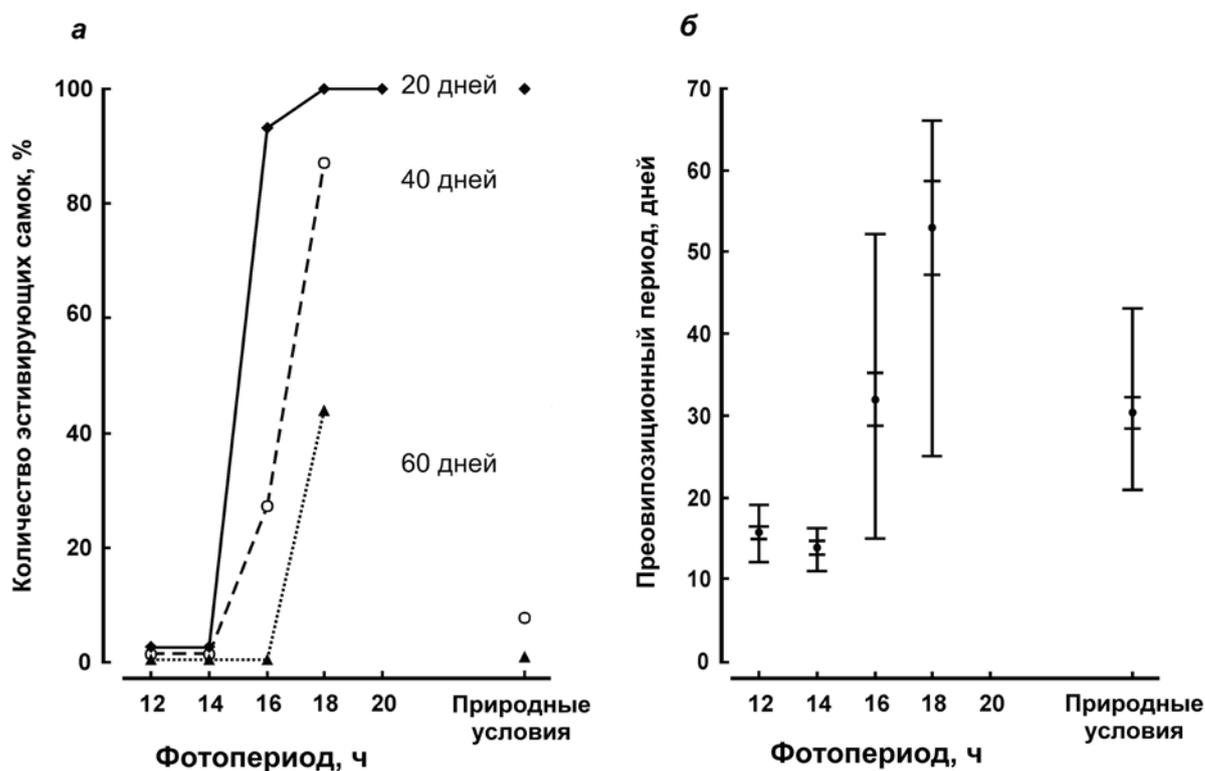


Рисунок 5.3. Фотопериодическая индукция летней диапаузы у самок *Picromerus bidens* (по: Musolin, Saulich, 2000).

а, фотопериодическая реакция индукции летней диапаузы в лабораторных условиях (фотопериод указан под горизонтальной осью, температура 24,5 °С) и в природных условиях в Белгородской области, 50° с. ш. (преовипозиционный период попал на сроки с июля до 23 августа); долю диапаузирующих особей определяли по началу яйцекладки на 20-й, 40-й и 60-й дни после окрыления самок; **б**, средняя (\pm SE; min–max) продолжительность преовипозиционного периода в тех же условиях.

Полученные результаты позволили предложить версию, по которой непрочность облигатной зимней эмбриональной диапаузы, наступающей независимо от внешних условий, вызвала необходимость существования механизма, обеспечивающего задержку яйцекладки до наступления осеннего понижения температуры, которое приостанавливает эмбриогенез и не допускает отрождения личинок летом или в начале осени. Таким механизмом и является факультативная

летняя имагинальная диапауза, индуцируемая длинным днём. В природе только по прошествии двух месяцев и при естественном сокращении светового дня самки реактивируются и приступают к размножению (Рисунок 5.2; Musolin, Saulich, 2000).

Моновольтинный сезонный цикл с эмбриональной диапаузой описан и у нескольких североамериканских видов из рода *Apocilus* — *Apocilus cynicus*, *A. bracteatus* и *A. crocatus* (Whitmarsh 1916; Jones and Coppel 1963; Javahery 1994). Зимняя эмбриональная диапауза у этих видов приурочена к стадии сформировавшейся бластодермы. Терминация диапаузы происходит только под действием низких зимних температур (Javahery, 1994). Имаго летнего поколения окрыляются в июне-июле, но размножение происходит только поздней осенью. К сожалению, в процитированных работах не исследовано физиологическое состояние самок в летний период, и неизвестно, есть ли у них эстивация. При этом фенологические наблюдения однозначно свидетельствуют о наличии облигатной зимней диапаузы на стадии яйца и о завершении только одного поколения за сезон.

5.2.1.2. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной личиночной диапаузы

Облигатная личиночная диапауза в целом не свойственна надсемейству Pentatomoidea, однако она была обнаружена у нескольких видов (Приложение 1).

Полушаровидный щитник *Coptosoma scutellatum* заселяет луга, лесные поляны и другие открытые, хорошо прогреваемые ландшафты. Вид трофически связан с бобовыми растениями (Fabaceae), преимущественно многолетними (раakitником, дроком, караганой, люцерной, стальником, клевером, эспарцетом, донником и другими видами) и за вегетационный сезон завершает только одно поколение (Пучков, 1961). Зимуют личинки III и IV возрастов, образуя большие скопления (Рисунок 5.4; Davidová-Vilimová, Štys, 1982; Саулич, Мусолин, 2014а; см. раздел 4.3). Относительно популяции из Богемии (Чехия) было указано также, что в отдельных случаях могут зимовать и личинки младших (I и II) возрастов в состоянии олигопаузы (форма покоя с меньшим подавлением развития, чем при диапаузе), наступление которой контролируется температурой (Davidová-Vilimová, Štys, 1982).

Однако позже, при изучении популяции *C. scutellatum* из лесостепной зоны России (Белгородская область, 50° с. ш.) были получены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что зимуют только личинки III–IV возрастов, и

происходит это не в состоянии оцепенения или олигопаузы, а в состоянии истинной облигатной диапаузы (Saulich, Musolin, 1996; Саулич, Мусолин, 2014а). Никакие лабораторные условия, в том числе разная продолжительность константных фотопериодов при двух уровнях температуры (24,5 и 28 °С) и изменяющаяся длина дня в разных комбинациях, обычно провоцирующие активное (т. е. бездиапаузное) развитие, не вызывали продолжения метаморфоза: личинки обязательно формировали диапаузу именно в средних личиночных возрастах. Личиночный метаморфоз заканчивался лишь весной следующего года. Личинки проходили V возраст и линяли на имаго. В конце весны или в начале лета окрылившиеся имаго после непродолжительного периода питания и спаривания начинали откладывать яйца. Вылупившиеся личинки нового поколения питались, медленно росли и при достижении средних возрастов формировали облигатную диапаузу.

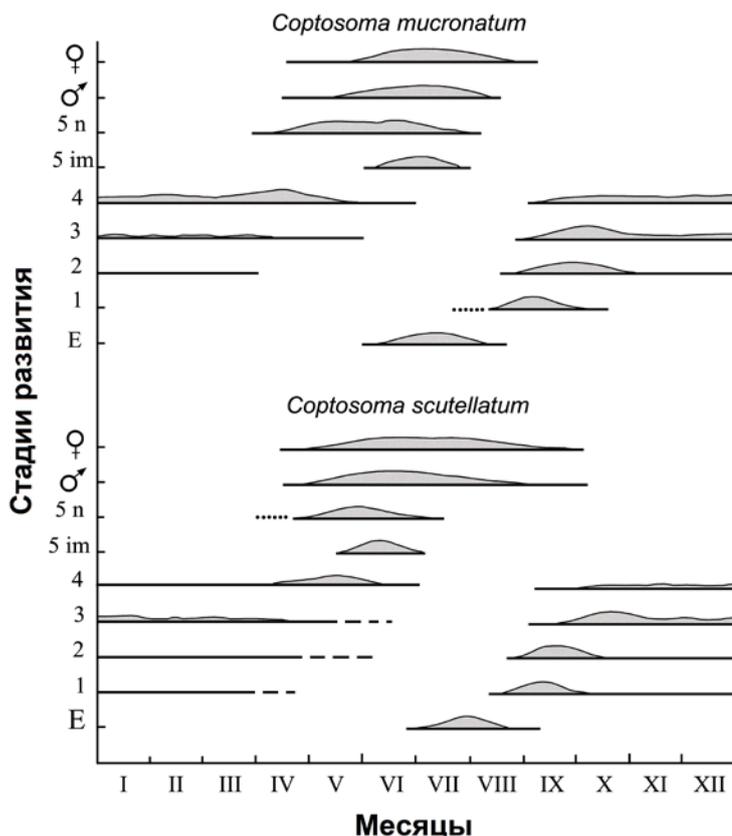


Рисунок 5.4. Сезонное развитие *Coptosoma scutellatum* в Богемии (Чехия) и *Coptosoma mucronatum* на юге Словакии (по: Davidová-Vilimová, Štys, 1982).

Е, яйца; 1–5, личиночные возрасты; 5 im, паразитированные браконидом *Aridelus egregius* личинки V возраста; 5 n, нормальные (непаразитированные) личинки V возраста.

Очевидно, что часть личинок находится в состоянии диапаузы уже начиная с середины июля или начала августа. Адаптивный смысл изложенной сезонной стратегии *C. scutellatum* в лесостепной зоне не совсем ясен. Раннее формирование диапаузы личинками (в середине июля), казалось бы, экологически нецелесообразно: вегетационный сезон использован лишь частично, а диапаузирующие личинки (обычно менее защищённые от неблагоприятных внешних биотических и абиотических воздействий, чем имаго) оказываются в условиях самого жаркого периода лета.

В связи с этим было высказано предположение о том, что у *C. scutellatum* в сезонный цикл, кроме облигатной зимней личиночной диапаузы IV возраста, включена летняя диапауза личинок III возраста. Обоснованность такого предположения косвенно подтверждается как наблюдениями в природе, так и лабораторными данными. Например, в природных условиях Украины развитие первых двух личиночных возрастов завершается за 25–30 дней, а развитие III возраста растягивается на целый месяц (Пучков, 1961).

По данным лабораторных экспериментов (Мусолин, 1997; Саулич, Мусолин, 2014а), при температуре 24,5 °С и фотопериодическом режиме L:D 18:6, соответствующем максимальной длине дня в регионе проведения исследований, личинки III возраста росли вдвое дольше, чем в коротком дне L:D 15:9 (в среднем 22,5 против 10,6 дней). Весьма вероятно, что замедление развития личинок в III возрасте задерживает линьку на IV возраст, в котором личинки формируют зимнюю диапаузу. Кроме того, начиная с III возраста все личинки очень неохотно переходили на свежий корм, тогда как личинки I, II и первых дней III возраста делали это почти сразу в день смены корма. В таком случае действительно можно ожидать, что в сезонном цикле *C. scutellatum* будут обнаружены две диапаузы — летняя у личинок III возраста и зимняя у личинок IV возраста. Внешне это проявляется как длительная летне-зимняя диапауза личинок III–IV возрастов, что описано для многих неясных случаев у разных видов насекомых, когда длительную диапаузу, сформированную в начале или середине лета, рассматривают лишь по календарной приуроченности. Для точного диагноза характера покоя и структуры сезонного цикла, несомненно, необходимы дополнительные исследования.

Coptosoma mucronatum — второй восточно-палеарктический вид того же рода. Он был исследован в Южной Словакии. По своим биологическим показателям *C. mucronatum* сходен с *C. scutellatum* и имеет схожий сезонный цикл (Рисунок 5.4).

Личинки старших возрастов обоих видов полушаровидных щитников могут заражаться браконидом *Aridelus egregius* (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae). В таком случае развитие паразитированных личинок затормаживается, они появляются позже в сезоне (Рисунок 5.4) и, как правило, не линяют на имаго (Davidová-Vilimová, Štys, 1982).

Pentatoma rufipes — широко распространённый в Палеарктике настоящий щитник, типичный обитатель широколиственных лесов. Подробные фенологические данные, подтверждающие моновольтинизм *P. rufipes*, получены на юго-западе Англии (Рисунок 5.5).

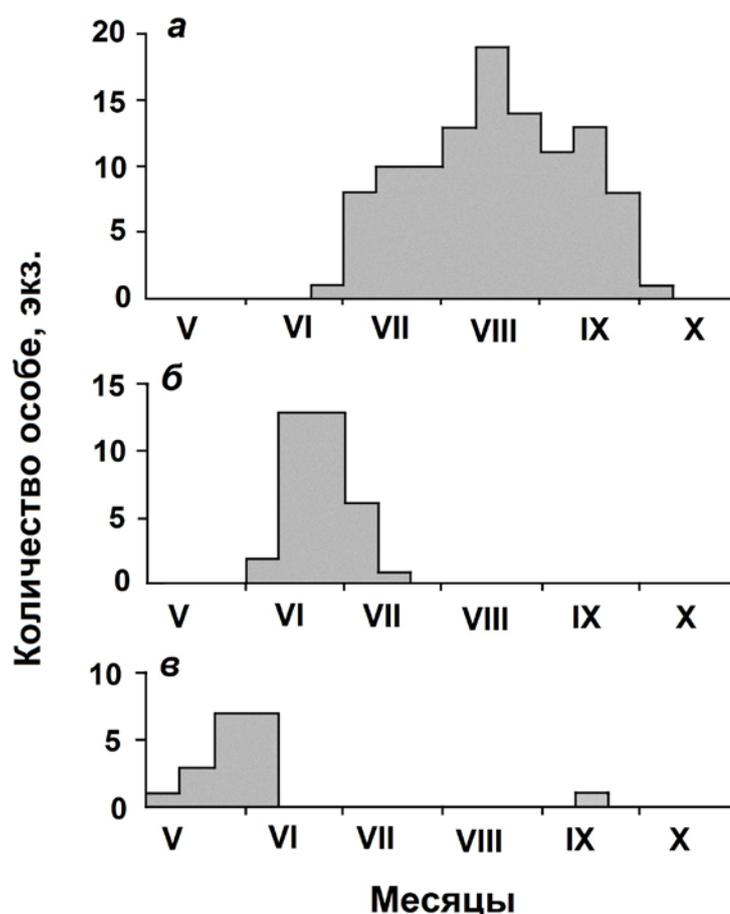


Рисунок 5.5. Сезонное развитие *Pentatoma rufipes* на юго-востоке Англии (по: Hawkins, 2003).

а, имаго; **б**, личинки последнего (V) возраста; **в**, личинки I–IV возрастов.

Зимуют личинки II и III возрастов, обычно их можно увидеть в природе в сентябре. В мае после зимовки появляются личинки III и IV возрастов, а в июне–июле — уже V возраста. Имаго обычно встречаются с июля по сентябрь, копуляция

у них происходит в августе–сентябре (Hawkins, 2003). Облигатная зимняя личиночная диапауза определяет моновольтинный сезонный цикл на протяжении всего ареала (Пучков, 1961). Были отмечены случаи зимовки *P. rufipes* на имагинальной стадии (Southwood, Leston, 1959), но велика вероятность того, что перезимовывают только имаго, заражённые фазиинами (Diptera, Tachinidae). Известно, что бивольтинные тахины *Phasia hemiptera* паразитируют весной на *P. rufipes*, а осенью — на *Palomena prasina* (Sun, Marshall, 2003).

Моновольтинный сезонный цикл с зимней диапаузой (вероятно, облигатной) на личиночной стадии описан также у *Odontoscelis fuliginosa*, *Odontoscelis dorsalis* и *Irochrotus lanatus* (Scutelleridae) (Пучков, 1961), однако механизм контроля сезонного развития у этих видов остаётся неизвестным.

В целом, сезонные циклы с зимовкой на личиночной стадии встречаются среди щитников надсемейства Pentatomoidea весьма редко: они составляют не более чем 1,7–11,0 % изученных видов (Таблица 3.1; Саулич, Мусолин, 2007; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017).

5.2.1.3. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной имагинальной диапаузы

Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной имагинальной диапаузы, выдерживаемый на всём протяжении ареала, наиболее подробно исследован у **щитника-черепашки** *Eurygaster integriceps* — вида, имеющего большое хозяйственное значение. Его активная жизнедеятельность занимает около 2,5–3 месяцев в году, остальные 9–9,5 месяцев черепашка проводит в состоянии покоя, который формируется у молодых клопов в июне–июле и продолжается до весны следующего года. Как оказалось, этот длительный физиологический покой состоит из двух последовательных этапов — летней диапаузы (эстивации) и зимней диапаузы. Первый этап наступает после непродолжительного, но интенсивного преддиапаузного питания. Этот этап завершается миграцией клопов к местам эстивации. В равнинных ландшафтах это лесополосы, опушки леса, лесные поляны и даже парки и сады. В горах клопы поднимаются довольно высоко — до 2500–2800 м. Эстивация продолжается около 2 месяцев. За это время клопы теряют около 20 % пищевых резервов, накопленных в период преддиапаузного питания (Ушатинская, 1955). Осенью с ослаблением жары клопы спускаются на более низкие высоты и зимуют в состоянии облигатной зимней диапаузы. Существование в

течение столь длительного периода покоя в сезоны с резко различными внешними условиями поддерживается за счёт питательных веществ, накопленных во время преддиапаузного питания. Совершенно необычной особенностью клопов рода *Eurygaster* является накопление не только жирового запаса в жировом теле, но и полупереваренной пищи в первом отделе средней кишки (Федотов, 1947; см. Главу 3). Эти запасы обеспечивают не только выживание во время диапаузы, но и успешное созревание половой продукции следующей весной (Шиняева, 1980).

Другая особенность вредной черепашки проявляется в различии физиологического состояния самцов и самок во время зимовки. Как указано выше (Глава 3), 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).

Облигатная имагинальная диапауза обнаружена и у щитника *Palomena prasina*, популяция которого экспериментально исследована в лесостепной зоне России (Белгородская область, 50° с. ш.). Перезимовавшие клопы весной после непродолжительного периода питания приступают к откладке яиц, которая продолжается до конца июля. Отродившиеся личинки питаются, медленно растут и ко второй половине августа окрыляются. После периода преддиапаузного питания клопы уходят на зимовку (Рисунок 5.6; Saulich, Musolin, 1996, 2017).

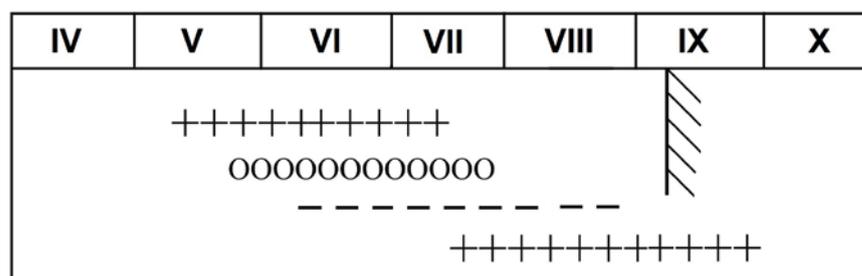


Рисунок 5.6. Сезонное развитие *Palomena prasina* в лесостепной зоне (по: Саулич, Мусолин, 2014).

О — яйца, « - » — личинки, « + » — имаго. См. пояснения в тексте. Вертикальная линия — дата, когда длина дня с учётом половины гражданских сумерек составляет 15 ч.

В лабораторных условиях диапауза у *P. prasina* инвариантно формировалась во всех фотопериодических и температурных режимах, и никакими провоцирующими условиями вызвать репродукцию у клопов не удавалось. На основании этого был сделан вывод об облигатном характере зимней имагинальной диапаузы у *P. prasina*. Однако фотопериод всё же оказывает регулирующее влияние на сезонное развитие популяции, что проявилось в изменении скорости роста личинок (Мусолин, Саулич, 1996; Saulich, Musolin, 1996): чем короче день, тем быстрее они растут. Разница начинает проявляться уже в III личиночном возрасте и постепенно усиливается, достигая максимума в V возрасте. Это ускорение развития было отмечено во всех температурных режимах (20, 26 и 30 °С), но наибольшего значения достигало при 20 °С. При такой температуре личинки в коротком дне окрылились почти на 20 дней раньше, чем в длинном дне. С повышением температуры ускорение развития проявлялось слабее, а часто совсем исчезало. Этот факт, вероятно, можно объяснить существованием температурного оптимума и пределов проявления данной фотопериодической реакции, как это свойственно любому физиологическому процессу. Короткодневное ускорение развития личинок приобретает адаптивное значение именно при умеренных осенних температурах, поскольку повышает шансы поздно отродившихся личинок достичь диапаузирующей стадии (имаго) до наступления осенних холодов и подготовиться к зимовке. У личинок, отродившихся в середине лета, проблемы недостатка времени нет. Помимо ускорения развития в конце вегетационного сезона такой фотопериодический контроль скорости роста личинок способствует синхронизации окрыления имаго, сдвигая появление зимующей стадии на период года, наиболее благоприятный для формирования диапаузного состояния. Примечательно, что фотопериодическая регуляция скорости личиночного развития обнаружена у вида, не проявляющего реакции на длину дня в виде индукции диапаузы, т. к. имагинальная диапауза у *P. prasina* облигатная.

Аналогичная количественная фотопериодическая регуляция скорости роста личинок описана и у *Palomena angulosa* в Японии (Hori, 1986). Чем раньше в сезоне появлялись личинки, тем медленнее они росли. Торможение скорости роста достигало 50–60 %. С одной стороны, такая адаптивная стратегия определена сроками появления плодов кормовых растений: несмотря на полифагию, проявляющуюся в способности питаться не только разными видами, но и разными частями растений, личинки не могут успешно достичь имагинальной стадии, не питаясь плодами растений (Hori et al., 1985). Но с другой стороны, ускорение роста личинок осенью связано с необходимостью завершения преимагинального развития

до наступления осеннего похолодания, поскольку зимовка у *P. angulosa*, так же, как и у *P. prasina*, происходит исключительно на имагинальной стадии.

5.2.2. Экзогенно контролируемый моновольтинный сезонный цикл

Экзогенно регулируемый моновольтинизм наряду с поливольтинизмом — широко распространённая модель сезонного развития. Практически все виды, имеющие потенциально поливольтинный сезонный цикл, в силу различных причин в разных частях ареала переходят к моновольтинному развитию.

Подобный вариант сезонного цикла можно рассмотреть на примере хищного клопа *Arma custos* в лесостепной зоне (Белгородская область, 50° с. ш.), где всегда завершается только одно поколение (Саулич, Волкович, 1996). По литературным данным, одна генерация в течение вегетационного сезона отмечена не только в северных и центральных районах Европы (Челнокова, 1980) и в лесостепной зоне Сибири (Петрова, 1969, 1975), но также на юге Украины (Пучков, 1961), в Болгарии (Йосифов, 1981) и Киргизии (Пучков, 1965). Однако в Абхазии, по нашим предположениям, возможно развитие двух поколений армы, так как в конце июля там были найдены личинки II возраста (Т. А. Волкович, личное сообщение). Кроме того, для краснодарской (45° с. ш.) популяции армы удалось получить бездиапаузную культуру путем воспитания личинок и имаго в длинном дне (L:D 18:6) при температуре 28 °С (Исмаилов, Олещенко, 1977). Эти факты свидетельствуют в пользу внешнего контроля наступления зимней имагинальной диапаузы у *A. custos*.

Действительно, экспериментально полученные данные подтвердили, что индукция имагинальной диапаузы у этого вида регулируется ФПР длиннодневного типа (Волкович, Саулич, 1994): в коротком дне формируется диапауза, тогда как в длинном дне происходят созревание самок, спаривание и яйцекладка. Но даже в длиннодневных условиях размножение оказалось возможным лишь у части особей при температуре выше 27 °С (Рисунок 5.7). При терморитмах диапазон температур, допускающих проявление ФПР, несколько расширялся. Так, в терморитме 27 °С днём и 13,5 °С ночью (средняя температура ритма 20 °С) около 60 % самок в условиях длинного дня формировали диапаузу (Волкович, Саулич, 1994).

Таким образом, *A. custos* может реализовать поливольтинный сезонный цикл только в той части своего ареала, где температура достаточно высока, чтобы предотвратить формирование диапаузы. Однако на большей части ареала вида

максимальная температура даже самого тёплого месяца (июля) не достигает уровня, при котором возможно бездиапаузное развитие этого вида.

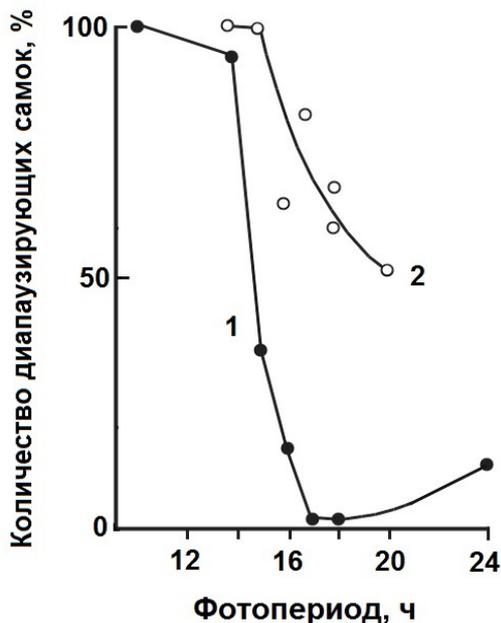


Рисунок 5.7. Фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы у *Arma custos* в Белгородской области, 50° с. ш. (по: Волкович, Саулич, 1994).

1 — при температуре 29–30 °С; 2 — при температуре 24–25 °С.

Переход к моновольтинизму у *A. custos* поддерживается ещё одной особенностью вида, которая не часто встречается у насекомых — чувствительностью к длине дня только на имагинальной стадии (Саулич, Волкович, 1996). В соответствии с этим, физиологическое состояние имаго летнего поколения и возможность формирования зимовочного состояния определяются сроками их окрыления. Если отрождение клопов происходит на фоне длины дня короче критической, то все имаго уходят в диапаузу. В полевых опытах, проведённых в лесостепной зоне, независимо от времени, когда личинки начинали развитие в эксперименте, они всегда окрылялись не раньше середины июля, когда естественная длина дня уже оказывалась меньше порогового значения ФПР изучаемой популяции армы. Поэтому в природных опытах репродуктивно-активных имаго в том же вегетационном сезоне получать не удавалось; все они формировали зимнюю имагинальную диапаузу. Попытки предотвратить её наступление увенчались успехом только в одном варианте полевого опыта, когда развитие личинок было искусственно сдвинуто на более ранние сроки по сравнению с

естественным фенологическим календарём вида. В этом случае клопы окрылились намного раньше обычного — уже в конце июня, и 37 % самок вскоре приступили к откладке яиц. В природе же этого никогда не происходит. По нашим наблюдениям, даже в самые жаркие годы первые имаго в Белгородской области появляются не ранее конца июля, когда фотопериодические условия заведомо не допускают размножения.

Следовательно, не генетически закреплённое облигатное наступление диапаузы, а особенности ФПР (высокий температурный оптимум её проявления и приуроченность чувствительной к длине дня стадии) поддерживают моновольтинизм *A. custos* в условиях лесостепи. Экологическую причину редукции числа ежегодных поколений можно только предполагать. С одной стороны, она, несомненно, связана с температурой: термические условия лесостепной зоны надёжно обеспечивают развитие только одного поколения армы в год. Хотя СЭТ в регионе значительно превышает необходимую для завершения одного поколения, она недостаточна для успешного развития двух полных поколений. С другой стороны, этот хищный клоп питается личинками листоедов, а большинство листоедов, по крайней мере, в лесостепной зоне, где проводились наши исследования, развивается в одном поколении. Вероятно, именно совместное действие этих двух факторов — температуры и пищи — определили переход потенциально поливольтинного вида *A. custos* к моновольтинному сезонному развитию в регионе.

Другой вид этого малочисленного рода — *Arma chinensis*, распространённый в странах Юго-Восточной Азии, имеет поливольтинный сезонный цикл и образует два поколения в Харбине (Китай, 45,5° с.ш.; 126,4° в. д.) и три поколения — южнее (Zou et al., 2012).

Среди фитофагов с потенциально поливольтинным циклом подобный переход к моновольтинному развитию в ответ на дефицит тепла для двух полных поколений и качество пищи прослеживается у подробно исследованного **полосатого щитника** *Graphosoma lineatum*. В качестве сигнального фактора при формировании факультативной зимней имагинальной диапаузы этим видом также используется длина дня. Лабораторные эксперименты показали, что зимняя диапауза у графозомы контролируется длиннодневной ФПР, проявляющейся при довольно высокой температуре. Критический фотопериод даже при постоянной температуре 24 °С составил 17 ч 15 мин (Мусолин, Саулич, 1995; Musolin, Saulich, 2001). Такой высокий порог ФПР вида даже при его потребности в небольшой СЭТ вызывает

наступление диапаузы в лесостепной зоне уже в первом поколении, поддерживая моновольтинный сезонный цикл *G. lineatum* (Musolin, Saulich, 2001).

Данный вывод был подтверждён в квазиприродных экспериментах. Когда личинки развивались в сроки, соответствующие обычной фенологической схеме полосатого щитника в естественных условиях Белгородской области (50° с. ш.), во всех сериях все окрылившиеся имаго формировали диапаузу (Рисунок 5.8; варианты 1995 г.). В отличие от этого, в сериях 1996 г. сроки окрыления личинок были искусственно сдвинуты (как описано выше в экспериментах с *A. custos*) на очень раннюю часть лета, во время которой естественная длина дня превышала пороговое значение ФПР полосатого щитника. При таком сдвиге сроков окрыления до 70 % самок оказались активными и начинали откладывать яйца. Полученные результаты, несомненно, подтверждают роль длины дня в индукции имагинальной диапаузы у полосатого щитника и объясняют моновольтинный тип сезонного развития популяции в лесостепной зоне. Непосредственной причиной, вызывающей переход к моновольтинному циклу, вероятно, является пищевой фактор. Успешное преимагинальное развитие и дополнительное питание взрослых клопов в период преддиапаузной подготовки проходят на семенах зонтичных, созревающих во второй половине лета.

Сходные результаты были получены и в опытах с *Dybowskyia reticulata* в Японии (Nakamura, Numata, 1998). Температурный оптимум ФПР этого вида тоже сдвинут в область высоких температур. Адекватный ответ на длину дня проявляется только при температуре 27,5 °С и выше. Понижение температуры даже до 25 °С вызывает диапаузу у всех особей в условиях как длинного, так и короткого дня. В Осаке (Япония, 34,7° с. ш.) в прохладные годы *D. reticulata* завершает только одно поколение, в более тёплые — два. Относительно низкая летняя температура (в среднем 25 °С и ниже) отключает физиологический механизм реакции на длину дня, и все особи, независимо от сроков окрыления, формируют диапаузу. Необходимость ограничения числа поколений связана с тем, что *D. reticulata* — узкий олигофаг, питающийся семенами зонтичных, которые доступны непродолжительное время летом, а в начале сентября уже опадают.

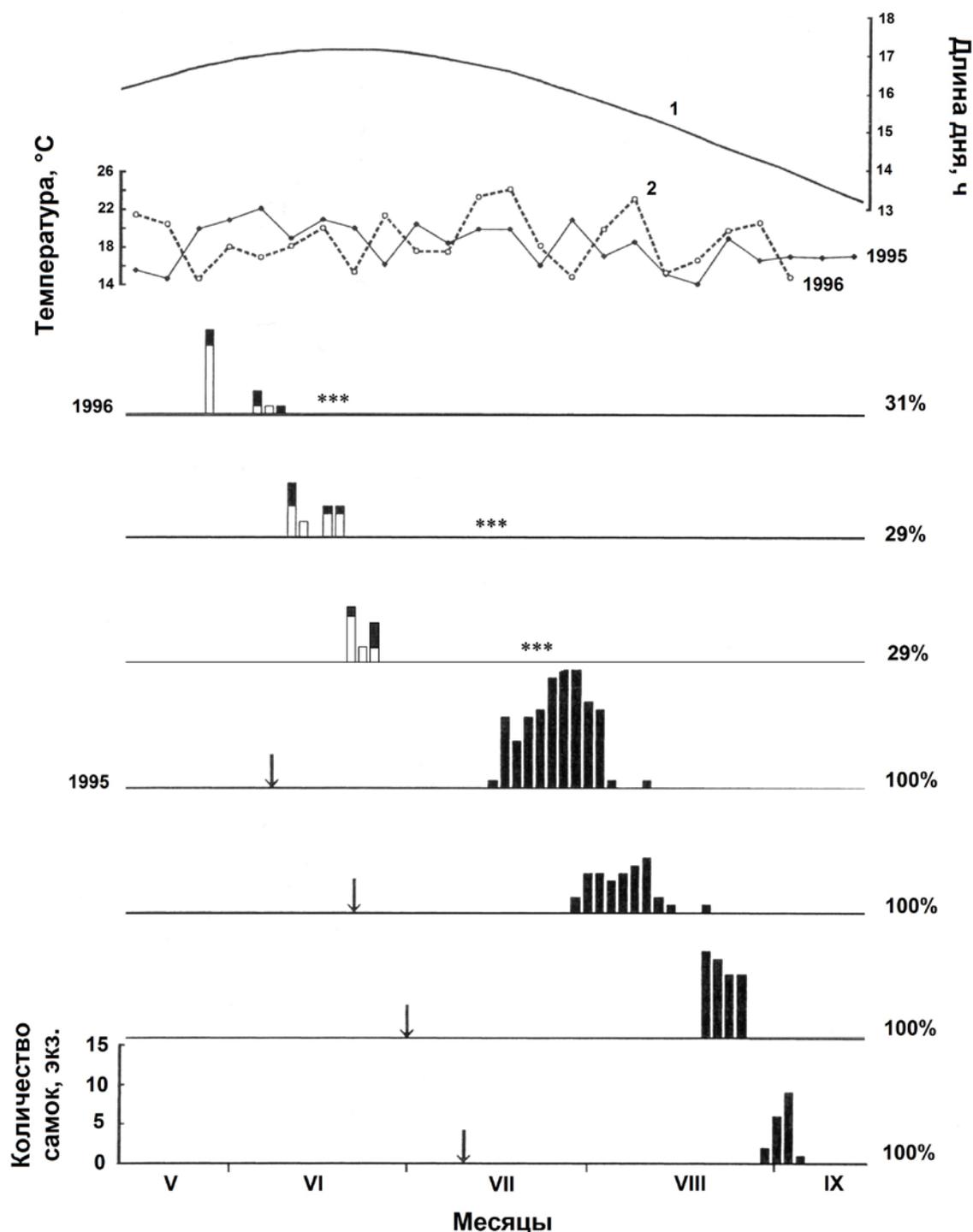


Рисунок 5.8. Индукция зимней имагинальной диапаузы у *Graphosoma lineatum* в квазиприродных условиях в Белгородской области, 50° с. ш. (по: Musolin, Saulich, 2001).

Горизонтальные линии — серии эксперимента. Стрелками показаны даты отрождения личинок в 1995 г. В 1996 г. в квазиприродные условия были выставлены личинки сразу II–V возрастов. Гистограммы — даты окрыления и физиологический статус самок: белые части столбцов — активные самки, чёрные части — диапаузирующие самки. Звёздочки — начало яйцекладки в сериях эксперимента 1996 г. Линии: **1** — длина дня с учётом половины сумерек; **2** — температура.

Интересные результаты были получены в опытах с *Graphosoma rubrolineatum* (Nakamura, Numata, 1999), основным кормом для которого также являются семена зонтичных. На Японских островах исследованы две популяции этого вида — северная (о. Хоккайдо, 44,2° с. ш.) и южная (г. Осака, 34,7° с. ш.). Особи обеих популяций проявили сильную тенденцию к формированию диапаузы (Рисунок 5.9). Различия между популяциями проявились в действии высокой температуры на параметры ФПР индукции имагинальной диапаузы. У северной популяции с повышением температуры в длиннодневных условиях доля активных самок возрастала, тогда как у южной популяции такого эффекта не наблюдали. Сильное влияние высокой температуры на количество репродуктивно-активных особей предполагает возможность появления частичного второго поколения в особенно тёплые годы на севере ареала, тогда как южнее все особи первого поколения формируют диапаузу. Авторы связывают такую инверсию вольтинизма с географической разницей в фенологическом развитии и доступности корма. По наблюдениям в районе Осаки семена зонтичных созревают уже в середине лета и к началу осени опадают, а на Хоккайдо они доступны до поздней осени, и у личинок второго поколения дефицита корма не возникает. Таким образом, для южной популяции главным фактором, ограничивающим число поколений, является отсутствие подходящего корма, а для северной — недостаток тепла, но сигнальная роль длины дня при формировании диапаузы сохраняется в обоих случаях (Nakamura, Numata, 1999).

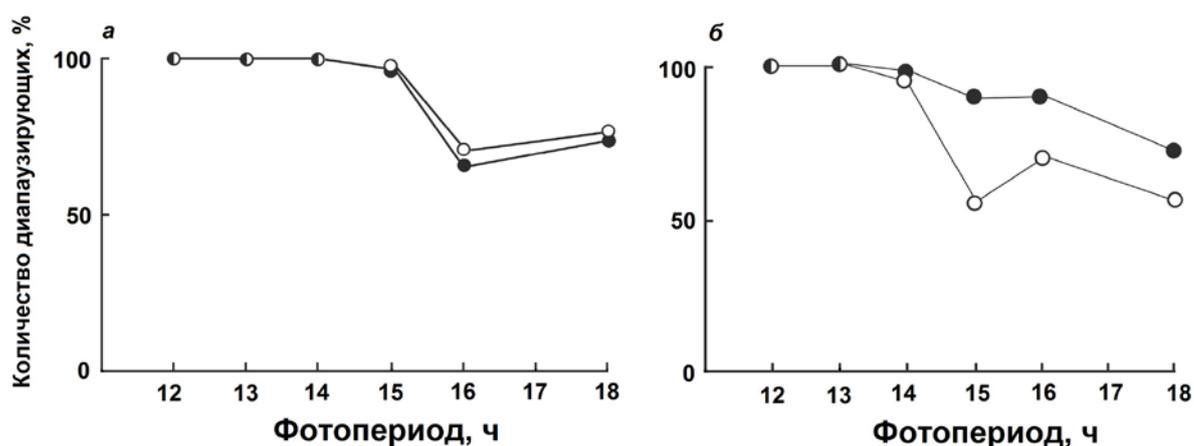


Рисунок 5.9. Фотопериодическая реакция *Graphosoma rubrolineatum* при температуре 25 °С (по: Nakamura, Numata, 1999).

а, популяция с о. Хоккайдо (44,2° с. ш.); **б**, популяция из г. Осака (34,7° с. ш.). Белые символы — самки, чёрные символы — самцы.

Усложнённый вариант моновольтинного сезонного цикла описан у североамериканского щитника *Chinavia hilaris* (= *Acrosternum hilare*) в Канаде (Javahegy, 1990). Зимняя имагинальная диапауза у этого вида контролируется ФПР длиннодневного типа. В лабораторных экспериментах показано, что при длинном дне (L:D 16:8) клопы активно размножаются, а при коротком дне (L:D 8:16) формируют диапаузу (Wilde, 1969). На юге ареала в Арканзасе отмечают развитие вида в двух поколениях в год (Miner, 1966), тогда как в Иллинойсе — второе поколение только частичное (McPherson, 1982). В Канаде перезимовавшие имаго появляются, когда температура поднимается выше 20 °С. В конце мая и в начале июня клопы активно питаются листьями и молодыми побегами древесных пород (*Rhamnus cathartica*, *Tilia heterophylla* и *Robinia viscosa*). Самки откладывают яйца с третьей недели июня до начала августа. Имаго окрыляются с конца августа до третьей недели октября, и, таким образом, на юге Канады вид образует одно поколение в сезон, сроки которого сдвинуты на вторую половину лета. Молодые имаго питаются на ягодах крушины в течение 1–3 недель, затем перелетают на листья листопадных растений, где остаются, не питаясь, с конца сентября до конца октября или начала ноября, совершая небольшие перелёты в тёплые солнечные дни. Этот позднеосенний покой клопов экспериментально не исследован, но автор рассматривает его как эстивацию (Javahegy, 1990). С началом заморозков в конце октября имаго перелетают в подстилку, где остаются зимовать до апреля. Сдвиг сроков появления нового поколения на вторую половину лета связан, вероятно, с необходимостью дополнительного питания имаго на плодах крушины, созревающих только в сентябре.

Сравнительно позднее сезонное развитие отмечено и у европейского представителя рода *Acrosternum* — *A. heegeri* (Пучков, 1961).

Итак, в приведённых выше примерах основной причиной, определяющей вольтинизм популяций, является доступность пищи (витальный фактор), а температура и фотопериод действуют одновременно как сигнальные факторы, что в совокупности образует сложный механизм, контролирующий сезонное развитие каждой популяции.

Переход к моновольтинизму на основе включения в сезонный цикл **двух факультативных диапауз** (летней и зимней) — явление редкое в надсемействе щитников. Этот вариант сезонной схемы обнаружен у настоящего щитника *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985 a, b). Факультативная летняя имагинальная диапауза у этого вида формируется под влиянием возрастающей в конце весны и начале лета

длины дня. Яйцекладка начинается только после летнего солнцестояния, когда световой день начинает убывать. Летнюю задержку яйцекладки (т. е. эстивацию имаго) следует рассматривать как адаптивный механизм, позволяющий отодвинуть развитие личинок на более поздний период летнего сезона, когда фотопериодические условия уже стимулируют у них наступление факультативной зимней личиночной диапаузы. Таким образом, у *C. humerigera* две факультативные диапаузы — зимняя личиночная и летняя имагинальная — участвуют в формировании строго моновольтинного сезонного цикла.

5.3. Поливольтинный сезонный цикл

Как было отмечено выше, основная особенность поливольтинного сезонного цикла заключается в том, что перезимовавшее поколение даёт начало последовательным летним поколениям, чередой которых завершается формированием факультативной диапаузы и зимовкой. В зависимости от внешних условий (в первую очередь — температуры и наличия пищи) таких поколений за сезон может быть два, три или больше. В литературе часто развитие двух поколений за сезон называют **бивольтинизмом**, а трёх — **тривольтинизмом**. Кроме того, в природе нередко бывают ситуации, когда в конце сезона часть популяции даёт начало новому поколению, а другая часть (как правило, закончившая развитие немного позднее) формирует факультативную диапаузу. В таком случае говорят о развитии **неполного (частичного) поколения**. При этом следует понимать, что все перечисленные варианты являются частными случаями реализации **поливольтинного сезонного цикла**.

Существует совсем немного видов щитников, хорошо изученных экспериментально и проанализированных с точки зрения анализа механизмов, обеспечивающих реализацию конкретного сезонного цикла. Очень редко подробные данные, полученные экспериментальным путём в лабораторных условиях, дополняются анализом сезонного развития в природе. Ниже рассмотрены лишь те немногие примеры щитников, поливольтинный сезонный цикл которых удалось проанализировать на основе экспериментальных данных.

5.3.1. Истинный поливольтинный сезонный цикл

Для насекомых, имеющих поливольтинный сезонный цикл, характерно изменение количества поколений в широтном и высотном направлениях, что в большинстве случаев определяется температурными условиями. На северной границе ареала при дефиците тепла такие виды обычно завершают одно поколение за год, а при движении на юг количество поколений увеличивается в ответ на возрастающую СЭТ. Соответствие сезонного развития и сроков формирования зимовочного состояния каждой географической популяции локальным условиям определяется параметрами её ФПР.

Пример чёткой согласованности числа завершаемых поколений с температурными и фотопериодическими условиями местообитания даёт щитник *Piezodorus hybneri*, исследованный на юго-западе Японии (Кумамото, 32,9° с. ш.; Higuchi, 1994). Этот вид относится к числу главных вредителей сои и в этом регионе завершает четыре поколения за сезон. Зимняя имагинальная диапауза *P. hybneri* контролируется ФПР длиннодневного типа с критическим порогом между 12 и 13 ч (Рисунок 5.10). Чувствительностью к длине дня обладают личинки старшего возраста и имаго.

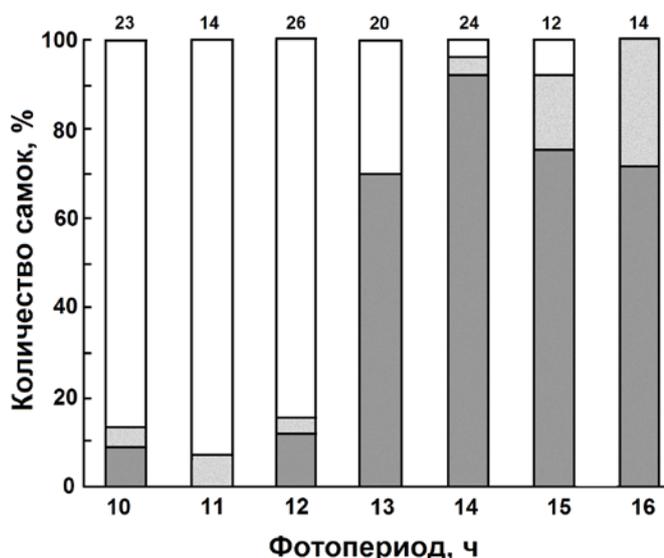


Рисунок 5.10. Влияние фотопериода на созревание самок *Piezodorus hybneri* при температуре 25 °С (Кумамото, Япония, 32,9° с. ш.) (по: Higuchi, 1994).

Категории самок: тёмно-серая часть столбца — зрелые (репродуктивно-активные); светло-серая часть — с развитыми ооцитами в овариолах (репродуктивно-активные); белая часть — с неразвитыми ооцитами (диапаузирующие). Цифры над столбцами — количество тестируемых самок.

По лабораторным данным, нижний температурный порог развития этого щитника от яйца до имаго составляет 14,2 °С, и для завершения преимагинального развития требуется СЭТ около 280 град.-дн. (283 град.-дн. для самок и 277,8 град.-дн. для самцов). Температурный порог созревания имаго составляет 18,4 °С, и при накоплении 70 град.-дн. самки начинают откладывать яйца. Таким образом, для одного поколения *P. hybneri* необходима СЭТ примерно в 350 град.-дн. (Higuchi, 1994).

В природных условиях юго-запада Японии яйцекладку перезимовавших клопов наблюдали в конце апреля и начале мая; последующие пики яйцекладки по срокам полностью совпадают с аккумуляцией СЭТ, необходимой для завершения каждого следующего поколения (Рисунок 5.11). Таким образом, температурные ресурсы в природных условиях юго-запада Японии достаточны для завершения развития четырёх поколений *P. hybneri*, а ФПР обеспечивает своевременное формирование диапаузы в последнем (четвёртом) поколении местной популяции вида.

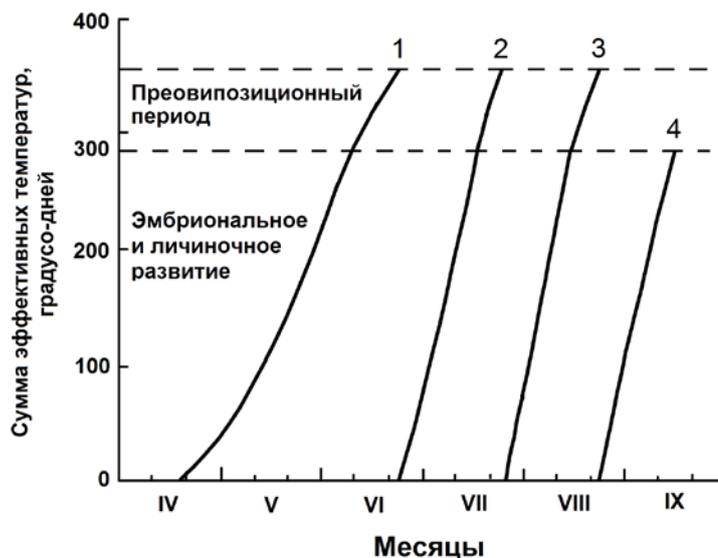


Рисунок 5.11. Схема сезонного развития *Piezodorus hybneri* на юго-западе Японии (Кумамото, 32,9° с. ш.), построенная на основании установленных температурных параметров развития (по: Higuchi, 1994).

1–4 — последовательные поколения вида в течение сезона.

Ягодный клоп *Dolycoris baccarum* — широко распространённый палеарктический настоящий щитник с поливольтинным сезонным циклом. Подробно исследованы его популяции из России (Каменкова, 1958; Перепелица, 1971), Казахстана (Асанова, Искаков, 1977), Чехии (Hodek, 1977; Babrakzai, Hodek, 1987;

Hodek, Hodková, 1993), Норвегии (Conradi-Larsen, Sømme, 1973, 1978; Hodková et al., 1989), Израиля (Yathom, 1980), Турции (Karsavuran, 1986), Японии (Nakamura, Numata, 2006). На севере ареала (например, в Норвегии) вид даёт только одно поколение в год, в средних широтах (Воронеж) и на юге (Краснодар, Алма-Атинская область Казахстана) — два.

На Кипре местная популяция ягодного клопа развивается в одном поколении в год, поскольку в сезонный цикл включена летняя диапауза, продолжающаяся с июня по ноябрь. Перезимовавшие клопы в марте мигрируют с мест зимовки на равнину. В апреле–мае клопы спариваются, и самки откладывают яйца. Личинки после завершения преимагинального развития окрыляются, и молодые имаго в июне мигрируют к местам эстивации в горы, примерно на высоту 1300–1500 м н. у. м. В декабре клопы перелетают на меньшую высоту (около 1200 м н. у. м.), где и происходит зимовка имаго, продолжающаяся до конца марта (Krambias, 1987).

У более северных поливольтинных популяций *D. baccarum*, развивающихся без эстивации, индукция зимней имагинальной диапаузы контролируется ФПР длиннодневного типа: в длинном дне клопы развиваются активно, в коротком — индуцируется имагинальная диапауза. Чувствительность к длине дня проявляют личинки начиная с IV возраста. Однако для индукции диапаузы у 100 % особей достаточным оказалось действие короткого дня только на личинок V возраста и имаго (Перепелица, 1971).

Географическая изменчивость параметров ФПР ягодного клопа впервые была обнаружена при сравнительном изучении популяций из окрестностей Воронежа (51,6° с. ш.) и Краснодара (45,0° с. ш.) (Перепелица, 1971). Разница в значении критического фотопериода составила около 1 ч (Рисунок 5.12).

В Краснодаре окрыление клопов первого поколения начинается с 20 июня и продолжается в течение всего июля (Каменкова, 1958). В это время природная длина дня значительно превышает пороговое значение ФПР индукции имагинальной диапаузы этой популяции, определённое в лабораторных условиях (Перепелица, 1971), поэтому все клопы первого поколения физиологически активны и участвуют в размножении. Критическая длина дня с учётом половины гражданских сумерек (15 ч 30 мин) наступает на широте Краснодара в конце июля (Шаронов, 1945), и в это время как раз появляются личинки IV возраста (чувствительная к фотопериоду стадия) второго поколения. Всё дальнейшее развитие второго поколения ягодного клопа идёт на фоне короткого дня. К 1 сентября длина дня уменьшается до 14 ч света в сутки, что надёжно гарантирует наступление диапаузы у всех имаго.

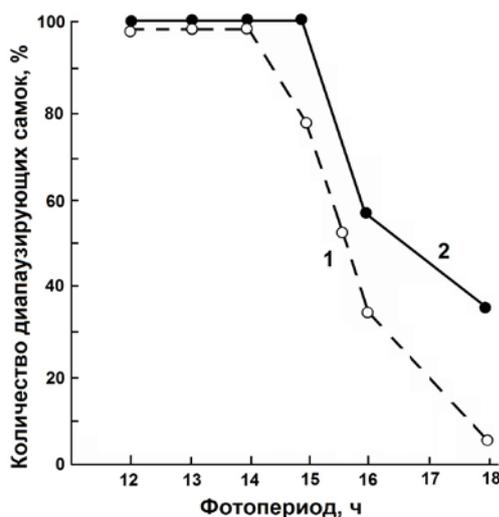


Рисунок 5.12. Географическая изменчивость фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы *Dolycoris baccarum* при температуре 28 °С (по: Перепелица, 1971).

1 — популяция из Краснодара (45,0° с. ш.); **2** — популяция из Воронежа (51,6° с. ш.).

В Воронеже, расположенном на шесть градусов севернее, диапауза у *D. baccarum* в соответствии с географической изменчивостью порога ФПР начинает формироваться на час позже — при длине дня 16 ч 30 мин (Перепелица, 1971). С учётом гражданских сумерек такая длина дня на широте Воронежа наступает 20 июля, а в конце августа день сокращается до 15 ч, что вызывает формирование зимней диапаузы у всех клопов.

Таким образом, в реальной природной обстановке сезонное развитие популяции *D. baccarum* происходит в точном соответствии с параметрами ФПР индукции диапаузы, полученными в лабораторных опытах. Популяции развиваются в двух поколениях. Сроки наступления диапаузы определяют наследственно закреплённые свойства ФПР каждой географической популяции, и они максимально соответствуют локальным условиям её обитания. Эстивации у популяций ягодного клопа в Краснодаре и Воронеже нет.

Позже существование географической изменчивости ФПР у *D. baccarum* отчётливо подтвердили при сравнительном изучении популяций клопа в Японии (Рисунок 5.13): из Осаки (34,7° с. ш.) и с о. Хоккайдо (44,2° с. ш.). Порог ФПР популяции из Осаки при температуре 25 °С составил примерно 13 ч 30 мин. В Осаке естественная длина дня с половиной гражданских сумерек сокращается до 13 ч в начале сентября, что и определяет время наступления зимней имагинальной диапаузы у *D. baccarum* (Nakamura, Numata, 2006).

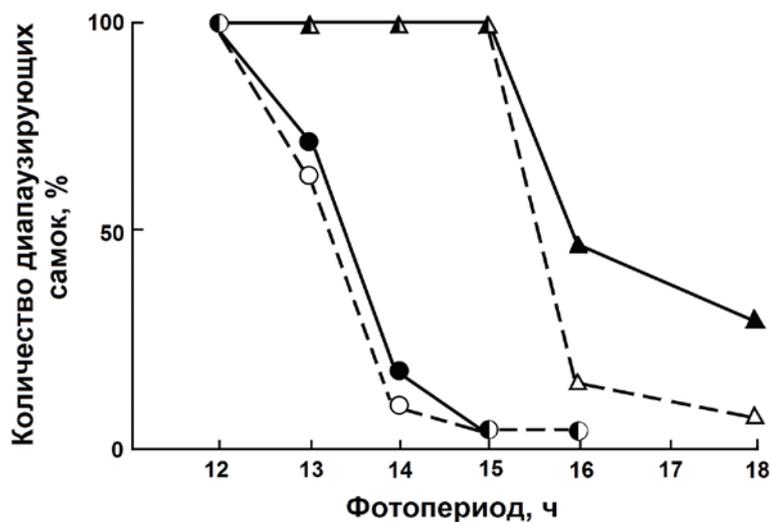


Рисунок 5.13. Географическая изменчивость фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы у *Dolycoris baccarum* при температуре 25 °С (по: Nakamura, Numata, 2006).

Популяция из г. Осака (34,7° с. ш.) — круглые символы, популяция с о. Хоккайдо (44,2° с. ш.) — треугольные символы; белые символы — самки, чёрные символы — самцы.

Многие виды полужесткокрылых, исследованные в этом регионе Японии, имели такой же порог ФПР (см. далее и Рисунок 5.20) и продуцировали три поколения за вегетационный сезон. Исходя из этого, авторы предположили, что ягодный клоп в Осаке также развивается в трёх поколениях, хотя по другим данным (Kobayashi, 1972), *D. baccarum* в Осаке имеет бивольтинный сезонный цикл.

Критический фотопериод ФПР у популяции с Хоккайдо составил около 16 ч, что обеспечивает возможность завершения на острове двух поколений в год. Разница в величине порога между популяциями из Осаки и с Хоккайдо составляет более 2 ч, что свидетельствует о существовании клинальной географической изменчивости порога. При этом на каждые пять градусов широты фотопериодический порог изменялся на 1 ч, как это было установлено ранее для многих видов насекомых (см. Главу 3; Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004). У европейских популяций, по данным Перепелицы (1971) для Воронежа и Краснодара, критическая длина дня изменяется также в пределах 1 ч.

Температурная изменчивость ФПР длиннодневного типа обычно проявляется в уменьшении доли диапаузирующих особей во всех фотопериодах при повышении температуры (см. Главу 3). Такая температурная изменчивость проявлялась у

европейских популяций ягодного клопа: норвежской (Conradi-Larsen, Sømme, 1973) и чешской (Hodek, Hodková, 1993). В отличие от этого, у японских популяций заметное снижение доли диапаузирующих особей зарегистрировано только в длиннопневном режиме (L:D 16:8), тогда как при коротком дне (L:D 12:12) повышение температуры даже до 27,5 и 30 °C не снижало количество диапаузирующих клопов (Рисунок 5.14). Роль температуры проявилась лишь в изменении продолжительности диапаузы: у клопов обеих популяций в короткодневных условиях она была значительно короче при 30 °C, чем при 25 °C (Nakamura, Numata, 2006).

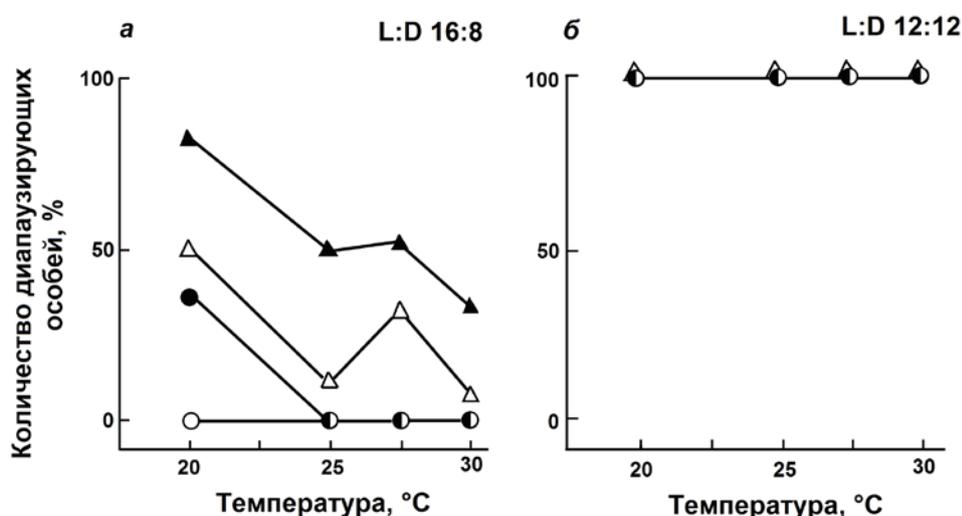


Рисунок 5.14. Влияние температуры на индукцию зимней имагинальной диапаузы в длиннопневных и короткодневных условиях у *Dolycoris baccarum* из двух популяций: г. Осака и с о. Хоккайдо (по: Nakamura, Numata, 2006).

а, при L:D 16:8, **б**, при L:D 12:12. Популяция из г. Осака (34,7° с. ш.) — круглые символы, популяция с о. Хоккайдо (44,2° с. ш.) — треугольные символы; белые символы — самки, чёрные символы — самцы.

К числу достаточно подробно исследованных видов относятся остроголовые щитники рода *Aelia*, привлекающие к себе внимание как серьёзные вредители зерновых культур. Так, развитие двух видов, *Aelia acuminata* и *Aelia sibirica*, изучено на севере Казахстана (Кустанайская область, 53° с. ш.), где оба вида способны образовывать два поколения за сезон (Буров, 1962). Несмотря на то, что параметры ФПР индукции имагинальной диапаузы у них различаются слабо (Рисунок 5.15), между сезонными циклами двух видов есть заметные различия. *Aelia sibirica* проявляет бóльшую склонность к моновольтинизму: даже в самые благоприятные годы уже в первом поколении более 30 % имаго формирует зимнюю диапаузу.

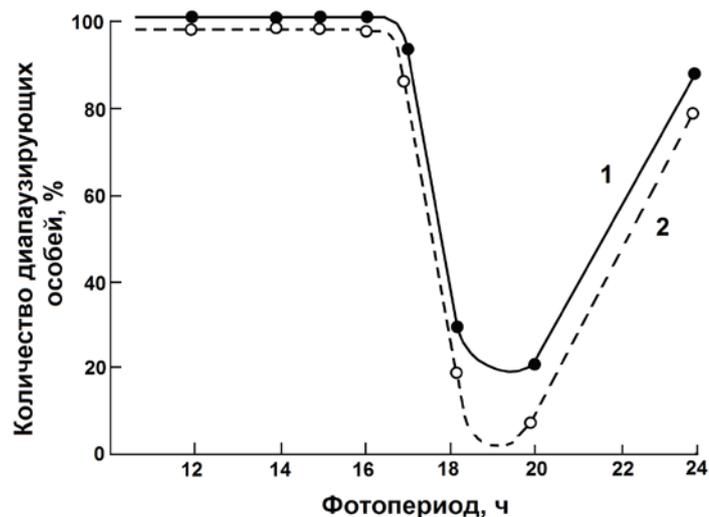


Рисунок 5.15. Фотопериодические реакции индукции зимней имагинальной диапаузы при температуре 25 °С у двух видов рода остроголовых щитников *Aelia* на севере Казахстана (Кустанайская область, 53,0° с. ш.) (по: Буров, 1962).

1 — *Aelia sibirica*; 2 — *Ae. acuminata*.

Сумма эффективных температур, необходимая для завершения онтогенетического цикла у сравниваемых видов, составляет 480 град.-дн. у *Ae. sibirica* и 396 град.-дн. у *Ae. acuminata*. При меньшем значении необходимой СЭТ (на 84 град.-дн.) окрыление особей первого поколения *Ae. acuminata* происходит почти на неделю раньше, и при этом подавляющее большинство особей оказываются репродуктивно активными. В условиях Кустанайской области Казахстана СЭТ выше температурного порога развития *Ae. acuminata* (13 °С) едва превышает 900 град.-дн., поэтому любые, даже незначительные, отклонения в сторону понижения температуры приводят к тому, что окрылиться успевают лишь часть второго поколения (т. е. в основном клопы, происходящие из ранних кладок), а остальные клопы, не завершившие подготовку к зимовке, постепенно вымирают в течение зимы (Буров, 1962). Проявляющая большую тенденцию к моновольтинизму *Ae. sibirica* лучше адаптирована к условиям Северного Казахстана. Хорошо напитавшиеся в период преддиапаузной подготовки клопы этого вида успешно переживают зимы и поддерживают в регионе исследования постоянно высокую численность (Буров, 1962).

У *Ae. acuminata*, обитающей на юго-западе Словакии, также выражена значительная тенденция к моновольтинизму, но уже на основе не факультативной, а облигатной диапаузы. Особи этой популяции имеют высокую степень

гетерогенности по признаку вольтинизма. У бóльшей части популяции диапауза наступает облигатно в каждом поколении, у меньшей части она факультативна. Но несмотря на то, что порог ФПР у фракции с факультативной диапаузой оказался значительно ниже (между 15 и 16 ч; Honěk, 1969; Hodek, Honěk, 1970), чем у популяции из Северного Казахстана, в Центральной Европе вид обычно даёт только одно поколение в год. Самки после окрыления живут очень долго, в лабораторных условиях — до двух месяцев. По мнению И. Ходека (Hodek, 1977), они не реализуют репродуктивный потенциал в течение одного вегетационного сезона и способны формировать повторную диапаузу в следующем сезоне.

Для того чтобы такая возможность была реализована, насекомые должны сохранять способность оценивать длину дня в течение большей части своей жизни. В настоящее время известно, что фотопериодическая чувствительность после зимней диапаузы различается у разных видов даже среди фитофагов с зимней имагинальной диапаузой (Nakamura, Numata, 1995; Саулич, Мусолин, 2007а). В противоположность видам, необратимо утрачивающим фотопериодическую чувствительность, другие виды, и в частности *Ae. acuminata*, теряют её осенью или зимой, но после небольшого весеннего периода рефрактерности в начале лета вновь восстанавливают способность оценивать длину дня (см. Главу 3; Hodek, 1971). Эта особенность позволяет насекомым формировать диапаузу более одного раза в своей жизни и переходить к многолетнему циклу развития, повторно участвуя в размножении в следующем году.

В отличие от *Ae. acuminata*, ***Aelia fieberi*** не сохраняет фотопериодическую чувствительность после диапаузы. Клопы утрачивают её необратимо и после зимовки продолжают яйцекладку уже до конца жизни (Nakamura, Numata, 1995). В теплом климате Японии благоприятный для активной жизнедеятельности *Ae. fieberi* период достаточно продолжителен, чтобы вид мог образовывать два полных поколения. Имаго первого из них летом активно размножаются и после яйцекладки отмирают, а имаго второго поколения под влиянием короткого дня осенью формируют диапаузу (Nakamura, Numata, 1997). Вероятно, при таком сезонном цикле нет потребности в повторной зимовке, и механизм восстановления фотопериодической чувствительности теряет своё значение.

По лабораторным данным, порог ФПР *Ae. fieberi* при 25 °С составляет 14 ч 30 мин и определяет индукцию диапаузы уже в начале августа, когда температурные условия ещё достаточно благоприятны для дальнейшего развития и образования третьего поколения. В опытах, проведённых в природных условиях, показано, что

личинки успешно развиваются на фоне природных температур даже до октября, а окрыляющиеся в таких условиях имаго способны успешно перезимовать. Таким образом, температура осенних месяцев не препятствует развитию потенциального третьего поколения. Однако, как выяснилось, в регуляции вольтинизма у этого вида участвует и пищевой фактор. Поздно созревающие семена кормовых растений оказались непригодными для питания личинок. В результате под действием отбора в центральной Японии *Ae. fieberi* ежегодно продуцирует только два поколения, а основным регулятором сезонного цикла остаётся длина дня (Nakamura, Numata, 1997).

Ещё один вид рода *Aelia* — ***Aelia rostrata*** — также имеет факультативную имагинальную зимнюю диапаузу (Şişli, 1965), но сезонный цикл, исследованный в Турции, в целом резко отличается от циклов других видов этого рода. Весной, в начале мая, когда температура поднимается выше 20 °С, перезимовавшие клопы мигрируют из мест зимовки в горах на равнину, в основном на поля зерновых культур. После 10–15 дней интенсивного постдиапаузного питания клопы созревают и приступают к откладке яиц. Преимагинальное развитие нового поколения занимает около месяца, и во второй половине июня окрыляются молодые имаго. По мере созревания зерновых культур и усиления летней жары эти молодые клопы мигрируют в места эстивации в горные ландшафты на высоту 1200–2000 м н. у. м., где с наступлением осенних холодов у них постепенно формируется зимняя имагинальная диапауза. За сезон в регионе исследования *Ae. rostrata* завершает только одно поколение (Babaroğlu, Uğur, 2001). У имеющих аналогичный сезонный цикл *Dolycoris baccarum* (Krambías, 1987; см. выше в этой главе) и клопов-черепашек (*Scutelleridae*) (Арнольди, 1947; Brown, 1962) между летней и зимней диапаузами наблюдаются кратковременные периоды активности, которые сопровождаются перелётами на небольшие расстояния и сменой мест зимовки (Krambías, 1987). Сведений относительно подобных перемещений у *A. rostrata* пока нет (Сакмак et al., 2008).

5.3.2. Строго бивольтинный сезонный цикл

Строго бивольтинный цикл следует рассматривать как частный случай поливольтинизма. Он характеризуется тем, что вид образует только два поколения: одно весной и одно осенью. Два периода сезонной активности разделены летним покоем (эстивацией), обеспечивающим переживание неблагоприятного периода

сезона с высокими температурами, дефицитом корма, а возможно, и дефицитом или избытком осадков (засуха или сезон дождей в разных регионах). Так происходит ежегодно, хотя температурные ресурсы нередко могли бы обеспечивать большее количество поколений.

Среди щитников к числу хорошо изученных видов со строгим бивольтинным сезонным циклом можно отнести **незару восточную (*Nezara antennata*)**.

В Японии распространены два вида рода *Nezara*: незара восточная *N. antennata* и незара зелёная *Nezara viridula* (см. также Главу 7). *Nezara antennata* известен только из Азии (Hokkanen, 1986; Rider, 2006). В Японии этот вид распространён широко. *Nezara viridula* имеет обширный, почти всесветный ареал; в Японии он охватывает южную часть ареала *N. antennata* (см. Рисунок 7.1; Musolin, 2012; Esquivel, 2017).

Оба вида, но особенно *N. viridula*, являются широкими полифагами и питаются более чем 150 видами растений из примерно 30 семейств (Todd, 1989; Panizzi et al., 2000; Esquivel, 2017). Они занимают сходные экологические ниши и в зоне перекрывания ареалов обитают совместно (Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971; Kon et al., 1994; Musolin, 2007, 2012), однако *N. viridula* нередко может практически полностью вытеснить *N. antennata* всего за несколько лет (Kiritani et al., 1963; Musolin, 2007, 2012; Tougou et al., 2009).

Nezara antennata в центральной Японии развивается только в двух поколениях за год (Рисунок 5.16) и даже в экстремально тёплые годы не образует третьего поколения. Как было показано в лабораторных экспериментах (Noda, 1984) при 25 °C, имаго, выращенные в длинном (L:D 16:8) или удлиняющемся дне, сразу после имагинальной линьки не приступают к откладке яиц, а формируют летнюю диапаузу (эстивацию): при выращивании в постоянном длинном дне или при переносе в ещё более длинный день преовипозиционный период у самок составляет примерно 44 дня против примерно 22 дней при переносе имаго из длинного в короткий день. Индукция эстивации в середине лета, проявляющаяся в задержке яйцекладки, была показана и в полевом эксперименте. При этом эстивирующие имаго не меняют цвет с зелёного на коричневый, тогда как во время зимовки цвет имаго у этого вида меняется, как и у *N. viridula*. После завершения эстивации имаго приступают к репродукции и дают начало второму поколению, которое в условиях короткого светового дня формирует зимнюю имагинальную диапаузу (Numata, Nakamura, 2002). Таким образом, *N. antennata* образует одно поколение с весны до начала лета и второе поколение — с конца лета до осени. Факультативная летняя имагинальная

диапауза в данном случае — это способ избежать летних перегревов, поскольку они неблагоприятны для клопа: было показано, что даже при температуре 30 °С погибает до 68 % личинок этого вида (Kariya, 1961).

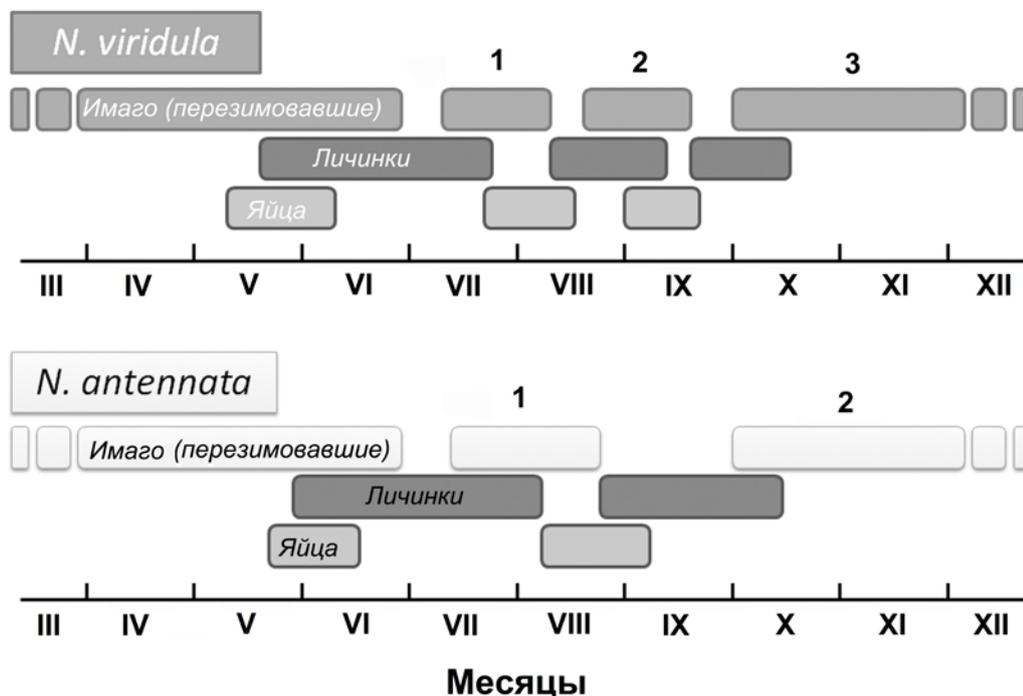


Рисунок 5.16. Сезонное развитие *Nezara viridula* и *N. antennata* в центральной Японии (по: Kiritani et al., 1963; Saulich, Musolin, 2017).

1, 2, 3 — номера последовательных поколений в сезоне.

5.3.3. Частично бивольтинный сезонный цикл

Пример вида с частичным бивольтинным сезонным циклом даёт щитник *Poecilocoris lewisi*, подробно исследованный в Японии (Tanaka et al., 2002). В жизненном цикле этого вида может быть две диапаузы. Они обе находятся под фотопериодическим контролем и имеют пороги близкие к 14,5 ч: короткий день индуцирует зимнюю диапаузу у личинок V возраста, а длинный день — непродолжительную (с задержкой развития гонад примерно на 20 дней) летнюю диапаузу имаго (Рисунок 5.17). Обе диапаузы терминируются спонтанно: личиночная диапауза — рано весной после зимовки, имагинальная — в середине лета (Tanaka, 2002, Tanaka et al., 2002).

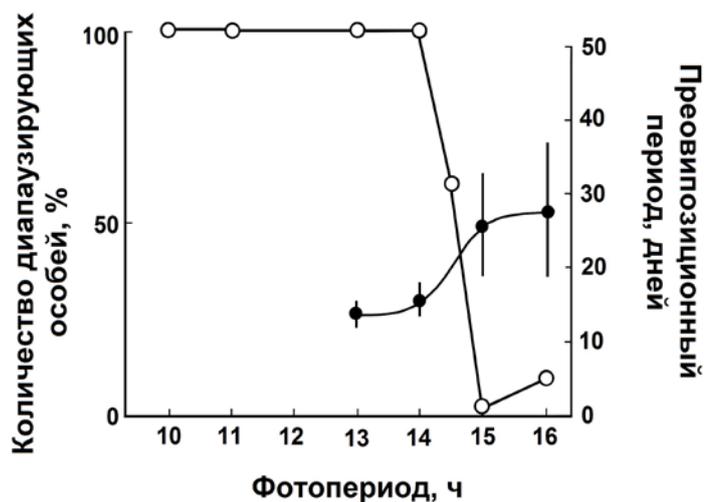


Рисунок 5.17. Две фотопериодические реакции индукции диапаузы у *Poesilocoris lewisi* (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Tanaka et al., 2002).

Белые символы, левая вертикальная ось — индукция факультативной зимней личиночной диапаузы; чёрные символы, правая вертикальная ось — индукция факультативной летней имагинальной диапаузы у самок (средний преовипозиционный период \pm S.D.). Личинок и имаго содержали при постоянной длине дня (указана под горизонтальной осью) и температуре 25 °С.

Личинки *P. lewisi* питаются семенами кизила *Cornus controversa* (Cornaceae), созревающими лишь к началу июля. Поскольку окрыление перезимовавших личинок происходит в мае в условиях длинного дня, то все самки формируют летнюю диапаузу и откладывают яйца только после её завершения — в июле (Рисунок 5.18). Это создаёт предпосылки для синхронизации сроков появления личинок летнего поколения с созреванием семян кормового растения. Ранние личинки летнего поколения достигают V возраста в начале августа (когда день ещё длинный — более 14,5 ч) и, не формируя личиночной диапаузы, сразу линяют на имаго. Эти имаго вскоре созревают и откладывают яйца, поскольку день уже достаточно короткий для бездиапаузной репродукции (<14,5 ч). Более поздние личинки летнего поколения достигают V возраста после середины августа на фоне уже короткого дня (<14,5 ч) и формируют зимнюю личиночную диапаузу. Диапаузирует на личиночной стадии и всё частичное второе поколение. Следовательно, у *P. lewisi* летняя диапауза имаго устраняет критическое давление пищевого фактора, отодвигая начало размножения к периоду доступности корма для потомства, и не препятствует развитию частичного второго поколения (Tanaka et al., 2002). Таким образом, несмотря на наличие летней имагинальной диапаузы, *P. lewisi* успевает дать частичное второе поколение.

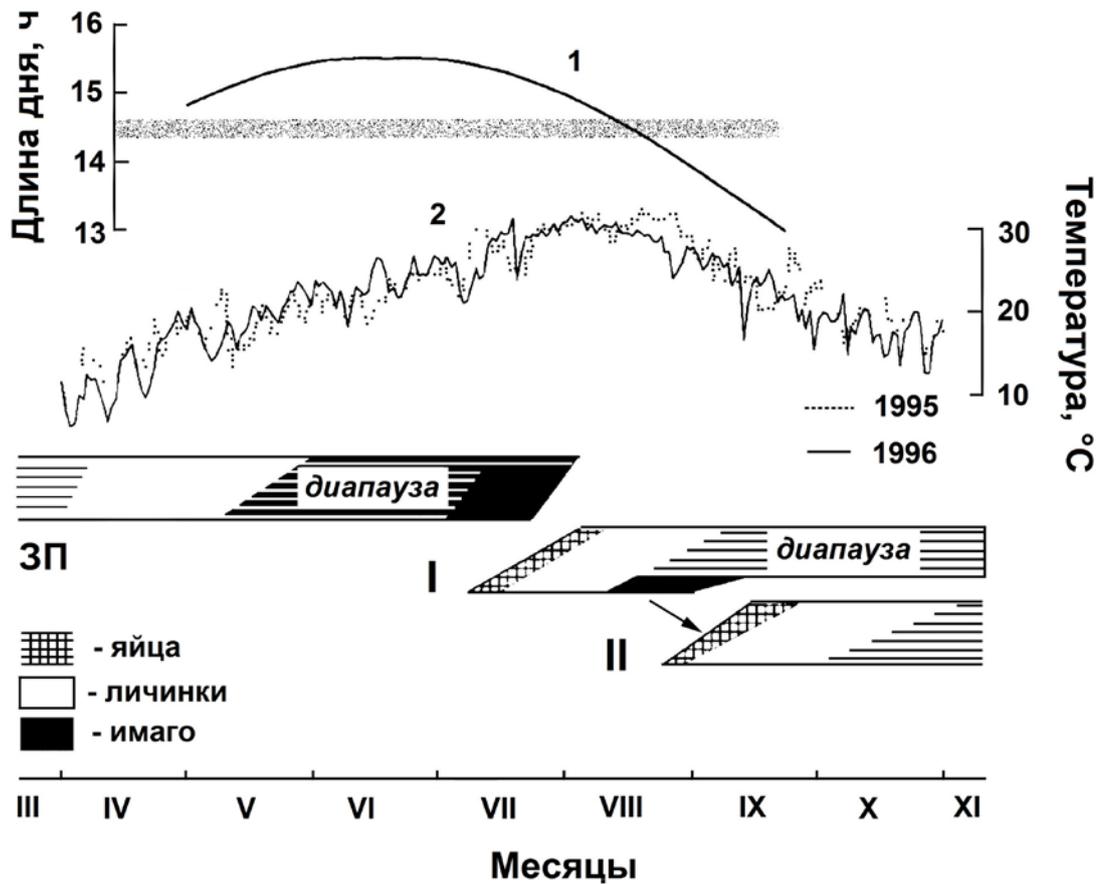


Рисунок 5.18. Сезонное развитие *Poecilocoris lewisi* в Осаке, Япония (34,7° с. ш.) (по: Tanaka et al., 2002).

1 — длина дня (включая 1 ч гражданских сумерек); **2** — среднесуточная температура в квазиприродных условиях экспериментов 1995 и 1996 гг. Затенённая горизонтальная полоса в верхней части рисунка — критическая длина дня, при которой индуцируются личиночная и имагинальная диапаузы (см. Рисунок 5.17). В нижней части рисунка схематически приведено два варианта сезонного развития в регионе исследований: **ЗП** — зимующее поколение; **I** — первое (полное) поколение; **II** — второе (частичное) поколение; горизонтальная штриховка — периоды диапаузы у личинок и имаго разных поколений; стрелка указывает, что второе (частичное) поколение появилось от недиапазирующей части первого (полного) поколения.

Приведённые примеры показывают, насколько пластичны стратегии насекомых при формировании конкретного сезонного цикла и какие разные задачи решаются путём включения в жизненный цикл сходных дополнительных адаптаций — в данном случае эстивации.

5.4. Многолетний (семивольтинный) сезонный цикл

Многолетние жизненные циклы широко распространены в классе насекомых и обнаружены у представителей многих отрядов. Они формируются по разным причинам и являются результатом разнообразных модификаций структуры однолетнего жизненного цикла вида. Переход к такой стратегии реализуется различными способами: удлинением личиночного развития, включением в жизненный цикл затяжной диапаузы, удлинением имагинальной жизни с несколькими периодами размножения (Danks, 1992; Саулич, 2010). Вероятно, существуют и другие, пока не описанные модели перехода к многолетнему циклу.

У щитников многолетние циклы, несмотря на потенциальную возможность их существования, пока не обнаружены. Как было указано выше (см. Главу 3), некоторые виды настоящих щитников, в частности *Dolycoris baccarum*, *Eurydema rugosum*, *Graphosoma lineatum*, обладают способностью сохранять или восстанавливать фотопериодическую чувствительность после первой зимовки имаго. Такое свойство позволяет формировать диапаузу более одного раза на протяжении индивидуальной жизни и переходить к многолетнему циклу развития. Следовательно, не исключено, что подобная стратегия обнаружится у этих или других представителей большого и экологически разнообразного надсемейства щитников.

5.5. Значение фотопериодических и температурных реакций при расселении насекомых за пределы естественных ареалов

Многие экспериментальные данные свидетельствуют о том, что точное соответствие сезонного развития локальным условиям обитания служит серьёзным препятствием для свободного перемещения насекомых даже в пределах видového ареала (Данилевский, Кузнецова, 1968; Саулич, 1999; Волкович, 2007). Однако в силу разных причин и обстоятельств (например, при случайных завозах, преднамеренной интродукции агентов биометода или в ответ на изменение климата) насекомые нередко всё же попадают в новые для себя местообитания и вынуждены адаптироваться к ним или погибнуть (Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б; New, 2016). Анализ конкретных примеров позволяет выявлять причины успеха или неудачи инвазии, а в отдельных случаях прогнозировать возможность натурализации видов за пределами их исходных ареалов.

5.5.1 Естественные или случайные инвазии (на примере *Nezara viridula* и *Halyomorpha halys*)

Удобным объектом для такого анализа является *Nezara viridula*. Для этого вида характерно диффузное расширение ареала. Вероятно, *N. viridula* расселилась из Эфиопского региона Африки сначала в Азию, а сравнительно недавно в — Европу и в Северную и Южную Америку (Kavag et al., 2006). В Японии *N. viridula* появилась в середине XIX в., сначала на южных островах, откуда распространилась на север и к концу XX в. достигла окрестностей г. Осака (34,7° с. ш.; 135,5° в. д.), а в начале XXI в. продвинулась ещё дальше на север (Tomokuni et al., 1993; Musolin, 2007, 2012; Yukawa et al., 2007, 2009; Мусолин, Саулич, 2011; Geshi, Fujisaki, 2013; Esquivel et al., 2017; см. Главу 7).

В условиях тёплого умеренного климата центральной Японии незара развивается обычно в трёх поколениях за год, хотя часть популяции может, вероятно, давать и частичное четвёртое поколение (Kiritani, Hoko, 1962). Перезимовавшие имаго начинают менять окраску в феврале, и к марту-апрелю большинство из них приобретает зелёную (или жёлтую) окраску, типичную для репродуктивного состояния. Спаривание начинается в апреле, а откладка яиц — в апреле–мае (Kiritani et al., 1963; Musolin et al., 2007, 2010; Takeda et al., 2010; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017). Имаго первого поколения появляются в июле и вскоре дают начало второму поколению, имаго которого появляются во второй половине августа. Имаго третьего поколения окрыляются в конце сентября. Большинство имаго третьего поколения формирует диапаузу, и только незначительная часть размножается (Kiritani et al., 1963; Musolin, 2012).

Наступление зимней имагинальной диапаузы у незары контролируется длиннодневной ФПР с критическим фотопериодом около 12 ч 30 мин при температурах 20 и 25 °С (Musolin, Numata, 2003a; см. Рисунок 3.2). Были проведены опыты в природе с целью установить, насколько популяция незары, лишь недавно достигшей окрестностей Осаки, адаптирована к местным климатическим условиям (Musolin, Numata, 2003b). Основное внимание было уделено срокам окрыления имаго и времени формирования зимней имагинальной диапаузы, так как именно эти этапы сезонного цикла часто определяют возможность натурализации насекомых при проникновении в области с умеренным климатом.

В Осаке природная длина дня (без учёта гражданских сумерек) 1 сентября составляет 12 ч 53 мин, 15 сентября — 12 ч 27 мин, и 1 октября — 11 ч 48 мин

(Рисунок 5.19). Все самки, окрылившиеся до 1 сентября, были репродуктивно активны. Среди самок, окрылившихся во второй половине сентября, примерно 60 % формировали диапаузу (варианты 2 и 3), и только самки, окрылившиеся в первой половине октября, все были диапаузирующими (вариант 4). Таким образом, индукция диапаузы в природных экспериментах проходила в соответствии с порогом ФПР индукции диапаузы (12 ч 30 мин), определённым в лабораторных экспериментах. По сравнению с несколькими аборигенными видами полужесткокрылых (Рисунок 5.20), изученными ранее (Numata, Nakamura, 2002; Musolin, 2007; Musolin, Saulich, 2017), величина порога у незары несколько ниже, и диапаузу, в соответствии с этим, она формирует позже — только в начале октября.

Согласно экспериментальным данным (Musolin, Numata, 2003b), самки незары, окрыляющиеся в сентябре, репродуктивно активны и способны откладывать яйца до 13–25 ноября. Какова же судьба личинок, отрождающихся из этих яиц? Только те из них, которые отрождаются до середины сентября, имеют шансы успешно завершить преимагинальное развитие. Более поздние личинки погибают в течение зимы, при этом чем позже они вылупляются из яиц, тем на более ранней стадии застаёт их летальное зимнее понижение температуры. В варианте, когда яйца были отложены в середине сентября, имаго успевают окрылиться только в ноябре. Развиваясь в условиях заведомо короткого дня, имаго этого позднеосеннего поколения не размножаются. Даже имея шансы дожить до весны, такие имаго все же не завершают подготовку к зимовке в полной мере: они не успевают набрать энергетические ресурсы для зимовки и изменить окраску (Musolin, Numata, 2004; см. раздел 7.6 и Рисунок 7.30). Обычно процесс полноценного формирования зимовочного состояния у полужесткокрылых занимает достаточно продолжительное



Рисунок 5.19. Сезонное развитие самок *Nezara viridula* в шести сериях квазиприродного эксперимента в г. Осака, Япония (34,7° с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2003b).

Стрелки указывают даты, 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 спаривавшихся самок, непрерывная линия — кумулятивное количество яйцекладущих самок. Природные условия (вверху рисунка): сплошная линия — длина дня; ломаные линии — суточные минимумы и максимумы температуры.

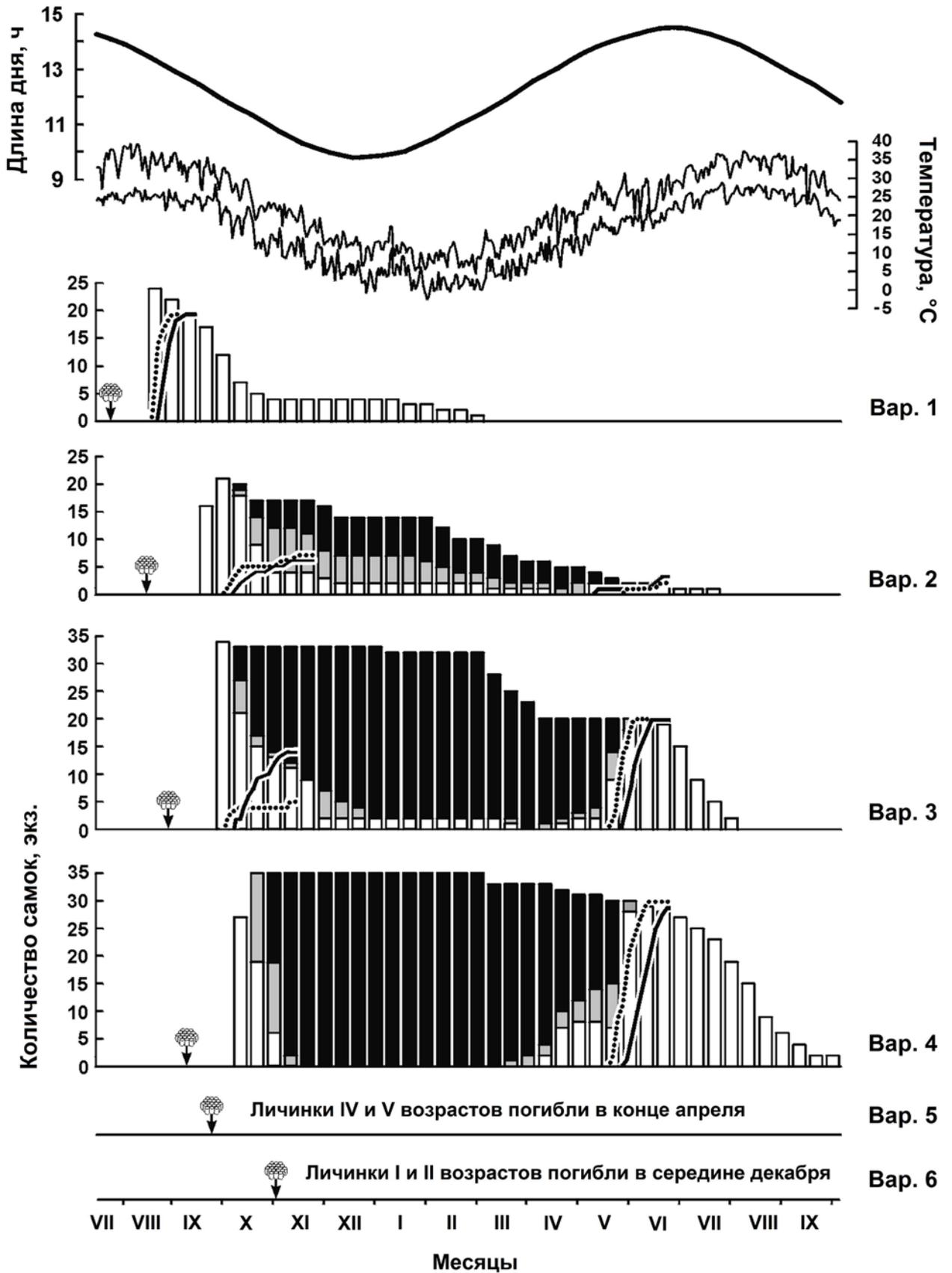


Рисунок 5.19.

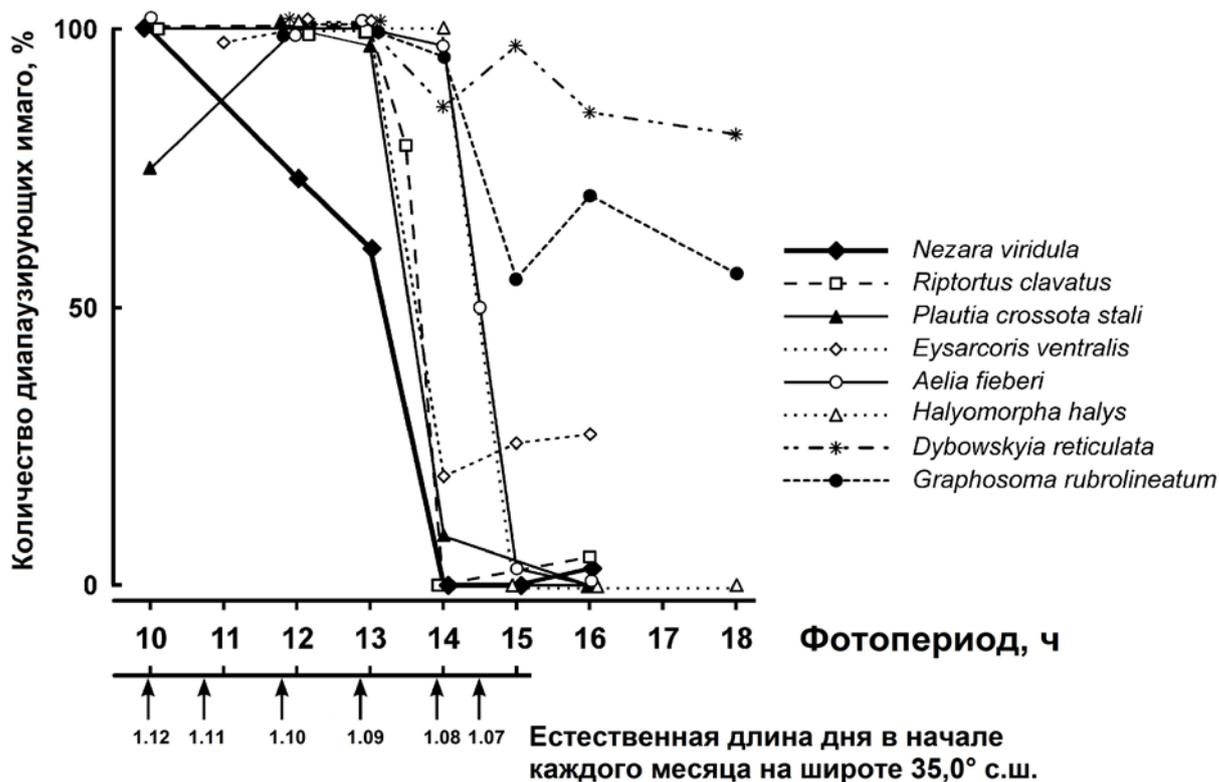


Рисунок 5.20. Фотопериодические реакции индукции диапаузы нескольких питающихся семенами видов полужесткокрылых в г. Осака и ближайших регионах (Япония) при температуре 25 °С (по: Musolin, 2007, 2012).

Виды (координаты; источник): *Nezara viridula* (Осака, 34,7° с. ш., 135,5° в. д.; по: Musolin, Numata, 2003a), *Riptortus pedestris* (= *R. clavatus*) (Киото, 35,1° с. ш., 135,8° в. д.; по: Kobayashi, Numata, 1993), *Plautia stali* (= *P. crossota stali*) (Таварамото, 34,6° с. ш., 135,8° в. д.; по: Numata, Kobayashi, 1994), *Eysarcoris ventralis* (Идзумо, 35,4° с. ш., 132,8° в. д.; по: Noda, Ishi, 1981), *Aelia fieberi* (Осака, 34,7° с. ш., 135,5° в. д.; по: Nakamura, Numata, 1997), *Halyomorpha halys* (Кобе, 34,7° с. ш., 135,3° в. д.; по: Niva, 2003), *Dybowskyia reticulata* (Осака, 34,7° с. ш., 135,5° в. д.; по: Nakamura, Numata, 1998), *Graphosoma rubrolineatum* (Осака, 34,7° с. ш., 135,5° в. д.; по: Nakamura, Numata, 1999). Все виды, кроме *Riptortus pedestris*, относятся к семейству Pentatomidae.

время. Так, по нашим наблюдениям, у *Podisus maculiventris* преддиапаузная подготовка на фоне умеренной (около 20 °С) температуры заканчивается только на 17–19-й день (Саулич, Мусолин, 2011а,б; Saulich, Musolin, 2017).

Известно, что особи диапаузирующего поколения *N. viridula* вскоре после окрыления меняют цвет на коричневый (Musolin, Numata, 2003a; Musolin, 2012; см. Главы 4 и 7), и затем он сохраняется до полного завершения диапаузы весной. Изменение окраски регулируется длиной дня и скоррелировано с физиологическим состоянием особи (Harris et al., 1984; Musolin, Numata, 2003a; Musolin, 2012; Esquivel

et al., 2017; см. Главы 4 и 7). Однако у имаго, окрылявшихся в ноябре, изменение цвета протекало медленно в течение зимы и завершилось лишь в конце марта, причём 20 % особей так и остались зелёными (см. раздел 7.6 и Рисунок 7.30). Вероятно, температура в период окрыления была достаточно благоприятной для преддиапаузного питания, но слишком низкой для протекания физиологических процессов, связанных с изменением окраски (Musolin, Numata, 2003b).

Таким образом, пока мы наблюдаем только первичное проникновение незары в центральную часть Японского архипелага. Для полного обоснования в этом регионе должны произойти адаптивные изменения в свойствах ФПР, определяющей сроки наступления диапаузы. В первую очередь они могут коснуться критического фотопериода. Его значение, вероятно, возрастёт. Это позволит индуцировать диапаузу раньше в сезоне (до середины сентября) и предотвратит как неадаптивное размножение в октябре–ноябре, так и незавершённость процесса формирования диапаузного состояния позднеосенних имаго. Сейчас эта незавершённость процесса формирования диапаузы не только вызывает прямые отрицательные последствия (такие как высокая смертность имаго во время зимовки и пониженный репродуктивный потенциал после диапаузы), но и сказывается на жизнеспособности весеннего поколения (Musolin, Numata, 2003b). Принципиально подобный, но противоположно направленный процесс наблюдали в Японии у американской белой бабочки *Hyphantria cunea* (Lepidoptera, Arctiidae). Популяция, интродуцированная в Японию в 1945 г., обосновалась на территории, где завершалось только два поколения в год. В конце XX в. была обнаружена популяция, особи которой вследствие изменения эколого-физиологических признаков (в частности, снижение порога ФПР) перешли к тривольтинному сезонному развитию (Gomi, 1997; Мусолин, Саулич, 2012а).

Уникальные адаптивные способности к расселению и натурализации за пределами своего ареала проявляет коричневый мраморный щитник ***Halyomorpha halys***. Естественный ареал вида охватывает страны Восточной Азии — Китай, Японию, Корею и о. Тайвань (Hamilton et al., 2017). В США он впервые был обнаружен в середине 1990-х гг. в штате Пенсильвания, откуда вид быстро распространился по территории североамериканского континента и к настоящему времени зарегистрирован в 40 штатах США и в Канаде (Hoebeke, Carter 2003; Lee et al., 2013). Помимо этого, появление *H. halys* постоянно продолжают фиксировать в новых странах Европы (Wermelinger et al., 2008; Haye et al., 2014; Milonas, Partsinevelos 2014). В 2013–2014 г. он впервые был зарегистрирован в России (Сочи;

Гапон, 2016; Митюшев, 2016; Проценко и др., 2016), в 2015–2016 гг. — в Абхазии и Грузии (Гапон, 2016; Проценко и др., 2016).

Установлено, что инвазионные североамериканские и европейские популяции *H. halys* генетически различаются. Предполагается, что в Северную Америку была интродуцирована популяция из окрестностей Пекина (Китай), а в Европу — из пока неизвестной зоны в Азии (Gariery et al., 2014; Xu et al., 2014).

Halyomorpha halys привлекает пристальное внимание специалистов, поскольку является широким полифагом и может повреждать более 300 видов растений (Hamilton et al., 2017). Кроме того, зимующие в разнообразных постройках и жилых домах клопы образуют большие скопления, сильно досажая при этом людям (см. раздел 4.3 и Рисунок 4.2; Hobeke, Carter 2003; Nielsen, Hamilton 2009; Nielsen et al., 2011; Inkley, 2012; Hamilton et al., 2017).

Экология *H. halys* была подробно исследована в лабораторных и природных условиях ещё до начала инвазии (Yanagi, Nagihara, 1980). Показано, что индукция зимней имагинальной диапаузы у популяции из Нагано (Япония; 36,6° с. ш.; 138,2° в. д.) контролируется длиной дня. При температуре 25 °С в коротком дне (фотофаза 14 ч 45 мин и менее) клопы формируют зимнюю имагинальную диапаузу, при длине дня 15 ч 30 мин и более клопы размножаются (Рисунок 5.21).

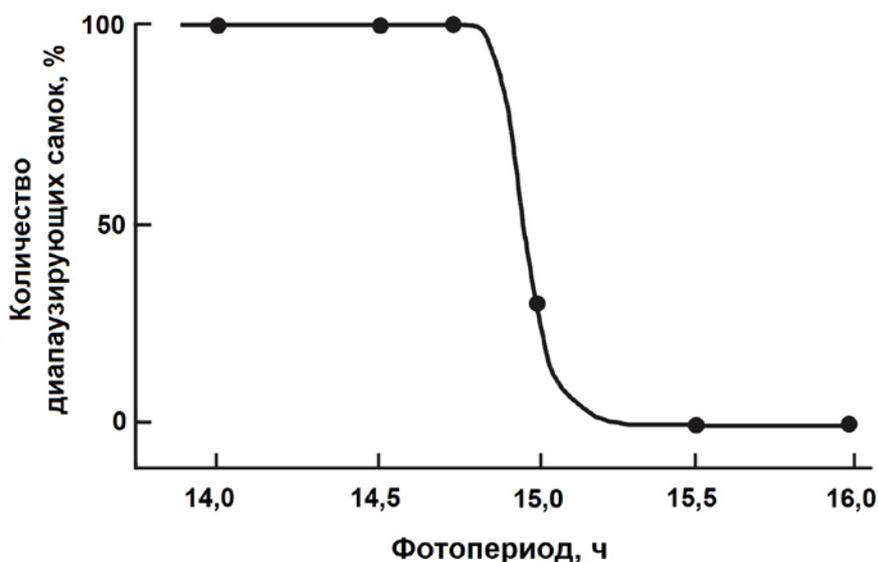


Рисунок 5.21. Фотопериодические реакции индукции зимней имагинальной диапаузы при температуре 25 °С у самок *Halyomorpha halys* (Нагано, Япония, 36,6° с. ш.) (Yanagi, Nagihara, 1980).

По наблюдениям в природе в Нагано, откладку яиц прекращают самки, окрыляющиеся после 25 июля (Рисунок 5.22). Длина дня в конце июля соответствует значению критического фотопериода, определённого в лабораторных экспериментах, плюс 30 мин. Внесение такой поправки связано с тем, что многие насекомые воспринимают уровень освещённости в течение гражданских сумерек как светлую часть суток (Горышин, Гейспиз, 1975). Поэтому применительно к фенологическому развитию стало традицией определять природную длину дня с учётом половины гражданских сумерек (т. е. между моментами погружения Солнца на $3,5^\circ$ ниже линии горизонта).

Таким образом, уже в ранних исследованиях было чётко показано, что *H. halys* имеет факультативную зимнюю имагинальную диапаузу, контролируемую ФПР, что позволяет виду завершать разное число поколений в разных частях ареала в зависимости от температурных и других сопутствующих условий. Позже было выявлено, что наибольшую чувствительность к длине дня проявляют старшие личинки и имаго (Niva, Takeda, 2003), что позволяет ещё более корректно анализировать роль ФПР в контроле сезонного развития насекомых.

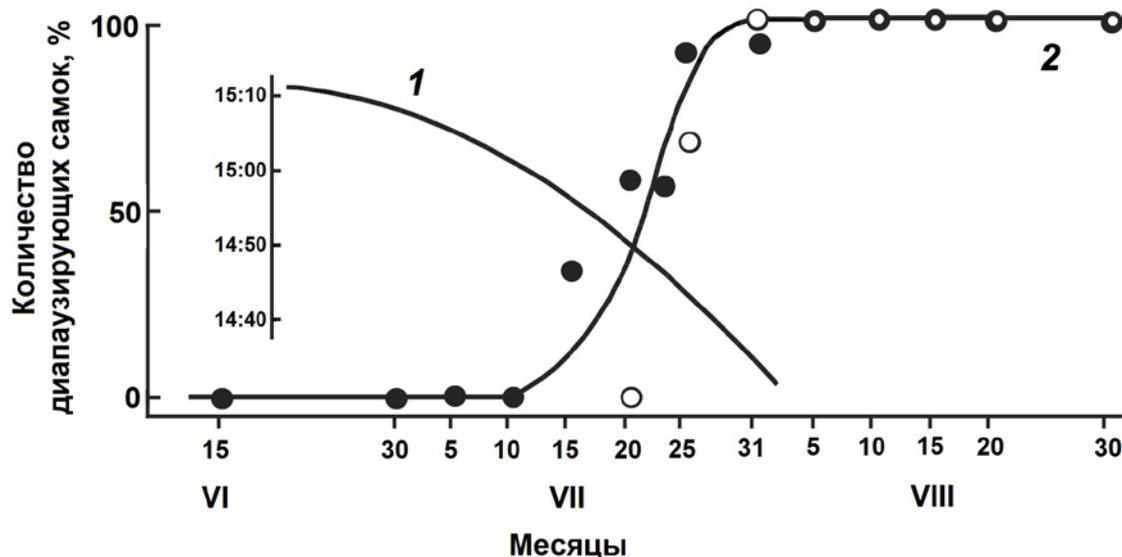


Рисунок 5.22. Индукция зимней имагинальной диапаузы у самок *Halyomorpha halys* в квазиприродных условиях в Нагано, Япония ($36,6^\circ$ с. ш.) (по: Yanagi, Hagihara, 1980).

1 — длина дня (включая 30 мин гражданских сумерек); **2** — доля диапаузирующих самок среди всех самок, окрылившихся на конкретную дату. Белые символы — комнатная температура, чёрные символы — квазиприродные условия.

В случае бивольтинного сезонного цикла, как это свойственно нативным популяциям *H. halys* на юге Китая (Lee et al., 2013), имаго первого поколения окрыляются в конце июня или в начале июля. В таком случае фотопериодические условия не ограничивают возможность образования второго поколения, поскольку длина дня в период окрыления имаго первого поколения превышает критическую величину, и клопы размножаются. Имаго второго поколения окрыляются в конце августа или в сентябре и остаются зимовать. С повышением температуры до 10 °C клопы весной покидают свои зимние убежища.

Зимовка имаго вблизи хозяйственных построек людей способствует относительной независимости зимующих клопов от низких температур и повышает их выживаемость в зимний период (см. раздел 4.3 и Рисунок 4.2). Тем не менее, по данным Киритани (Kiritani, 2007), даже при температуре +4 °C зимняя смертность клопов достигает 30 %.

Сезонный цикл *H. halys* очень подробно исследован и во вторичном ареале вида. В штатах Пенсильвания и Нью-Джерси отмечается только одно поколение в год. Сумма эффективных температур, необходимая для завершения одного поколения, достигает 700 град.-дн. выше порога (14 °C). В природе пик численности популяции *H. halys* приурочен к середине августа, когда набирается СЭТ 800–1000 град.-дн., что и определяет моновольтинный сезонный цикл в инвазионном ареале вида (Nielsen, Hamilton, 2009; Leskey et al., 2012). В этот период и длина дня сокращается ниже порога ФПР, однозначно ограничивая дальнейшее активное развитие клопов.

В других частях инвазионного ареала, например, в Швейцарии, *H. halys* также строго моновольтинна. Имаго летнего поколения появляются в середине августа, когда длина дня сокращается до 14 ч 13 мин (Haye et al., 2014). Поскольку второе поколение не образуется, можно предполагать, что фотопериодический порог, контролирующей индукцию зимней имагинальной диапаузы у исследованной в Швейцарии популяции, лежит именно между 14 и 15 ч. Такое значение порога близко совпадает с тем, которое приводится для других исследованных популяций (Yanagi, Nagihara, 1980; Watanabe, 1980; Niva, Takeda, 2003). Для того чтобы продуцировалось второе поколение, с учётом времени, необходимого для созревания самок, имаго первого поколения должны окрылиться не позднее конца июля, когда длина дня ещё превышает 15 ч. К сожалению, более точно прогнозировать вольтинность *H. halys* на европейском континенте не представляется возможным из-за отсутствия сведений о географической и

температурной изменчивости ФПР вида, а также точного происхождения инвазионной популяции (или популяций, если инвазия была не единичной).

Имеющиеся данные по распространению и сезонному развитию *H. halys* на новых территориях пока не позволяют однозначно очертить границы будущего вторичного ареала этого опасного интродуцента. Однако следует согласиться с прогнозом (Zhu et al., 2012) в том, что *H. halys* потенциально может натурализоваться почти на всей территории Европы и особенно в её южной части. Недавно небольшие популяции вида были обнаружены на севере Италии (Нае, 2014), в Греции (Milonas, Partsinevelos, 2014), Румынии (Macavei et al., 2015), Австрии (Rabitsch, Friebe, 2015), Сербии (Šeat, 2015), России (Гапон, 2016; Митюшев, 2016; Проценко и др., 2016), и вероятность дальнейшего его продвижения на юг Европы (в частности — в Средиземноморье) чрезвычайно велика. Как свидетельствуют данные лабораторных исследований, характеризующие экологические требования вида, климатические условия южных регионов Европы будут наиболее благоприятны для сезонного развития и реализации двух полных поколений *H. halys*.

5.5.2. Преднамеренные интродукции (на примере *Perillus bioculatus* и *Podisus maculiventris*)

Примеры преднамеренной интродукции дают североамериканские хищные настоящие щитники *Perillus bioculatus* и *Podisus maculiventris*, завезённые во многие европейские страны для подавления численности колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata*; Coleoptera, Chrysomelidae) и американской белой бабочки (*Hyphantria cunea*; Lepidoptera, Arctiidae). При этом было учтено, что обе потенциальные жертвы, имеющие сходные с хищниками первичные ареалы, натурализовались в Европе. В связи с этим можно было ожидать, что акклиматизация периллюса и подизуса на новой территории также завершится положительным результатом. Тем не менее, судьба этих двух интродуцентов в дальнейшем оказалась разной. Однако в ходе выполнения разнообразных исследовательских программ был получен обширный материал, который расширяет наши представления в отношении возможностей интродукции и натурализации полезных и вредных насекомых.

***Perillus bioculatus*.** Сезонное развитие периллюса было исследовано в полевых опытах на юго-западе Словакии (~45° с. ш.) в течение пяти сезонов (Jasič, 1975; Рисунок 5.23). Опыты проводили с клопами, исходно завезёнными из Канады

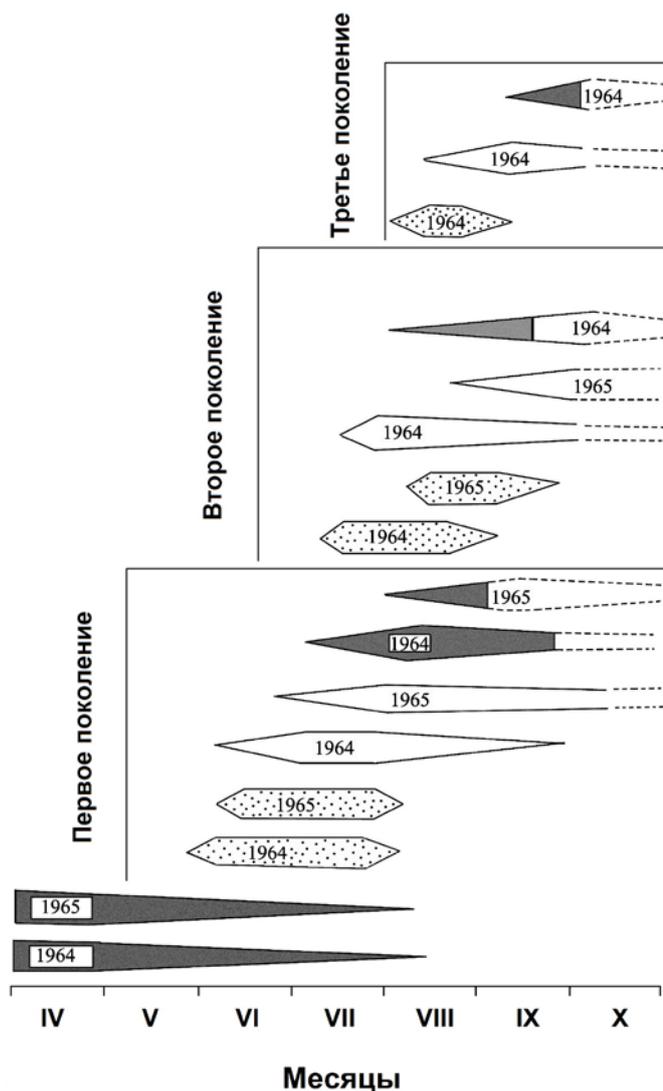


Рисунок 5.23. Сезонное развитие *Perillus bioculatus* (фенологические сроки) в экспериментах в квазиприродных условиях в 1964–1965 гг. на юго-западе Словакии (~45,0° с. ш.) (по: Jasič, 1975).

Чёрные фигуры — имаго, затенённые — яйца, белые — личинки.

(провинция Онтарио, 45° с. ш.), культуру которых поддерживали многие годы в разных странах Европы. Было показано, что в разные годы в зависимости от температурных условий периллюс может завершать в новых для него условиях два или три поколения и формировать зимнюю имагинальную диапаузу. Достаточно высокая холодостойкость (до -12°C) позволяет имаго успешно перезимовывать в укрытиях под снежным покровом.

Осталось, однако, неясным, сохраняется ли при наступлении диапаузы синхронизирующая роль длины дня. Известно, что каждый экологический фактор может выступать как внешний сигнал или как индуктор определённого

физиологического состояния (подробнее см. Главу 3); при этом значение обеих составляющих одинаково важно. Есть примеры, когда индуцирующая функция проявляется (т. е. диапауза как физиологическое состояние формируется), но сигнальная функция нарушается — сроки наступления диапаузы не соответствуют сезону, когда она должна быть сформирована (Тыщенко, 1980).

Для выяснения этого вопроса в лабораторных условиях определили параметры ФПР индукции диапаузы этой же популяции периллюса (Волкович и др., 1990). Значение критического фотопериода изменялось от 14 ч 30 мин до 15 ч 30 мин при повышении температуры от 24 до 27 °С. При терморитмах величина порога заметно снизилась, и при терморитме с амплитудой 13,7–26,4 °С (средняя 19,1 °С) составила примерно 14 ч 30 мин (Рисунок 5.24).

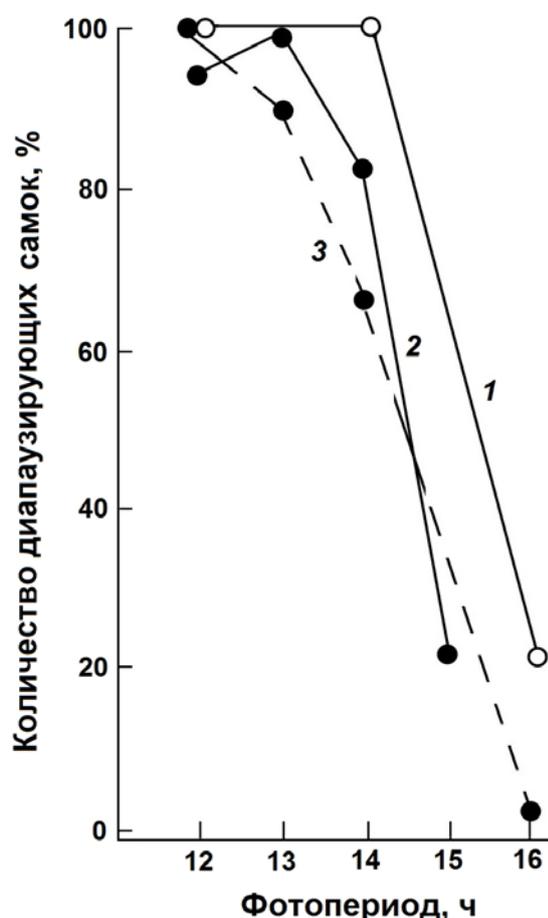


Рисунок 5.24. Влияние температуры на фотопериодическую реакцию индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Perillus bioculatus* (культура из провинции Онтарио, Канада, 45,0° с. ш.) (по: Волкович и др., 1990).

1 — фотопериодическая реакция при постоянной температуре 24 °С; **2** — то же при 27 °С; **3** — то же в условиях природного терморитма с амплитудой 13,7–26,4 °С и средней температурой 19,1 °С.

Исходя из полученных данных, можно считать, что порог ФПР индукции диапаузы (14 ч 30 мин с учётом динамики температуры в природных условиях) наступает в районе исследований в Словакии к 20 августа, когда температура понижается до 19 °С. С этого момента у клопов начинает формироваться имагинальная диапауза. Однако известно, что для полного формирования диапаузы необходимо не только воздействие длины дня, меньшей критического значения, но и довольно продолжительное действие короткодневных сигналов, в результате суммирования которых заполняется так называемый «пакет фотопериодической информации» (Saunders, 1976; Тыщенко, 1977; см. раздел 3.3.1.3). Для большинства исследованных видов величина его приблизительно равна 18–20 коротким дням. Заполнение пакета фотопериодической информации обычно сопровождается длительной преддиапаузной подготовкой. Следовательно, индукция диапаузы у периллюса завершается к концу сентября, что и наблюдалось на юго-западе Словакии (Jasič, 1975). Таким образом, поливольтинный сезонный цикл, реализуемый при дальнем (за пределы ареала) перемещении, остаётся под контролем тех же физиологических реакций, которые регулируют сезонное развитие вида в исходном ареале.

Обширные программы по акклиматизации периллюса осуществлялись и в СССР в 1960–1970-х гг. К сожалению, многочисленные попытки его натурализации не дали положительных результатов. Главной причиной невозможности натурализации этого хищного клопа на новой территории считали отсутствие синхронности появления хищника и его жертвы после зимовки, что было отмечено ещё в опытах Ясича (Jasič, 1975). Периллюс появлялся после зимовки раньше своей добычи и, будучи узким олигофагом, оказывался в условиях дефицита корма. В связи с бесперспективностью работы в этом направлении были прекращены.

Однако в мае 2008 г. при обследовании зарослей амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia*) в Краснодарском крае были обнаружены многочисленные колонии личинок периллюса (от 10 до 20 особей на м²), активно питающиеся разными стадиями амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) (Исмаилов, Агасьева, 2010). Вероятно, отдельные особи периллюса (потомки некогда выпущенных при реализации научных программ клопов) закрепились в каких-то благоприятных для них местообитаниях и сохранялись все эти годы в небольших малозаметных популяциях. Позже, с появлением дополнительных пригодных видов жертвы (в частности — амброзиевого листоеда) клопы самостоятельно распространились на юге России. Примечательно, что, по

наблюдениям Исмаилова и Агасьевой (2010), периллюс питается и гусеницами амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* (Lepidoptera, Noctuidae), что отнюдь не свидетельствует в пользу отмеченной ранее узкой олигофагии периллюса. Эта совка — новый для Европы вид — была также интродуцирована в XX в. в Россию, и возможность её натурализации для борьбы с амброзией была исследована на Черноморском побережье Кавказа (пос. Лазаревское) (Наянов, 1973). В результате этой интродукции (а возможно, и иных случаев инвазии) амброзиевая совка натурализовалась на юге России и Украины и в настоящее время стала обычным элементом фауны чешуекрылых в степной зоне (Ключко и др., 2004; Ключко, 2006; Poltavsky, Artokhin, 2006).

Известно, что главными факторами, определяющими возможность проникновения иммигрантов на новую территорию, являются наличие подходящего корма, СЭТ, достаточная для развития хотя бы одного поколения, а в умеренном климате обязательна также диапауза или иная адаптация, обеспечивающая выживание в зимний период. При наличии этих трёх составляющих возможно первичное проникновение и выживание в новых условиях. Для дальнейшей натурализации в новом регионе необходимым условием является согласованность жизненного цикла вида-интродуцента с сезонной динамикой внешних условий. Как указано выше, несоответствие параметров ФПР и других реакций, определяющих своевременность наступления диапаузы, служит серьёзным препятствием для свободного переселения насекомых. Для периллюса препятствием на начальном этапе интродукции стал дефицит корма после зимовки. Появление нового подходящего корма в виде гусениц амброзиевой совки и личинок и жуков полосатого амброзиевого листоеда устранило лимитирующее действие пищевого фактора, и дальнейшая натурализация осуществилась благодаря соответствию параметров ФПР периллюса фототермическим условиям юга России и Украины. Это соответствие обеспечило своевременное формирование зимней имагинальной диапаузы у периллюса во вторичном ареале (Saulich, Musolin, 2017).

Podisus maculiventris. Интродукция второго хищного клопа — подизуса — оказалась менее результативной. Для развития одного поколения подизуса требуется около 400 град.-дн. при нижнем температурном пороге развития 11 °С. Зимующие клопы выдерживают охлаждение до –15 °С. Для личинок и имаго характерна широкая полифагия. Все эти свойства могли бы обеспечить натурализацию подизуса на большей части европейского континента, где в зависимости от температурных условий можно было ожидать реализации от одного

(на севере) до четырёх (на юге) поколений в год. Однако свойства ФПР завезённой из штата Миссури (38° с. ш.) популяции клопа таковы, что не позволяют сформировать диапаузу вовремя, что ставит под сомнение саму возможность его выживания в климате умеренных широт.

Действительно, чувствительность подизуса к длине дня начинается уже с III личиночного возраста, т. е. с этой стадии развития для индукции зимней диапаузы личинки должны находиться в условиях длины дня, меньшей критической (13 ч 30 мин). Длительность развития личинок IV и V возрастов при температуре 20 °С составляет 14–16 дней. В дополнение к этому, преддиапаузное питание до полного формирования состояния диапаузы продолжается, по экспериментальным данным, ещё 18 дней. Таким образом, с момента наступления критической длины дня в природе до ухода имаго в диапаузу необходим по меньшей мере месяц с благоприятной температурой не ниже 15–16 °С (Волкович и др., 1991; Саулич, Мусолин, 2011а,б).

Критический для ФПР подизуса фотопериод с учётом гражданских сумерек наступает на всех широтах северного полушария примерно в одно время (23–25 сентября). Этот факт значительно упрощает выделение зоны возможной акклиматизации подизуса на территории нашей страны. Для клопа благоприятны регионы с тёплой продолжительной осенью, где температура октября превышает 15–16 °С. Такие условия в России есть только на крайнем юге Краснодарского края. Например, в Сочи переход температуры через 12 °С происходит 30 октября, а сумма температур выше 11 °С за вегетационный сезон составляет примерно 2000 град.-дн. Такая СЭТ обеспечивает развитие четырёх поколений подизуса за сезон, последнее из которых попадает в фототермические условия, индуцирующие диапаузу. Температурные требования диапаузирующих имаго в этом регионе также удовлетворяются. Это вселяет надежду на акклиматизацию подизуса на Черноморском побережье Краснодарского края. Вероятно, значительно большие возможности для натурализации на территории Европы будут иметь более северные популяции подизуса, например, с юга Канады (Саулич, 1994).

Решающее значение именно продолжительности и положения чувствительного к длине дня периода было ярко продемонстрировано при сравнении возможностей натурализации за пределами естественных ареалов у двух видов — *Podisus maculiventris* из США (38° с. ш.) и *Riptortus pedestris* (= *clavatus*) (Heteroptera, Alydidae) из Японии (35° с. ш.). Два указанных вида проявляют большое сходство в параметрах развития (СЭТ для развития одного поколения, зимняя имагинальная

диапауза, контролируемая термостабильной ФПР с порогом около 13 ч). Однако у *P. maculiventris* индукция диапаузы определяется условиями, действующими на личинок начиная с III возраста и имаго, а у *R. pedestris* — преимущественно условиями, действующими на имаго (Numata, 1985; Musolin et al., 2001; Saulich, Musolin, 2017).

5.6. Причины и закономерности формирования разнообразных сезонных циклов у Pentatomoidea

Детальный анализ литературы по сезонным циклам насекомых в целом и клопов-щитников в частности наталкивается на неизбежные трудности, связанные с недостатком и разрозненностью экспериментальных данных, которые позволяли бы корректно анализировать сезонное развитие конкретных видов. Тем не менее, имеющиеся собственные и литературные материалы дают возможность в первом приближении обсуждать причины и закономерности формирования разнообразных сезонных схем в пределах надсемейства и реакции, участвующие в их образовании.

Среди 84 проанализированных видов надсемейства щитников (см. Главу 3, Таблица 3.1 и Приложение 1) подавляющее большинство видов характеризуются потенциально поливольтинным сезонным циклом с факультативной зимней имагинальной диапаузой, контролируемым ФПР длиннодневного типа. Это свойство реализуется у полифагов в средних и низких широтах с умеренной влажностью и температурой 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, ограничивает период сезона, допускающий активное развитие особей на данной территории.

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 поколений, и популяции, обитающие в высоких и средних широтах, как правило, переходят к моновольтинизму. Основными факторами, ограничивающими количество поколений, выступают пища и температура. Часто переход к моновольтинному развитию отмечается у популяций, обитающих в климатических поясах, температурные условия которых превышают потребности одного поколения, но недостаточны для завершения двух поколений. Для того чтобы остановить череду бездиапаузных

поколений на той единственной стадии, которая способна зимовать, требуется надёжный сигнал, предупреждающий о приближении изменений в окружающей среде. Таким сигналом к прекращению активного развития и переходу к состоянию покоя обычно служит длина дня. Лишь в экспериментальных условиях удаётся выявить, какие именно экологические механизмы 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*) и, вероятно, другие реакции, способствующие своевременному формированию диапаузы.

Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы относительно редок в надсемействе щитников, но он всё же был обнаружен у видов с разными типами зимней диапаузы — эмбриональной (*Apoecilus cynicus*, *A. bracteatus* и *A. crocatus*, *Picromerus bidens*, *Urostylis westwoodii* и *U. annulicornis*), личиночной (*Pentatoma rufipes*) и имагинальной (*Palomena prasina* и *P. angulosa*). Сроки наступления диапаузы обычно строго соответствуют периоду сезона, к которому она приспособлена, поскольку только в этом случае зимовка будет 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 единственной способной зимовать стадии. Такой результат обеспечивается включением в сезонный цикл эстивации имаго (*Picromerus bidens*), вследствие чего сроки яйцекладки отодвигаются на более поздний и, следовательно, более благоприятный для зимующих яиц сезон года. При зимней имагинальной диапаузе проявляется фотопериодическая регуляция скорости роста личинок (виды рода *Palomena*) — торможение в условиях длинного дня и ускорение в короткодневных условиях (Мусолин, Саулич, 1997; Musolin, Saulich, 1999). 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 определённым периодом года. В обоих случаях наступление зимней диапаузы наследственно предопределено в каждом поколении, тогда как сроки появления диапаузирующей стадии целиком находятся под контролем длины дня.

Очень сложно идёт адаптация к новым условиям у инвазионных видов независимо от того, какой сезонный цикл для них характерен. Легче приспособливаются полифаги с моновольтинным сезонным циклом на основе облигатной диапаузы, имеющие некоторую независимость от внешней среды. Виды с поливольтинным 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 это препятствие, то достигается положительный результат, выражающийся в синхронизации этапов жизненного цикла с периодами, к которым они адаптированы.

Одни и те же сезонные адаптации участвуют в формировании разных типов сезонного цикла, однако их распространённость в разных таксономических группах отличается. Так, фотопериодическая регуляция скорости роста используется как при моновольтинизме (облигатном или экзогенно регулируемом), так и при поливольтинном 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 чаще обнаружена у представителей триб Carpsocorini и Eysarcorini. Реакция на длину дня может быть диаметрально противоположной: одни популяции вида ускоряют развитие в короткодневных условиях, другие — в длиннодневных (Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2011б). Данная адаптация проявляется на популяционном уровне и обеспечивает высокую степень приспособленности локальных популяций к условиям обитания (Мусолин, Саулич, 1997; Saulich, Musolin, 2017).

Щитники редко включают в сезонный цикл летнюю диапаузу. Она обнаружена (и экспериментально изучены условия её индукции и функциональное значение) лишь у нескольких видов. В аридном климате летняя диапауза чаще облигатная (как у *Aelia rostrata*). Её наступление, сопровождаемое миграцией, способствует переживанию высоких летних температур. Такая сезонная стратегия аналогична хорошо исследованному сезонному циклу клопов-черепашек (Scutelleridae). В умеренных широтах летняя диапауза обеспечивает синхронизацию этапов сезонного развития при моновольтинизме (*Picromerus bidens* и *Carbula humerigera*), и её наступление контролируется длиной дня.

Выводы в отношении распространённости определённых типов сезонного развития в разных таксономических группах надсемейства щитников на данном этапе исследования преждевременны. Даже в пределах наиболее изученного семейства настоящих щитников реконструкция филогенетических связей на основании морфологических признаков пока не даёт оснований предсказывать характер сезонного развития определённого вида и его популяций. Например, *Andrallus spinidens* и *Picromerus bidens* (Asopinae, Platinopini) относятся к двум сестринским родам (Рисунок 5.25), но имеют резко различные сезонные циклы: поливольтинный, регулируемый в основном температурой, у первого и моновольтинный на основе сочетания облигатной эмбриональной и факультативной имагинальной диапауз у второго.

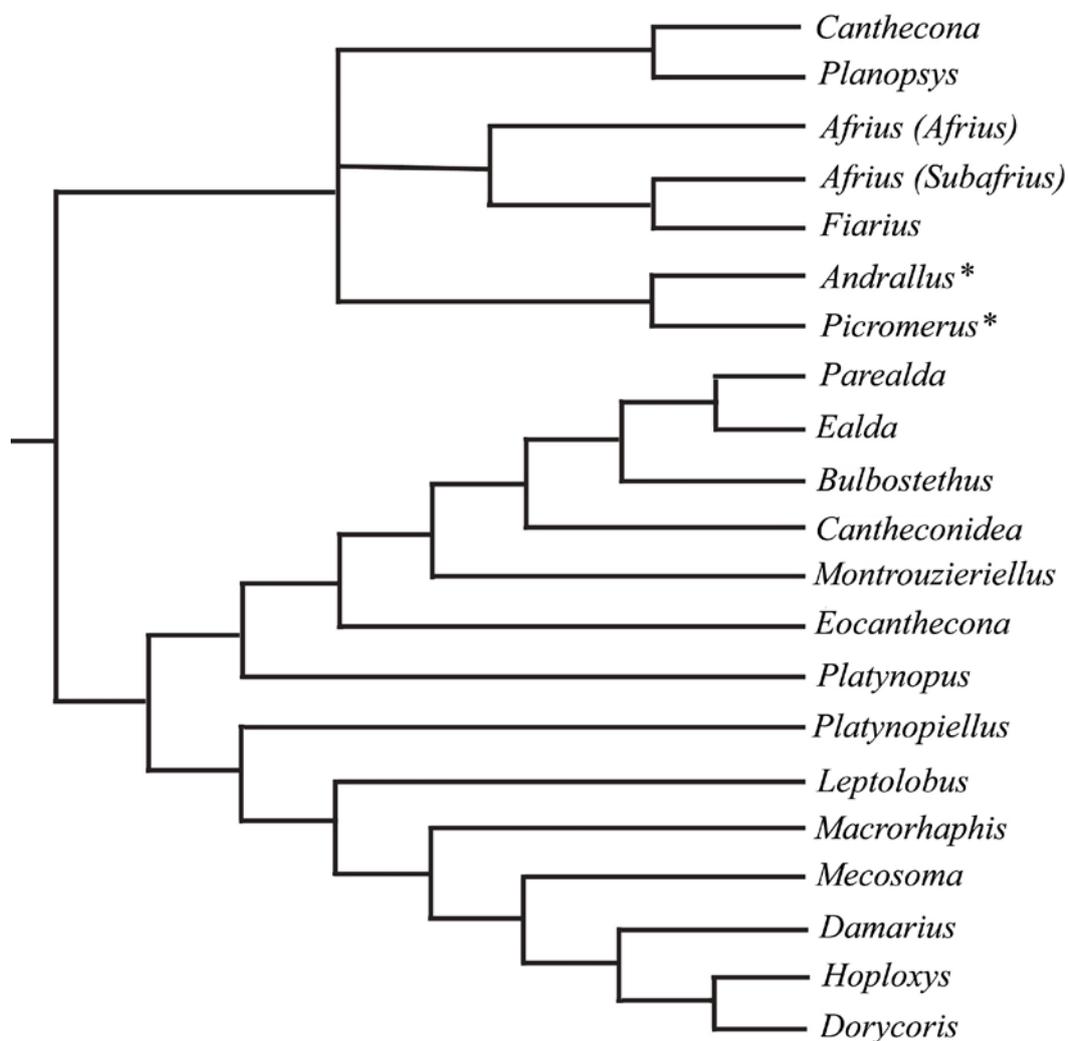


Рисунок 5.25. Филогения трибы Platinopini (по: Гапон, 2008 nomen nudum).

Звёздочкой (*) отмечены роды *Andrallus* и *Picromerus* (см. текст).

Морфологически близкие, но входящие в разные клады (Рисунок 5.26) *Apoecilus* *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 и поливольтинизму, регулируемому ФПР, у второго. В то же время сезонные циклы *P. bidens* и *A. cynicus* очень похожи, несмотря на то, что эти виды относятся к разным трибам. Примеров такого рода, вероятно, гораздо больше, но, к сожалению, данные по сезонному развитию большинства видов отсутствуют или фрагментарны. Таким образом, принадлежность вида к некоему таксону отнюдь не определяет тип его сезонного цикла, и последний можно предсказать только с некоторой долей вероятности (Саулич, Мусолин, 2014б; Saulich, Musolin, 2017).

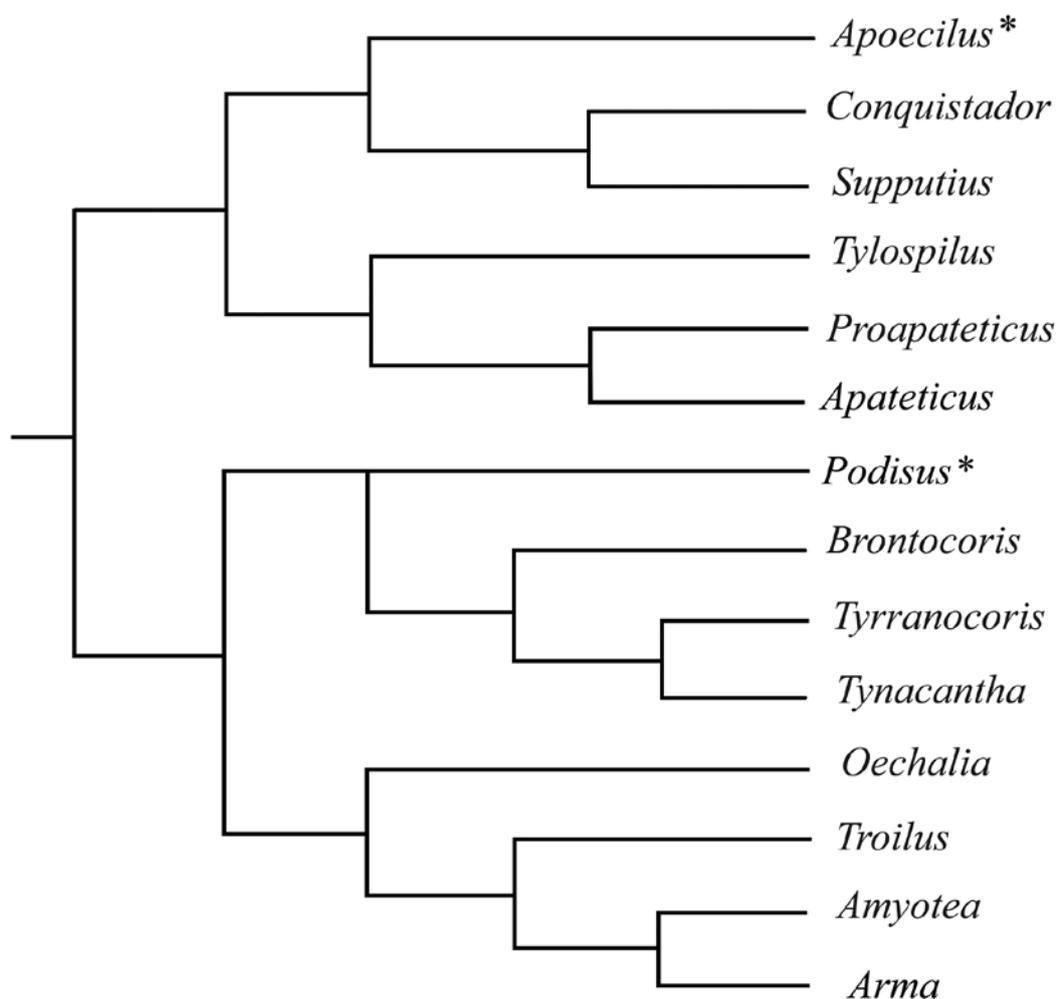


Рисунок 5.26. Филогения трибы Amyoteini (по: Гапон, 2008).

Звёздочкой (*) отмечены роды *Apateticus* и *Podisus* (см. текст).

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 корректно. В зависимости от географического местообитания нередко 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 определённом 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 спровоцировать последовательное бездиапаузное развитие череды поколений без применения специальных методов невозможно.

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 очень далёк от желаемого уровня изученности.

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

6.1. Введение (Реакции полужесткокрылых на изменение климата)

Как было показано в Главе 1, начиная с 1990-х гг. пристальное внимание уделяется реакции насекомых на потепление климата (например, Cammell, Knight, 1992; Harrington, Stork, 1995; Butterfield, Coulson, 1997; Bale et al., 2002; Walther et al., 2002; Helmuth et al., 2005; Chown, Terblanche, 2006; Parmesan, 2006, 2007; Deutsch et al., 2008; Kiritani, Yukawa, 2010; Stewart, Kirby, 2010), и немалый объём информации уже накоплен по отдельным таксономическим группам насекомых (например, Harrington et al., 1995; Parmesan et al., 1999; Hill et al., 2001; Ott, 2001; Reemer et al., 2003; Hickling et al., 2005). Однако реакции такого большого и экономически важного таксона, как подотряд полужесткокрылые (Heteroptera) с не менее чем 42 300 описанными к настоящему времени видами (Henry, 2009) остаются сравнительно малоизученными. Ниже рассмотрены основные имеющиеся в литературе примеры в соответствии с предложенной ранее типологией реакций (Musolin, 2007; см. также Главу 1).

6.2. Изменения ареалов

Изменения (и в первую очередь расширения) ареалов полужесткокрылых регистрируют часто. Хотя потепление климата имеет отношение к таким изменениям ареалов не во всех случаях (например, *Anthocoris nemoralis* [Anthocoridae], в Северной Америке или *Nysius huttoni* [Orsillidae] в Европе; Horton et al., 2004; Aukema et al., 2005b; Scudder, Footitt, 2006), тем не менее, часто именно оно позволяет видам занять новые территории или акватории (Musolin, Fujisaki, 2006; Musolin, 2007; Stewart, Kirby, 2010).

Недавно несколько южно-европейских видов полужесткокрылых были зарегистрированы как новые на севере Европы (Nau, 1997; Kirby et al., 2001; Aukema, 2003; Jones, 2004; Stewart, Kirby, 2010). Некоторые из этих видов сумели обосноваться в новых для себя районах, и было высказано предположение, что климатический фактор (вместе с интенсификацией международной торговли, в том числе

растительными материалами) сыграл ведущую роль в расширении к северу ареалов этих видов (Kirby et al., 2001; Aukema, 2003; Musolin, 2007; Stewart, Kirby, 2010).

Так, *Deraeocoris flavilinea* (Miridae) был впервые отмечен в Великобритании в 1996 г. (Miller, 2001), обосновался там и с тех пор успешно распространяется по стране (Nau, Brooke, 2003). Однако близкий к нему вид *Deraeocoris olivaceus* (Miridae) был впервые отмечен в Великобритании намного раньше — в 1951 г. (Sands, 1954), тоже обосновался, но распространённым и массовым не стал (Nau, Brooke, 2003). Примеры видов, недавно вошедших в фауну Великобритании, включают *Tuponia brevirostris* и *Tuponia mixticolor* (Miridae) (Barclay, Nau, 2003), *Eurydema ornata* (Pentatomidae), *Cymatia rogenhoferi* и *Sigara iactans* (оба вида — Corixidae), *Naucoris maculatus* (Naucoridae) (B.S. Nau, личное сообщение; Stewart, Kirby, 2010).

Brachycarenum (=Rhopalus) tigrinus (Rhopalidae) был зарегистрирован в Лондоне в 2003 г. (первая регистрация в Великобритании; Jones, 2004). Ещё несколько ропалид недавно появились (впервые или повторно) в Великобритании, в том числе и *Stictopleurus punctatonevrosus* (Flanagan, Coldwell, 2008). Считается, что это связано с серией тёплых летних сезонов и мягких зим (Jones, 2004; Flanagan, Coldwell, 2008).

С 1990-х гг. в Европе отмечено направленное в основном на север расширение ареала поливольтинного клопа-космополита *Liorhyssus hyalinus* (Rhopalidae), что, как предполагается, связано с потеплением климата (Hradil et al., 2007).

Колония *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) была отмечена в графстве Сёррей (Surrey) в 1996 г. и просуществовала как минимум до 2003 г. Этот вид и ранее эпизодически отмечали в Великобритании, но предполагается, что появление и — что более важно — выживание *P. apterus* в Сёррей на этот раз связано с общим потеплением в регионе (Hawkins, 2003).

Недавно были проанализированы биогеография и изменения в британской фауне Lygaeidae (Judd, Hodkinson, 1998). Серия карт распространения *Ischnodemus sabuleti* в XIX и XX веках чётко демонстрируют продвижение на север этого вида. Подчеркивается, что глобальное потепление может вызвать широкомасштабное расширение на север ареалов и других лигеид (Judd, Hodkinson, 1998).

Сравнение северных границ ареалов у распространённых в основном южнее водных полужесткокрылых в Великобритании по данным картирования ареалов в 1970—1980 и 1990—2000 гг. показало, что северные границы ареалов этих видов сместились к северу на 64—84 км и в высотном направлении вверх на 8,4—25,6 м (в анализ было включено 4—14 видов; Hickling et al., 2006; см. также Eyre et al., 2005).

Новые находки широко распространенного в тропиках, субтропиках и регионах тёплого климата щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) периодически регистрируют в Европе (Rabitsch, 2008a, 2010; Esquivel et al., 2017), где этот вид был распространён в Германии и южнее (Panizzi et al., 2000). Ещё 50 лет назад считалось маловероятным, что этот теплолюбивый вид сможет обосноваться на Британских о-вах (Southwood, Leston, 1959), хотя у него было множество возможностей попасть в страну (Stewart, Kirby, 2010). Несколько колоний *N. viridula* были найдены в пригороде Лондона в 2003 г. (Barclay, 2004; Shardlow, Taylor, 2004) и успешно пережили зиму 2003/2004 гг. (M.V.L. Barclay, личное сообщение). Теперь этот вид включен в фауну полужесткокрылых Великобритании (Stewart, Kirby, 2010). Высказано предположение, что колонизация стала возможной из-за нынешнего потепления климата (Shardlow, Taylor, 2004; Stewart, Kirby, 2010).

Несколько видов полужесткокрылых фауны южной Европы после 1980 г. отмечены как новые виды для фауны Нидерландов, например, *Cymatia rogenhoferi* (Corixidae), *Brachyarthrum limitatus*, *Conostethus venustus*, *Reuteria marqueti* (все — Miridae), *Coriomeris scabricornis* (Coreidae), *Eurydema ornata* и *Stagonomus pusillus* (оба — Pentatomidae) (Aukema, 1989, 2003; Aukema et al., 2005a).

В Северной Америке распространение *Leptoglossus occidentalis* (Coreidae) преимущественно ограничивалось западной третью США и Канады, но в течение последних 50—70 лет этот вид демонстрирует направленное расширение ареала к востоку (Marshall, 1991; Gall, 1992; Ridge-O'Connor, 2001). Считается, что расширение ареала этого вида в первую очередь связано с деятельностью человека (Gall, 1992), но, вероятно, способствует ему и изменение климата (Marshall, 1991). Недавно *L. occidentalis* был обнаружен и успешно натурализован в северной Италии (вероятно, попал туда с растительным материалом из Северной Америки; Taylor et al., 2001; Villa et al., 2001; Rabitsch, 2008), откуда достаточно быстро распространился на запад и север по нескольким странам Европы, включая Данию (2009 г.), Норвегию (2009 г.), Швецию (2011 г.), Украину (2010 г.) и Россию (2011 г.) (Lis et al., 2008; Rabitsch, 2008a; Stewart, Kirby, 2010; Fent, Kment, 2011; Werner, 2011; Гапон, 2012; Lindelöw, Bergsten, 2012; Putshkov et al., 2012; Гниненко и др., 2014). Пока вторичный ареал этого вида не стабилизировался, вряд ли его расширение в Европе следует связывать с изменением климата.

Продвижение к северу границы ареала субтропического вида *Jadera haematoloma* (Rhopalidae) объясняют как введением в культуру декоративного растения *Koelreuteria* spp. (Sapindaceae), с которым клоп связан трофически, так

и с прогрессирующим (начиная с середины 1980-х гг.) смягчением климата на востоке США (Hoffman, Steiner, 2005).

В Южном полушарии зафиксировано расширение ареала с северо-востока на юго-запад Южной Африки у *Calidea dregii* (Scutelleridae) (Giliomee, 1997) и на юг у *Cimex lectularius* (Cimicidae) (Faúndez, Carvaja, 2014), хотя в последнем случае трудно связать расширение ареала с изменением климата, т.к. постельный клоп — синантропный вид, распространение которого в значительно большей степени ассоциируется, скорее всего, с деятельностью человека в целом и развитием туризма — в частности.

Известно, что распространение хищного клопа *Orius strigicollis* (Anthocoridae) ограничено низкими температурами зимой. В центральной Японии вид распространён вдоль Тихоокеанского побережья. “Тепловые острова” вокруг населённых пунктов и общее потепление климата позволяют виду жить и зимовать там, где климат ещё в первой половине XX в. был слишком холоден для этого вида (Shimizu et al., 2001; Саулич, Мусолин, 2009).

Моделирование современных и потенциальных ареалов отдельных видов (например, с использованием программы CLIMEX) предсказывает продвижение к высоким широтам в Северном полушарии таких хозяйственно важных видов щитников, как вредная черепашка *Eurygaster integriceps*. При этом подчеркивается, что в некоторых регионах, где вид широко распространён и вредит сейчас (например, в Южной Африке и центральной Австралии), ареал может сжаться из-за грядущего дефицита осадков (Aljaryian et al., 2016).

Расширение ареалов отдельных видов может привести к обогащению локальной фауны, особенно в зонах высоких широт. Потепление климата, вероятно, ускорило этот процесс. Так, за десятилетие до 1996 г. достаточно хорошо изученная фауна полужесткокрылых графства Бедфордшир (северо-восток Великобритании) пополнялась в среднем на 1,5 вида в год, но в одном только 1996 г. сразу 10 новых, в основном ксерофильных, видов было добавлено к списку фауны графства (Nau, 1997). Аналогичные тренды становятся очевидными и на уровне национальных фаун, особенно в странах Западной Европы, где появление новых видов эффективно отслеживается. Так, анализ фауны полужесткокрылых Великобритании показал, что за период 1973—1998 гг. 17 новых видов наземных и водных клопов (из пяти семейств) появились в стране, обосновались и, вероятно, начали распространяться дальше и 15 видов (из семи семейств), ранее уже распространённых в Великобритании, заметно расширили свои ареалы (Kirby et al., 2001). Также отмечено, что почти все изменения в фауне полужесткокрылых Великобритании за указанный 25-летний период

(всего более 60 видов) касались появления новых видов и увеличения встречаемости/численности, тогда как многие представители *Macrolepidoptera* демонстрировали снижение этих показателей (Fox, 2001; Conrad et al., 2006). Более поздняя сводка сообщает, что за период с 1990 по 2010 г. фауна Великобритании пополнилась 28 новыми видами из 12 семейств (Stewart, Kirby, 2010). Среди факторов, которые могли вызвать эти изменения в фауне полужесткокрылых, рассматривают и изменение климата или, по крайней мере, необычно тёплые погодные условия в указанный период (Kirby et al., 2001; Southwood et al., 2003; Stewart, Kirby, 2010).

В другом исследовании было проведено сравнение видового состава фауны полужесткокрылых Великобритании между 1959 и 2006 гг. В 1959 г. фауна страны включала примерно 520 видов (неопределённость связана со статусом некоторых таксонов; Southwood, Leston, 1959). В 1959—2006 гг. девять видов (из семи семейств) не были отмечены в стране ни разу. Однако за этот же период 43 новых вида (из 10 семейств) были отмечены в Великобритании как новые для страны (со статусами *vagrant* и *coloniser*; Nau, 2006). Аналогичный подсчёт, проведённый в 2012 г., добавил к списку видов Соусвуда и Лестона (Southwood, Leston, 1959) ещё больше — 85 видов (с оговоркой, что статус некоторых видов пока в стране неясен, но в целом фауна полужесткокрылых Великобритании включает не менее 570 видов) (Ryan, 2012).

Аналогичный тренд зарегистрирован и в Нидерландах. Национальный список фауны полужесткокрылых этой страны увеличился со 119 видов в 1853 г. до 610 видов в 2002 г., 629 видов в 2009 г. и 640 видов в 2016 г. (Рисунок 6.1; Aukema, 2003, 2016; Aukema et al., 2005a; Aukema, Hermes, 2009).

Если быстрый начальный рост количества видов следует отнести на счёт первичной инвентаризации фауны страны, то появление новых видов после 1980 г., скорее всего, связано с антропогенным влиянием и/или потеплением климата. Детальный анализ изменения фауны за 1980—2002 гг. показал, что за этот период в стране было зарегистрировано 27 новых видов. Появление 17 из них (представляющих восемь семейств водных и сухопутных клопов) можно объяснить расширением ареалов более южных видов, вероятнее всего спровоцированным потеплением климата (Рисунок 6.2; Aukema, 2003; Musolin, 2007). Такое предположение поддерживает тот факт, что 70,2 % находок этих видов приходится на самые континентальные (т. е. не северные или западные) провинции страны (Рисунок 6.2), где только два из 17 новых вида ранее не были зарегистрированы (Aukema, 2003). В то же время за этот период семь видов переведены в категорию вымерших (Aukema, 2003).

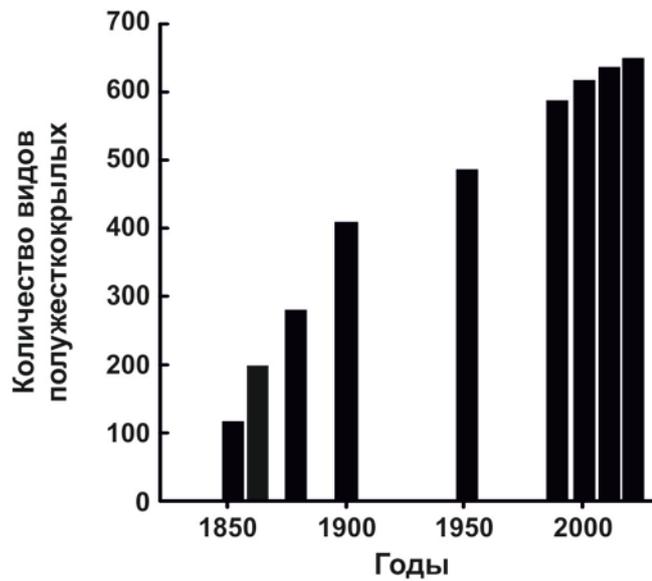


Рисунок 6.1. Динамика общего количества зарегистрированных видов полужесткокрылых (Heteroptera) в фауне Нидерландов (по: Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б с изменениями).

Данные из: Aukema, 2003, 2016; Aukema et al., 2005a; Aukema, Hermes, 2009.

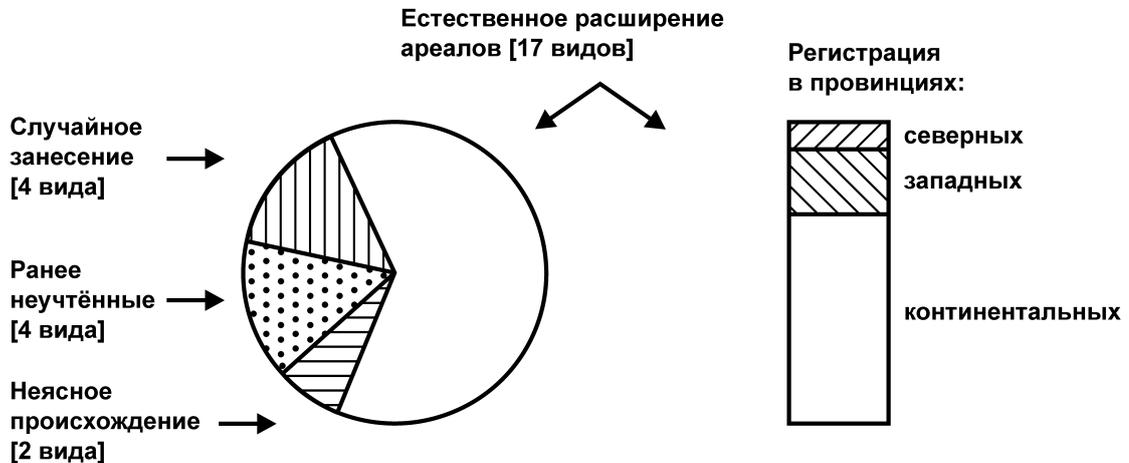


Рисунок 6.2. Структура изменений фауны полужесткокрылых (Heteroptera) Нидерландов в 1980—2002 гг. (по: Aukema, 2003; Musolin, 2007).

Круговая диаграмма показывает четыре категории новых для фауны страны видов: (1) успешная случайная интродукция, связанная с международным транспортом или торговлей (пассивное перемещение); (2) ранее неучтённые виды; (3) естественное расширение ареалов (активное перемещение) и (4) виды с неясной историей проникновения в страну. Сегменты справа показывают распределение 17 естественно расширивших ареал видов по зональным группам провинций, где они были впервые зарегистрированы (см. подробнее в: Aukema 2003; Musolin, 2007).

Похожая ситуация зафиксирована и в Австрии. При анализе данных за 25 лет (1982—2006 гг.) показано, что увеличение фауны полужесткокрылых составило 84 вида (рост списка на 9,4 % до 896 видов), т. е. в среднем добавлялось более трёх видов в год (Rabitsch, 2008b). Высказано предположение, что 68% из них не были выявлены раньше из-за недосмотра, трудностей определения некоторых видов или скрытного образа жизни, тогда как остальные 32 % являются истинно новыми для страны видами. Из них 18 видов признаны обосновавшимися в Австрии. Большинство из них (14 видов), в целом, расширяют свои ареалы и увеличивают численность в Европе и достигли Австрии благодаря нынешним благоприятным климатическим условиям. Естественный ареал 14 из этих 18 видов — Средиземноморье, в связи с чем процесс обогащения фауны был назван *медитеранизацией* (*mediterrization*) фауны. Среди факторов, способствующих этому процессу, кроме климата названы интродукция растений, транспорт и изменения местообитания разного характера (Rabitsch, 2008a,b). Подчеркивается, что из-за своей термофильности полужесткокрылые получают больше преимуществ от потепления климата, чем другие группы насекомых (Honek, Kocourek, 1990). Вместе с тем, смещения границ ареалов в высотном направлении или изменения в фенологии являются более точными индикаторами реакций на потепление климата, чем смещения границ ареалов в широтном и долготном направлениях, которые могут быть спровоцированы и другими факторами (Rabitsch, 2008b).

Приведённые выше примеры показали, что в трёх европейских странах с отлаженной системой мониторинга состояния энтомофауны происходят схожие изменения в фауне полужесткокрылых. Утверждать с уверенностью, что эти изменения произошли исключительно из-за потепления климата, нет оснований, однако и исключить этот фактор нельзя: данные показывают, что во всех этих странах в XX веке климат претерпел сходные изменения, и температура в среднем повысилась на 1 °C (Böhm et al., 2001; Hulme et al., 2002; Verbeek, 2003).

6.3. Изменения численности

Несколько видов щитников, слепняков и алидид в период с середины 1970-х гг. по 1990-е гг. увеличили свою численность и стали серьёзными вредителями сельского хозяйства в Японии, что, как предполагается, связано с повышением летних температур и/или изменением сельскохозяйственных практик (Yokosuka, 2001; Kiritani, 2006).

Щитник *Palomena prasina* (Pentatomidae) до недавнего времени встречался в основном в южных и особенно прибрежных графствах Великобритании, но за несколько последних лет он не только заметно расширил свой ареал в стране, но и стал значительно более многочисленным и в удалённых от береговой линии графствах. Предполагают, что это произошло в результате потепления климата (Stewart, Kirby, 2010).

Интересным примером вероятного влияния потепления климата на полужесткокрылых является ситуация с двумя булавниками *Stictopleurus abutilon* и *S. punctatonervosus* (Rhopalidae) в Великобритании. Известно, что оба они были распространены в стране в прошлом, но затем исчезли почти на 100 лет. При ревизии группы в 1992 г. эти виды посчитали вымершими, но с тех пор оба вида повторно колонизировали Великобританию, став частыми или даже обычными в большей части юго-востока страны (Kirby et al., 2001; Stewart, Kirby, 2010).

В одном из сценариев потепления климата повышенная численность доминирующих видов водных полужесткокрылых венгерской фауны была спрогнозирована симуляционной моделью, основанной на данных о зависимости сезонной популяционной динамики клопов от температуры (Hufnagel, Gaál, 2005).

Модель, основанная на термических, популяционных и экологических характеристиках *Leptocorisa acuta* (Alydidae) и прогнозирующая фенологию и динамику численности этого вида в Индии, показала, что повышение средних температур на 2—4 °C может привести к увеличению численности этого вида (по крайней мере, при повышении температур на 3 °C). Кроме того, в соответствии с этой моделью, период нарастания численности в сезоне, продлевался на срок до двух недель (Reji, Chander, 2008).

Однако в полевом эксперименте, проведённом в Великобритании и имитирующем потепление зимой на 3 °C, было показано, что численность личинок и имаго отдельных видов клопов может понизиться, что ещё раз говорит о видоспецифичности реакции (Roth, Masters, 2000).

6.4. Изменения фенологии

Изменения в фенологии в ответ на потепление климата к настоящему времени зарегистрированы для немалого количества видов насекомых (преимущественно, чешуекрылых и равнокрылых хоботных; см., например, Harrington et al., 1995; Stefanescu et al., 2003), но для полужесткокрылых такие данные практически

отсутствуют. Единственным исключением, пожалуй, можно считать данные полевого эксперимента (Roth, Masters, 2000), указывающие на ускоренные эмбриогенез, личиночное развитие и начало локальных миграций у некоторых полужесткокрылых в луговом сообществе в ответ на воздействие повышенных температур. Также есть указание о том, что с помощью светоловушек удалось зарегистрировать более ранний лёт имаго щитников *Plautia stali*, *Glaucias subpunctatus* и *Halyomorpha halys* (Pentatomidae) во фруктовых садах в Японии, что связывают с повышением температуры ранней весной в последние годы (Ohira, 2003; Kiritani, 2006).

Как было указано выше, модель, основанная на термических и других характеристиках *Leptocorisa acuta* (Alydidae) и прогнозирующая фенологию и динамику численности этого вида в Индии, показала, что повышение средних температур на 2—4 °C может привести к тому, что ежегодный период нарастания численности этого вида продлевался на срок до двух недель (Reji, Chander, 2008).

Сравнение состава сообществ видов рода *Sigara* (Corixidae), зимующих на дне водоёмов в Чехии в обычные (средние температуры за ноябрь—март –0,8...–1,2 °C при наличии льда на водоёмах в 1986—1988 гг. и 1997/1998 гг.) и экстремально тёплые зимы (средняя температуры за ноябрь—март +4,8 °C при отсутствии льда на водоёмах в 2006/2007 гг.), показало, что температура существенно влияет на физиологию зимовки и сроки созревания имаго. В тёплую зиму вителлогенез четырёх видов рода *Sigara* (*S. distincta*, *S. falleni*, *S. lateralis* и *S. striata*) начался примерно на два месяца раньше сроков, характерных для обычных зим. Если обычно в январе в ооцитах у самок ещё нет гранул желтка, а вителлогенез начинается в конце февраля, то в тёплую зиму 2006/2007 гг. в январе уже 78—94 % самок имели в ооцитах такие гранулы, до 10 % самок содержали зрелые яйца (стадия chorinated eggs) и 8 % самок уже откладывали яйца (Suchá, Papáček, 2008). Таким образом, тёплая зима сдвигает фенологические сроки развития полужесткокрылых как зимой, так, вероятно, и после неё.

Существуют указания и на то, что у многих полужесткокрылых в Европе в последние десятилетия меняется фенология, однако эти данные пока остаются неопубликованными (Rabitsch, 2008b, p. 320).

6.5. Изменения вольтинизма

Рассмотренная выше модель (см. раздел 1.2.4) позволила определить количество дополнительных поколений, которые будут давать беспозвоночные при потеплении

климата (Yamamura, Kiritani, 1998; Kiritani, 2006, 2007). В её базу данных было включено 28 видов полужесткокрылых (из всего около 400 видов беспозвоночных). Расчеты показывают, что при повышении температуры на 1 °С полужесткокрылые не увеличат среднее (по всем видам) количество ежегодных поколений. Однако если температура повысится на 2—3 °С, то полужесткокрылые в среднем могут давать ежегодно на одно поколение больше (Рисунок 1.3б; Yamamura, Kiritani, 1998; Kiritani, 2006, 2007). Данная модель, однако, принимает во внимание только изменение скорости развития в зависимости от температуры и не учитывает, что повышение температуры может сдвинуть на более ранние сроки появление стадии, чувствительной к индуцирующим диапаузу сигналам — например, к длине светового дня. В этом случае диапауза не будет индуцирована, по крайней мере, у части популяции, что вызовет появление дополнительного поколения, не учтённого рассматриваемой моделью (см. Musolin, Saulich, 2001).

6.6. Изменения в морфологии, физиологии и поведении

И эта категория реакций пока очень слабо представлена в исследованиях полужесткокрылых. Как было отмечено выше, все известные к настоящему времени генетические (т. е. микроэволюционные) изменения в ответ на текущее потепление климата отражают селекцию, связанную с оптимизацией времени наступления тех или иных сезонных событий (фенофаз: возобновление активности, сезонный покой и т. п.), но ни в одном случае не показано, что генетические изменения затрагивают температурные оптимумы, устойчивость к высоким температурам и т. п. (Bradshaw, Holzapfel, 2008). При этом особый интерес представляют исследования, нацеленные на выявление изменений, связанных с сезонностью, например, с контролем индукции диапаузы, скорости роста, полиморфизма. Однако чтобы выявить эти изменения, нужны очень точные исследования и сравнительный исторический материал. Попытка выявить изменения в ФПР индукции диапаузы и детерминации крыловых форм была предпринята в Японии. Т. Харада с соавторами (Harada et al., 2005) сравнили указанные ФПР у популяции водомерки *Aquarius paludum* (Gerridae) из г. Кочи, определённые в 1991 г. и повторно у той же популяции в 1999—2002 гг. Исследования показали, что через десятилетие, за которое температура в регионе постепенно повысилась приблизительно на 0,5 °С, критические пороги ФПР водомерок понизились приблизительно на 30—45 мин (Рисунок 6.3). Также, вероятно, оказалась потерянной чувствительность к сокращающейся длине дня, а именно эта чувствительность в

значительной степени влияла на ФПР индукции диапаузы и детерминации крыловых форм в 1991 г. (сдвигала критический порог на 1 ч; Harada, Numata, 1993). В повторном исследовании личинки *A. paludum* уже не реагировали на фактор постепенности изменения длины дня — возможно, из-за того, что они росли быстрее в более тёплых условиях (Harada et al., 2005). Критические пороги реакций, полученные в экспериментах 1999—2002 гг., соответствовали более поздней индукции диапаузы и определяли бóльшую долю полнокрылых особей (что должно давать преимущества во всех трёх поколениях водомерки при колонизации новых водоёмов в случае их высыхания и при перелётах к местам зимовки). Авторы непосредственно увязывают полученные данные с потеплением климата, однако представленные результаты требуют дополнительной проверки.

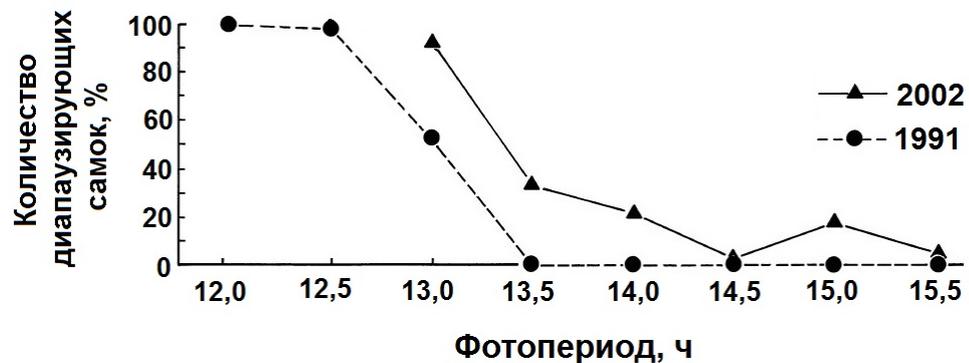


Рисунок 6.3. Изменение фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Aquarius paludum* с 1991 по 2002 г. при постоянной длине дня (указана по горизонтальной оси) и температуре 20 °C в г. Кочи (Япония, 33,0° с. ш.) (по: Harada et al., 2005).

Вероятно, существует только одно исследование, показавшее влияние потепления климата на морфологические параметры полужесткокрылых (Рисунок 6.4). В этом исследовании сравнивали размер имаго (точнее, ширину пронотума) самок, собранных в 1980-х гг. и в 2009—2010 гг. Оказалось, что за этот период самки *O. albidipennis* (Anthocoridae) стали мельче: $0,62 \pm 0,01$ мм против $0,68 \pm 0,01$ мм (Тьюки HSD тест, $P < 0,0001$). Когда полученные данные проанализировали с учётом сезонного фактора (поделив все сбора на четыре сезона), то оказалось, что указанная разница в размере проявилась только в самые жаркие сезоны (летом и осенью) — именно тогда, когда наиболее сильно проявилось и потепление климата в регионе (Рисунок 6.4; Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013).

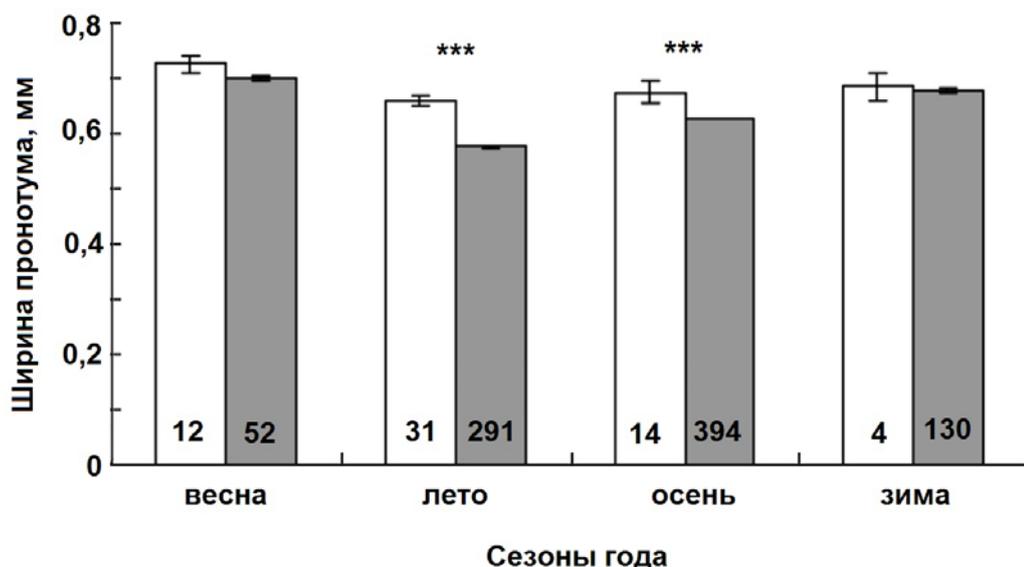


Рисунок 6.4. Сезонные изменения ширины пронотума самок *Orius albidipennis* в Израиле в 1980-е гг. и в 2009—2010 гг. (по: Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013).

Показана средняя (\pm S.E.) ширина пронотума самок, собранных в разные сезоны и разные годы в Израиле. Обозначения: белые столбцы — сборы 1980-х гг., серые столбцы — сборы 2009—2010 гг. Результаты статистического текста: ***, $P < 0,001$. Размер выборки указан над горизонтальной осью.

Поведенческие реакции полужесткокрылых на потепление климата пока тоже ограничены лишь одним примером. В конце 1990-х гг. в г. Модена ($44,6^\circ$ с. ш.) и других городах Италии было отмечено, что летом в периоды особенно жаркой погоды имаго *Arocatus melanocephalus* (Lygaeidae) начали демонстрировать необычное поведение — массово заходить и создавать агрегации в домах, чего до 1998 г. не наблюдали (Maistrello et al., 2006). Эта тенденция усилилась в начале 2000-х гг. (Рисунок 6.5) и происходила на фоне ярко выраженного в регионе повышения температуры приблизительно с 1980 г., которое усилилось с 1999 г. Так, средне-летняя температура в Модене в 2003 г. была $28,6^\circ\text{C}$, тогда как средне-летняя температура за 1860—2002 гг. составила только $23,4 \pm 0,9^\circ\text{C}$. Также резко увеличилось и количество экстремально жарких дней (с суточным максимумом выше 30°C): оно выросло в среднем с 26 дней в году за 1860—2002 гг. до 78 дней в год в 2003 г. Анализ данных за период 1975—2004 гг. показал, что интенсивность (массовость) инфекаций *A. melanocephalus* была значимо и позитивно скоррелирована со средними температурами как за весенне-летние месяцы (апрель, май, июнь, август), так и за более длительные периоды (весна, лето, осень, весь год; Рисунок 6.5; Maistrello et al., 2006). Высказано предположение, что сезонный цикл вида включает летнюю диапаузу

(эстивацию), но летние температуры в последние несколько лет были настолько высокими, что для эстивации *A. melanocephalus* не выбирал привычные микростанции под листьями или в расщелинах коры платана, а был вынужден искать более прохладные микростанции внутри построек человека.

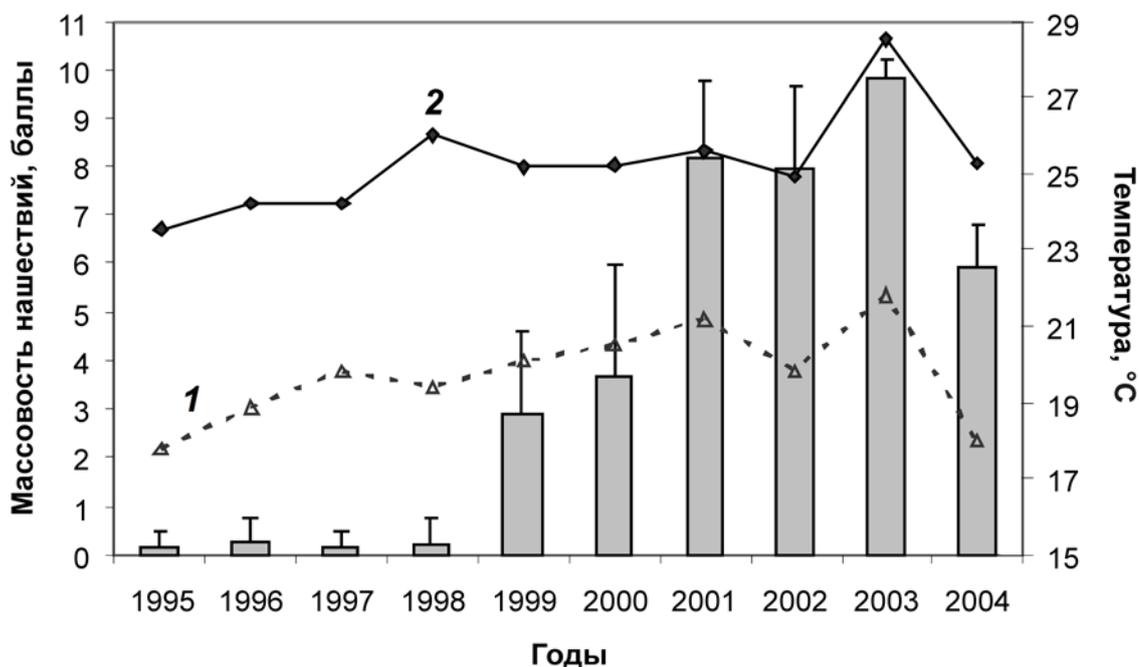


Рисунок 6.5. Влияние температуры на массовость нашествий *Arocatus melanocephalus* в городские постройки в г. Модена (Италия, 44,6° с. ш.) (по: Maistrello et al., 2006).

Гистограмма — массовость нашествий (средний балл ± S.D.; n = 45) в 1995—2004 гг. (ось слева). Приведены также средние температуры мая (1, пунктир) и лета (2, июнь—август, сплошная линия), ось справа.

6.7. Изменения во взаимоотношениях с другими видами в сообществе

Интересное сравнительно-историческое исследование было недавно проведено в Израиле. В него было включено более 4300 экземпляров нескольких видов хищных клопов рода *Orius* (Anthocoridae), собранных на протяжении 70 лет (Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013). Оказалось, что относительное обилие некоторых видов значительно и принципиально изменилось за этот сравнительно небольшой исторический период. Так, встречаемость хорошо адаптированного к условиям пустыни *Orius laevigatus* среди всех видов этого рода снизилась с 50—60 % в 1940—1999 гг. до 4—6 % в 2001—2010 гг. (Рисунок 6.6). Вместе с тем встречаемость другого вида — *O. albidipennis*, — наоборот, возросла с 1—9 % в 1940—1979 гг. до 62—65 % в 2001—2010 гг. Обилие

других видов рода *Orius* (например, *O. niger*) не демонстрировало явных и однозначных трендов. Всё это происходило на фоне отчетливого и достаточно резкого потепления в Израиле: 0,5—2,1 °C с 1980 по 2010 гг. (Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013).

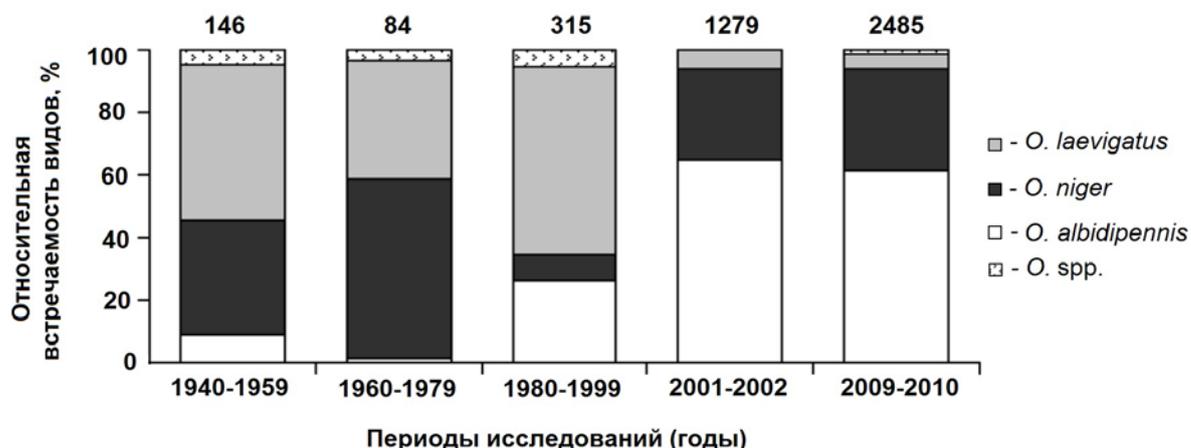


Рисунок 6.6. Исторические изменения относительной встречаемости видов рода *Orius* в Израиле в 1980—2010 гг. (по: Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013).

По данным коллекций и специальных сборов показана относительная встречаемость разных видов, собранных в Израиле (все виды рода *Orius* за указанный период приняты за 100 %). Размер выборки указан над столбцами.

В полевом имитационном эксперименте в Великобритании было показано, что зимнее потепление и/или летние избыточные или недостаточные осадки могут вызвать не только прямые или опосредованные (через состояние растения) изменения численности полужесткокрылых, но и изменения в структуре сообществ. В разных вариантах эксперимента, т. е. при разном сочетании внешних факторов, наблюдали разный видовой состав клопов (Roth, Masters, 2000).

В ещё одном исследовании сделана попытка определить, как изменение климата повлияет на сопряжённость фенологии вредителя (щитника *Scotinophara lurida*; Pentatomidae) и кормового растения (культивируемого риса) в Южной Корее (Lee et al., 2016). Корейский полуостров относится к тем регионам, где ожидается локальное более быстрое и значительное потепление по сравнению со среднемировыми прогнозами (IPCC, 2007), поэтому исследовали сценарий, предусматривающий существенное повышение среднегодовой температуры с 2000 по 2090 гг. — на 5,1 °C. Используемая модель показывает, что повышение температуры будет стимулировать более раннее постдиапаузное развитие имаго щитника и сдвиг фенофазы весеннего заселения полей составит почти 30 дней к 2090 г. Однако

совершенно другая ситуация будет с фенологией риса. Более ранние исследования и модели показали, что фенология риса на разных стадиях его развития (от вегетации до созревания) находится под ограничительным влиянием как низких, так и высоких температур, и для определения дат высаживания всех трёх ежегодных поколений риса в регионе необходимо использовать сложный алгоритм, который будет учитывать все существующие температурные ограничения. В результате модель показывает, что со временем и с усилением потепления в регионе оптимальные даты высаживания риса будут отодвигаться не на более ранние, как можно было бы предположить, а на более поздние сроки, и в итоге асинхронность в фенологии фитофага и кормового растения будет только возрастать (Lee et al., 2016). К сожалению, создается впечатление, что если контроль роста, развития и фенологии риса изучены хорошо, то влияние температуры и других экологических факторов на развитие и фенологию *S. lurida* учтены неполно, что ставит под сомнение точность модели и надежность полученных на её основе прогнозов.

Другой подход был использован в исследовании, проведенном в Австралии. Качественный и количественный состав фауны Hemiptera, являющихся фитофагами-консортиями акации *Acacia falcata*, определяли в четырёх точках вдоль протяженного широтного градиента (от 35° 53' ю. ш. до 25° 45' ю. ш., всего 1150 км), полагая, что изменения численности и состава фауны вдоль географического градиента могут отражать потенциальные изменения в составе сообщества при будущем потеплении климата. Однако никакого устойчивого тренда численности по группам питания зафиксировано не было. Всего было зарегистрировано 98 видов (83 из Homoptera и 15 из Heteroptera). Общее количество видов оказалось значительно ниже в одной точке в умеренной зоне по сравнению с тремя более "тропическими" точками, среди которых разницы уже не было. Высказано предположение, что в краткосрочной перспективе потепление климата не вызовет значительных изменений в количестве Hemiptera в консорции акации. При дальнейшем и более значительном изменении климата следует ожидать увеличения видового разнообразия консорции за счёт миграции видов (изменения их ареалов) в ответ на смещение климатических зон. В долгосрочной перспективе возможны более существенные изменения состава сообщества фитофагов, что связано с относительно высокой пропорцией редких видов полужесткокрылых, особо чувствительных к изменению температуры и видовому составу растений-хозяев (Andrew, Hughes, 2005b). Сравнение с аналогичным исследованием фитофагов-жесткокрылых показало, что Hemiptera в целом, вероятно, смогут легче адаптироваться к изменению климата (Andrew, Hughes, 2004, 2005b).

6.8. Комплексное влияние потепления климата на полужесткокрылых

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; Hickling et al., 2006; Deutsch et al., 2008; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б). Даже в пределах одного вида или популяции реакции будут различаться между разными параметрами и в разные сезоны (Таблица 6.1). 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 (см. Главу 7). 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.

Таблица 6.1. Ожидаемые реакции насекомых в условиях дальнейшего потепления климата (по: Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б).

Категории реакций	Сценарии потепления климата	
	Незначительное потепление (<2 °С)	Значительное потепление (>2 °С)
Ареалы	Изменяются у некоторых видов, особенно тех, которые способны летать на дальние дистанции или связаны с синантропными местообитаниями или декоративными растениями	Изменяются у многих видов
Численность	Изменится у поливольтинных видов с пластичными сезонными циклами	Изменится в зависимости от реакции сообщества
Фенология	Незначительный или умеренный сдвиг фенологии в начале вегетативного сезона на более ранние сроки	Значительные сдвиги фенологии в начале вегетативного сезона на более ранние сроки и умеренные сдвиги в конце сезона – на более поздние сроки
Вольтинизм	Дополнительная генерация у некоторых поливольтинных видов с пластичными сезонными циклами	Дополнительные одна или более генерации у некоторых поливольтинных и моновольтинных видов с пластичными сезонными циклами (с факультативной диапаузой)
Морфология, физиология и поведение	Слабые или трудно поддающиеся выявлению изменения	Заметные изменения (например, параметров фотопериодической реакции)
Структура сообщества	Незначительные изменения	Увеличение обилия видов, значительные изменения

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

7.1. Введение

Разнообразие и масштаб реакций насекомых в целом и полужесткокрылых в частности на изменение климата рассмотрены в Главах 1 и 6. Ниже приведены результаты многолетнего мониторинга и большой серии полевых и лабораторных экспериментов, целью которых было определение реакции широко распространённого настоящего щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) на изменение климата в центральной Японии.

7.2. Род *Nezara* в Японии

В Японии распространены два вида рода *Nezara* Amyot et Serville: незара восточная *Nezara antennata* Scott и незара зелёная *Nezara viridula* (L.) (Рисунок 7.1; Tomokuni et al., 2003). Ещё один из упоминаемых в литературе по этому региону видов рода — *Nezara ictérica* Horváth — вероятно, является формой *N. antennata* (Rider, 2006a) или *N. viridula* (Ferrari et al., 2010). Считается, что род *Nezara* имеет африканское происхождение (Freeman, 1940; Hokkanen, 1986; Kavar et al., 2006; Esquivel et al., 2017).

Nezara antennata известна только в Азии (Hokkanen, 1986; Rider, 2006). В Японии этот вид распространён широко, и его ареал охватывает о-ва Окинава, Кюсю, Сикоку, Хонсю и Хоккайдо (Рисунок 7.2; Tomokuni et al., 2003; Rider, 2006; Ferrari et al., 2010).

Nezara viridula имеет обширный и постоянно расширяющийся ареал. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что этот вид возник в Эфиопском регионе Африки (Hokkanen, 1986; Jones, 1988; Kavar et al., 2006) и расселился сначала в Азию и сравнительно недавно — в Европу и Северную и Южную Америку (Kavar et al., 2006; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017). Сейчас он широко распространён в тропических и субтропических регионах Евразии, Африки, Австралии, Северной и Южной Америк (Yukawa, Kiritani, 1965; Todd, 1989;

McPherson, McPherson, 2000; Panizzi et al., 2000; Musolin, 2007; Ferrari et al., 2010; Esquivel et al., 2017). Центральная часть Японии лежит на северной границе ареала *N. viridula* в Азии (Рисунок 7.2). Этот вид известен в южной части Японии (о-ва Окинава, Кюсю, Сикоку, южная часть Хонсю) с середины XIX в., хотя, вероятно, был распространён там и ранее (Ohno, Kiritani, 1960; Yukawa, Kiritani, 1965; Tomokuni et al., 2003). Таким образом, в Японии *N. viridula* распространена в южной части ареала *N. antennata* (Рисунок 7.2; Kiritani et al., 1963; Musolin, 2007, 2012; Tougou et al., 2009).

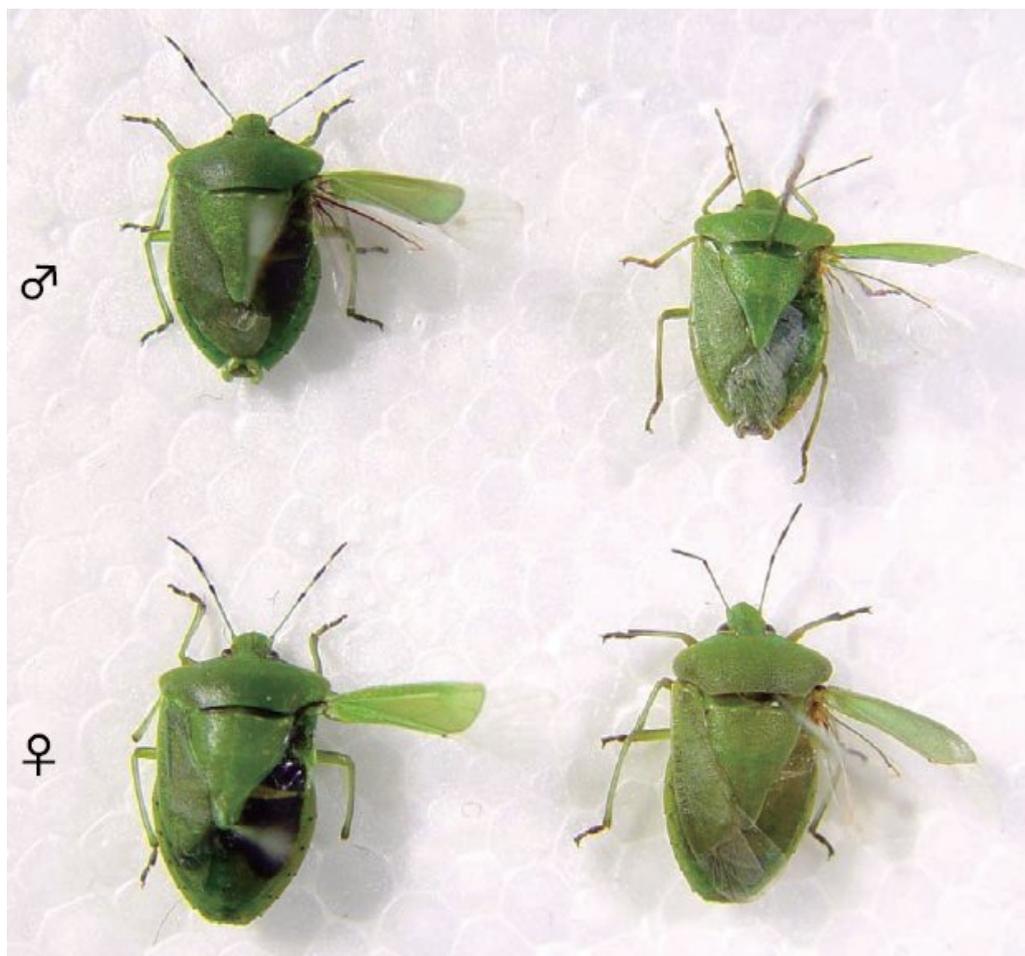


Рисунок 7.1. *Nezara antennata* (слева) и *Nezara viridula* (справа) (по: Ohno, Nakamura, 2007).

Оба вида, но особенно *N. viridula*, являются широкими полифагами, питающимися более чем 150 видами из более чем 30 семейств растений (Todd, 1989; Esquivel et al., 2017) и известны как серьёзные вредители сельского хозяйства, повреждающие сою, рис, томаты, кукурузу, хлопчатник и многие другие культуры (Todd, 1989; McPherson, McPherson, 2000; Panizzi et al., 2000; Esquivel et al., 2017).

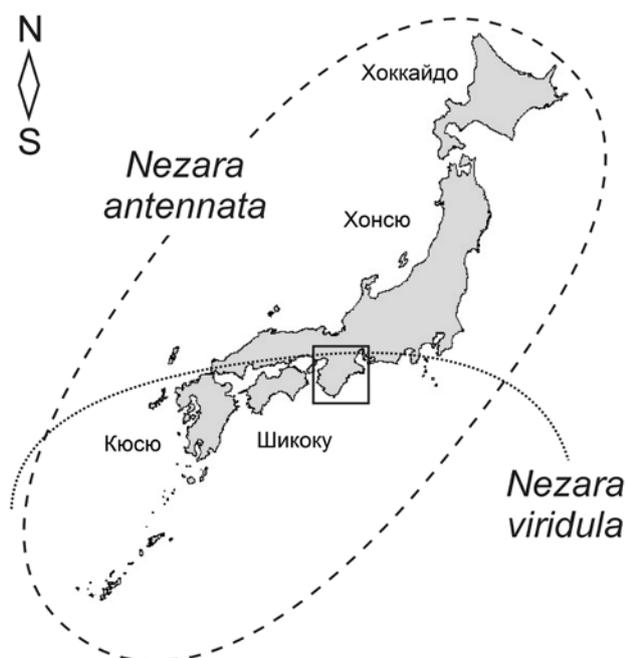


Рисунок 7.2. Абрис современных ареалов *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в Японии (по: Tougou et al., 2009).

В пределах своих ареалов оба вида занимают сходные экологические ниши. В зоне перекрытия ареалов они существуют симпатрически, имеют смешанные популяции. В природе нередко отмечали спаривания между двумя этими видами, однако отложенные яйца оказывались неоплодотворёнными (Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971; Kon et al., 1994; Yukawa et al., 2007; собственные наблюдения). Известно, что в зоне симпатрического распространения *N. viridula* нередко может практически полностью вытеснить *N. antennata* всего за несколько лет (Sameshima, 1960; Kiritani et al., 1963; Musolin, 2007; Yukawa et al., 2007, 2009; Tougou et al., 2009). Так, на юго-востоке о. Кюсю доля *N. viridula* выросла с 10 % в 1951 г. до 70 % в 1959 г. (Sameshima, 1960) и до 100 % к началу 1970-х гг. (Kiritani, 1971; Musolin, 2007). Аналогичную ситуацию наблюдали и в префектуре Вакаяма (Рисунок 7.3; Kiritani et al., 1963; Kiritani, Hokyō, 1970; Musolin, 2007). Такое вытеснение *N. antennata* более «агрессивным» видом *N. viridula* возможно в силу нескольких причин. Во-первых, *N. viridula* даёт 3—4 поколения в год, тогда как *N. antennata* — только 2 поколения, облигатно формируя летнюю имагинальную диапаузу в первом поколении (см. Главу 5), и имаго этого вида не приступают к репродукции до второй половины лета, тогда как имаго *N. viridula* репродуктивно активны всё лето (Noda, 1984; Numata, Nakamura, 2002; Musolin, 2007; см. раздел 5.5.1). Во-вторых, *N. viridula* в 2—3 раза более плодовита, чем *N. antennata* (Kiritani, Hokyō, 197). В-третьих,

такому вытеснению одного вида другим в 1960-х гг. способствовало активное введение в сельскохозяйственное производство ранних сортов риса. Имаго первого поколения *N. viridula* активно использовали этот рис как пищевой ресурс, тогда как имаго *N. antennata* окрылялись в сезоне позднее и не могли его использовать (Kiritani et al., 1963; Musolin, 2007). В-четвертых, важную роль в этом процессе играло межвидовое скрещивание. Самцы *N. viridula* окрылялись и были готовы к спариванию раньше в сезоне. Спаривание у особей рода *Nezara* занимает до 3 суток (Musolin, 2012). Там, где *N. viridula* численно доминировала, большинство самок *N. antennata* имели лишь ограниченные возможности спариваться с самцами своего вида, и межвидовое спаривание становилось важным фактором вытеснения менее многочисленного вида более многочисленным (Kiritani et al., 1963; Yukawa et al., 2009). С другой стороны, считается, что *N. viridula* менее успешно и с более высокой смертностью переживает зимы, особенно суровые и холодные (Kiritani et al., 1963). В некоторых случаях при изменении комплекса перечисленных выше условий *N. antennata* способна восстановить как свою численность, так и локальное доминирование в зоне симпатрического распространения (Yukawa et al., 2007).

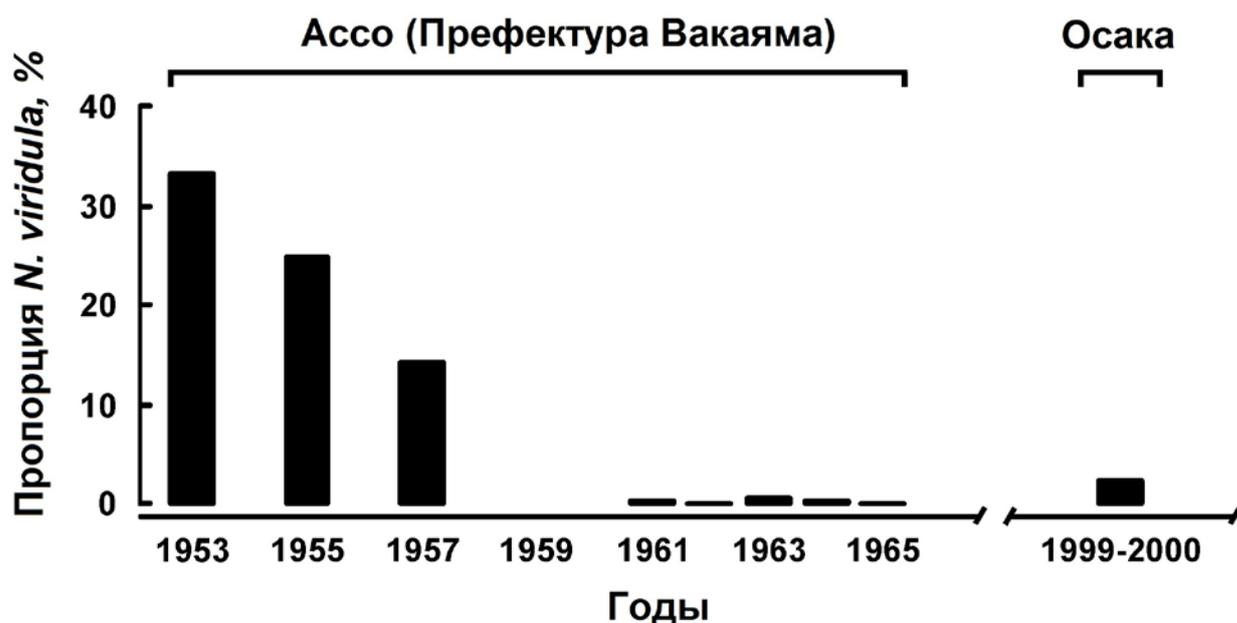


Рисунок 7.3. Состав смешанных популяций *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии (по: Musolin, 2007).

Приведена пропорция *N. antennata* в общем количестве собранных *N. antennata* и *N. viridula* (данные из: Kiritani et al., 1963; Kiritani, Hokuo, 1970 для Ассо и Musolin, 2007 — для Осака). $n = 4-7$ (Ассо, 1953—1957 гг.), $n = 1038-8856$ (Ассо, 1961—1965 гг.) и $n = 44$ (Осака, 1999—2000 гг.).

7.3. Сезонное развитие *Nezara viridula* и *N. antennata* в центральной Японии

Nezara viridula — поливольтинный вид, и в условиях тёплого умеренного климата центральной Японии она развивается обычно в трёх поколениях за год, хотя часть популяции может, вероятно, давать и частичное четвертое поколение (Рисунок 7.4; Kiritani, Hoko, 1962; Kiritani et al., 1963; 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 (см. Главу 4). Спаривание начинается в апреле, а откладка яиц — в апреле—мае (Kiritani et al., 1963; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010; Musolin, 2012). Имаго первого поколения появляются в июле и вскоре дают начало второму поколению, имаго которого появляются во второй половине августа. Имаго третьего поколения окрыляются в конце сентября, и большинство из них формирует диапаузу (Kiritani et al., 1963). Лишь немногие имаго, окрылившиеся в сентябре, приступают к репродукции. Их потомство в большинстве случаев обречено на гибель, т. к. личинки не успевают завершить развитие и подготовиться к зимовке (Musolin, Numata, 2003b; Musolin, 2007).

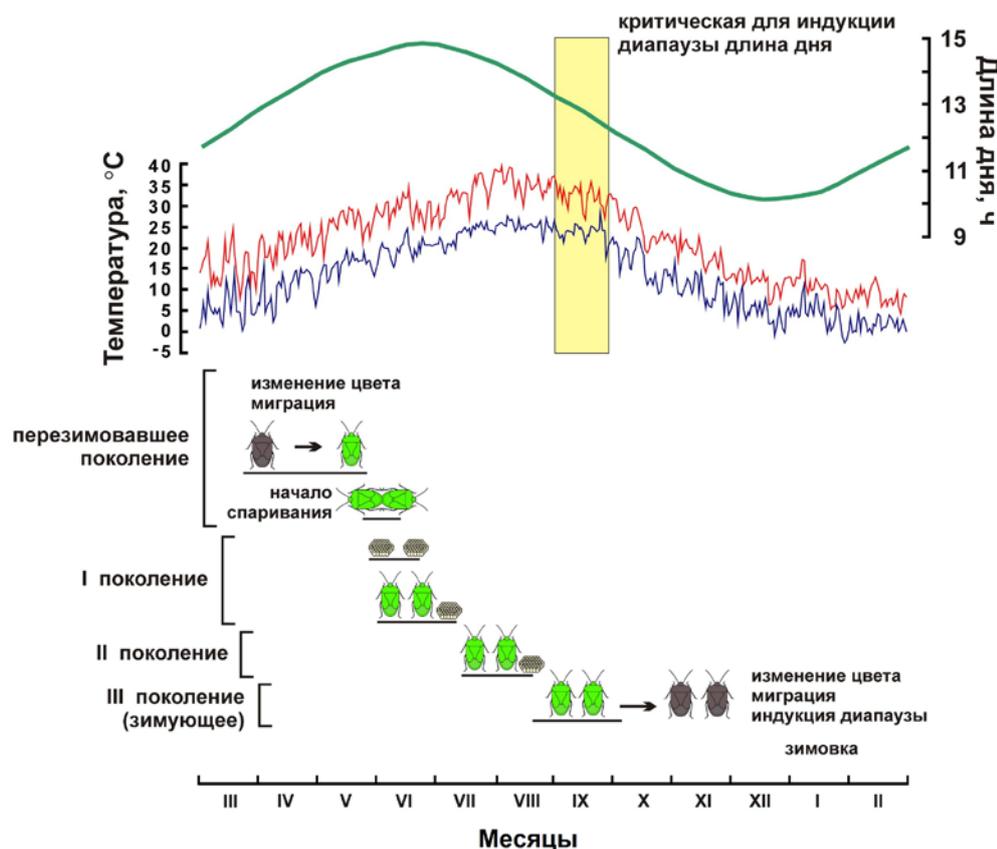


Рисунок 7.4. Сезонный цикл *Nezara viridula* в центральной Японии.

Nezara antennata в центральной Японии развивается только в двух поколениях за год (см. Рисунок 5.16). Как было показано в лабораторных экспериментах (Noda, 1984), выращенные в длинном дне имаго не приступают сразу к яйцекладке, а формируют летнюю диапаузу: преовипозиционный период у самок в таких условиях составляет более 40 дней при 25 °С против около 20 дней у самок, которые в день окрыления были перенесены из длиннодневных в короткодневные условия. Таким образом, этот вид демонстрирует короткодневную ФПР индукции летней имагинальной диапаузы. Индукция эстивации в середине лета, проявляющаяся в задержке яйцекладки, была показана и в полевом эксперименте (D.L. Musolin, K. Takeda, неопубликованные данные). При этом эстивирующие имаго не меняют цвет тела с зеленого на коричневый (во время зимовки имаго этого вида меняют окраску, как и *N. viridula*; см. Главу 4). После завершения эстивации имаго приступают к репродукции и дают начало второму поколению, которое в условиях короткого дня формирует зимнюю имагинальную диапаузу (Numata, Nakamura, 2002).

7.4. Реакция *Nezara viridula* на изменение климата: смещение северной границы ареала и его причины

В 1961—1962 гг. было проведено широкомасштабное полевое обследование в центральном районе о-ва Хонсю, где оба вида распространены симпатрически. Результаты обследования показали, что северная граница ареала *N. viridula* в центральной Японии проходит по префектуре Вакаяма (примерно 34,1° с. ш.; Рисунок 7.5). 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 °С 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; Kiritani, Hokyō, 1970; Musolin, 2012).

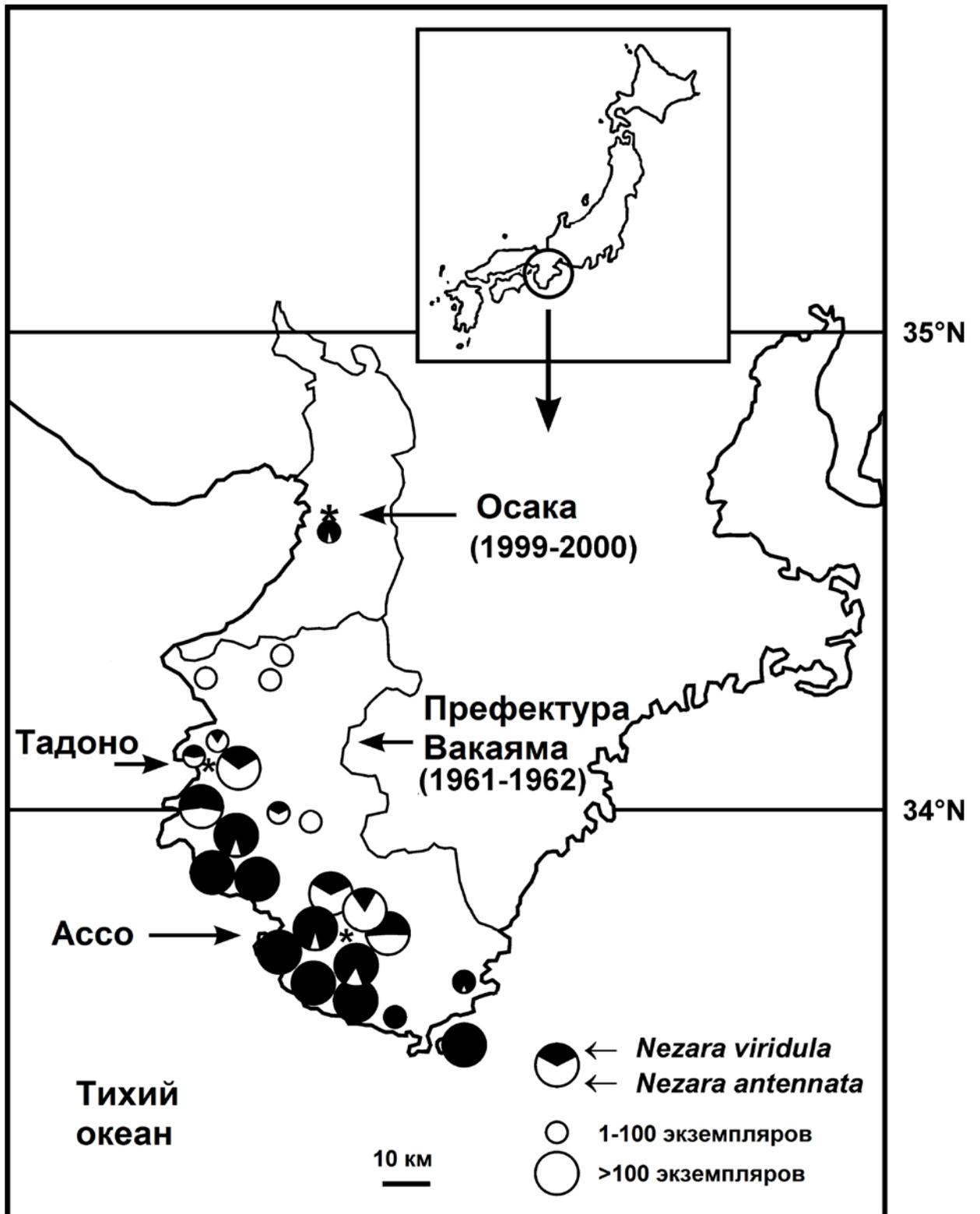


Рисунок 7.5. Распространение и относительная встречаемость *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии в 1961—1962 гг. и в Осаке в 1999—2000 гг. (по: Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971; Musolin, Numata, 2003b; Musolin, 2007).

Обозначения на врезке.

Как было указано выше (раздел 7.3), в зоне симпатрического распространения *N. viridula* способна вытеснить *N. antennata* в течение всего нескольких лет (Sameshima, 1960; Kiritani et al., 1963; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017).

При изучении изменения климата было высказано предположение о том, что *N. viridula* может реагировать на повышение температуры расширением на север своего ареала (Mochida, 1991). И действительно, сборы в 1999—2000 гг. в районе Осаки (34,7° с. ш., 135,5° в. д.), расположенной примерно на 70 км севернее определённой в 1960-х гг. северной границы ареала вида, показали, что к этому периоду *N. viridula* не только достигла Осаки, но уже и численно доминировала там по отношению к *N. antennata* (Рисунок 7.5; Musolin, Numata, 2003b; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017). Ряд полевых находок *N. viridula* в пределах этих 70 км между префектурой Вакаяма и Осакой в 1980—1990-е гг. свидетельствует о том, что продвижение границы ареала было постепенным (Musolin, 2007, 2012).

Чем могло быть обусловлено продвижение *N. viridula* севернее прежней северной границы ареала? Известно, что несколько абиотических и биотических факторов могут ограничивать ареалы насекомых (Uvarov, 1931; Cammell, Night, 1992; Саулич, 1999). Среди основных факторов — климатические (в первую очередь — температурные) условия, наличие пищи и подходящих местообитаний (станций).

В случае с *N. viridula* наличие пищи вряд ли является ограничивающим фактором, т. к. этот щитник, хотя и предпочитает бобовые другим семействам растений, но всё же является широким полифагом, питаясь как на одно-, так и двудольных растениях (Oho, Kiritani, 1960; Todd, 1989; McPherson, McPherson, 2000; Panizzi et al., 2000; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017). Способность питаться на разнообразных диких и сельскохозяйственных видах растений, а, следовательно, и заселять разнообразные микростации, делает маловероятной ситуацию, при которой ареал *N. viridula* был бы ограничен отсутствием подходящих местообитаний.

Сумма эффективных температур также не может ограничивать ареал *N. viridula* с севера в данном случае, поскольку даже рядом с северной границей ареала (например, в префектуре Вакаяма и в Осаке, как будет показано ниже) вид развивается не в одном, а в двух или даже трёх поколениях в год (Kiritani et al., 1963; Musolin, Numata, 2003a,b; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017). Аналогичная ситуация, при которой виды развивались поливольтинно на северной границе своего ареала, известна для *Orius strigicollis* (Anthocoridae) и *Eccritotarsus catarinensis* (Miridae) (Musolin et al., 2004; Coetzee et al., 2007; Мусолин, Саулич, 2011), хотя большинство потенциально поливольтинных видов полужесткокрылых и других

насекомых моновольтинны (или даже семивольтинны) у северной (или южной — в Южном полушарии) границы ареала (см.: Danks, 1987; Saulich, Musolin, 1996, 2017).

Определение зимней смертности имаго *N. viridula* в 16 разных местообитаниях на протяжении шести сезонов показало, что смертность имаго этого вида варьирует в широких пределах, различается между самками и самцами, зависит от мест зимовки (т. е. вида древесного растения, в кроне которого происходит зимовка), связана с размером и окраской имаго (Kiritani et al., 1962, 1966; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017). Однако температура оказалась наиболее важным фактором, влияющим на успешность зимовки. Так, только 2,5 % имаго (1,5 % самцов и 3,5 % самок) смогли пережить суровую зиму 1962/1963 гг., когда средняя температура января была только +2,9 °С, тогда как смертность была значительно ниже (35—60 %) в менее суровые зимы (Рисунок 7.6; Kiritani et al., 1966; Kiritani, 1971; Musolin, 2007, 2012). Уровень зимней смертности оказался обратно пропорциональным значению средней температуры января, и понижение температуры месяца на 1 °С вызывало повышение зимней смертности приблизительно на 15 %. Данные более поздних исследований, выполненных по другой методике и в более тёплые зимы, хорошо соответствуют описанной тенденции (Рисунок 7.6; Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017).

Дополнительно было проведено сравнение температурных условий зимовки в пределах и за пределами ареала *N. viridula*. Средняя температура января в населённом пункте Тадоно, расположенном несколькими километрами южнее северной границы ареала *N. viridula* (см. Рисунок 7.5), была ниже критического уровня +5 °С только однажды за 13 лет, предшествующих полевому обследованию (в 1962 г.), а усреднённая за весь 13-летний период (1950—1962 гг.) температура составила +6,7 °С (Рисунок 7.7б; Musolin, 2007, 2012). В Осаке, расположенной севернее и вне ареала *N. viridula* на тот период времени (см. Рисунок 7.5), средняя температура января во многие годы оказывалась ниже уровня +5 °С и усреднённая за 13-летний период температура составила +4,8 °С (Рисунок 7.7б). Эти данные подтверждают высказанную ранее гипотезу о критической важности уровня +5 °С как средней температуры января: в начале 1960-х гг. *N. viridula* была распространена в Тадоно, где зимы были теплее, но отсутствовала в Осаке, где средняя температура января была обычно ниже +5 °С.

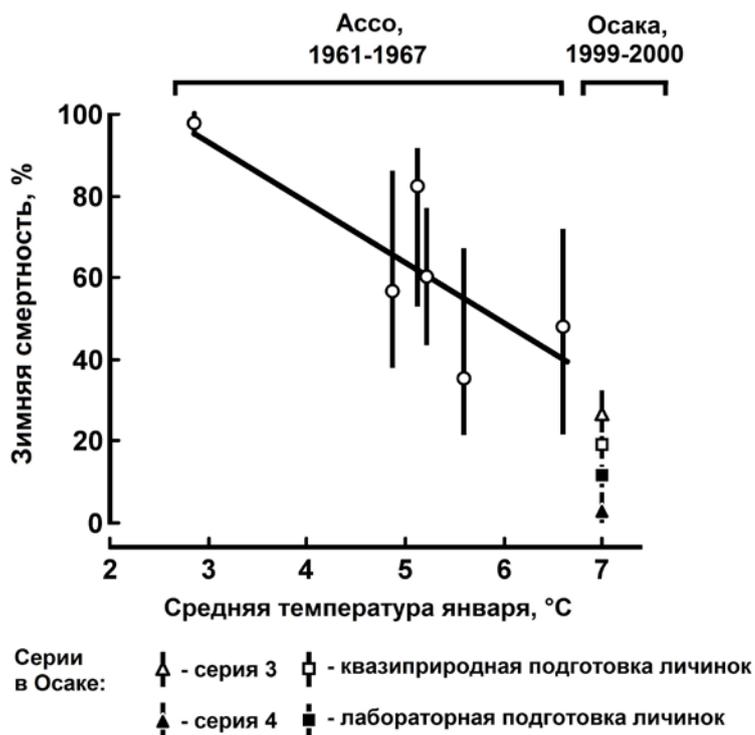


Рисунок 7.6. Зимняя смертность имаго *Nezara viridula* в квазиприродных условиях (результаты нескольких экспериментов; по: Musolin, 2007).

Данные по Ассо: приведены средние значения и разброс (в разных типах зимних микростаций); $n = 284—1197$ в каждую зиму (данные из: Kiritani et al., 1966 и Kiritani, 1971); линия тренда линейной регрессии относится к средним данным ($F_{1,5} = 6,81$, $P = 0,06$). Данные по Осаке: приведены средние значения (все имаго) и разброс (самки и самцы); $n = 23—50$ в одной когорте (данные из: серии 3 и 4 — Musolin, Numata, 2003b, серии с подготовкой личинок — Musolin, Numata, 2004). В некоторых случаях (Kiritani et al., 1966) определяли смертность только за время зимовки непосредственно на месте зимовки в дикой природе, тогда как в других условиях (Musolin, Numata, 2003b, 2004) учитывали также смертность во время подготовки к зимовке и содержали имаго в контейнерах, т. е. имаго имели защиту от хищников в паразитов. Данные по температуре: для Ассо — усреднённые данные для экспериментальной станции (Kiritani et al., 1966) и двух ближайших метеостанций (Tanabe и Ichikano; Central Meteorological Observatory, 1953—1964, 1965; Japan Meteorological Agency 1968a,b); для Осаки — средняя температура января на метеостанции Осаки (National Astronomical Observatory, 2001).

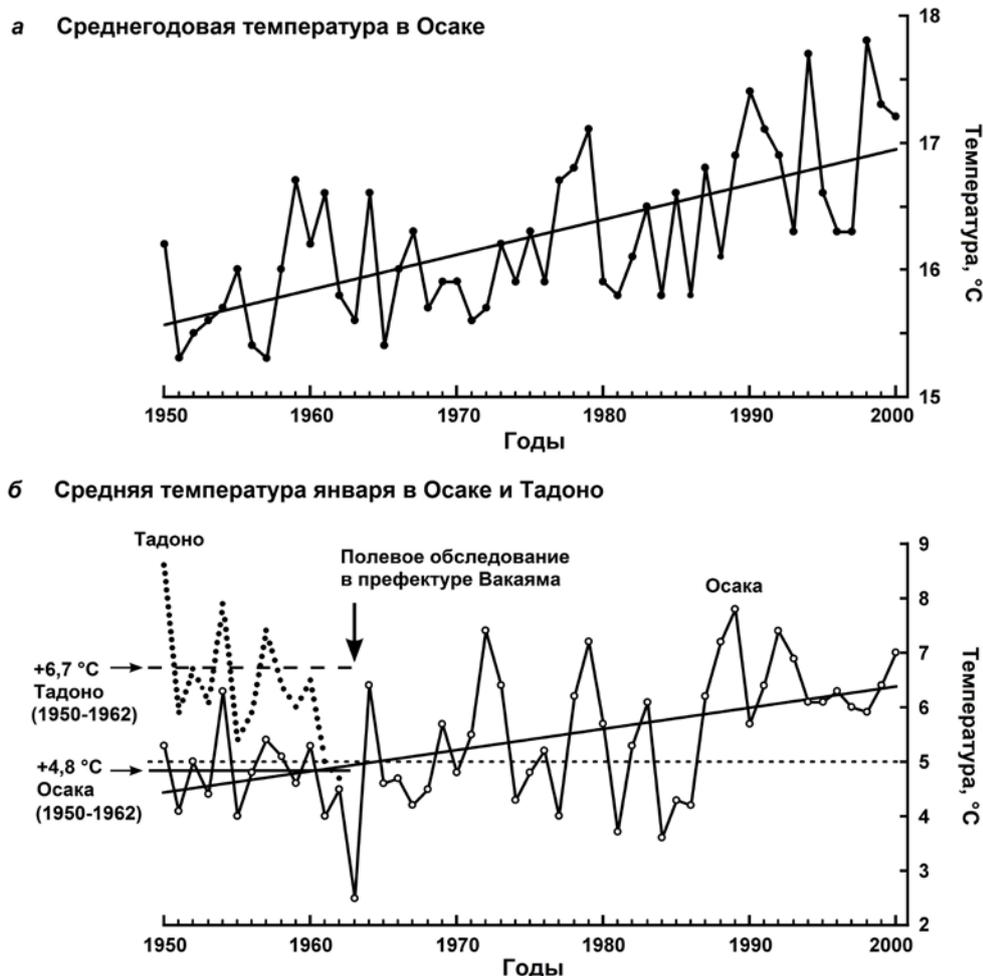


Рисунок 7.7. Динамика температуры воздуха в Тадоно (Tadono) (1950—1962 гг.; находился в пределах ареала *Nezara viridula* на момент проведения первого полевого исследования северной границы ареала в центральной Японии, проведённого в 1961—1962 гг.) и в Осаке (1950—2000 гг.) (данные из: Central Meteorological Observatory, 1950, 1953—1964, 1955, 1960, 1965; Japan Meteorological Agency, 1969; National Astronomical Observatory, 2001) (по: Musolin, 2007).

а, среднегодовая температура в Осаке; **б**, средняя температура января в Осаке и Тадоно. Графики по температуре в Осаке сопровождаются линиями линейного тренда со следующими характеристиками (ANOVA): $F_{1,50} = 37,88$, $P < 0,01$ (**а**, среднегодовая температура); $F_{1,50} = 16,09$, $P < 0,01$ (**б**, средняя температура января). Дополнительные линии: средние температуры в Тадоно и Осаке за 13 лет (1950—1962 гг.), предшествующих первому полевному исследованию северной границы ареала в центральной Японии; температура $+5^{\circ}\text{C}$, считающаяся критической для выживания *N. viridula* зимой (Kiritani et al., 1963).

Как было отмечено выше, за последние 50 лет температура в регионе повысилась, то же самое наблюдалось и в Осаке. Среднегодовая температура (Рисунок 7.7а) и средняя температура января (Рисунок 7.7б) были в Осаке в 1990-х гг. на 1—2 °C выше по сравнению с 1950-ми гг. Более того, с 1987 по 2000 г.

средняя температура января в Осаке ни разу не опустилась ниже уровня +5 °С. В целом, сравнение зимней температуры в Осаке за весь рассматриваемый период с температурой в Тадоно за десятилетие, предшествующее полевым обследованием (и таким образом, предположительно, оказавшей влияние на формирование границы ареала того времени), показало, что на протяжении десятилетий 1950-х и 1960-х гг. температура в Осаке была ниже, чем в Тадоно, но к 1990-м гг. она стала сравнимой или даже превысила уровень Тадоно 1950-х гг. (Рисунок 7.7б). Динамика минимальных температур демонстрировала тот же тренд (Musolin, 2007).

Приведённые исторические климатические данные свидетельствуют о том, что зимние температуры были выше — следовательно, и условия зимовки для *N. viridula* были более благоприятными в Осаке в 1990-х гг. по сравнению с условиями в пределах ареала вида в 1950—1960-х гг. Потепление климата, вероятно, оказалось важным условием, позволившим этому широкому полифагу, способному к дальним миграциям, расширить северную границу ареала к северу и достичь Осаки.

Однако единичных находок особей определенного вида недостаточно для того, чтобы определить границу его ареала и судить о её динамике даже на региональном уровне. В связи с этим 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. (Kiritani et al., 1963). Для этого было обследовано шесть префектур в центральной Японии (Вакаяма и ближайшие к ней префектуры, расположенные от неё на север и северо-восток) — преимущественно прибрежные районы, подножия гор и холмов (Приложение 2; Fujisaki et al., 2009; Tougou et al., 2009; Musolin, 2012).

Наличие хотя бы одного из видов рода *Nezara* было зафиксировано в 50 точках во всех шести префектурах. Для дальнейшего анализа были привлечены результаты обследования из трёх дополнительных точек (сборы 1999—2003 гг.; см. Рисунок 7.8; Приложение 2). В общей сложности было собрано 770 имаго и личинок старших возрастов *N. viridula* и 705 — *N. antennata*.

В трёх самых северных точках префектуры Вакаяма в начале 1960-х гг. была зафиксирована только *N. antennata* (Рисунок 7.8а). Через 45 лет *N. viridula* не только уже присутствовала в этом районе, но и численно доминировала над *N. antennata* (Рисунок 7.8б). Более того, присутствие *N. viridula* было зафиксировано ещё в двух точках, расположенных дальше от берега океана и ближе к горам, т. е. в типичном местообитании более холодоустойчивой *N. antennata* (Рисунок 7.8б).

Обследование, проведённое 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 трёх 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 девяти точек *N. viridula* была обнаружена только в одной, расположенной в 16 км от берега океана (Рисунок 7.8б).

Как было отмечено выше (разделы 1.3.1 и 6.2), 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 7.8) показало, что за последние 45 лет северная граница ареала *N. viridula* в центральной Японии значительно продвинулась к северу (Musolin, 2007, 2012; Fujisaki et al., 2009; Tougou et al., 2009). В меридианальном направлении продвижение границы ареала на север оставил примерно 85 км



Рисунок 7.8. Распространение и относительная встречаемость *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии в 1961—1962 гг. и в 1999—2007 гг. (по: Tougou et al., 2009; Мусолин, Саулич, 2014б).

а, данные первого полевого исследования северной границы ареала в центральной Японии, проведённого в 1961—1962 гг. (Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971); **б**, данные второго полевого исследования северной границы ареала в центральной Японии, проведённого в 2006—2007 гг. (Tougou et al., 2009 и Приложение 2). 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). Показаны границы и столицы шести префектур в центральной Японии.

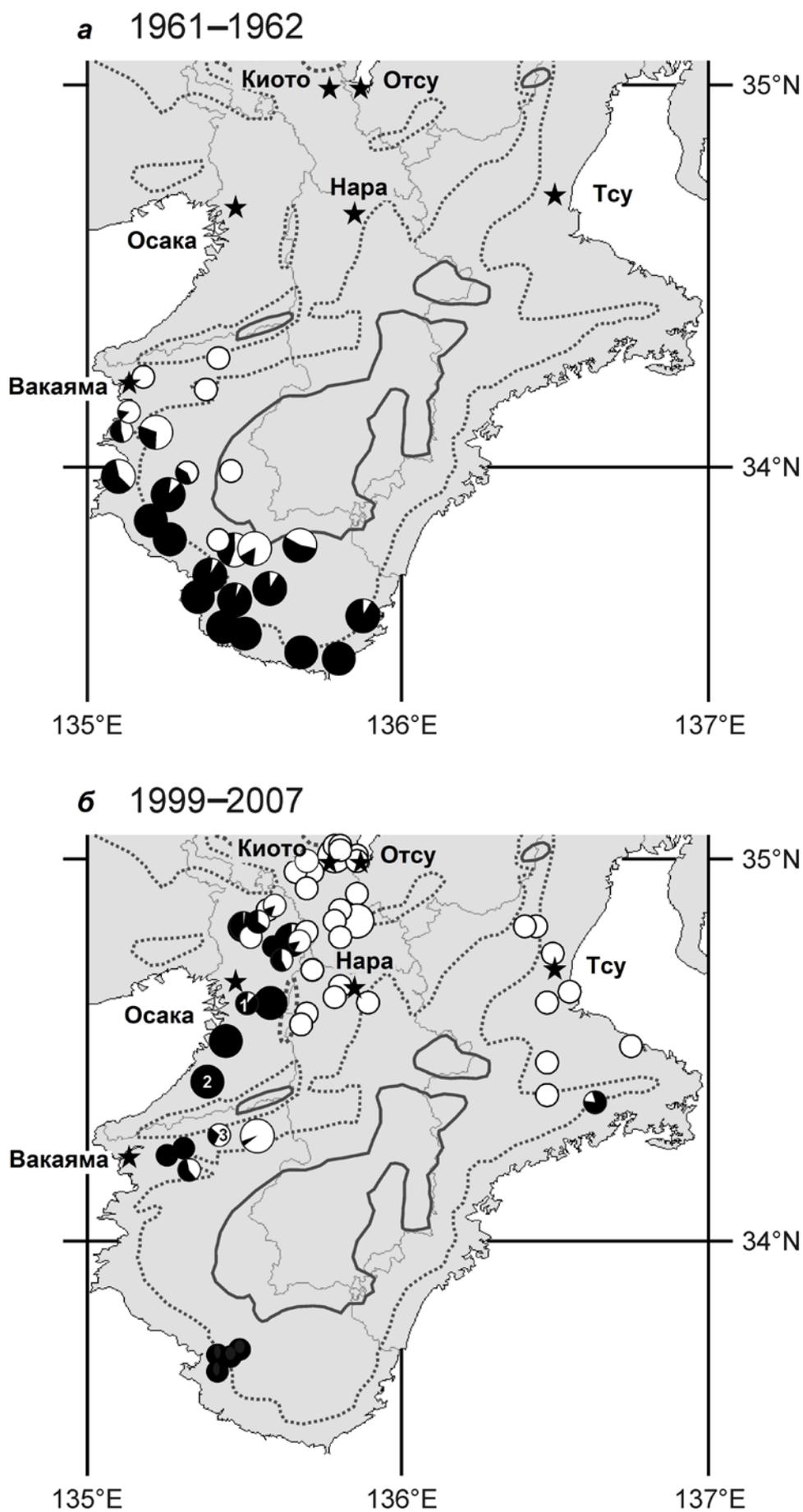


Рисунок 7.8.

за 45 лет. Таким образом, средняя скорость продвижения границы ареала составила 1,9 км в год. Сравнивать скорости изменения границ ареалов следует с осторожностью, поскольку все эти процессы и условия, их стимулирующие, всегда обладают индивидуальными особенностями (Parmesan, 2006, 2007; Мусолин, Саулич, 2011, 2012б). При этом можно отметить, что определённая выше скорость продвижения границы ареала *N. viridula* (1,9 км в год) сопоставима с полученными в других исследованиях данными. Так, аналогичный показатель составил 0,6 км в год для выборки из 99 видов птиц, чешуекрылых и травянистых растений (Parmesan, Yohe, 2003) и 0,9 км в год для выборки из 59 видов птиц фауны Великобритании (Thomas, Lennon, 1999). Кроме того, недавно было показано, что 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). Следует отметить, что в отличие от случая с *N. viridula*, в процитированных выше исследованиях так и остались неизвестными факторы, обусловившие динамику границ ареалов, хотя авторами и было высказано предположение о ведущей роли потепления климата в этих процессах.

Поскольку предварительные исследования (Kiritani et al., 1966; Musolin, Numata, 2003b; Musolin, 2007) показали, что в определении северной границы ареала ведущая роль может принадлежать температурным условиям, то в дальнейшем анализе были использованы данные по трём климатическим параметрам в столицах шести обследованных префектур за два периода (1960—1969 и 1998—2007 гг.) (Tougo et al., 2009):

(1) среднемесячная температура в осенне-весенний период (с октября по март) (Рисунок 7.9);

(2) среднее количество дней в январе—феврале со среднесуточной температурой +5 °С («холодных дней») (Рисунок 7.10а);

(3) средний абсолютный годичный минимум температуры (Рисунок 7.10б).

Анализ всех трёх климатических параметров показал, что условия зимовки *N. viridula* стали значительно мягче в центральной Японии за последние десятилетия. Так, среднемесячная температура, зафиксированная в январе—феврале на пяти из шести метеостанций, была на 1,03—1,91 °С выше в 1998—2007 гг., чем в 1960—1969 гг. (Рисунок 7.9; исключением была только метеостанция в Отсу, для которой были доступны данные только за более поздний период и, таким образом, промежуток между сравниваемыми периодами был значительно меньше —

18 вместо 38 лет). В 1960-х гг. средняя температура самого холодного месяца превышала критический уровень в $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ только в г. Вакаяма, а через 40 лет — уже и в Осаке и Тсу и вплотную приблизилась к этому уровню в Киото ($+4,81\text{ }^{\circ}\text{C}$).

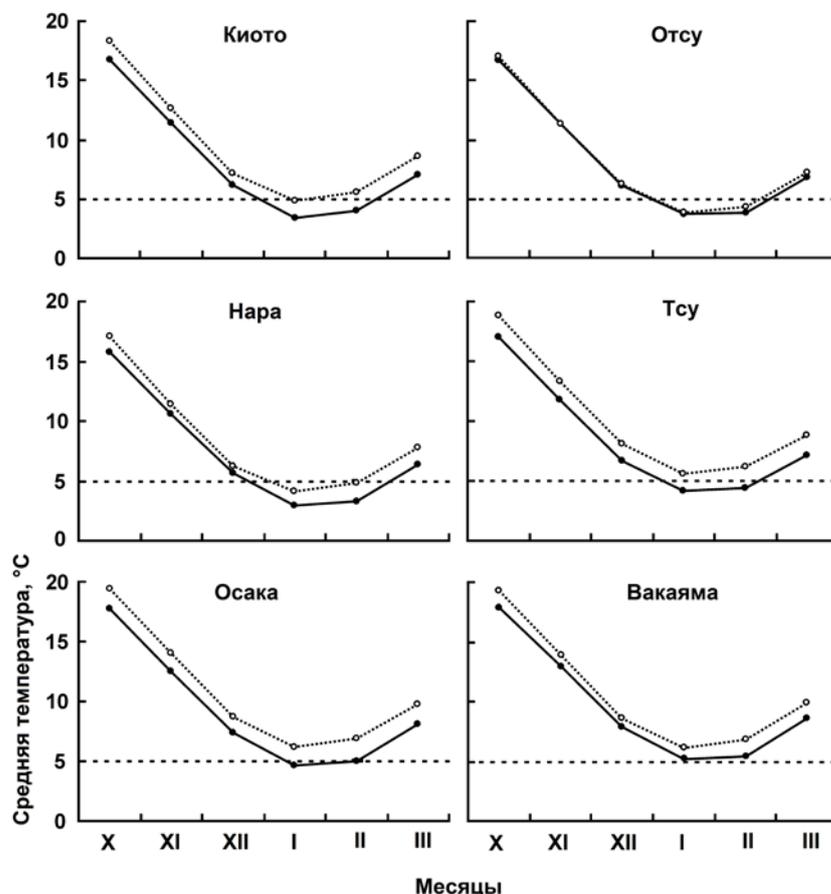


Рисунок 7.9. Среднемесячная температура за период с октября по март в 1960—1969 гг. (сплошная линия) и в 1998—2007 гг. (пунктир) в столицах шести префектур в центральной Японии (за исключением Отсу, для которого вместо данных за 1960—1969 гг. приведены данные за 1978—1987 гг. (по: Tougou et al., 2009; данные из: Japan Meteorological Agency, 2008).

Горизонтальным пунктиром отмечена критическая для *Nezara viridula* температура $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Среднее количество холодных дней в январе—феврале значительно уменьшилось на тех же пяти метеостанциях (Рисунок 7.10а). Аналогичный тренд отмечен и в Тсу ($43,6 \pm 10,76$ дней в 1978—1987 гг. против $39,1 \pm 7,11$ дней в 1998—2007 гг.), хотя разница там была статистически незначимой, вероятно, по указанной выше причине. Средний абсолютный годичный минимум температуры так же значительно вырос на пяти метеостанциях и разница составила $1,4\text{—}3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Рисунок 7.10б).

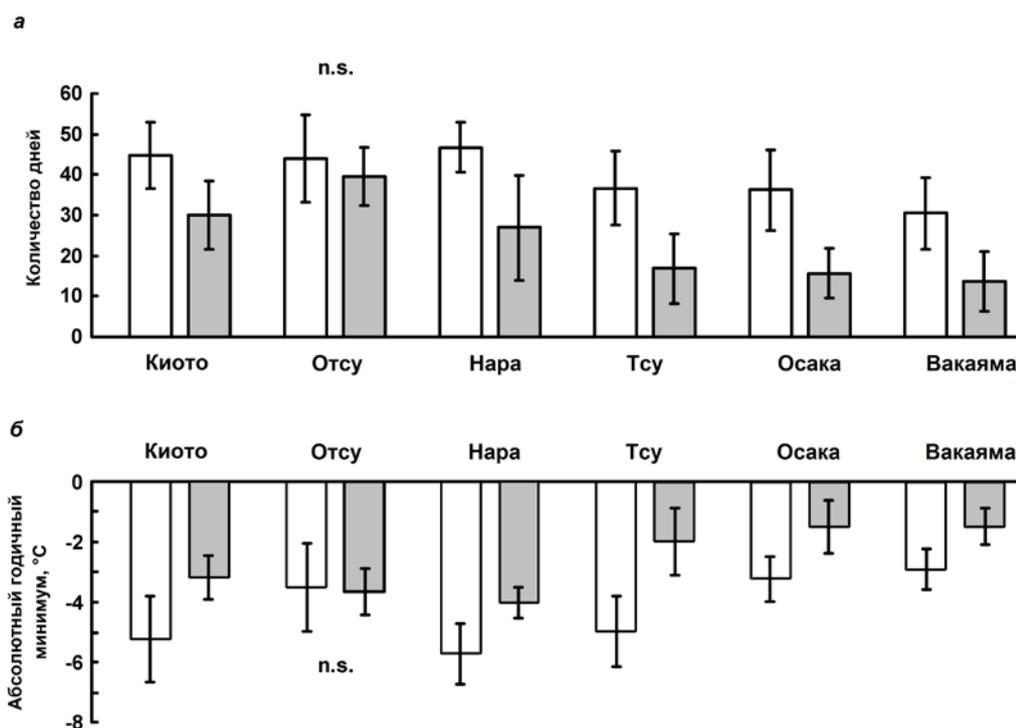


Рисунок 7.10. Характеристика температурных условий за период январь—февраль в столицах шести префектур центральной Японии (по: Tougou et al., 2009).

а, среднее (\pm S.D.) количество дней в январе—феврале со среднесуточной температурой $+5^\circ\text{C}$ («холодные дни»); **б**, средний (\pm S.D.) абсолютный годичный минимум. Оба показателя приведены за 1960—1969 гг. (белые столбцы) и в 1998—2007 гг. (тёмные столбцы) (за исключением Отсу, для которого вместо 1960—1969 гг. приведены данные за 1978—1987 гг.; данные: Japan Meteorological Agency, 2008). Во всех случаях, кроме Отсу, средние значения статистически значимо различаются [t-тест: $t = 2,262$ — $7,620$, d.f. = 9, $P < 0,001$; для Отсу $t = 1,104$, d.f. = 9, $P = 0,3$ (**а**) и $t = 0,263$, d.f. = 9, $P = 0,76$ (**б**). n. s. – различия средних статистически не значимы.

Три проанализированных климатических параметра являются разными элементами такого сборного понятия, как «климатические условия зимовки» и, вероятно, имеют разное значение для выживания зимой и распространения разных видов насекомых. Так, для одних видов критической может быть минимальная температура (разовый минимум температуры), а для других — продолжительность неблагоприятно холодного периода (Leather et al., 1993). Парный регрессионный анализ с использованием данных с шести точек за 20 лет показал, что все три рассмотренных выше климатических параметра статистически значимо скоррелированы между собой, и самой значимой является корреляция между средней температурой января и годичным минимумом ($F = 150,881$; d.f. = 119, $P = 7,67 \times e^{-23}$; $r^2 = 0,561$; Tougou et al., 2009).

Данные с 46 метеостанций по средней температуре января и среднему количеству холодных дней за пять лет, предшествующих второму полевому обследованию (2003—2007 гг.), и таким образом самым непосредственным образом оказавших влияние на формирование ареала *N. viridula*, приведены на Рисунок 7.11. Они показывают, что средняя температура января превышала уровень в +5 °С почти во всех точках вдоль береговой линии (Рисунок 7.11а). Практически всегда в этих же точках количество холодных дней было сравнительно небольшим (Рисунок 7.11б), а средний абсолютный годичный минимум — относительно высоким (Рисунок 7.11в). Продвижение к центру полуострова сопряжено с достаточно быстрым понижением температуры и увеличением количества холодных дней, поскольку значительная часть этой территории покрыта невысокими, но все же выраженными горами и холмами (см. Рисунок 7.8), в которых всегда холоднее, чем на океанском побережье.

Сравнение климатических данных за 2003—2007 гг. (Рисунок 7.11) с картой распространения *N. viridula* и *N. antennata* на 2006—2007 гг. (Рисунок 7.8б) показало, что относительная встречаемость *N. viridula* была ниже или вид отсутствовал севернее параллели 34,6° с. ш., там, где:

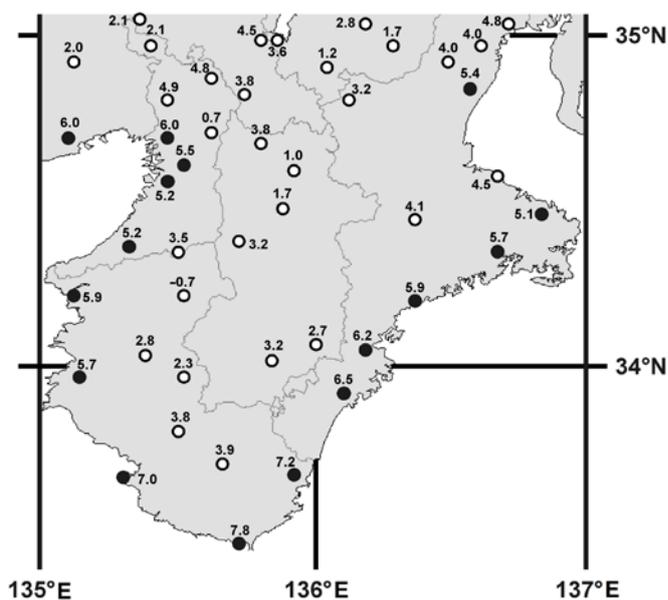
- средняя температура января была ниже +5 °С,
- количество холодных дней превышало 26 в январе—феврале,
- средний абсолютный годичный минимум температуры был ниже –3 °С.



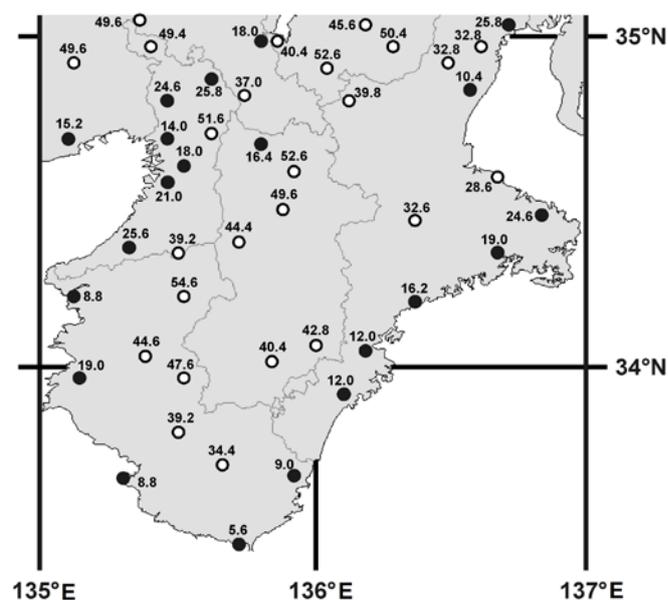
Рисунок 7.11. Температурные условия в центральной Японии в 2003—2007 гг. (по: Tougou et al., 2009).

а, средняя температура января; **б**, среднее количество холодных дней в январе—феврале (дней со среднесуточной температурой ниже +5 °С); **в**, средний абсолютный годичный температурный минимум. Чёрные точки — метеостанции, на которых средняя температура января выше +5 °С (**а**), среднее количество холодных дней меньше 26 (**б**) и средний минимумом выше –3 °С (**в**); белые точки — метеостанции, на которых средняя температура января ниже +5 °С (**а**), среднее количество холодных дней больше 26 (**б**) и средний минимумом ниже –3 °С (**в**) (данные из: Japan Meteorological Agency, 2008).

а Средняя температура января, °С



б Среднее количество холодных дней



в Средний абсолютный годичный температурный минимум, °С

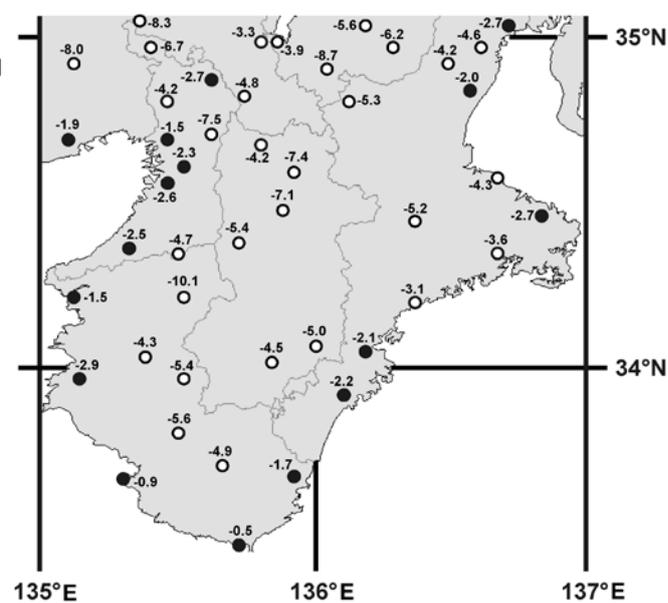


Рисунок 7.11.

Попарный регрессионный анализ показал, что каждый из этих параметров значимо связан со встречаемостью *N. viridula* (= долей *N. viridula* в общем количестве особей двух видов *Nezara*) ($P < 0,02$). Построенная общая линейная модель (General linear model, GLM), включающая три климатических параметра и их взаимодействия, выявила, что основными факторами, контролирующими северную границу ареала *N. viridula*, являются средняя температура января и количество холодных дней (Таблица 7.1; Tougou et al., 2009).

Таблица 7.1. Общая линейная модель, отражающая зависимость встречаемости *Nezara viridula*¹ от температурных условий зимовки.

Источник вариации	d.f.	F	P
Средняя температура января (°C) [a]	1	12.558	0.0009
Средний абсолютный годичный минимум температуры (°C) [b]	1	0.006	0.9402
Количество холодных дней [c]	1	5.267	0.0266
a × b	1	3.231	0.0791
b × c	1	0.825	0.3686
a × c	1	3.380	0.0727
a × b × c	1	0.442	0.5099

¹ зависимая переменная — доля *N. viridula* в общем количестве особей двух видов *Nezara* (после арксинусной трансформации). Климатические данные — средние за 2003—2007 гг. с ближайшей метеостанции (см. Рисунок 7.11).

Однако в некоторых случаях наблюдается более сложная ситуация. Так, например, *N. viridula* была зарегистрирована осенью 2005 г. в двух точках: г. Хинасе (Hinase; 34,7° с. ш., 134,2° в. д.) и г. Усимадо (Ushimado; 34,6° с. ш., 134,1° в. д.) (Ohno, Nakamura, 2007). Зимы в этих географических точках холоднее, чем определённые выше оценки критического для *N. viridula* уровня: на ближайшей метеостанции в г. Мусиаге (Mushiage; 34,7° с. ш., 134,2° в. д.) за период 2001—2005 гг. средняя температура января составила $+3,7 \pm 0,7$ °C, среднее количество

холодных дней было $39,6 \pm 5,5$ и средний годичный минимум составил $-5,1 \pm 0,8$ °C (Japan Meteorological Agency, 2008). Следует отметить, что в Хинасе и Усимадо присутствие *N. viridula* отмечали лишь осенью одного года. Таким образом можно предположить, что зарегистрированные насекомые представляли временную популяцию, которая могла не пережить ближайшую зиму.

Нынешнее изменение климата, являясь явлением глобального масштаба (IPCC, 2007a,b, 2013, 2014), тем не менее характеризуется географической неоднородностью. Определённый вклад в общее потепление вносят и так называемые «тепловые острова» (heat islands) вокруг крупных населённых пунктов (Kaiser et al., 2016). Хотя их влияние и считается местным и пренебрежимо малым в глобальном масштабе (менее чем $0,6 \times 10^{-3}$ °C в год; IPCC, 2007a,b), такое влияние тем не менее важно на региональном уровне. В крупных японских городах с населением свыше 100 000 человек повышение температуры за счёт эффекта большого города (urban-effect temperature increase) может превышать естественное (природное) фоновое повышение температуры и достигать $0,01$ — $0,025$ °C в год (Kato, 1996). Эффект «тепловые острова» проявляется ярче зимой и весной, чем летом и осенью (Kato, 1996). Весьма вероятно, что этот эффект внёс свой вклад в создание условий для расширения ареала *N. viridula* на север в центральной Японии (Kiritani, 2001; Ohno, Nakamura, 2007), так же как это ранее было указано для другого вида полужесткокрылых — *Orius strigicollis* (Anthocoridae) — практически в том же регионе (Shimizu et al., 2001). Скорость повышения температуры значительно выше в больших городах, чем в сельской местности (Kato, 1996; Kaiser et al., 2016). Так, средняя температура января в индустриальной Осаке ($35,0^\circ$ с. ш., $135,8^\circ$ з. д.) значительно повысилась с $+4,62 \pm 1,04$ °C в 1960—1969 гг. до $+6,18 \pm 0,84$ °C в 1998—2007 гг. (*t*-тест: $t = 3,703$, d.f. = 9, $P = 0,002$), тогда как в маленьком городке Сиономисаки (Shionomisaki; $33,45^\circ$ с. ш., $135,76^\circ$ в. д.) она повысилась за тот же период с $+7,22 \pm 1,25$ °C только до $+8,13 \pm 0,84$ °C (*t*-тест: $t = 1,906$, d.f. = 9, $P = 0,073$). Таким образом, относительно средней за десятилетие 1960-х гг. повышение температуры января составило $1,56 \pm 0,84$ °C для Осаки и только $0,91 \pm 0,84$ °C — для Сиономисаки (*t*-тест: $t = 1,728$, d.f. = 9, $P = 0,101$). В проведённом нами полевом обследовании *N. viridula* собирали в летние месяцы в разных станциях (как в дикой природе, так и в урбанизированных станциях), но можно предположить, что вид имеет более низкую зимнюю смертность на обширных урбанизированных территориях, которые теплее зимой, чем окружающие их сельские и неантропогенные ландшафты.

Результаты трёх независимых экспериментов, проведённых в квазиприродных условиях в Осаке и Киото в разные зимы, косвенно подтверждают обоснованность предложенных критических для выживания зимой имаго *N. viridula* значений (средняя температура января +5 °С, 26 холодных дней в январе—феврале и средний абсолютный годичный минимум –3 °С) (Таблица 7.1). Так, зимы 1999/2000 гг. в Осаке и 2006/2007 гг. в Киото были достаточно мягкими (средняя температура января +7,0 и +5,8 °С; 24 и 10 холодных дней в январе—феврале соответственно) и смертность в экспериментах составила только 2,9—30,6 %. Зима 2007/2008 гг. в Киото была значительно холоднее (средняя температура самого холодного месяца [февраля] +3,2 °С и 46 холодных дней в январе—феврале), что в результате обусловило смертность 68,9—73,2 % имаго *N. viridula* (Таблица 7.2).

Таблица 7.2. Зимняя смертность имаго *Nezara viridula* при содержании в квазиприродных условиях (по материалам экспериментов в Осаке и Киото в разные годы).¹

Место и год	Средняя температура января (°С)	Количество холодных дней в январе—феврале	Температурный минимум (°С)	Смертность за зиму (%) ²
Осака, 1999/2000 ³	+7,0	24	–0,4	2,9...26,5
Киото, 2006/2007 ⁴	+5,8	10	–2,4	25,0...30,6
Киото, 2007/2008 ⁵	<u>+3,2</u> ⁵	<u>46</u>	0,0 ⁶	<u>68,9...73,2</u>

¹ подчеркнуты параметры, которые менее благоприятны для зимовки, чем предложенные критические значения (средняя температура января +5 °С, средний абсолютный годичный минимум –3 °С и 26 холодных дней в январе—феврале), и смертность, превышающая 50 %.

² с 1 декабря по 31 марта.

³ по: Musolin, Numata, 2003b, 2004; Musolin, 2007.

⁴ по: Tougou et al., 2009.

⁵ по: D. Takeda, D.L. Musolin, K. Fujisaki, unpubl. data.

⁶ средняя температура и температурный минимум приведены для февраля, т. к. этот месяц в 2008 г. был холоднее января.

Таким образом, 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 ареала вида. 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. Очевидно, что успешная зимовка позволяет виду прочно обосноваться на новой для него территории (Musolin, 2007, 2012; Esquivel et al., 2017).

7.5. Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на зимовку и постдиапаузную репродукцию *Nezara viridula*

Как было указано выше, зимовка является критическим этапом жизненного цикла *N. viridula*, по крайней мере, вблизи северной границы ареала этого вида. Кроме того, ранние литературные данные свидетельствуют о том, что до половины самцов *N. viridula* в зимних сборах в природных условиях имели активную сперму в семенниках, на основании чего был сделан вывод о зимовке самцов в состоянии оцепенения, а не диапаузы, в то время как самки зимуют в состоянии настоящей диапаузы (Kiritani, 1963). Если представители разных полов *N. viridula* действительно имеют разные стратегии зимовки и зимуют в разных физиологических состояниях (что, в принципе, известно среди клопов, — например, у антокорид, некоторых щитников и др.; см. Саулич, Мусолин, 2007а,б; Koshiyama et al., 1993, 1994; Takeda et al., 2010; Musolin, Saulich, 2017) или физиологические процессы во время зимовки протекают у самцов и самок с разной скоростью, то тогда два пола *N. viridula* могут по-разному реагировать на дальнейшее изменение климата. Это, в свою очередь, может привести к фенологическим несовпадениям в постдиапаузном развитии полов (например, в сроках терминации диапаузы или начала весенней репродукции) и как результат — повлиять весной на реализацию репродуктивного потенциала отдельных особей или всей популяции. Для любого вида насекомых и особенно для инвазионных видов на границе ареала каждая успешно перезимовавшая

и репродуктивная пара особей имеет большую ценность, т. к. именно они дают начало размножению в новом сезоне, позволяют увеличить численность вида, акклиматизироваться и при благоприятных условиях продолжить расширение 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. Целью этого эксперимента была попытка выяснить, как происходит зимовка самцов и самок *N. viridula*, 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. Методика эксперимента описана в главе 2.

Яйцекладки, полученные от собранных имаго *N. viridula*, содержали в Киото (35,0° с. ш., 135,8° в. д.) в квазиприродных условиях (при естественной длине дня и температуре). Личинок, появившихся на свет между 26 августа и 10 сентября и достигших имагинальной стадии между 17 сентября и 12 октября 2007 г., использовали в дальнейшем эксперименте. Эти сроки развития являются наиболее благоприятными для подготовки к зимовке (Musolin, Numata, 2003b; Musolin et al., 2010; Musolin, 2012; Esquivel et al., 2017). В эксперименте были использованы только особи, не приступившие к репродукции перед зимовкой. Таких особей содержали в групповых прозрачных контейнерах по 10—15 пар/контейнер (Рисунки 2.6 и 2.7), и 15 ноября 2007 г. все контейнеры разделили между двумя экспериментальными режимами:

- (1) квазиприродными условиями (при естественной длине дня и температуре; Рисунок 2.5а) и
- (2) условиями имитации потепления климата (в экспериментальном инкубаторе с прозрачными стенками с трёх сторон, в котором температура постоянно была выше температуры в квазиприродных условиях на 2,5 °С; Рисунок 2.5б).

С октября 2007 г. по май 2008 г. регулярно проводили как наблюдения за поведением и окраской имаго, так и вскрытие и определение состояния развития внутренних репродуктивных органов и жирового тела. На основе этих данных определяли долю диапаузирующих особей каждого пола в выборке.

Для характеристики состояния особей были использованы следующие категории: окраска тела имаго *N. viridula*, поведение имаго, состояние овариол

у самок, состояние сперматеки у самок, состояние эктодермальных мешков самцов, жировое тело самок и самцов (подробнее см. Главу 2).

Зимнюю и весеннюю смертность имаго *N. viridula* определяли в отдельной выборке из 132 самок и 138 самцов в квазиприродных условиях и 112 самок и 112 самцов в условиях имитации потепления. Репродуктивные показатели определяли у всех успешно перезимовавших имаго. Эти имаго и отложенные ими после зимовки яйца содержали в тех же условиях, что и зимой (Takeda et al., 2010). Полученные результаты можно рассмотреть по фазам.

Фаза индукции диапаузы (с октября по середину декабря). В обоих экспериментальных режимах как самки, так и самцы начали менять цвет тела в октябре, и пропорция тёмноокрашенных имаго достигла пика к середине декабря, когда 87—93 % самок и 89—92 % самцов имели промежуточную окраску или были тёмно-коричневыми (Рисунок 7.12). Экспериментальное повышение температуры несколько увеличило пропорцию тёмноокрашенных имаго как у самок, так и у самцов, хотя разница между двумя экспериментальными режимами была статистически значима только однажды (Рисунок 7.12). К середине декабря имаго обоих полов практически полностью прекратили любую активность (как двигательную, так и питание) и собрались в группы под размещённые для зимовки в контейнеры крупные листья (Рисунок 2.7б). В пропорции активно



Рисунок 7.12. Сезонная динамика изменения окраски имаго *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Takeda et al., 2010).

а, внешние условия: толстая линия — естественная длина дня, тонкая непрерывная линия — среднесуточная температура воздуха в квазиприродных условиях, тонкая пунктирная линия — среднесуточная температура внутри инкубатора с имитацией потепления климата; **б**, динамика изменения окраски имаго. Гистограммы показывают относительное обилие каждой категории по окраске (белые части столбцов — зелёная окраска тела, серые — промежуточная окраска, чёрные — коричневая окраска). Объём выборки: от 100 (осенью) до 28 (весной) самок и от 100 (осенью) до 19 (весной) самцов на каждую дату в каждом экспериментальном варианте. Звёздочками отмечены даты, когда суммарные доли тёмноокрашенных особей (коричневые и промежуточной категории) статистически значимо различались между двумя вариантами эксперимента в пределах одного пола ($P < 0,05$, тест Фишера). Звёздочкой в круге отмечена дата, когда суммарная доля тёмноокрашенных особей (коричневые и промежуточной категории) была статистически значимо выше в квазиприродных условиях, чем в условиях имитации потепления климата. Подробнее см. методику [раздел 2.3.4] и результаты [раздел 7.6].

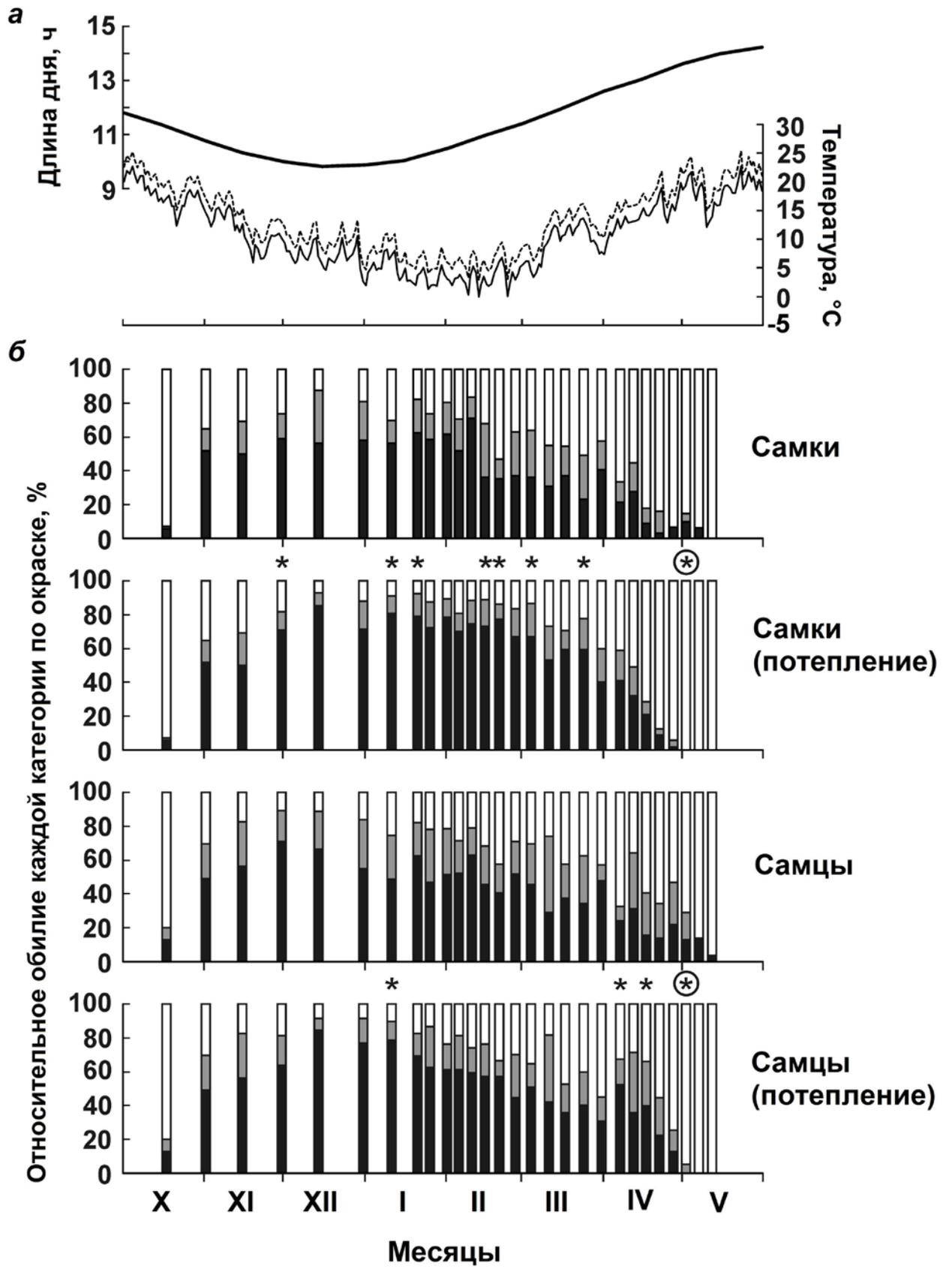


Рисунок 7.12.

перемещающихся имаго разницы между полами в этот период не было (Рисунок 7.13). Регулярные вскрытия имаго показали, что репродуктивные органы как самок, так и самцов находятся в диапаузном состоянии, имаго имеют хорошо развитое жировое тело (Рисунок 7.14 и 7.15). В этот период не было разницы в состоянии репродуктивных органов и пропорции диапаузирующих имаго как между полами, так и между экспериментальными режимами (Рисунки 7.14 и 7.15).

Фаза поддержания диапаузы (с середины декабря по март). Большую часть периода зимовки имаго обоих полов *N. viridula* оставались тёмноокрашенными в обоих экспериментальных режимах, хотя пропорция имаго с зелёной окраской с приближением весны начала увеличиваться, причём несколько быстрее у самцов (Рисунок 7.12). В декабре—марте пропорция тёмноокрашенных имаго была обычно выше в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях (в некоторых случаях различие было статистически значимым; Рисунок 7.12). Имаго обоих полов и в обоих экспериментальных режимах в течение зимы в основном оставались неактивными (Рисунок 7.13). Репродуктивные органы оставались в диапаузном состоянии (Рисунки 7.14 и 7.15), хотя средний индекс состояния жирового тела понизился с максимального уровня 3,0 в декабре до 2,3—2,7 к концу зимы (Рисунки 7.14г и 7.15в). До конца марта 100 % имаго обоих полов и в обоих экспериментальных режимах были в состоянии диапаузы (Рисунки 7.14д и 7.15а).



Рисунок 7.13. Поведение имаго *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °С) в Киото (по: Takeda et al., 2010).

а, внешние условия: толстая линия — естественная длина дня, тонкая непрерывная линия — среднесуточная температура воздуха в квазиприродных условиях, тонкая пунктирная линия — среднесуточная температура внутри инкубатора с имитацией потепления климата; **б** и **в**, суммарная доля активных самок (**б**) и самцов (**в**), т. е. имаго, которые передвигались, пробовали/потребляли пищу или воду или спаривались во время регулярных обследований от общего количества особей. Непрерывная линия и черные символы — квазиприродные условия; пунктирная линия и белые символы — условия имитации потепления. Объем выборки: от 100 (осенью) до 28 (весной) самок и от 100 (осенью) до 19 (весной) самцов на каждую дату в каждом экспериментальном варианте. Звездочкой отмечена дата, когда суммарные доли активных особей (коричневые и промежуточной категории) статистически значимо различались между двумя вариантами эксперимента в пределах одного пола ($P < 0,05$, тест Фишера). Подробнее см. методику [раздел 2.3.4] и результаты [раздел 7.6].

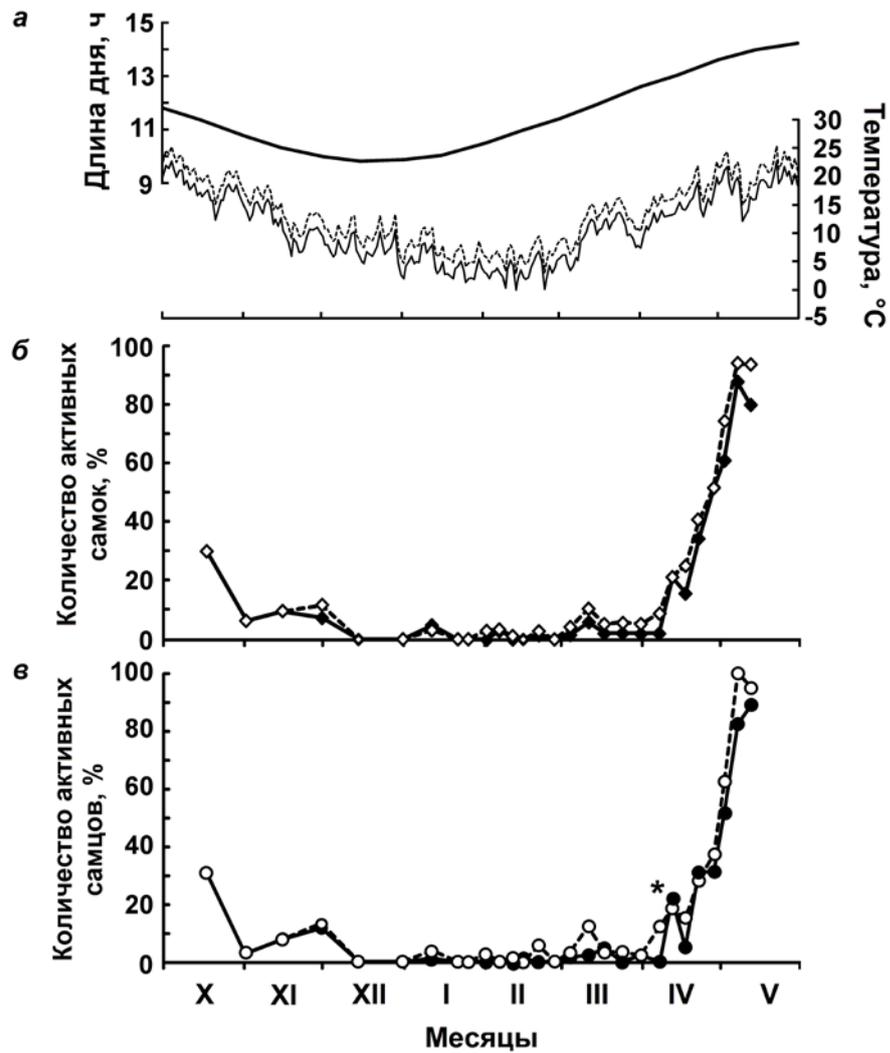


Рисунок 7.13.

→
Рисунок 7.14. Динамика физиологических показателей самок *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °С) в Киото (по: Takeda et al., 2010).

а, внешние условия: толстая линия — естественная длина дня, тонкая непрерывная линия — среднесуточная температура воздуха в квазиприродных условиях, тонкая пунктирная линия — среднесуточная температура внутри инкубатора с имитацией потепления климата; **б**, средний индекс состояния овариол; **в**, средний индекс состояния сперматеки; **г**, средний индекс состояния жирового тела; **д**, количество диапаузирующих. Непрерывная линия и черные символы — квазиприродные условия; пунктирная линия и белые символы — условия имитации потепления. Объем выборки: 6—10 препарированных самок на каждую дату в каждом экспериментальном варианте. Звёздочками отмечены даты, когда доли диапаузирующих самок статистически значительно различались между двумя вариантами эксперимента (t -тест [**б** и **в**] или тест Фишера [**д**], $P < 0,05$). Подробнее см. методику [раздел 2.3.4] и результаты [раздел 7.6].

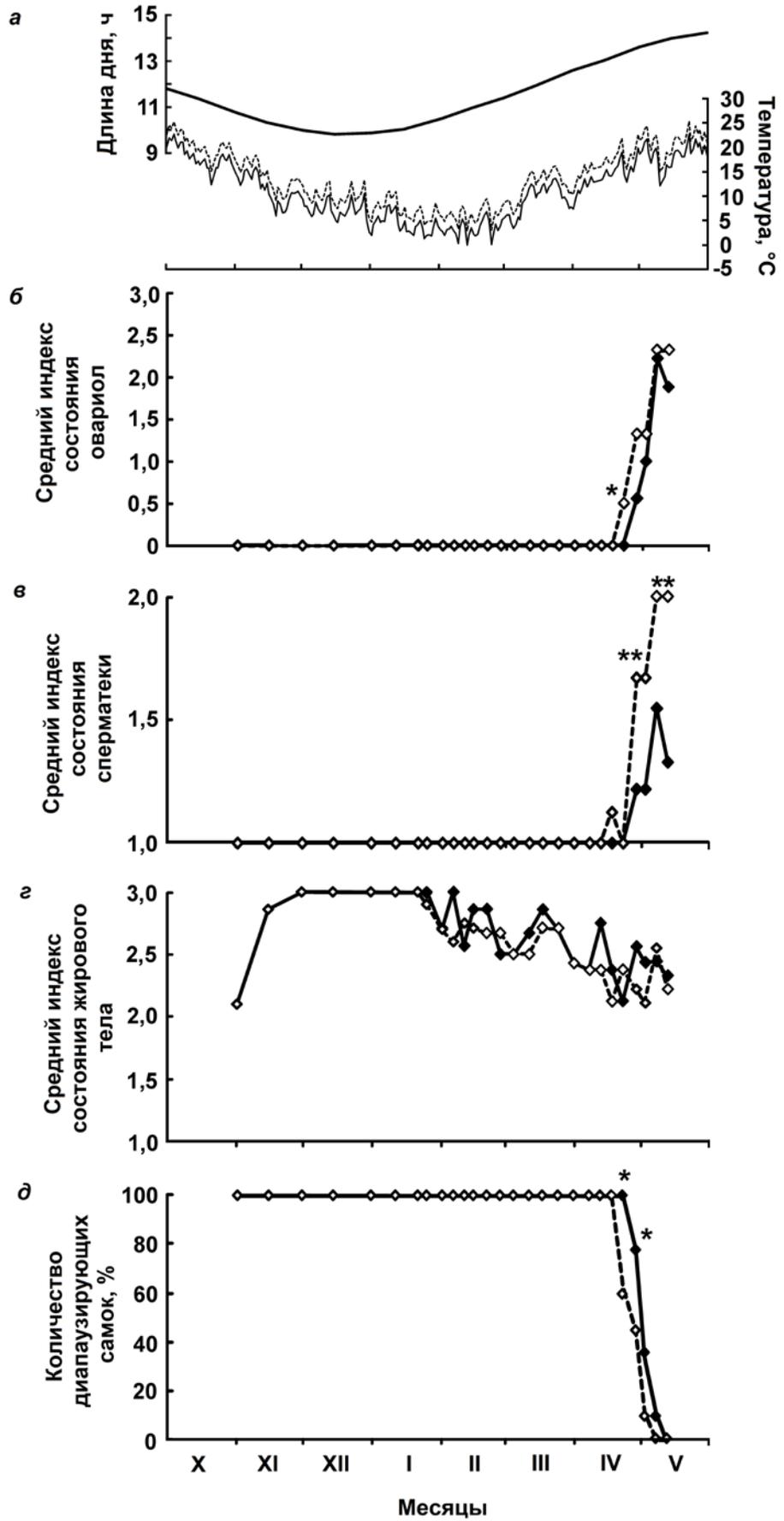


Рисунок 7.14.

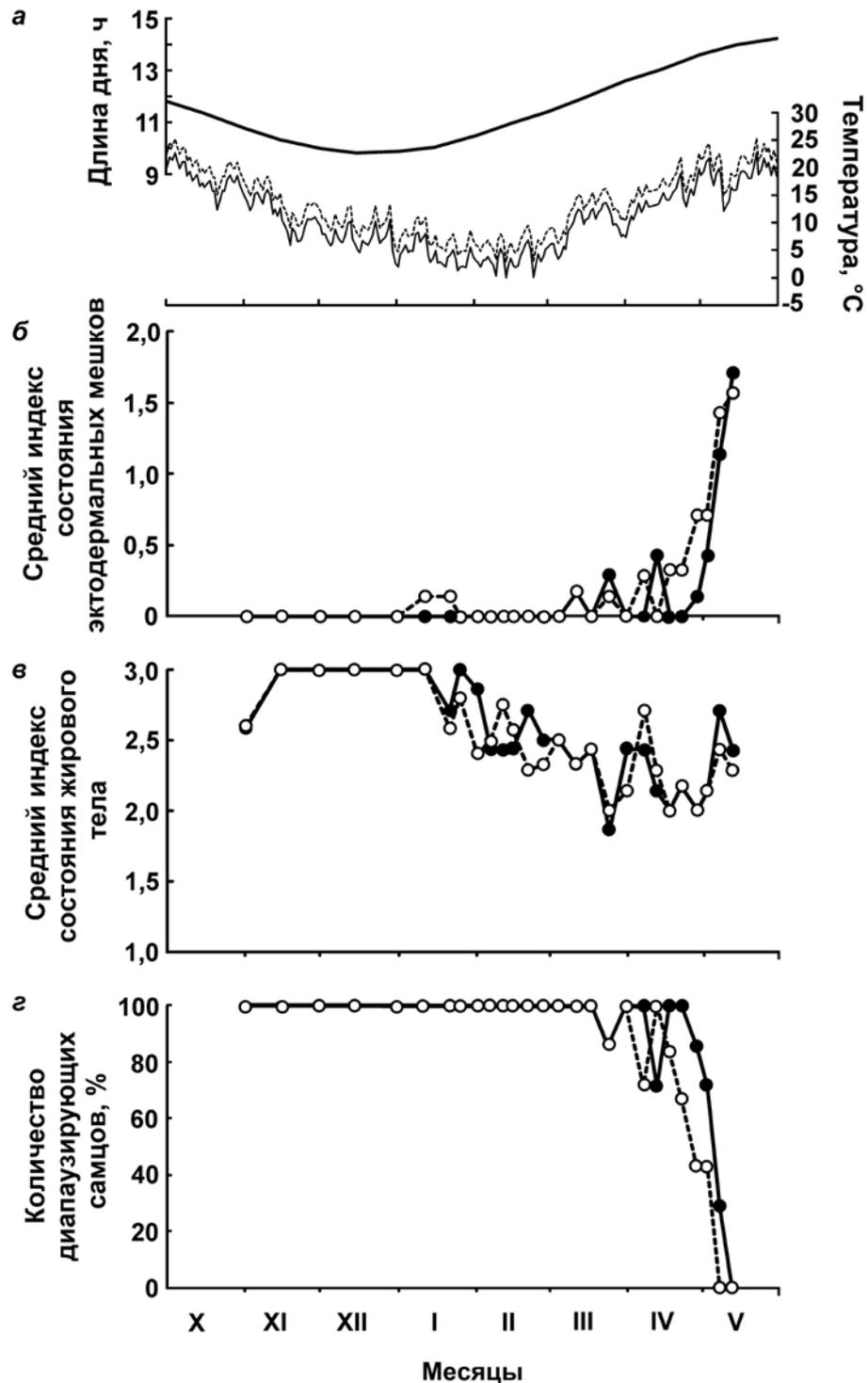


Рисунок 7.15. Динамика физиологических показателей самцов *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Takeda et al., 2010).

а, внешние условия: толстая линия — естественная длина дня, тонкая непрерывная линия — среднесуточная температура воздуха в квазиприродных условиях, тонкая пунктирная линия — среднесуточная температура внутри инкубатора с имитацией потепления климата; **б**, средний индекс состояния эктодермальных мешков самцов; **в**, средний индекс состояния жирового тела; **г**, количество диапаузирующих. Непрерывная линия и черные символы — квазиприродные условия; пунктирная линия и белые символы — условия имитации потепления. Объем выборки: 6—10 препарированных самцов на каждую дату в каждом экспериментальном варианте. Подробнее см. методику [раздел 2.3.4] и результаты [раздел 7.6].

В целом, на протяжении всей фазы поддержания диапаузы (с середины декабря по март) условия имитации потепления климата не оказали значимого влияния на состояние репродуктивных органов самок и самцов *N. viridula* и долю диапаузирующих имаго (Рисунки 7.14 и 7.15).

Фаза терминации диапаузы и постдиапаузного развития (апрель–май).

Весной доля тёмноокрашенных имаго постепенно снизилась до 0 %. В отличие от зимы, в весенний период смены окраски имаго доля тёмноокрашенных особей была несколько выше в квазиприродных условиях, чем в условиях имитации потепления (особенно у самцов), хотя статистически значимой эта разница была только однажды — 2 мая (Рисунок 7.12). Таким образом, в условиях имитации потепления имаго быстрее завершили сезонное изменение окраски. К середине мая все имаго в обоих экспериментальных режимах полностью сменили окраску. В этот же период принципиально изменилось поведение имаго: они начали двигаться, греться на солнце и питаться (Рисунок 7.13). Немногим позже имаго постепенно приступили и к репродукции — первые спаривания были отмечены 7 апреля в условиях имитации потепления и 22 апреля — в квазиприродных условиях. Половина имаго были активны к 28 апреля в условиях имитации потепления и ко 2 мая — в квазиприродных условиях, однако статистически достоверно более высокая доля активных имаго в условиях имитации потепления была зафиксирована лишь однажды (Рисунок 7.14).

Состояние репродуктивных органов также принципиально изменилось весной. Первые признаки увеличения в размерах овариол у самок были отмечены 22 апреля в условиях имитации потепления и 28 апреля в квазиприродных условиях (Рисунок 7.14б). Размер сперматеки также быстро и значимо увеличился в апреле (Рисунок 7.14в). По этим параметрам разница между двумя экспериментальными условиями часто была статистически значимой. Состояние эктодермальных мешков у самцов начало меняться уже в марте, и к началу мая все самцы были уже репродуктивно активны, хотя выявить статистически значимую разницу между двумя экспериментальными режимами не удалось (вероятно, из-за небольшого размера выборки при регулярных вскрытиях имаго; Рисунок 7.15). Размер жирового тела проявил тенденцию к снижению в конце зимовки, но стабилизировался с возобновлением активного питания; разницы в его размере между двумя экспериментальными режимами ни у самок, ни у самцов обнаружено не было (Рисунки 7.14г и 7.15в).

Совокупность морфологических признаков и окраски позволяла определить, находится ли имаго в диапаузном состоянии (скорее — в состоянии постдиапаузного оцепенения) или уже в репродуктивном состоянии. Доля диапаузирующих имаго оставалась на уровне 100 % до апреля, но резко сократилась до 0 % к началу мая (Рисунки 7.14д и 7.15е). Доля диапаузирующих особей в квазиприродных условиях между полами не различалась. В начале мая в условиях имитации потепления доля диапаузирующих самок была значимо ниже, чем в квазиприродных условиях (Рисунок 7.14д).

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 7.16а). Когда рассматривали каждый пол в отдельности, то оказалось, что повышенная температура зимой практически удваивала выживаемость у самок и значительно увеличивало выживаемость у самцов (Рисунок 7.16а). Выживаемость весной (апрель—май) не различалось между полами, однако условия имитации потепления значимо повышали выживаемость как у самок, так и у самцов по сравнению с квазиприродными условиями (Рисунок 7.16б).

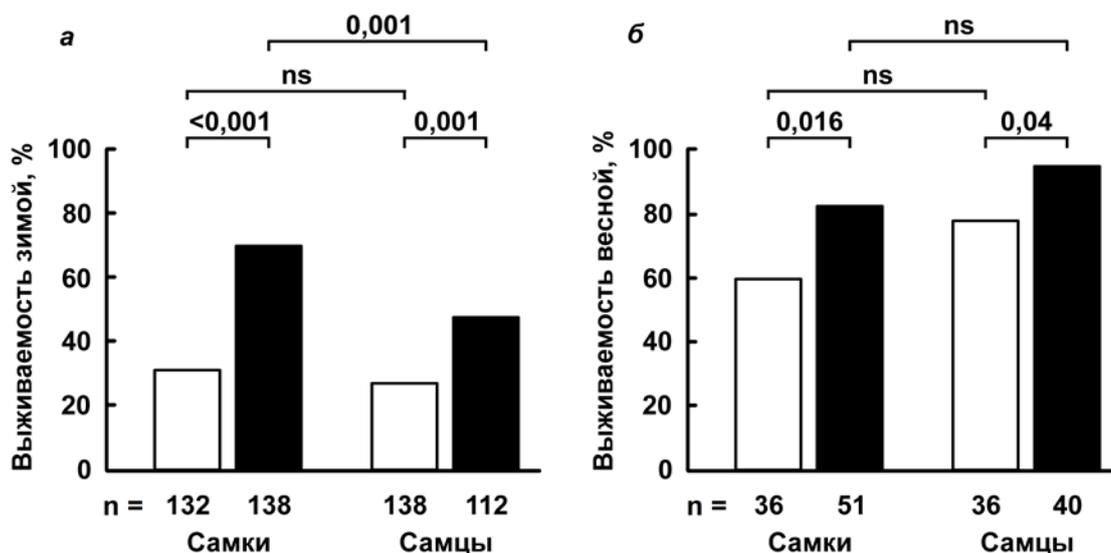


Рисунок 7.16. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °С) на выживаемость имаго *Nezara viridula* в течение зимы и весной (по: Takeda et al., 2010).

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. ns — различия статистически незначимы.

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 яйцекладущих самок отличалась лишь незначительно (Рисунок 7.17а,б). При этом прекопуляционный и преовипозиционный периоды были значимо короче в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях (Рисунок 7.17в,г). 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 7.18).

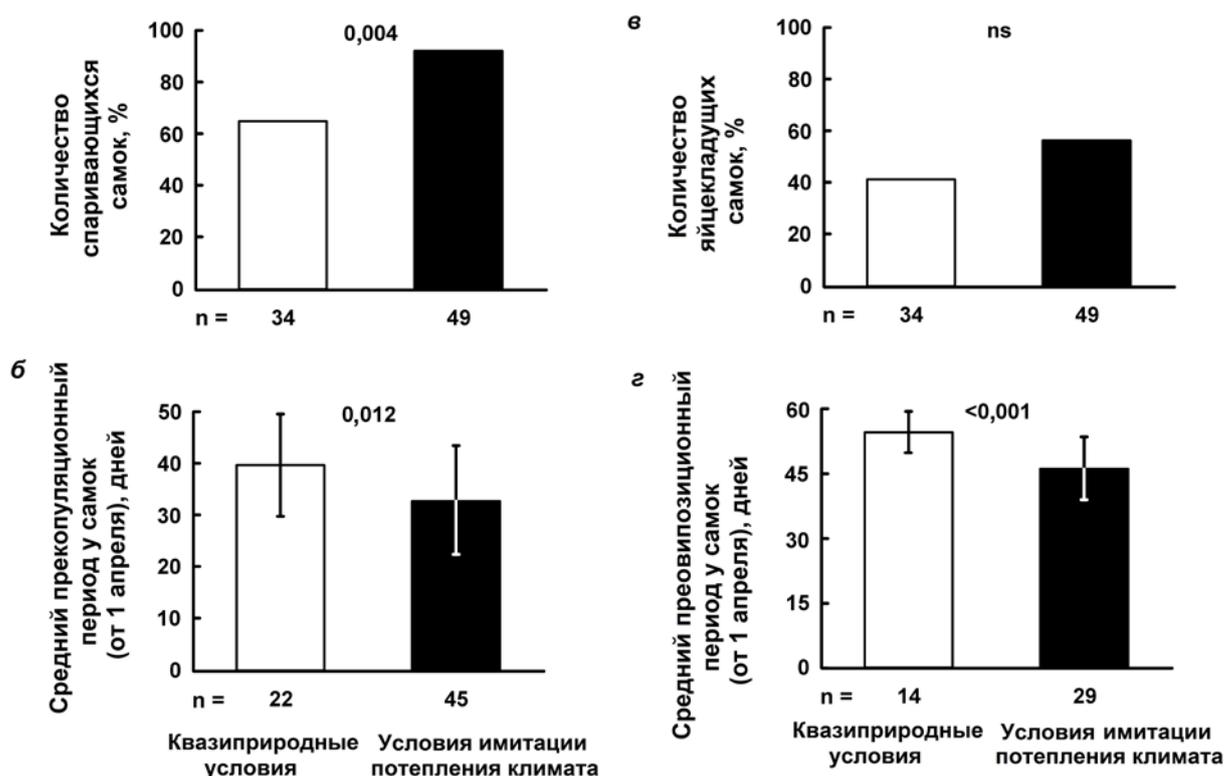


Рисунок 7.17. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °C) на спаривание и яйцекладку *Nezara viridula* (по: Takeda et al., 2010).

а, количество спаривающихся самок; **б**, средний прекопуляционный период (\pm S.D.) у самок; **в**, количество яйцекладущих самок; **г**, средний преовипозиционный период (\pm S.D.) у самок (считали от 1 апреля). Показатели рассчитаны только для репродуктивных самок. Размер выборки (n) указан под гистограммой (**а** и **в**, все живые на 1 апреля самки; **б** и **г**, репродуктивные самки). Белые столбцы — квазиприродные условия, чёрные столбцы — условия имитации потепления. Величины P теста Фишера (**а** и **в**) или t -теста (**б** и **г**) приведены над соответствующими парами данных. ns — различия статистически незначимы.

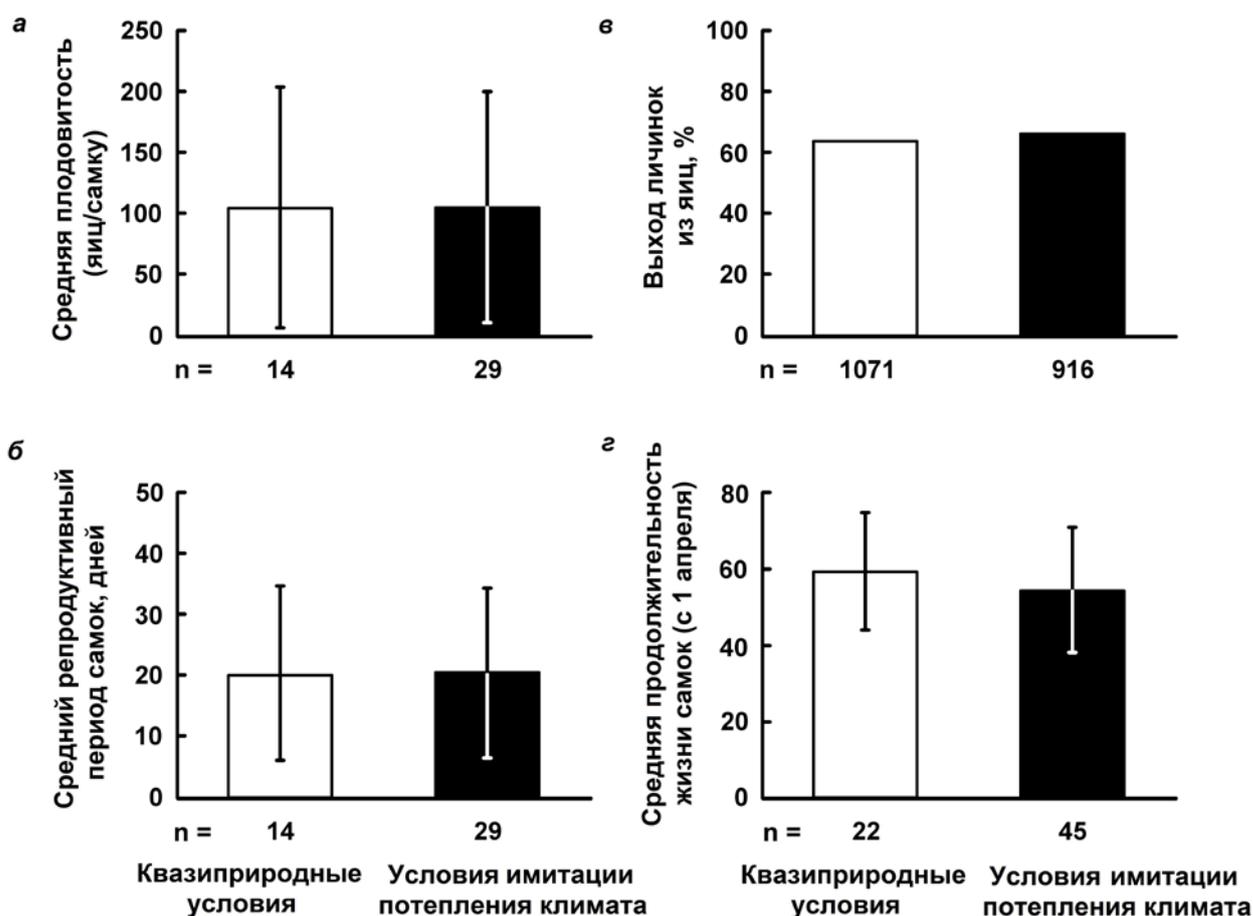


Рисунок 7.18. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °C) на репродуктивные показатели и продолжительность жизни самок *Nezara viridula* (по: Takeda et al., 2010).

а, средняя (\pm S.D.) плодовитость самок (рассчитывали только для яйцекладущих самок); **б**, средний (\pm S.D.) репродуктивный период самок (от первой яйцекладки до смерти; только для яйцекладущих самок); **в**, выход личинок из яиц, % (определяли для 37 яйцекладок в квазиприродных условиях и 31 яйцекладки для условий имитации потепления; яйца были отложены, и их содержали до вылупления личинок в указанных режимах); **г**, средняя (\pm S.D.) продолжительность жизни спаривавшихся самок (считали от 1 апреля). Размер выборки (n) указан под гистограммой. Белые столбцы — квазиприродные условия, чёрные столбцы — условия имитации потепления. Средние значения (**а**, **б** и **г**) и пропорции (**в**) статистически значимо не различаются: тест Фишера (**в**) или *t*-тест (**а**, **б** и **г**).

Стратегия зимовки самок и самцов *Nezara viridula*. В целом, проведённый эксперимент сам по себе и в совокупности с более ранними исследованиями показал, что самки и самцы *N. viridula* используют одну и ту же стратегию зимовки. Оба пола формируют диапаузу в ответ на сокращение светового дня осенью — самки и самцы имеют ФПР индукции зимней имагинальной диапаузы длиннодневного типа с достаточно близкими порогами (Musolin, Numata, 2003a; Musolin, 2012; см. Главу 3 и Рисунок 3.2). Тесно сопряжено с ФПР индукции зимней

имагинальной диапаузы и изменение окраски тела взрослыми щитниками; в этой реакции также нет различия между полами (о чем свидетельствуют как лабораторные, так и квазиприродные данные: Рисунки 3.4, 4.10 и 7.12; Musolin, Numata, 2003a; Taketa et al., 2011; Musolin, 2012). Не обнаружено различий между самками и самцами и во время обратных изменений окраски имаго, протекающих при терминации диапаузы (Рисунок 7.13; Musolin, Numata, 2003a; Taketa et al., 2011). Приведённые в данном разделе данные убедительно свидетельствуют о том, что во время зимовки в природных условиях представители обоих полов претерпевают аналогичные изменения в поведении (Рисунок 7.13), состоянии репродуктивных органов и жирового тела (Рисунки 7.14 и 7.15), т. е. самки и самцы используют одну и ту же стратегию зимовки. В данном эксперименте даже выживаемость имаго зимой не различалась между полами (см. Рисунок 7.16), хотя нередко она выше у самок, чем у самцов (Kiritani et al., 1966).

Влияние имитации потенциального потепления климата на зимовку и постдиапаузную репродукцию *N. viridula* Результаты рассматриваемого эксперимента показывают, что влияние потенциального умеренного потепления климата на динамику и фенологию физиологических процессов у *N. viridula* зимой будет ограниченным. Так, доля тёмноокрашенных имаго (особенно самок) была в эксперименте несколько выше в условиях имитации потепления, хотя эта разница не всегда была статистически значимой (Рисунок 7.12). Имитация потепления практически не влияла на поведение и состояние репродуктивных органов и жирового тела в течение зимы (декабрь—март; Рисунки 7.13—7.15). Однако температурные условия оказали сильное влияние на успешность зимовки: выживаемость зимой была значимо выше в условиях имитации потепления как у самок (более, чем в два раза), так и у самцов (более, чем в полтора раза; Рисунок 7.16a). Это влияние очень важно, т. к. именно выживаемость имаго зимой является ключевым фактором в расширении ареала *N. viridula*, по крайней мере в центральной Японии (Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971; Musolin, 2007, 2012; Tougou et al., 2009). Можно предположить, что в случае дальнейшего потепления климата в регионе выживаемость имаго *N. viridula* зимой будет повышаться, что будет способствовать дальнейшему расширению ареала на север (и выше — в высотном направлении в горах), а периоды похолодания повлекут за собой отступление (ретракцию) северной границы ареала к югу и отход с занятых ранее высот.

Влияние условий имитации потепления климата весной носило более сложный характер. В этих условиях изменение окраски и, вероятно, физиологическое

переключение с состояния покоя (т. е. диапаузы и/или постдиапаузного оцепенения) на репродукцию происходили раньше по сравнению с квазиприродными условиями (Рисунок 7.12). Несколько раньше в этих условиях начало меняться и поведение имаго (Рисунок 7.13). Весной у самок значительно различалась степень развития репродуктивных органов и доля особей, терминировавших диапаузу, вышедших из оцепенения и приступивших к созреванию (Рисунок 7.14). У самцов сходные различия были заметны, но оказались статистически незначимыми (Рисунок 7.15). Даже с учетом того, что выживаемость имаго весной определяли только на протяжении достаточно короткого периода (с 1 апреля по 12 мая), тем не менее в условиях имитации потепления этот показатель у обоих полов был значительно выше, чем в квазиприродных условиях (Рисунок 7.16б). Перезимовавшие особи весной ослаблены, и критически важно, чтобы они смогли дожить до появления в природе подходящей пищи и до начала репродукции (Leather et al., 1993; Vale, Hayward, 2010). Если изменение климата повлечет за собой повышение весенних температур, то всё бóльшая доля перезимовавших имаго будет иметь шансы оставить потомство.

Несмотря на то, что при повышенной температуре бóльшая доля самок приступает к спариванию и яйцекладке и делает это раньше в сезоне, средняя плодовитость самок и успешность вылупления личинок значительно не различались между экспериментальными режимами (Рисунок 7.18). 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.

7.6. Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на фенологию и параметры жизненного цикла *Nezara viridula*

В предыдущем разделе было показано, что повышение зимних температур в условиях потепления климата, вероятно, повлияет на такие характеристики жизненного цикла *N. viridula*, как смертность имаго зимой и весной и фенологические сроки развития после диапаузы. Не вызывает сомнения, однако, справедливость предположения, согласно которому повышение температуры будет наблюдаться не только зимой, но и на протяжении всех сезонов года (Houghton, 2004; IPCC, 2007a,b, 2014). Считается, что потепление будет более выраженным в холодное

время года и несколько менее заметным — в тёплый сезон. Тренды могут быть неодинаковыми в разных географических зонах (например, с менее выраженным потеплением летом в южной и юго-восточной Азии по сравнению с другими регионами; IPCC, 2007a,b). Таким образом, биота (в т. ч. насекомые) будет испытывать на себе влияние повышенных температур (и другие связанные с этим изменения) на протяжении всех сезонов. Как это скажется на сезонном развитии, популяционной динамике и взаимоотношении между видами и трофическими уровнями, остаётся большей частью неизвестным.

В специальном долгосрочном эксперименте было исследовано влияние умеренного потепления на протяжении круглого года на основные параметры жизненного цикла и фенологию *N. viridula*. Собранных в г. Кочи (33,6° с. ш., 133,6° в. д.) в 2006—2007 гг. имаго *N. viridula* содержали в Киото (35,0° с. ш., 135,8° в. д.) в квазиприродных условиях и отложенные ими яйца использовали в дальнейшем эксперименте. Как и в предыдущем эксперименте, насекомых разделили между двумя экспериментальными режимами:

- (1) квазиприродными условиями (при естественной длине дня и температуре; Рисунок 2.5а) и
- (2) условиями имитации потепления климата (в экспериментальном инкубаторе с прозрачными стенками с трёх сторон, в котором температура постоянно была выше температуры в квазиприродные условия на 2,5 °С; Рисунок 2.5б).



Рисунок 7.19а. Сезонное развитие летних и осенних серий эксперимента с *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °С) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

часть а, летние серии; **часть б** (следующая страница), осенние серии. Показаны только самки и только те серии, в которых личинки дошли до стадии имаго до наступления холодов (в остальных сериях все личинки погибли осенью). Стрелки указывают даты, когда в экспериментальные режимы 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 спаривавшихся самок, непрерывная линия — кумулятивное количество яйцекладущих самок. Римские цифры — месяцы. Природные условия (вверху рисунка): толстая линия — длина дня, тонкая ломаная линия — температура в квазиприродных условиях, тонкая пунктирная линия — температура в инкубаторе (имитация потепления). Подробнее см. методику [раздел 2.3.3] и результаты [раздел 7.5].

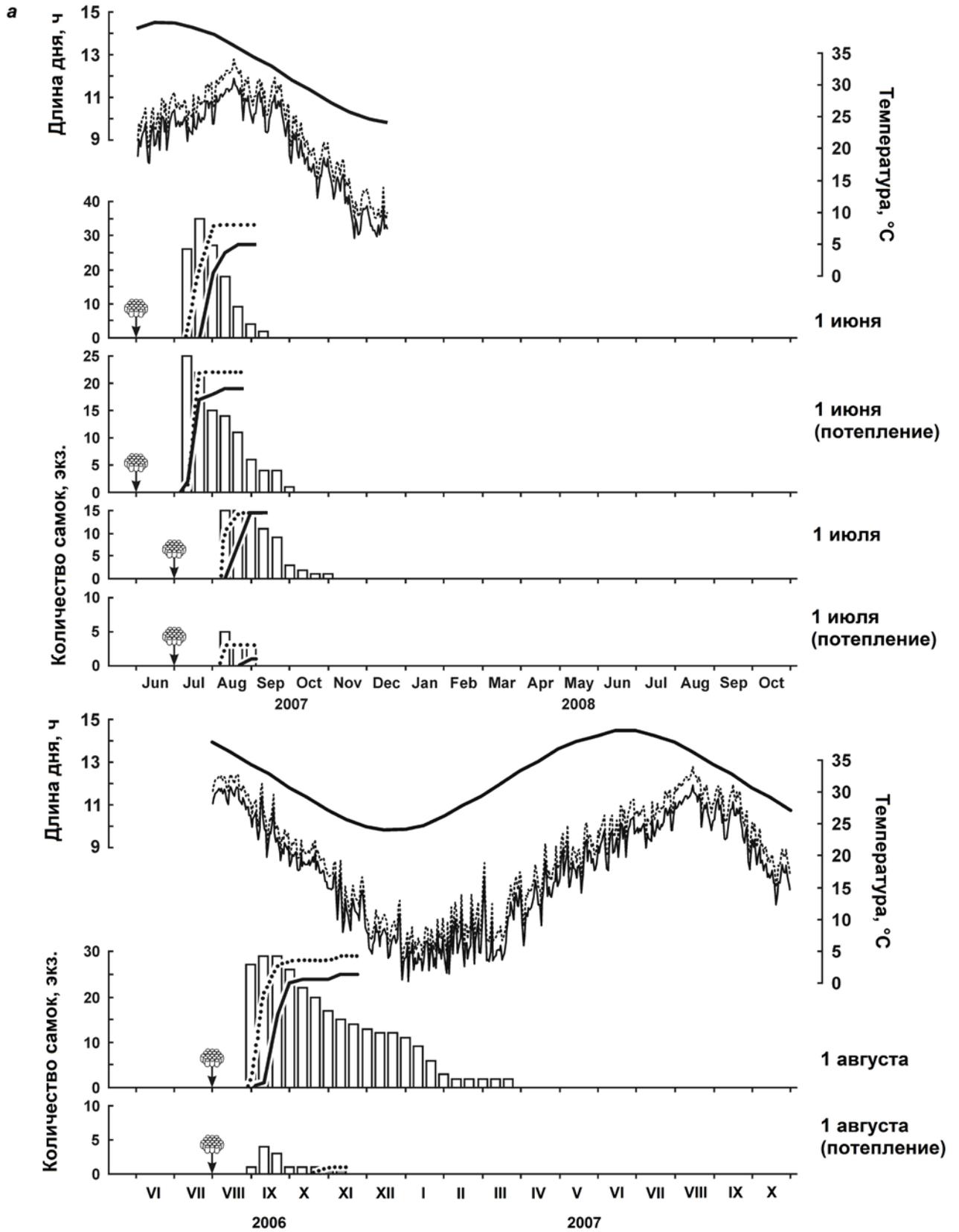


Рисунок 7.19а.

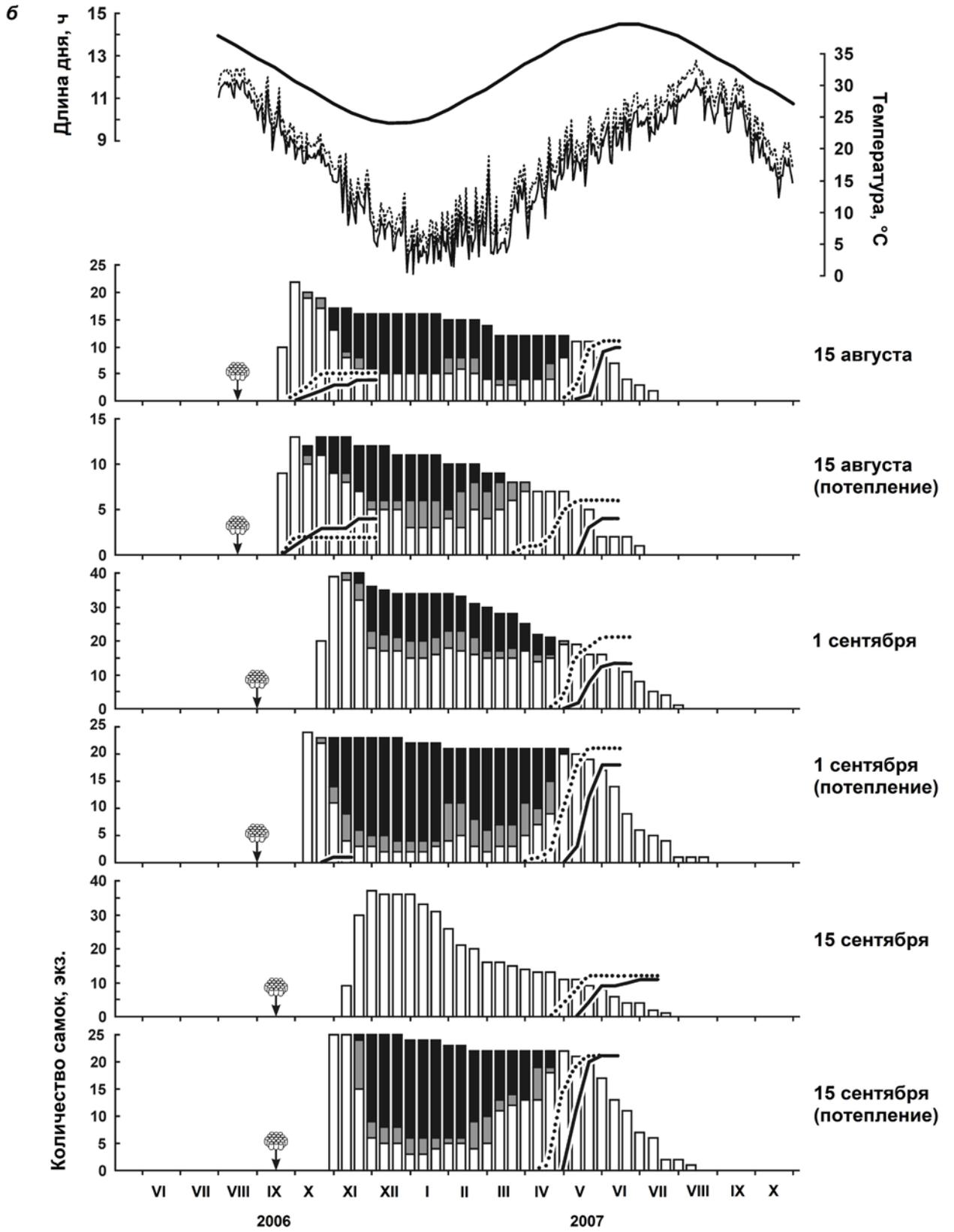


Рисунок 7.196.

Для повышения гомогенности материала между экспериментальными режимами и повышения его гетерогенности в каждом режиме каждую яйцекладку, используемую в эксперименте, разделили на две половины, которые были распределены между двумя экспериментальными режимами. В 2006 г. заложили восемь экспериментальных серий (каждые 15 дней, начиная с 1 августа и до 15 ноября) и в 2007 г. — две дополнительные серии (1 июня и 1 июля; Рисунок 2.4). Серии обоих сезонов проанализированы ниже вместе, поскольку погодные условия были сходными в оба года. Серии от 1 июня, 1 июля и 1 августа соответствуют летнему бездиапаузному развитию, серии от 15 августа, 1 и 15 сентября — осеннему типично диапаузирующему поколению с репродукцией только после имагинальной диапаузы (Рисунок 7.19а,б). В сериях, заложенных в октябре—ноябре, личинки не смогли достичь имагинальной стадии ни в одном из экспериментальных режимов, и эти серии исключили из дальнейшего анализа.

Яйца, личинок а позднее имаго содержали в небольших прозрачных пластиковых контейнерах (имаго — парами). Подробно методика изложена в Главе 2. По всем проанализированным параметрам ниже приводятся данные только по самкам, поскольку данные по самцам показывали те же самые тренды.

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 понижение температуры вызвало увеличение сроков развития личинок (Рисунок 7.20). Влияние условий имитации потепления климата было неожиданным: повышенная температура значимо ускоряла личиночное развитие в сериях от 1 июня, 1 и 15 сентября, но значимо задерживало развитие в серии от 1 августа (Рисунок 7.20). В результате, хотя личиночное развитие в квазиприродных условиях в серии от 1 августа проходило значимо быстрее по сравнению с июньской и июльской сериями, в условиях имитации 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 развивались не дольше, чем в июне—августе.

Для каждой личинки, достигшей имагинальной стадии, определяли скорость развития и среднюю температуру за этот период. Затем анализировали данные, усредненные по всей серии. Большая часть данных хорошо соответствует линии линейной регрессии (Рисунок 7.21), хотя три точки, которые представляют три серии

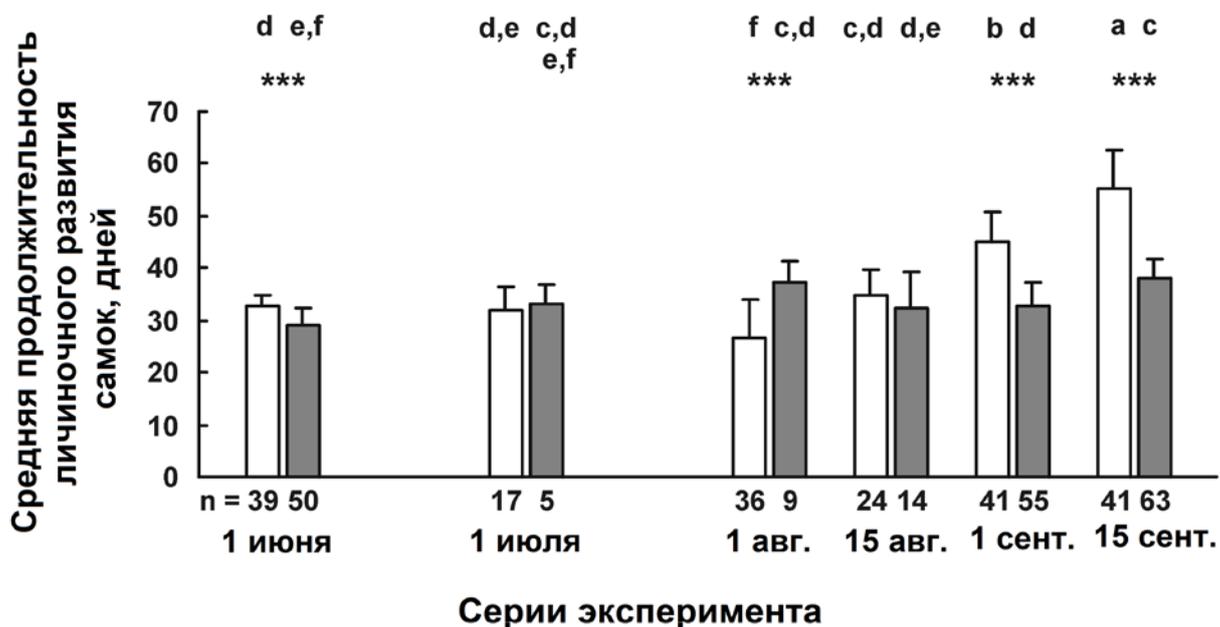


Рисунок 7.20. Средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

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.

в условиях имитации потепления на протяжении наиболее жаркого сезона (серии от 1 июля, 1 и 15 августа), находятся ниже линии регрессии и отстоят от неё дальше остальных точек.

Условия имитации потепления также оказывали влияние на выживаемость личинок. Хотя количество вылупившихся из яиц личинок I возраста было примерно равным в каждой серии в двух экспериментальных режимах, тем не менее, количество окрылившихся имаго в сериях от 1 июля и 1 августа было более чем в три раза ниже в условиях имитации потепления по сравнению с квазиприродными условиями. Это указывает на высокую смертность личинок, связанную с повышенной температурой в середине лета (количество окрылившихся имаго приведено на Рисунке 7.20). Кроме того, некоторые особи испытывали явные затруднения во время имагинальной линьки в этих сериях — они не могли успешно сбросить экзувий и расправить конечности; некоторые особи при этом погибали

(Рисунок 7.22а). Однако осенью повышенная температура снижала как смертность личинок, так и частоту случаев неуспешной имагинальной линьки.

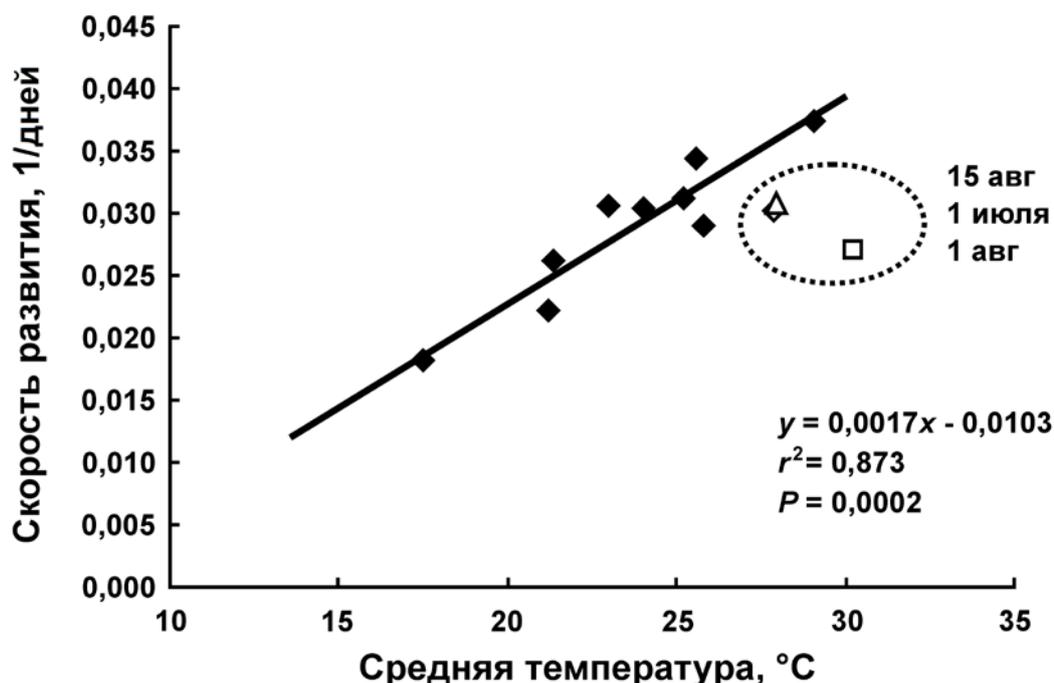


Рисунок 7.21. Влияние температуры на скорость роста личинок самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) (по: Musolin et al., 2010).

По горизонтальной оси — средняя температура за период личиночного развития в каждой из 12 серий эксперимента в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата. Уравнение и линия регрессии соответствуют совокупности из всех точек, за исключением трёх серий, объединённых эллипсом и соответствующих условиям имитации потепления в самый жаркий период лета (серии от 1 июля, 1 и 15 августа в условиях имитации потепления климата; см. подробнее: Musolin et al., 2010).

Размер и физическое состояние имаго. Длина тела самок (от крайней точки головы до крайней точки брюшка) 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 7.23а). 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 7.23а). В то же время зависимость средней длины тела от средней

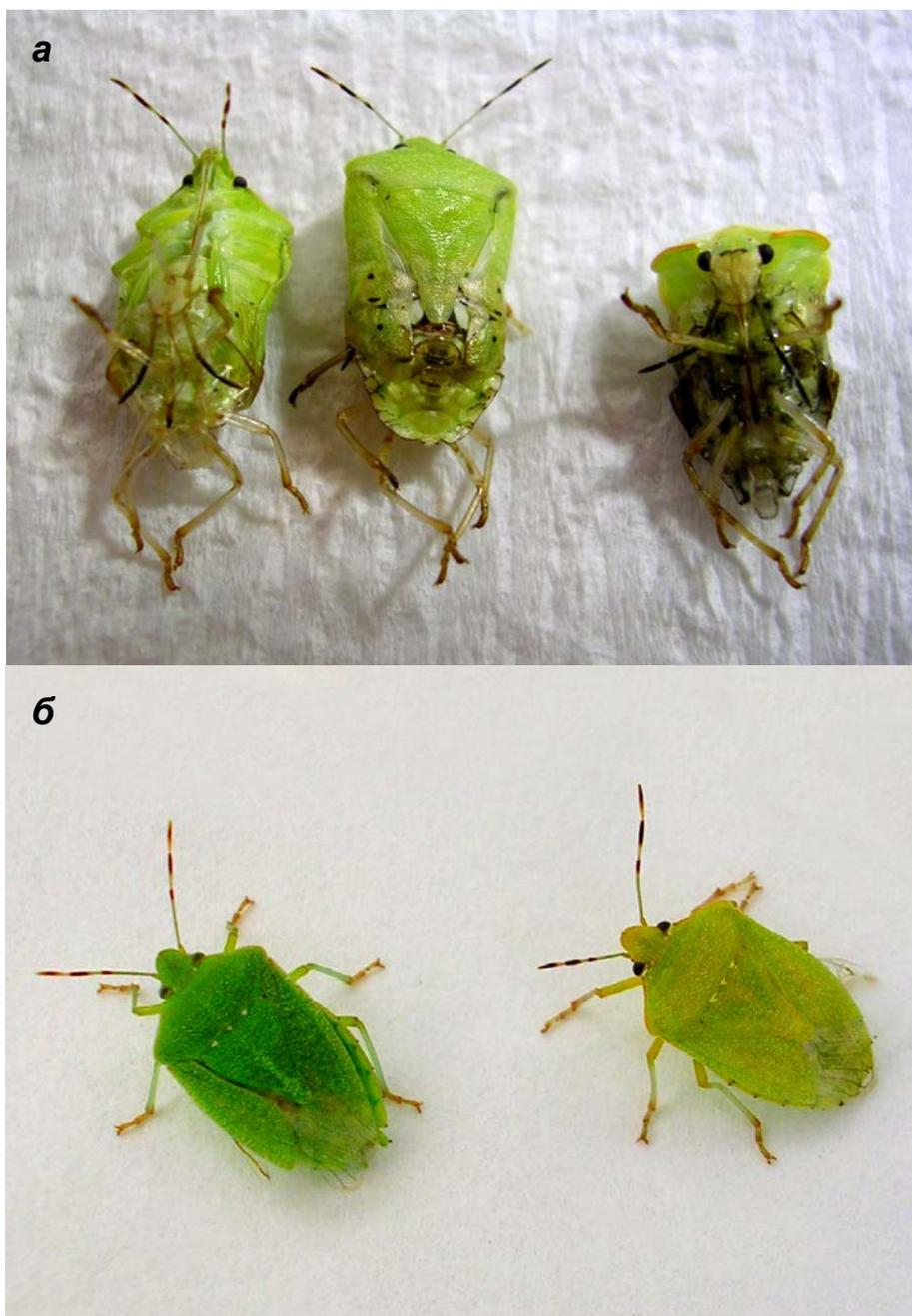


Рисунок 7.22. Имагинальная линька и внешний вид имаго *Nezara viridula* в серии от 1 августа в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °С) (по: Musolin et al., 2010).

а, гибель личинок во время попытки пройти имагинальную линьку в серии от 1 августа в условиях имитации потепления климата; **б**, молодые имаго, недавно окрылившиеся в квазиприродных условиях (слева) и условиях имитации потепления климата (справа).

продолжительности личиночного периода была слабой и статистически незначимой ($F_{1,11} = 0,01$, $P = 0,922$; регрессионный анализ; не показано). Аналогичные тенденции наблюдаются и при анализе ширины пронотума (Рисунок 7.23б).

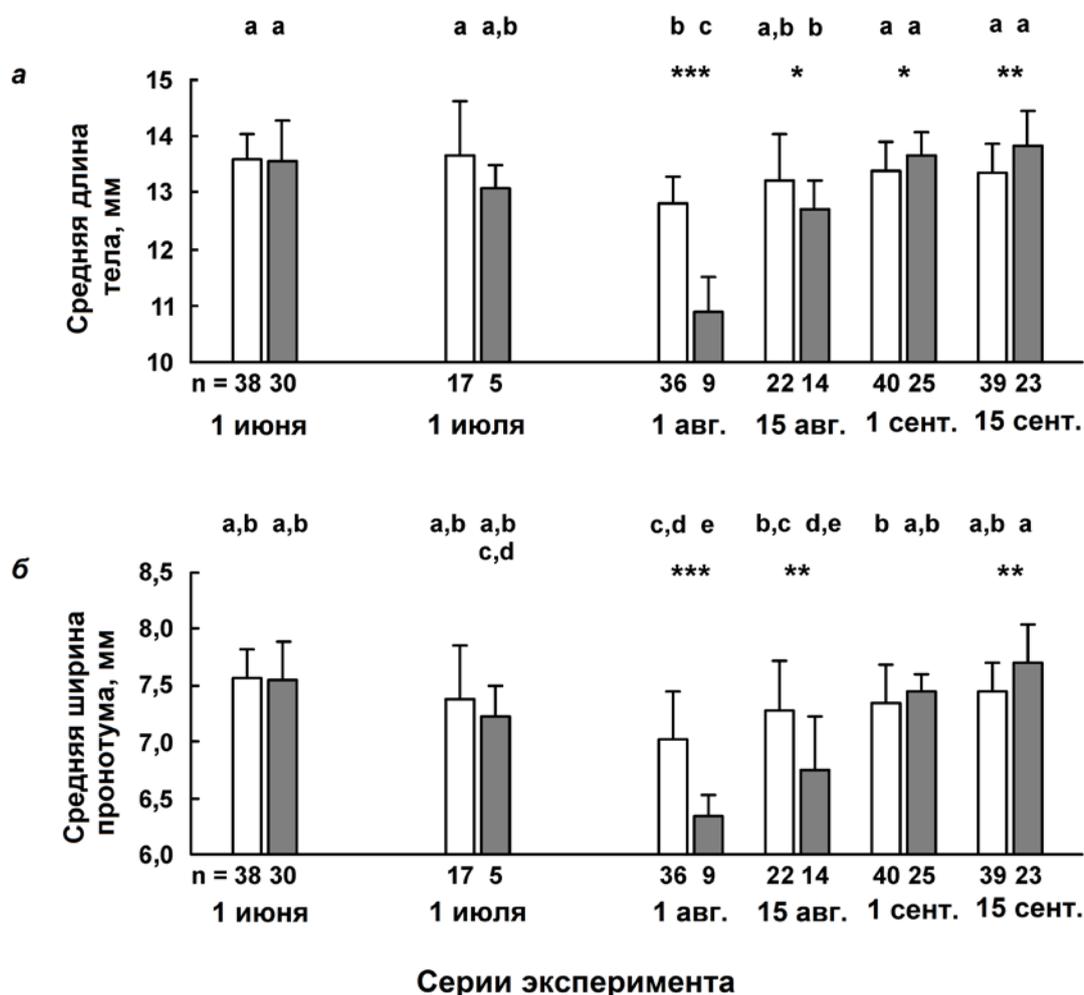


Рисунок 7.23. Средние длина тела и ширина пронотума самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями).

а, средняя длина тела (\pm S.D.) (от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **б**, средняя ширина пронотума (\pm S.D.) (максимальное измерение). 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.

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 (Рисунок 7.226).

Сезонное развитие и изменение окраски имаго перед зимовкой. Все самки, окрылившиеся в летних сериях эксперимента, были репродуктивно активны (Рисунок 7.19а). В квазиприродных условиях 71,4—100,0 % самок спаривались и приступили к яйцекладке, хотя репродукция была подавлена в сериях от 1 июля и 1 августа в условиях имитации потепления. Самки в летних сериях и в обоих экспериментальных режимах не меняли окраски и оставались зелёными всю свою жизнь. Ни одна из самок в этих сериях эксперимента не дожила до следующего репродукционного сезона (Рисунок 7.19а).

В осенних сериях эксперимента только 6,1 % самок были репродуктивно активны уже перед зимовкой, тогда как подавляющее большинство самок приступили к репродукции лишь в следующем сезоне (Рисунок 7.19б). Только очень небольшая часть самок (2,9 % в сериях от 15 августа и 1 сентября) откладывали яйца как до, так и после зимовки.

В серии от 15 августа в обоих экспериментальных режимах 68,8—72,7 % самок к ноябрю—декабрю поменяли окраску с зелёной на коричневую и оставались такими до следующей весны. В следующей серии (от 1 сентября) протекание процесса изменения окраски различалось между двумя экспериментальными режимами: 44,1 % самок так и остались зелёными в квазиприродных условиях, тогда как 91,3 % самок успешно поменяли окраску и зимовали коричневыми в условиях имитации потепления. Разница между экспериментальными режимами была ещё ярче



Рисунок 7.24. 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 °С) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

а, зависимость выживаемости самок зимой (с 1 декабря по 1 апреля) от количества (%) тёмноокрашенных особей (коричневые и промежуточной категории) среди всех самок в нерепродуктивном состоянии в серии и варианте эксперимента по состоянию на 1 декабря (в анализ включены все серии из обоих экспериментальных режимов, в которых самки выжили до весны; приведена линия регрессии и статистические характеристики после арксинусной трансформации); **б**, выживаемость самок в нерепродуктивном состоянии зимой в трёх категориях по окраске (зелёные, коричневые и промежуточной категории); в анализ включены и объединены все серии из обоих экспериментальных режимов; показаны *P* теста χ^2 для попарного сравнения; **в**, выживаемость зелёных и тёмноокрашенных (вместе коричневые и промежуточной категории) самок в нерепродуктивном состоянии в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата в Киото; в анализ включены все серии из обоих экспериментальных режимов; показаны *P* теста Фишера для попарного сравнения. Размер выборки (*n*) указан под осями (**б** и **в**).

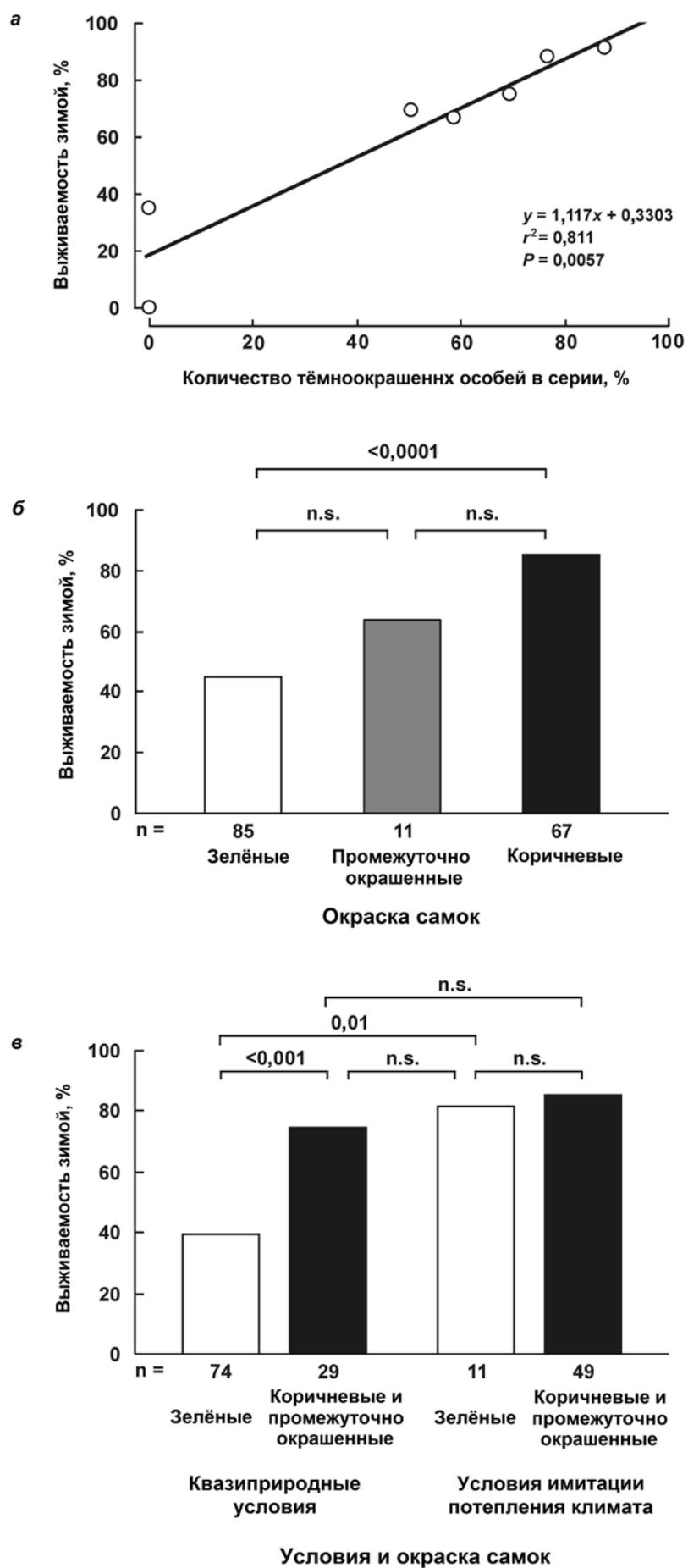


Рисунок 7.24.

выражена в последней серии эксперимента: ни одна самка не смогла изменить окраску в квазиприродных условиях, тогда как 76 % самок стали коричневыми к концу ноября в условиях имитации потепления (Рисунок 7.19б).

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 (Рисунок 7.24а). 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 условиях имитации потепления 76 % самок смогли закончить подготовку к зимовке и поменять окраску, и 89 % из них успешно перезимовали (Рисунки 7.19б и 7.24а).

Анализ выживаемости зимой отдельно по каждой из трёх категорий по окраске самок в нерепродуктивном состоянии показал, что она значимо различается между самками, имеющими зелёную и коричневую окраску тела, но не между ними и самками, имеющими окраску промежуточной категории (Рисунок 7.24б).

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 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 7.24в).

Наконец, окраска самок перед зимовкой впоследствии определила их способность 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 (Рисунок 7.25).

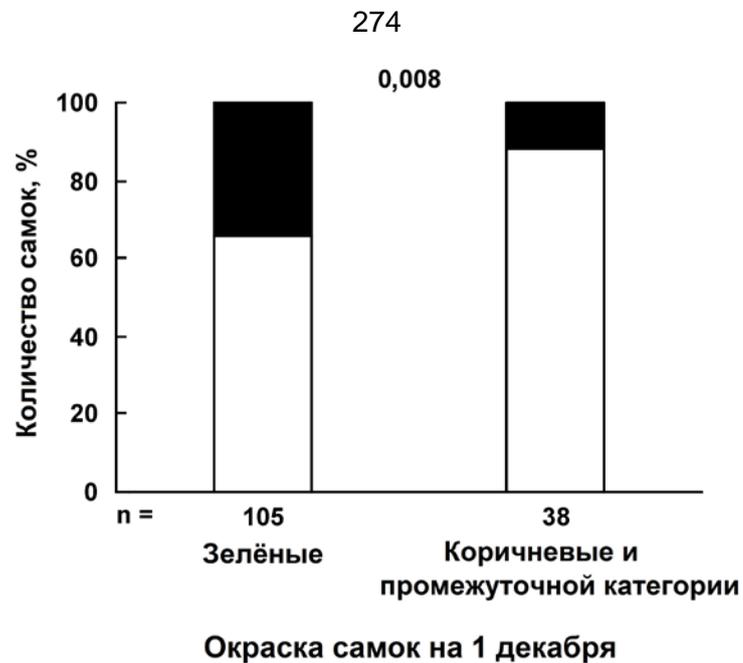


Рисунок 7.25. Окраска самок *Nezara viridula* перед зимовкой (1 декабря) и вероятность их выживания до репродукции в следующем году в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото.

Определяли окраску самок на 1 декабря (зелёные или тёмноокрашенные [вместе коричневые и промежуточной категории]) и затем определяли количество (%) доживших до репродукции в следующем сезоне (показаны белым цветом) и погибших зимой или весной до начала репродукции (показаны чёрным цветом). Значимость различий: тест Фишера, $P = 0,008$. Размер выборки (n) указан под осью.

Размер имаго и выживаемость зимой. На выживаемость самок зимой сильное влияние оказали как их размер, так и экспериментально повышенная температура. При анализе данных в этом аспекте всех самок разделили на две группы по длине тела (<13,5 и $\geq 13,5$ 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 (Рисунок 7.26). Самки каждой размерной группы имели значительно более высокие шансы пережить 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 7.26). Аналогичную ситуацию обнаружили и при анализе данных по ширине пронотума самок (не показано).

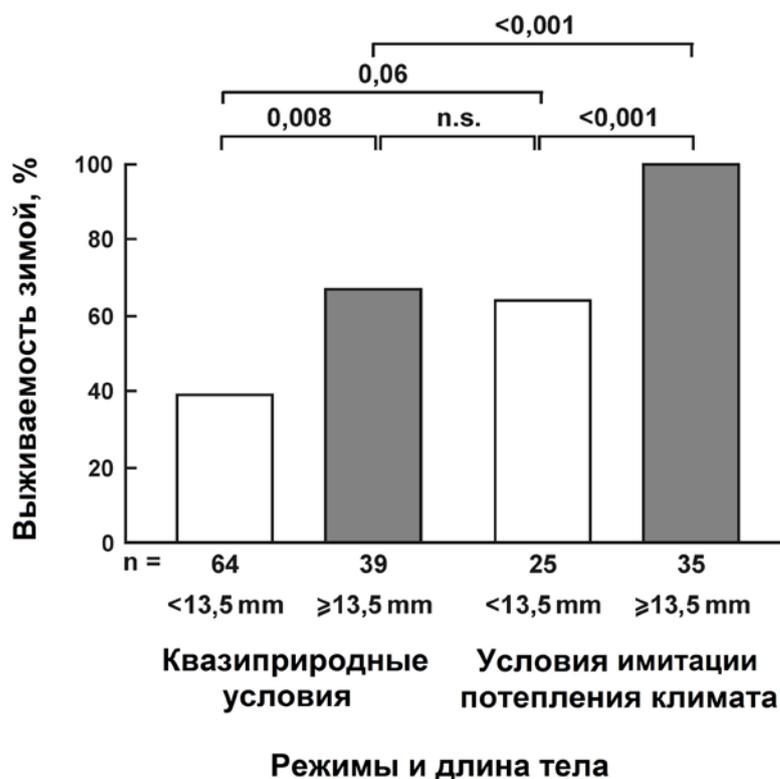


Рисунок 7.26. Влияние размера (длины) тела самок *Nezara viridula* в нерепродуктивном состоянии на их выживаемость зимой (с 1 декабря по 1 апреля) в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

При анализе все самки поделены на две 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.

Сроки весеннего изменения окраски. Весной в серии от 15 августа тёмноокрашенные самки вновь приобрели зелёную окраску значительно раньше в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях ($P = 0,047$; *t*-тест Стьюдента; см. Рисунок 7.19б). Однако в следующей серии (от 1 сентября) разница в датах весеннего изменения окраски между экспериментальными режимами была статистически незначимой ($P = 0,222$; *t*-тест Стьюдента; см. Рисунок 7.19б).

Сроки постдиапаузной репродукции. Прекопуляционный период у развивающихся без диапаузы в квазиприродных условиях самок лишь немного удлинялся в августовских сериях (Рисунок 7.27а). Более ярко эта тенденция была выражена в продолжительности преовипозиционного периода (Рисунок 7.27б). Влияния условий имитации потепления на сроки начала репродукции

у развивающихся без диапаузы самок выявить не удалось – вероятно, в первую очередь потому, что у многих самок репродукция была подавлена в середине и конце лета в условиях имитации потепления (Рисунки 7.19б и 7.27а,б).

У самок, размножающихся весной, длительность прекопуляционного и преовипозиционного периодов высчитывали не с даты окрыления в предыдущем сезоне, а с весенней точки отсчета — 1 марта. Эти фенологические показатели не различались между сериями в квазиприродных условиях или в условиях имитации потепления (Рисунок 7.27в,г). Однако весной во всех сериях спаривание и яйцекладка начались в среднем на 2,0—7,9 дней раньше в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях, и эта разница была статистически значимой в четырёх случаях из шести (Рисунок 7.27в,г).

Плодовитость. Количество отложенных репродуктивными самками яиц варьировало в широких пределах и показывало сложный сезонный тренд. В квазиприродных условиях плодовитость возрастала от серии от 1 июня к серии от 1 августа; в следующей серии только четыре самки откладывали яйца до зимовки (Рисунок 7.28а). У размножающихся весной самок плодовитость варьировала в широких пределах, но медианные значения достоверно не различались (Рисунок 7.28б). Условия имитации потепления, однако, значимо увеличили плодовитость у развивающихся без диапаузы самок в серии от 1 июня (Рисунок 7.28а) и размножающихся после диапаузы самок в серии от 15 сентября (Рисунок 7.28б).



Рисунок 7.27. Прекопуляционный и преовипозиционный периоды у *Nezara viridula* до и после зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями).

а, средний (\pm S.D.) прекопуляционный период недиапаузирующих самок, размножавшихся без зимовки; **б,** средний (\pm S.D.) преовипозиционный период недиапаузирующих самок, размножавшихся без зимовки; **в,** средний (\pm S.D.) прекопуляционный период (считали от 1 марта) постдиапаузных самок, размножавшихся после зимовки (с 1 декабря по 1 апреля); **г,** средний (\pm S.D.) преовипозиционный период (считали от 1 марта) постдиапаузных самок, размножавшихся после зимовки (с 1 декабря по 1 апреля). Белые столбцы — квазиприродные условия, серые столбцы — условия имитации потепления. Учтены только репродуктивные самки. 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 с одинаковыми буквами статистически значимо не различаются между собой ($P > 0,05$). Размер выборки (*n*) указан под осями.

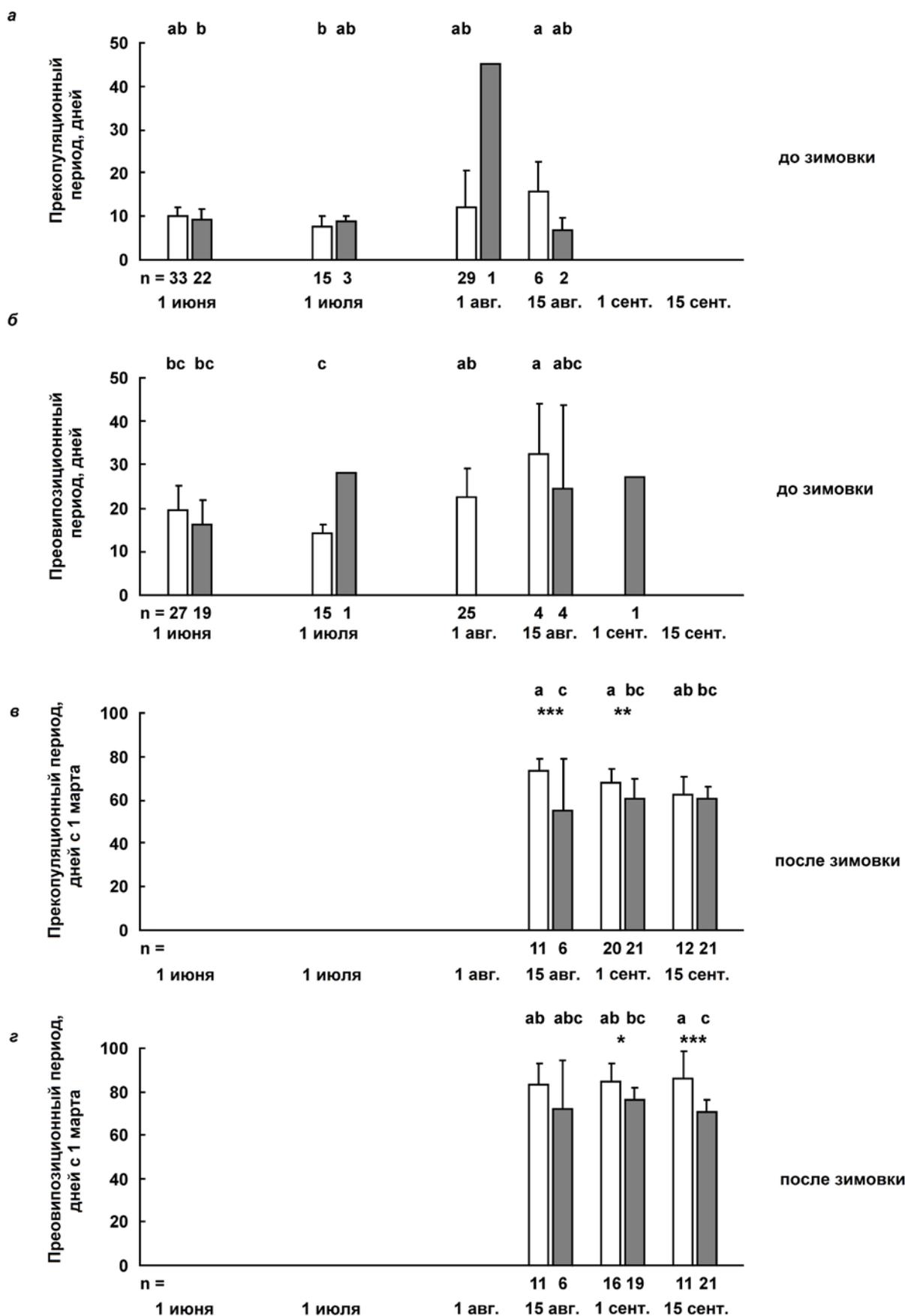


Рисунок 7.27.

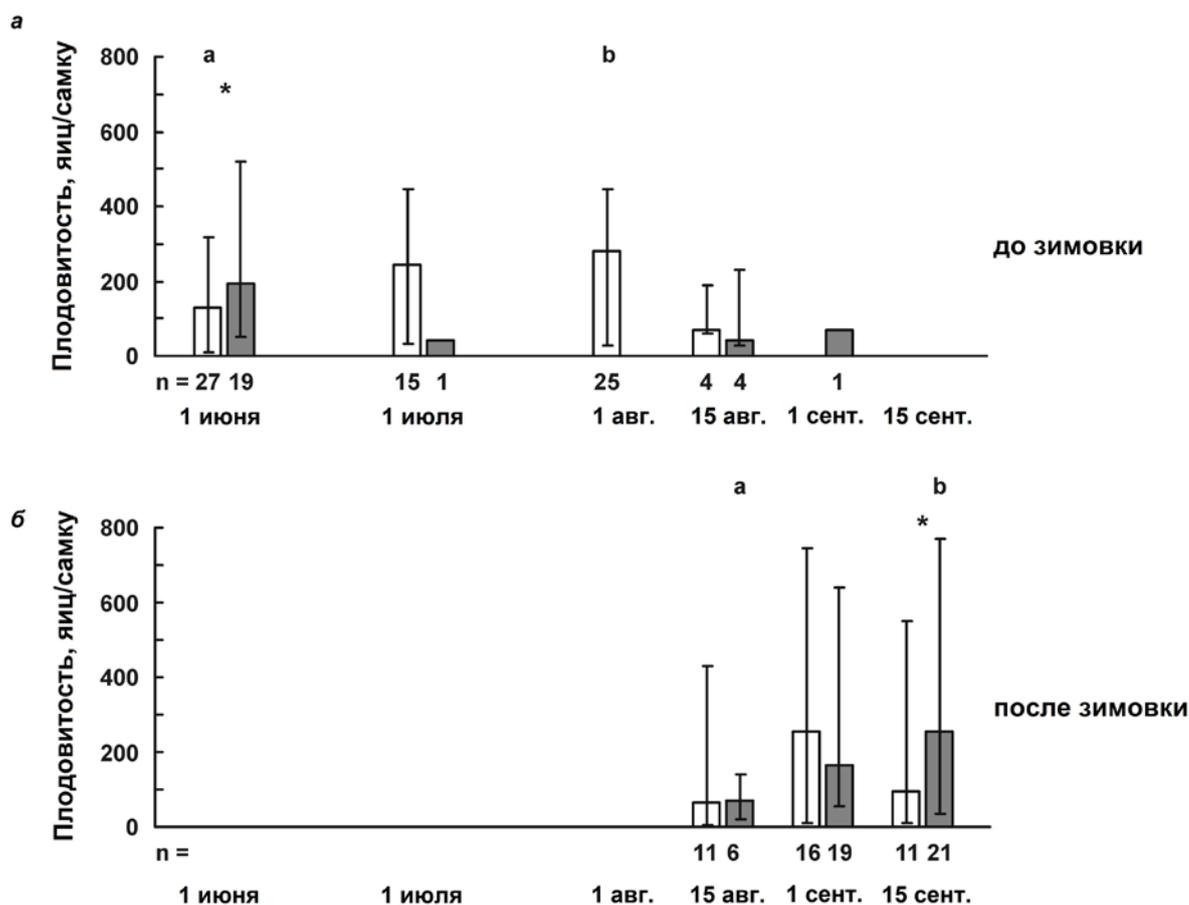


Рисунок 7.28. Плодовитость самок *Nezara viridula* до и после зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями).

а, медианы (с пределами вариации) плодовитости недиапаузирующих самок, размножавшихся без зимовки; **б**, медианы (с пределами вариации) плодовитости постдиапаузных самок, размножавшихся после зимовки (с 1 декабря по 1 апреля). Белые столбцы — квазиприродные условия, серые столбцы — условия имитации потепления. Учтены только репродуктивные самки. Звёздочки: попарное сравнение средних значений между двумя режимами эксперимента в пределах одной серии (даты начала серии). Результаты *t*-теста: *, $P < 0,05$. Буквы над столбцами: тест множественного сравнения (все серии и режимы вместе), тест HSD Тьюки-Крамера, медианы с одинаковыми буквами статистически значимо не различаются между собой ($P > 0,05$). Размер выборки (*n*) указан под осями.

Продолжительность жизни. Средняя продолжительность жизни самок значительно различалась в первую очередь потому, что имаго в осенних сериях зимовали, а в летних — нет (Рисунки 7.19 и 7.29). Условия имитации потепления значимо сократили среднюю продолжительность жизни развивающихся без диапаузы самок в сериях от 1 июля и 1 августа, однако значимо продлили её у диапаузовавших и размножающихся после диапаузы самок из серий от 1 и 15 сентября (Рисунок 7.29).

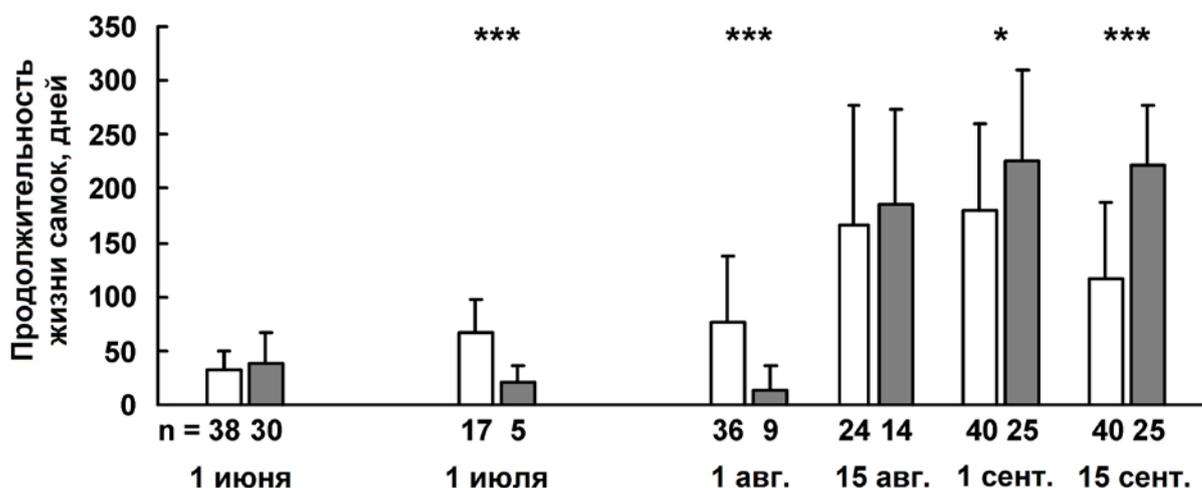


Рисунок 7.29. Продолжительность жизни самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010).

Средняя (\pm S.D.) продолжительность жизни самок. 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). Результаты t -теста: *, $P < 0,05$, ***, $P < 0,001$. Размер выборки (n) указан под осью.

Влияние имитации потепления на сезонное развитие *N. viridula*. В данном 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, таких как (1) наличие только одной повторности, (2) исключение из экспериментальной системы кормового растения, конкурентов, хищников и паразитов, (3) одинаковая разница температуры в течение суточных циклов и в разные сезоны (при том, что большинство моделей демонстрирует, что потепление есть и будет существеннее зимой, чем летом, и ночью, чем днём, хотя ряд данных указывает на то, что это не всегда так; Kato, 1996, см. анализ в IPCC, 2007a,b). Нет сомнения в том, что суточные и сезонные различия в уровне потепления, взаимодействие с другими трофическими уровнями и т.п. могут усилить или ослабить обнаруженные тренды или вызвать какие-то иные реакции *N. viridula* на изменённом или популяционном уровне. 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 (Таблица 7.3).

Фенология. Как было отмечено (Bale et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003; Martín-Vertedor et al., 2010; Мусолин, Саулич, 2011, 2012б, 2014; Musolin, 2007, 2012), 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 (Helmuth et al., 2005; Parmesan, 2007). В проведённом 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 (Рисунок 7.19б; аналогичные данные — см. Рисунок 7.12). Сильнее повышенная температура повлияла на фенологическую приуроченность постдиапаузной репродукции — на такие параметры, как спаривание и начало яйцекладки: в условиях имитации потепления климата эти фенофазы наступали значимо раньше (Рисунки 7.17в,г и 7.27в,г). Эти 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 7.20). Конец августа является самым жарким периодом года в центральной Японии: средняя температура августа в Киото в 1997—2007 гг. 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 (Рисунок 7.19). Визуализация зависимости скорости развития личинок от температуры (Рисунок 7.21) показало, что симитированное потепление сделало температурные условия второй половины лета неблагоприятными для личиночного развития *N. viridula*. В результате

Таблица 7.3. Потенциальные эффекты потепления климата на фенологию и параметры жизненного цикла *Nezara viridula* в разные сезоны (по: Musolin et al., 2010).

Фенология и параметры жизненного цикла	Эффекты в разные сезоны года ¹					Примечания
	Весна	Начало лета	Конец лета	Осень	Зима	
Постдиапаузное восстановление активности и начало репродукции	+					Рисунки 7.16, 7.17, 7.19, 7.27 и 7.28
Личиночное развитие	+	+	–	+		Рисунки 7.20—7.21
Физическое состояние личинок и имаго	+ / 0	+ / 0	–	+		Рисунки 7.22
Размер окрыляющихся имаго	0	0	–	+		Рисунки 7.23
Репродуктивный выход	+	+ / 0	– / 0	+		Рисунки 7.28
Связанное с диапаузой изменение окраски имаго	+ / 0			+	+	Рисунки 7.12 и 7.19
Продолжительность жизни имаго	+	– / 0	–	+	+	Рисунки 7.18 и 7.29
Выживаемость имаго	+ / 0	– / 0	–	+	+	Рисунки 7.16, 7.22—7.26

¹ Эффекты потепления климата: +, положительный; –, отрицательный; 0, нейтральный; *, зависит от доступности пищи.

личинки развивались медленнее, имели повышенную смертность и испытывали ощутимые трудности при имагинальной линьке (Рисунки 7.19б, 7.20 и 7.22).

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 окрыление имаго (Рисунки 7.19б и 7.20). 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 (Данилевский, 1961; Danks, 1987; Саулич, 1999; Musolin et al., 2001; Саулич, Волкович, 2004). 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 (Рисунок 7.19б). Самки, которые были зелёными к началу зимы (1 декабря), имели значительно более высокую смертность (Рисунок 7.24) и значительно более низкие шансы дожить до репродуктивного сезона в следующем году и оставить потомство (Рисунок 7.25). 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, 2007; Мусолин, Саулич, 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 (см., например, Danks, 1987, с. 214—216). В условиях имитации потепления этот эффект был заметно усилен: самки, окрылившиеся в августе, были не только в среднем самыми мелкими во всем эксперименте, но и (при попарном сравнении серий) самки были значительно мельче в условиях имитации потепления, чем в квазиприродных условиях (Рисунок 7.24). 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; Teplitsky et al., 2008; Tov, Geffen, 2011). 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).

Выживаемость имаго зимой. Зима является критическим сезоном для выживания у многих видов насекомых умеренного климата (Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Leather et al., 1993). Считается, что немалое количество видов, которые сейчас расширяют свои ареалы, смогли осуществить это в основном (или исключительно) благодаря тому, что зимы у северной границы ареалов стали мягче (Crozier, 2004; Musolin, 2007; Tougou et al., 2009; Мусолин, Саулич, 2012).

В обоих режимах в данном эксперименте более крупные самки *N. viridula* имели более высокие шансы успешно пережить зиму (Рисунок 7.26). Однако — что более важно — дополнительные 2,5 °C имитации потепления на протяжении зимних месяцев значимо 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 7.26). 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 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; см.: Vale, Hayward, 2010), но выявленный в эксперименте с *N. viridula* тренд, вероятно, типичен для многих щитников и других насекомых умеренного климата.

Имитация потепления оказала сильное влияние на функциональную зависимость выживаемости зимой и окраски имаго у *N. viridula*. Тёмная (коричневая) окраска зимующих имаго (Рисунок 4.9), безусловно, выполняет определенную защитную (покровную) функцию. Однако осенняя смена окраски является и

визуальным индикатором протекания процессов индукции зимней диапаузы (см. Главы 3 и 4). Если имаго *N. viridula* не успели поменять окраску (и подготовиться к зимовке) в октябре—ноябре, то, скорее всего, они так и останутся зелёными или уже неадаптивная краткосрочная смена окраски произойдет в конце зимы или весной в ответ на весеннее повышение температуры, что было продемонстрировано в ещё одном эксперименте (Рисунок 7.30). У таких имаго будет наблюдаться повышенная смертность зимой и весной и снижение репродуктивного выхода после зимовки, что свидетельствует о незавершенности процесса индукции диапаузы (Рисунки 7.25 и 7.30; Musolin, Numata, 2004). В обсуждаемом эксперименте выживаемость зимой значительно различалась между зелёными и темноокрашенными имаго в квазиприродных условиях, но не в условиях имитации потепления (Рисунок 7.24в). Более того, выживаемость зелёных самок в условиях имитации потепления была даже несколько выше, чем выживаемость тёмноокрашенных самок в квазиприродных условиях (Рисунок 7.24в). Такой результат позволяет предположить, что в условиях дальнейшего потепления климата повысится выживаемость даже тех имаго, которые не успели полноценно подготовиться к зимней диапаузе. Как и в случае с зимней выживаемостью имаго разного размера, вряд ли наблюдаемая реакция будет характерна исключительно для *N. viridula*: можно предположить, что в условиях смягчения суровости зим в зоне умеренного климата у многих видов щитников и других насекомых даже не полностью физиологически подготовленные к зимовке особи будут иметь шансы успешно перезимовать и оставить потомство в следующем сезоне. 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 (Crozier, 2004; Vale, Hayward, 2010).

Репродуктивный потенциал и продолжительность жизни имаго. Условия имитации потепления значительно стимулировали плодовитость в начале лета как у перезимовавших особей, так и у молодых имаго нового поколения (Рисунок 7.28а,б). Эти самки жили и размножались дольше, чем самки в квазиприродных условиях, что, вероятно, происходило благодаря смягчению температурных условий зимовки. Хотя эта тенденция и не универсальна даже в пределах одного вида (см. Рисунок 7.18 и его обсуждение выше), данные текущего эксперимента подтверждают ранее высказанное предположение, что потепление климата может стимулировать репродукцию насекомых в начале вегетационного

сезона и таким образом повысить экономический статус некоторых насекомых-вредителей (Kiritani, 2007).

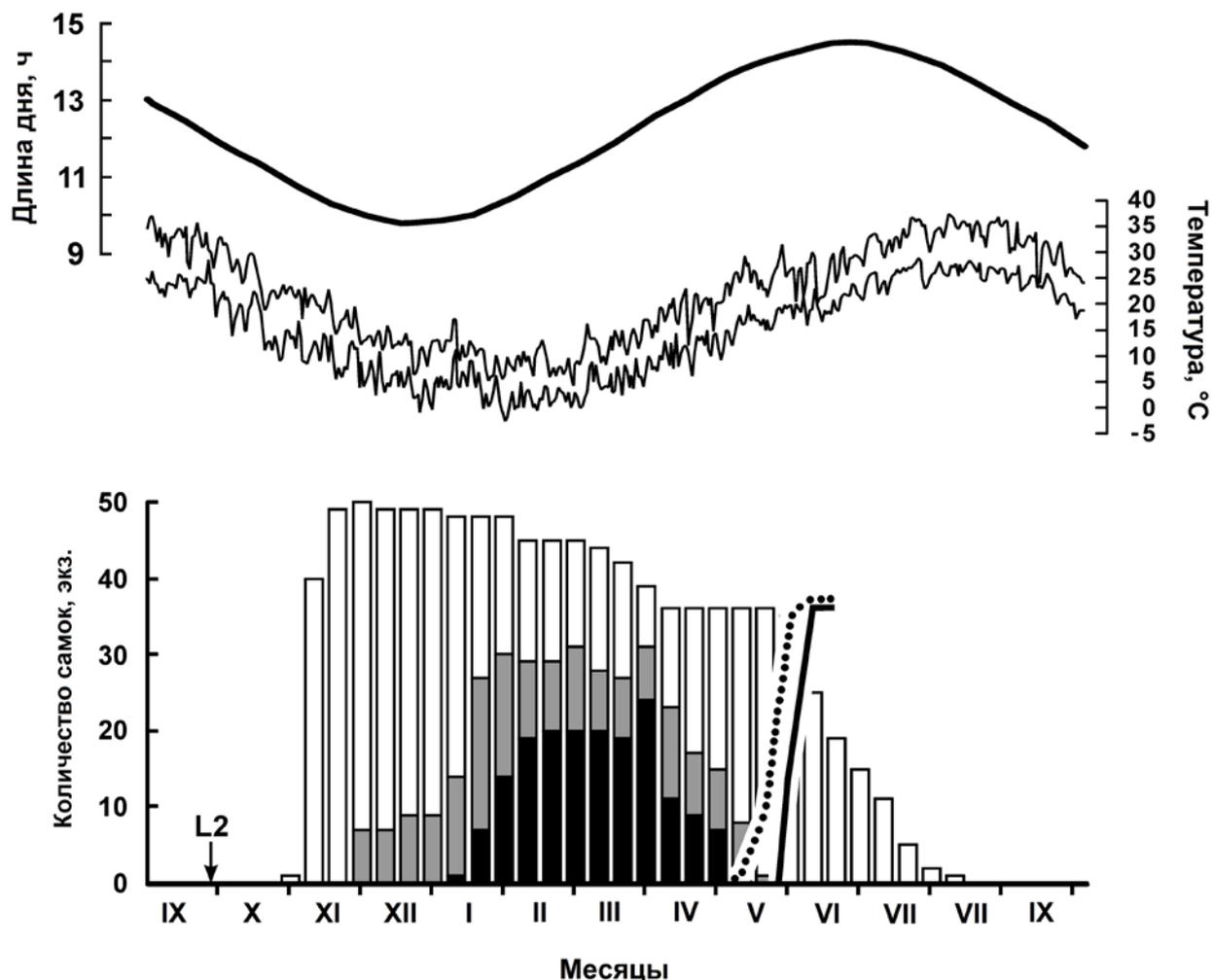


Рисунок 7.30. Сезонное развитие самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях в Осаке (по: Musolin, Numata, 2004).

Показаны только самки. Стрелка указывает даты (27—28 сентября), когда личинок II возраста (L2) перенесли из лабораторных условий в квазиприродные условия. 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 спаривавшихся самок, непрерывная линия — кумулятивное количество яйцекладущих самок. Природные условия (вверху рисунок): толстая линия — длина дня, тонкие линии — суточные максимумы и минимумы температуры. Подробнее см. методику [раздел 2.3.3] и результаты [раздел 7.6].

Вольтини́зм. Неоднократно высказывалось предположение, что повышение температуры вызовет как более быстрое развитие насекомых, так и удлинение периода их активного развития, что в совокупности может привести к увеличению количества реализуемых в сезоне поколений у отдельных видов насекомых (см. Главу 1 и Рисунок 1.3; Yamamura, Kiritani, 1998; Bale et al., 2002; Kiritani, 2007; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012). В некоторых случаях этот эффект был показан на основе полевых данных (например, Martín-Vertedor et al., 2010). Применение формулы, предложенной К. Ямамурой и К. Киритани (Yamamura, Kiritani, 1998) с использованием температурных параметров развития *N. viridula* из разных источников (Kariya, 1961; Nonaka, Nagai, 1978; Musolin, Numata, 2003a) показало, что повышение температуры на 2,0—2,5 °C может привести к развитию одной дополнительной полной генерации *N. viridula* в центральной Японии (0,97—1,34 дополнительных генерации при использовании разных данных о температурных параметрах развития). Однако ситуация с этим видом, очевидно, более сложная. Проведённый эксперимент показал, что потепление вызовет не только ускорение личиночного развития и созревания имаго весной и осенью, но также подавление и замедление личиночного развития во второй половине лета (Рисунок 7.20). Если условно рассматривать четыре серии эксперимента (от 1 июня, 1 июля, 1 августа и 1 сентября) как четыре поколения *N. viridula* в центральной Японии (см. Kiritani, 1971), то общее ускорение личиночного развития, вызванное повышением температуры, может составить примерно 31 день (сдвиг на более ранние сроки начала яйцекладки после зимовки, ускоренное личиночное развитие в сериях от 1 июня и 1 сентября, укороченный преовипозиционный период в серии от 1 июня). Однако общая задержка из-за угнетения развития во второй половине лета может составить примерно 24 дня (замедленное личиночное развитие в сериях от 1 июля и 1 августа и увеличенный преовипозиционный период в серии от 1 июля). Таким образом, ускорение развития в первом и четвёртом поколениях и удлинение периода активности *N. viridula* будут почти полностью компенсироваться задержками из-за угнетения развития в других поколениях, что делает маловероятным развитие дополнительного полного поколения. При этом следует заметить, что эксперимент проводили с рядом методических ограничений (например, у экспериментальных насекомых не было возможности выбора микростанции с более благоприятным температурным режимом). Кроме того, известно, что потепление происходит и будет происходить неравномерно в разные фазы суточного и сезонного циклов; так, например, оно более выражено зимой, чем летом (см. Karl et al., 1993; Kato, 1996;

IPPC, 2007b, 2014). В эксперименте же насекомых содержали в условиях постоянной разницы температур. Таким образом, в будущем обнаруженные в эксперименте эффекты могут выражаться сильнее (благоприятные и зимой) или слабее (неблагоприятные и летом).

7.7. Экспериментальное исследование потенциального влияния изменения климата на бактерий-симбионтов *Nezara viridula*

Как показали результаты полевого экспериментального исследования (раздел 7.6), в условиях имитации потепления климата при экстремально высоких летних температурах личинки *N. viridula* часто имели физические дефекты, не могли перелинять на стадию имаго, страдали от высокой смертности и т. п. (см. Рисунок 7.22). Причины таких симптомов были неясны, хотя и прослеживалась связь с субоптимально высокими температурами. По одной из версий, страдать от слишком высоких температур могут в первую очередь облигатно населяющие кишечный тракт щитников симбиотические бактерии (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 (Buchner, 1965; Bourtzis, Miller, 2003; Kikuchi et al., 2008, 2016; Kikuchi, 2009; Tada et al., 2011; Hosokawa et al., 2013, 2014; Kaiwa et al., 2014; Karamipour et al., 2016). Эти симбиотические микроорганизмы, как правило, передаются вертикально от матери к потомству через различные механизмы (Bourtzis, Miller, 2003; Kikuchi, 2009; Hosokawa et al., 2013; Itoh et al., 2017). Филогенетический анализ нередко показывает, что эволюции 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.

Неоднократно было установлено, что симбиотические микроорганизмы многих насекомых очень чувствительны к действию высоких температур. При стрессовых воздействиях высоких температур у насекомых отмечали нарушения симбиотической системы, что обычно было сопряжено с отставанием в росте,

повышенной смертностью, снижением плодовитости, аномальным цветом покровов тела и другими фенотипическими дефектами (Chang, 1974; Noda, Saito, 1979; Ohtaka, Ishikawa, 1991; Sacchi et al., 1993; Prado et al., 2010; Fan, Wernegreen, 2013). Недавние достижения в области геномики и экологии микроорганизмов дают основание предполагать, что некоторые – если не все – аспекты уязвимости симбионтов перед высокими температурами имеют отношение к общей тенденции дегенеративной эволюции их генома (Wernegreen, 2002; Moran et al., 2008). Понимание природы и функционирования симбиоза между насекомыми и бактериями, возможно, позволит нам лучше понять, как изменение климата будет влиять на отдельные виды и экосистемы в целом, и насколько важна при этом чувствительность симбионтов к тепловому стрессу (Gilman, 2010; Kiers et al., 2010; Walther, 2010; Harley, 2011; Wernegreen, 2012; Blois et al., 2013).

Проведённые 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 (Рисунок 7.31) (Tada et al., 2011). Сразу после яйцекладки самка *N. viridula* покрывает поверхность яиц содержащим симбионтов кишечным выделением, а новорожденные личинки I возраста орально 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 (Prado et al., 2006; 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 V возраста и стадии имаго. Методами количественного анализа было показано, что стерилизация поверхности приводит к потере кишечных симбионтов у 100% личинок II возраста. Эти данные в совокупности указывают на облигатную природу такой симбиотической ассоциации (Рисунок 7.32; Tada et al., 2011).

Анализ генетического материала бактерий из кишечных крипт имаго из 10 японских, двух американских и одной бразильской популяций *N. viridula* показал, что симбиотические бактерии образуют вполне компактную филогенетическую ветвь с незначительной дивергенцией между популяциями из трёх регионов (Рисунок 7.33; Tada et al., 2011).



Рисунок 7.31. Средний отдел пищеварительного тракта самки *Nezara viridula* (по: Kikuchi et al., 2016).

Стрелка указывает на симбиотический орган, несущий крипты, заполненные симбиотическими бактериями (фото на врезке).

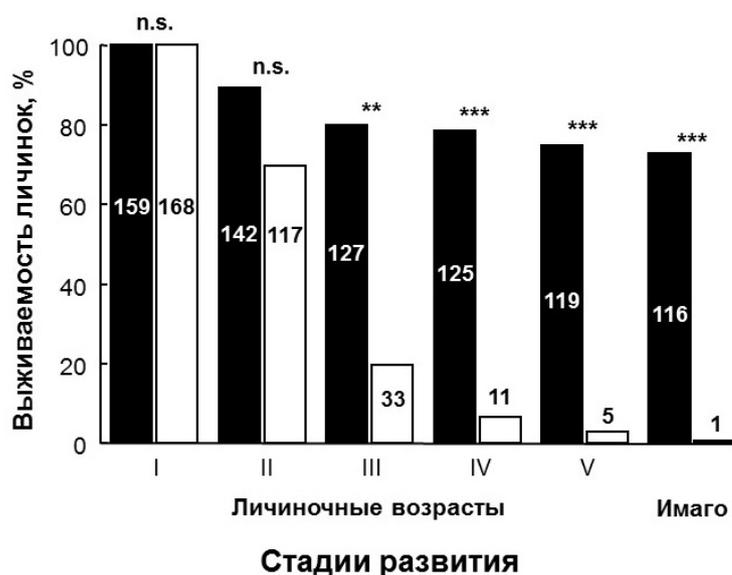


Рисунок 7.32. Влияние стерилизации поверхности яйцекладок *Nezara viridula* на выживаемость личинок (по: Tada et al., 2011).

Температура 25 °С. Чёрные столбцы — контроль, белые столбцы — личинки из кладок, поверхность которых была стерилизована. Цифры на столбцах — количество выживших личинок на начало стадии. Результаты теста Фишера после поправки Бонферрони: **, $P < 0,001$, ***, $P < 0,0001$. Подробнее см. методику [раздел 2.3.6] и результаты [раздел 7.7].

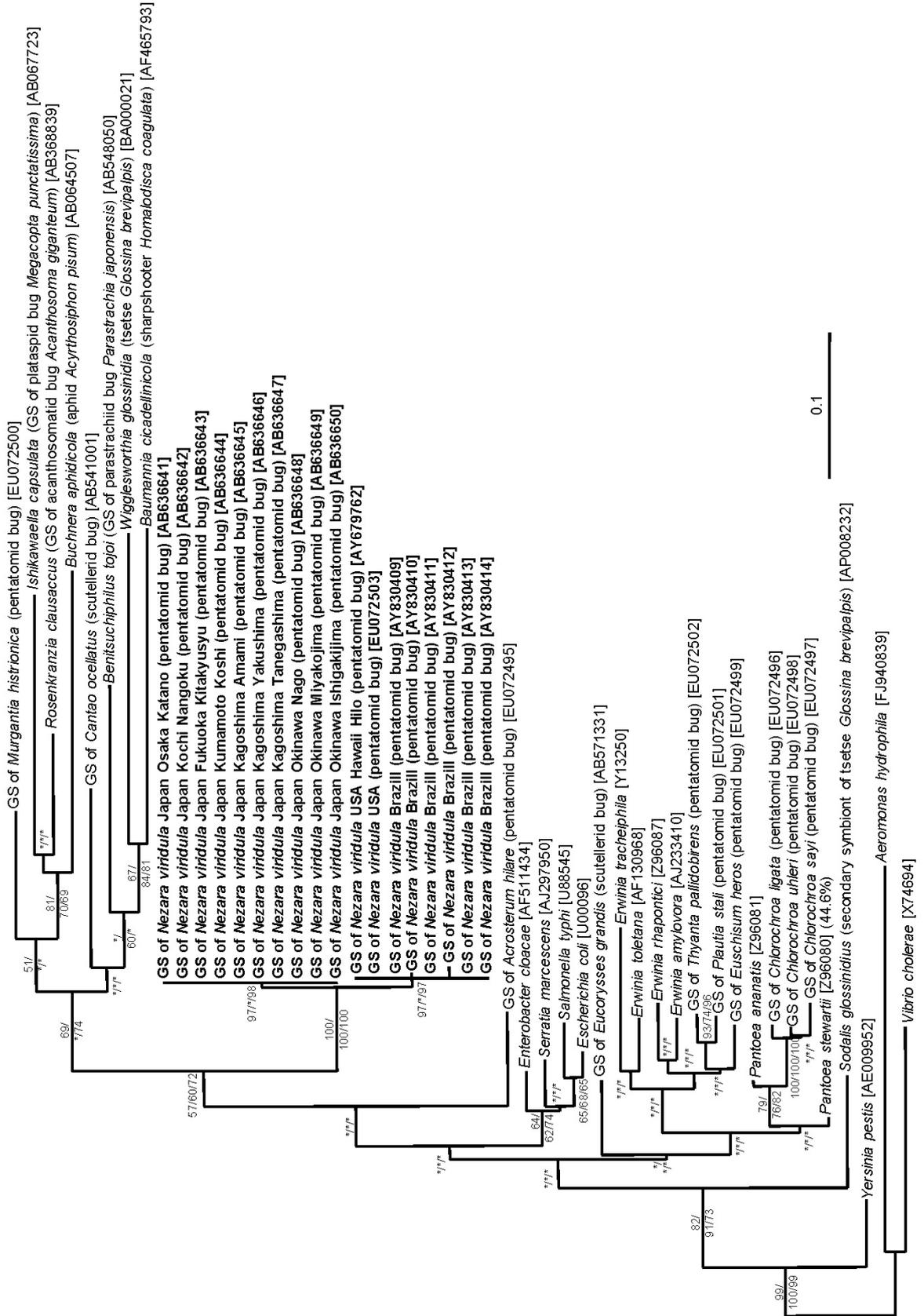


Рисунок 7.33. Филогенетическое размещение кишечных симбиотических бактерий на основе анализа последовательности гена 16S rRNA *Nezara viridula* (по: Tada et al., 2011).

GS — кишечный симбионт. Обозначения и детали см.: Tada et al., 2011.

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

В первом эксперименте личинок выращивали в двух экспериментальных режимах (как было описано выше; см. главу 2 и раздел 7.6):

(1) квазиприродные условия (при естественной длине дня и температуре; Рисунок 2.5а)

(2) условия имитации потепления климата (в экспериментальном инкубаторе с прозрачными стенками с трёх сторон, в котором температура постоянно была выше температуры в квазиприродных условиях на 2,5 °С; Рисунок 2.5б).

В этом эксперименте было четыре серии — кладки выставляли в экспериментальные режимы в начале каждого месяца: 5 июня, 5 июля, 5 августа и 5 сентября (Рисунок 7.34).

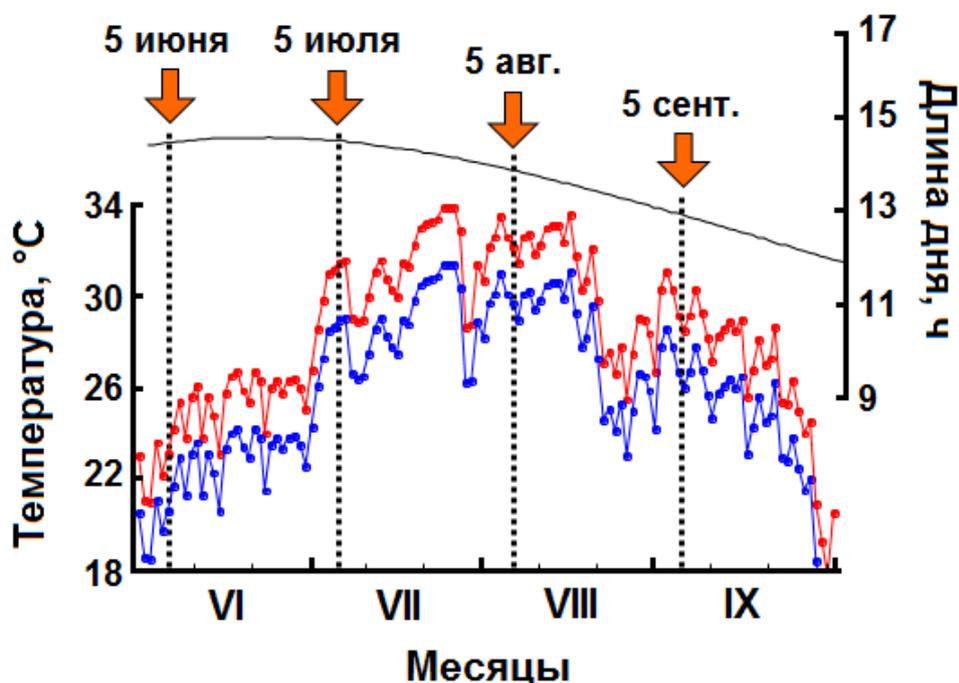


Рисунок 7.34. Схема эксперимента по исследованию влияния имитации потепления климата (+2,5 °С) на кишечных симбиотических бактерий *Nezara viridula* в Киото (по: Kikuchi et al., 2016).

Свежие яйцекладки *Nezara viridula* выставляли в квазиприродные условия и условия имитации потепления климата 5 июня, 5 июля, 5 августа и 5 сентября 2009 г. Приведены данные по естественной длине дня и температуре (синяя [верхняя] линия — в квазиприродных условиях, красная [нижняя] линия — в экспериментальном инкубаторе, имитирующем потепление климата).

В двух экспериментальных режимах определяли выживаемость на стадии личинки (в сумме самки и самцы, т. к. у погибших личинок младших возрастов визуально невозможно определить пол), также далее фиксировали у самок и самцов продолжительность завершившейся стадии личинки, размер (длину тела) имаго, их окраску и методами количественного генетического анализа подсчитывали титр симбиотических бактерий в крипах.

Как и в предыдущих экспериментах, почти во всех вариантах опыта имитация потепления климата статистически значимо влияла на параметры развития, особенно ярко это было выражено в середине лета (в июле и августе): повышенная температура сокращала выживаемость личинок (Рисунок 7.35а), замедляла личиночное развитие (Рисунок 7.35б,е), в результате её действия окрыляющиеся имаго имели меньшие размеры (Рисунок 7.35в,ж). Многие имаго в середине лета имели также нетипичную бледную желтовато-салатную окраску вместо ярко-зеленой (Рисунок 7.36; см. Рисунок 7.22). В целом, все эти симптомы были очень похожи на симптомы патологического развития, описанные в разделе 7.6. Когда у этих же особей после вскрытия было определено обилие бактерий-симбионтов (по присутствию копий симбионтного гена *groEL*; Приложение 3), 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 (в июле и августе) экспериментальная повышенная температура на несколько порядков снижала количество симбионтов в кишечном тракте *N. viridula* — до 10^3 – 10^4 единиц на одно насекомое (Рисунок 7.35г,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 с пятью постоянными температурами: 25,0, 27,5, 30,0, 32,5 и 35,0 °С при длинном дне (L:D 16:8). В этих постоянных условиях личинок выращивали до имагинальной стадии и определяли те же параметры, что были описаны выше. По мере того, как температура увеличивалась от режима к режиму (т. е. 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 и не перелиняла на стадию имаго (Рисунок 7.37а). Если не рассматривать вариант с температурой 32,5 °С и очень маленькой выборкой выживших личинок, то высокая температура (30,0 °С) не ускоряла, а, наоборот, задерживала личиночное развитие (Рисунок 7.37б,е), но при этом окрылившиеся имаго имели редуцированные размеры

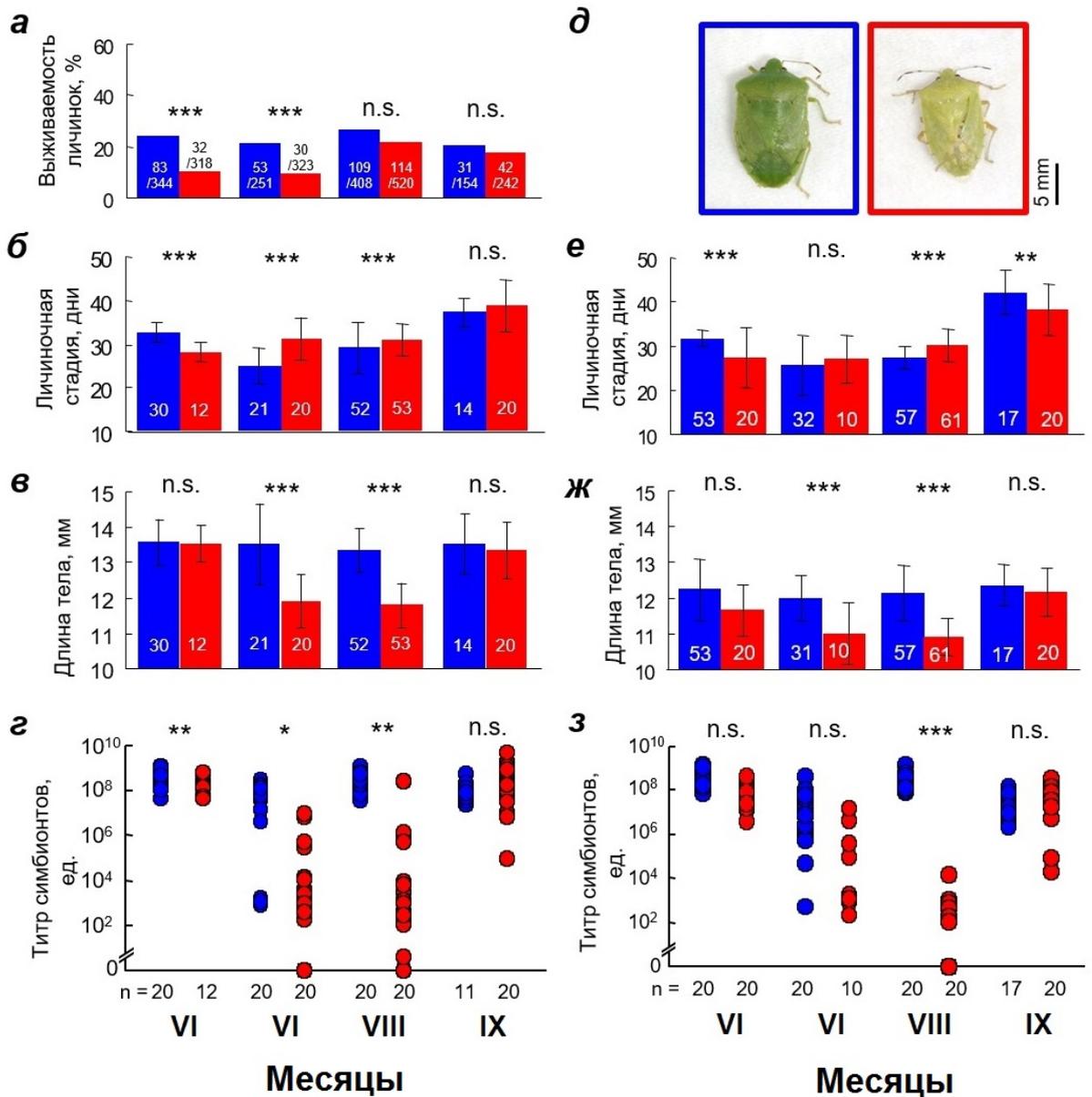


Рисунок 7.35. Показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) (по: Kikuchi et al., 2016).

а, выживаемость личинок (доля яиц, личинки из которых достигли имагинальной стадии), самки и самцы учтены вместе; **б**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок; **в**, средняя (\pm S.D.) длина тела самок (размер от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **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 (размер от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **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.

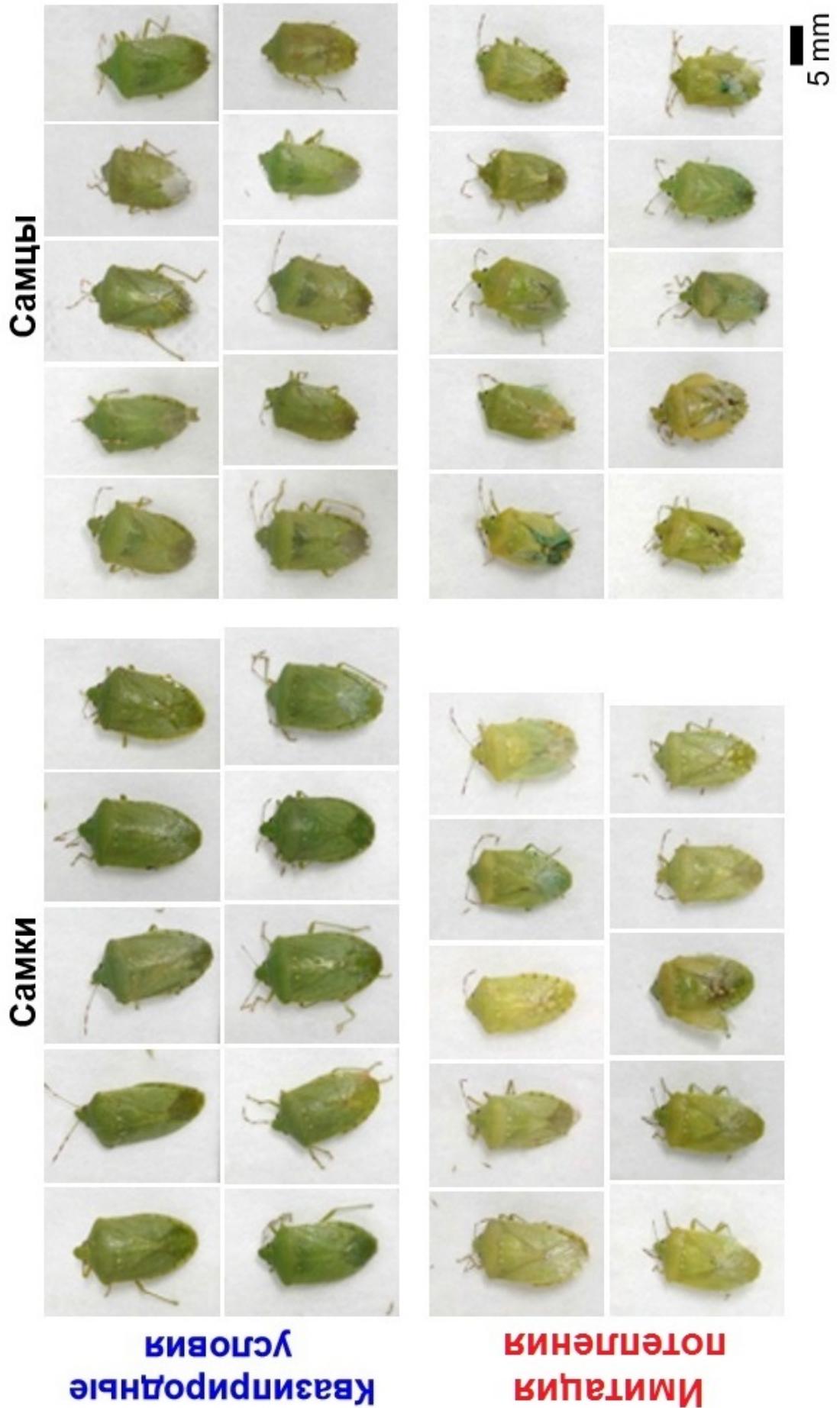


Рисунок 7.36.

тела (Рисунок 7.37*а,у*) и нетипичную бледную желтовато-салатную окраску вместо ярко-зеленой (Рисунок 7.38).

В квазиприродных условиях в середине лета (июль и август) больших проблем в развитии личинок не было (Рисунок 7.35). При этом средние температуры были $25,9 \pm 1,6$ °C в июле и $26,6 \pm 1,8$ °C в августе (Рисунок 7.34). Однако в эти же месяцы в условиях имитации потепления развитие насекомых было подавлено (Рисунок 7.35), а средние температуры составили $28,6 \pm 1,6$ °C в июле и $29,4 \pm 1,8$ °C в августе (Рисунок 7.34). Эти данные согласуются с результатами, полученными при постоянной температуре в лабораторных условиях, в которых выращивание личинок при 25,0 и 27,5 °C не вызывает проблем с развитием, тогда как выращивание при 30,0 °C приводит к задержке развития, мелким размерам и нехарактерной окраске (Рисунки 7.37 и 7.38). 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 (выраженное как количество копий гена *groEL* на одно насекомое), то оказалось, что эти титры значительно 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 °C) 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 °C и менее чем 10^4 единиц на одно насекомое при температуре 32,5 °C (Рисунок 7.37*а,у*).

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 °C) приводят не только к проявлению симптомов патологического развития хозяина (*N. viridula*), но и к ярко выраженному сокращению численности населения симбионта (бактерий).



Рисунок 7.36. Внешний вид самок и самцов *Nezara viridula*, выросших в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C; серия 5 августа) (по: Kikuchi et al., 2016).

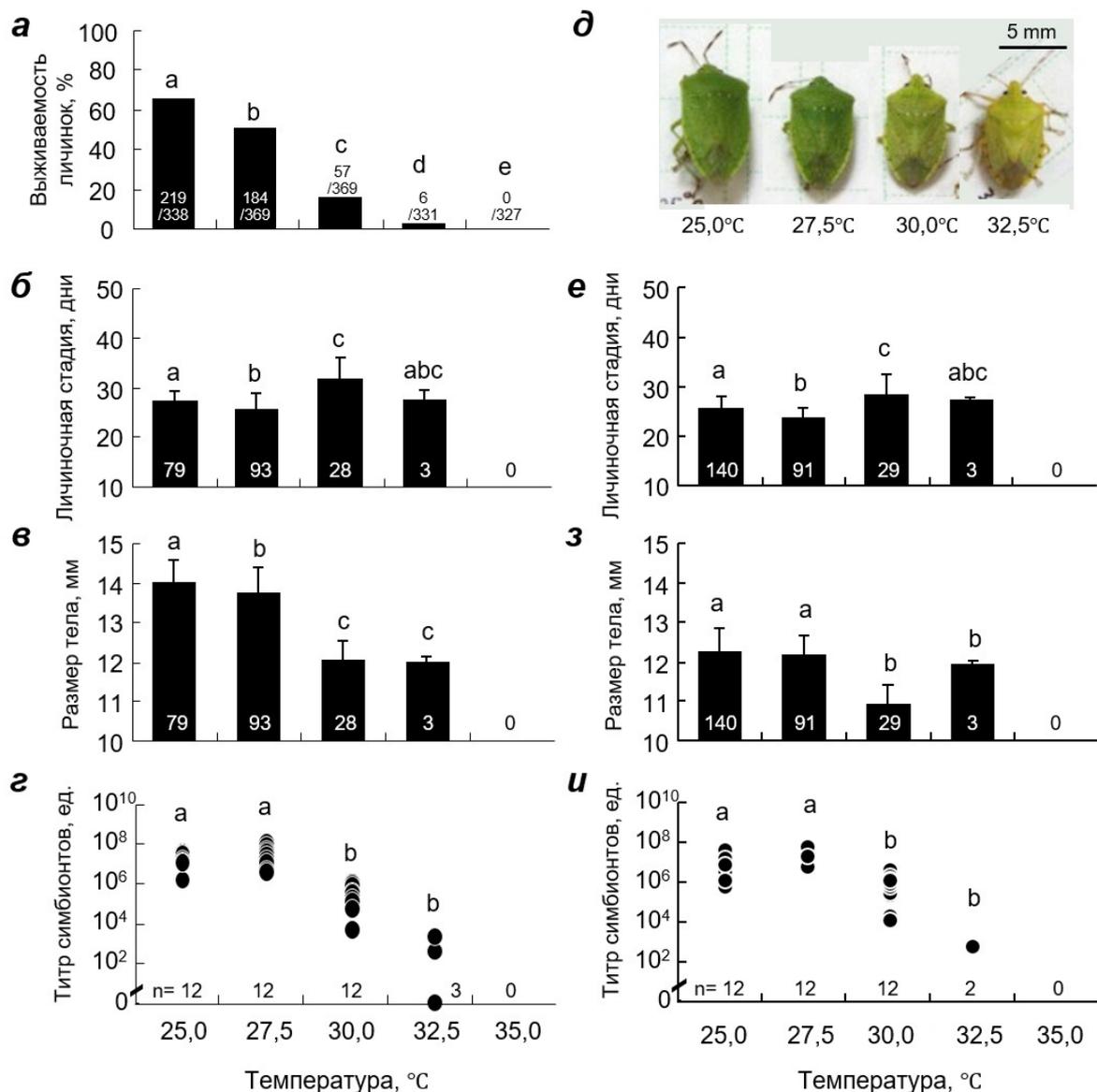


Рисунок 7.37. Показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий при выращивании при постоянных температурах (по: Kikuchi et al., 2016).

а, выживаемость личинок (доля яиц, личинки из которых достигли имагинальной стадии), самки и самцы учтены вместе; **б**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок; **в**, средняя (\pm S.D.) длина тела самок (размер от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **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 (размер от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **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.

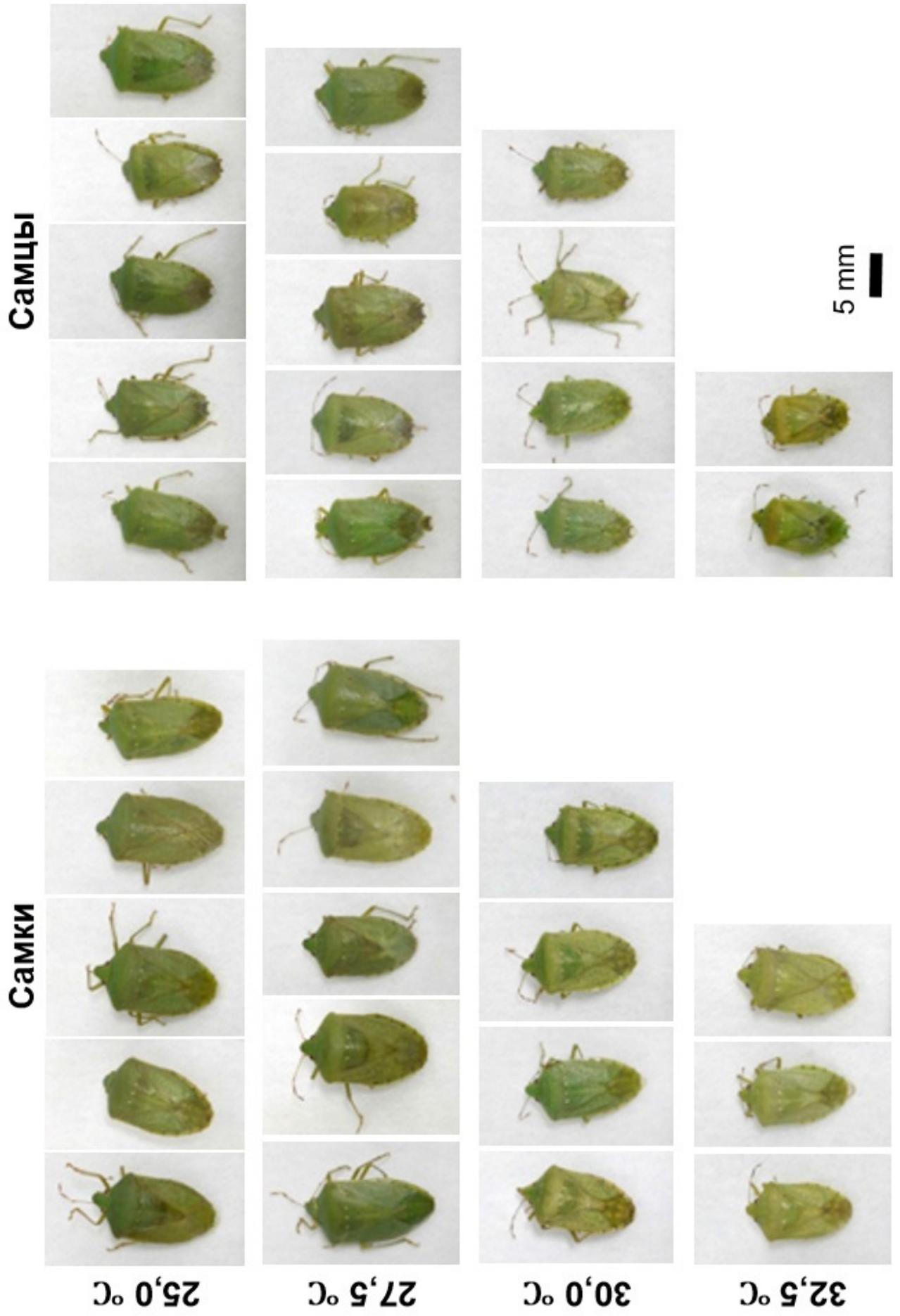


Рисунок 7.38.

Существуют 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 7.39г,з) вызвало проявление симптомов, очень сходных с полученными в предыдущих экспериментах при воздействии высоких температур: у личинок значительно снизилась выживаемость (Рисунок 7.39а), замедлилось само личиночное развитие (Рисунок 7.39б,е), имаго имели меньший размер тела (Рисунок 7.39в,ж) и бледную желтовато-салатную окраску тела вместо ярко-зеленой (Рисунок 7.40). Применение антибиотика вызвало снижение титра бактериального гена *groEL* на 4—5 порядков (Рисунок 7.39г,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.



Рисунок 7.38. Внешний вид самок и самцов *Nezara viridula*, выращенных при постоянных температурах (по: Kikuchi et al., 2016).

При температуре 35,0 °С все личинки погибли, не достигнув имагинальной стадии.

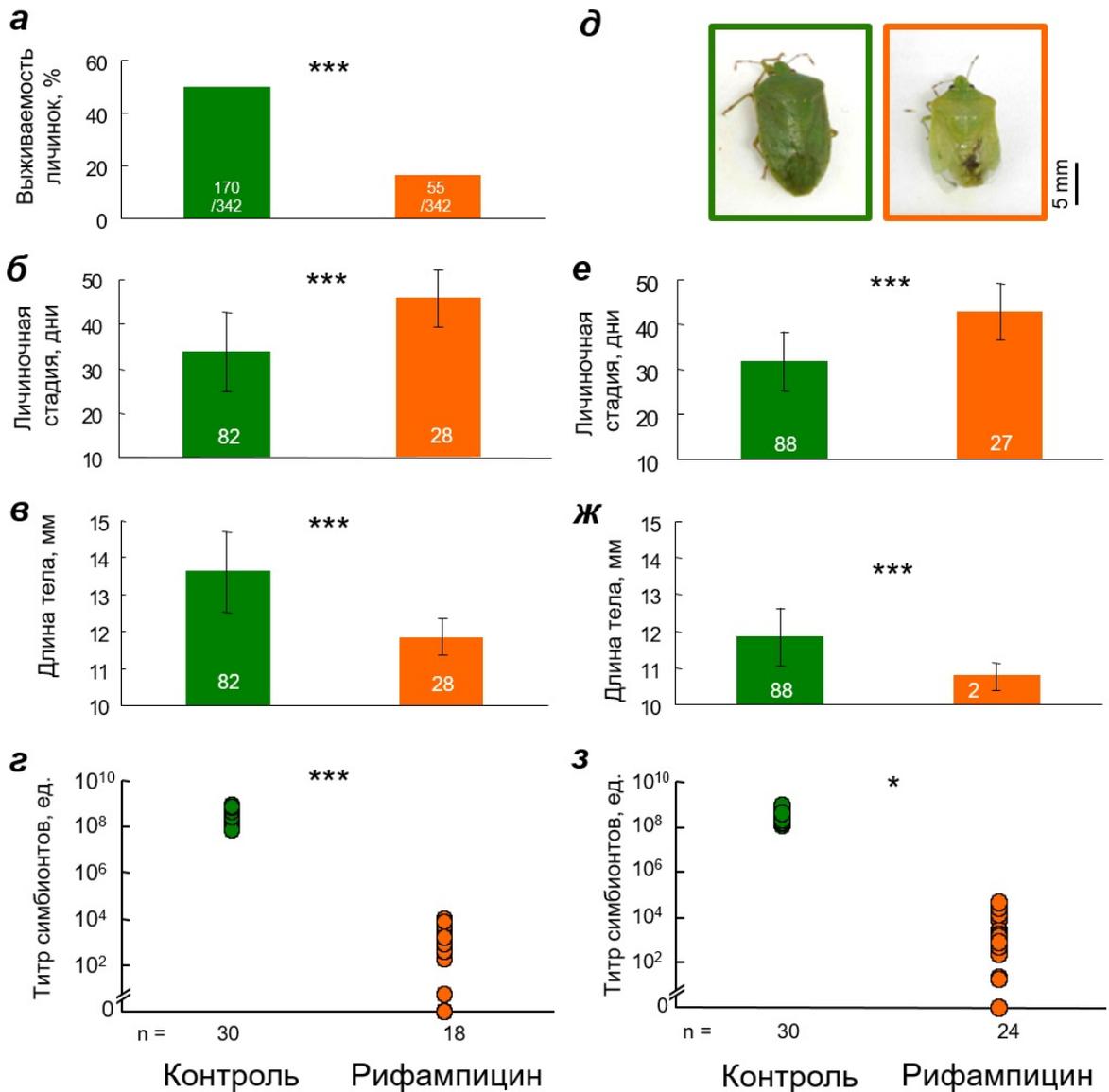


Рисунок 7.39. Влияние низкой дозы антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина) на показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий (по: Kikuchi et al., 2016).

а, выживаемость личинок (доля яиц, личинки из которых достигли имагинальной стадии), самки и самцы учтены вместе; **б**, средняя (\pm S.D.) продолжительность личиночного развития самок; **в**, средняя (\pm S.D.) длина тела самок (размер от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **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 (размер от крайней точки головы до крайней точки брюшка); **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.

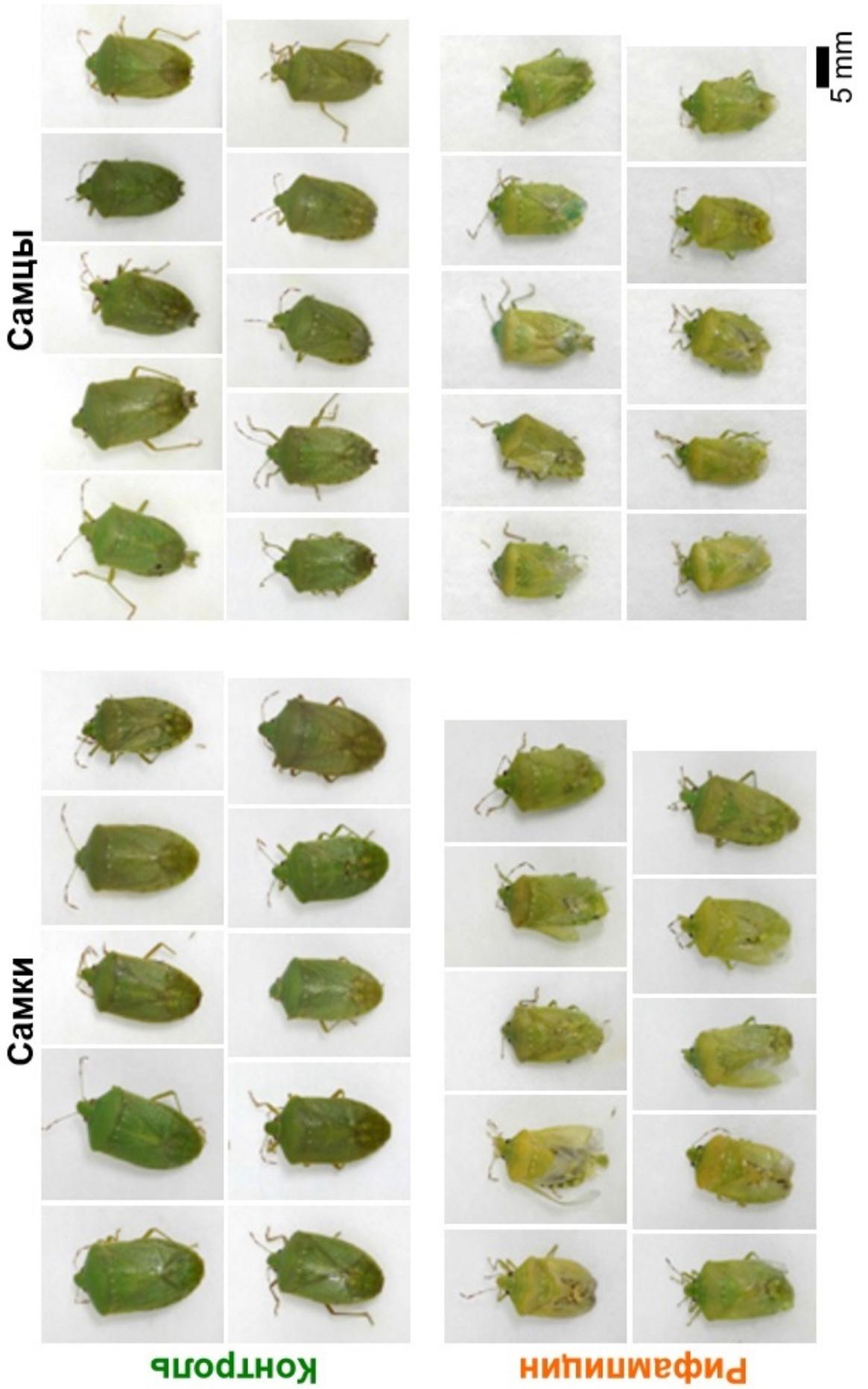


Рисунок 7.40.

Лабораторные данные, полученные при строгом контроле внешних условиях (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 (раздел 7.4) 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 с микроорганизмами, необходимо понимать, что глобальные изменения климата могут существенно повлиять на функционирование этих симбиотических ассоциаций и, как результат, на биоразнообразие и благополучие экосистем (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Rosenberg et al., 2007; Pandolfi et al., 2011; Altizer et al., 2013; Moran, 2016).



Рисунок 7.40. Внешний вид самок и самцов *Nezara viridula*, выращенных в оптимальных условиях и при применении низкой дозы антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина) (по: Kikuchi et al., 2016).

В обоих режимах температура 25 °С и длиннодневные фотопериодические условия (L:D 16:8).

Заключение

Щитники надсемейства Pentatomoidea демонстрируют удивительное разнообразие механизмов контроля сезонного развития и адаптаций, участвующих в его реализации в меняющихся условиях внешней среды. Одной из важнейших среди таких сезонных адаптаций является диапауза, позволяющая не только пережить критический период года в зоне умеренного климата (зиму), но и синхронизировать стадии развития особей популяции с теми периодами года, к которым эти стадии адаптированы, оптимизируя таким образом сезонное развитие всей популяции.

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 присутствуют виды с тремя типами диапаузы: эмбриональной, личиночной и имагинальной (= репродуктивной). Из 84 экспериментально исследованных щитников надсемейства Pentatomoidea большинство видов ($\approx 80\%$) зимуют на стадии имаго (Глава 3; Таблица 3.1; Приложение 1), однако распространённость разных типов диапаузы в отдельных семействах очень неравномерна. Так, в пяти семействах (Acanthosomatidae, Cydnidae, Parastrachiidae, Thaumastocoridae и Thyreocoridae) пока известна зимовка исключительно на стадии имаго и неизвестен ни один вид, зимующий на какой-либо другой стадии развития. Между тем в других семействах представлены виды, обладающие разными типами диапаузы, причём их процентное соотношение сильно различается между семействами. В целом среди щитников пять видов семейств Pentatomidae и Urostylididae зимуют на эмбриональной стадии. У девяти видов зимуют личинки; среди них два вида входят в семейство настоящих щитников Pentatomidae, два — в семейство полушаровидных щитников Plataspidae, четыре — в семейство щитников-черепашек Scutelleridae и один — в семейство Tessaratomidae (Глава 3).

У каждого вида щитников обычно только одна онтогенетическая стадия способна формировать зимнюю диапаузу. Пока известно только одно исключение — настоящий щитник *Pentatoma rufipes*, у которого, как считается, зимовать могут как личинки, так и имаго (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961). Отдельные имаго некоторых видов настоящих щитников могут жить больше года и, таким образом,

зимовать дважды (т. е. формировать зимнюю диапаузу в течение двух последовательных лет). Есть экспериментальные данные, подтверждающие такую возможность для настоящих щитников (например, *Perillus bioculatus* [Jasič, 1975] и *Graphosoma lineatum* [Nakamura et al., 1996]).

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.

Так же, как это свойственно полужесткокрылым в целом и насекомым других отрядов, у щитников главным фактором (и по силе влияния, и по распространённости), контролирующим наступление зимней диапаузы, служит длина дня, хотя есть виды щитников, для которых ведущими факторами индукции диапаузы являются температура или качество пищи, а длина дня имеет второстепенное значение (например, настоящие щитники *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.

Другой важной сезонной адаптацией, определяющей характер сезонного развития насекомых, является летняя диапауза, однако у щитников она редко включена в годичный цикл. Летняя диапауза пока экспериментально исследована у ограниченного количества видов и в недостаточном объёме, однако она обнаружена у щитников не только в тропиках и субтропиках, но и в умеренном климате (Глава 4). Такая сезонная стратегия хорошо исследована у клопа-черепашки *Eurygaster integriceps*, летняя диапауза которой носит облигатный характер и предопределяет моновольтинный сезонный цикл на всём протяжении её 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 у настоящего щитника *Aelia rostrata*), её наступление, сопровождаемое миграцией имаго, способствует переживанию чрезмерно высоких летних температур.

В умеренных широтах необходимость летней диапаузы связывают в первую очередь не с высокими летними температурами, а с другой её функцией, которая обеспечивает синхронизацию конкретных этапов сезонного развития с соответствующими им наиболее благоприятными условиями. Например, благодаря

наличию летней имагинальной диапаузы самки настоящего щитника *Picromerus bidens* начинают откладку яиц в достаточно поздние сроки осенью, что способствует формированию эмбриональной диапаузы в более подходящих для зимующей стадии условиях. Наступление и прекращение летнего покоя самок также контролируется длиной дня.

Важное значение для сезонного развития отдельных видов щитников имеют и такие сезонные адаптации, как формирование агрегаций, фотопериодическая регуляция скорости роста личинок, сезонный полифенизм (в первую очередь по окраске имаго). Эти адаптации щитников заслуживают большего внимания, чем им уделяют в настоящее время.

Качественные и количественные проявления ФПР контролируют большой набор физиологических, биохимических и поведенческих процессов — от индукции и терминации диапаузы до скорости роста личинок и полиморфизма. У щитников среди разнообразных вариантов сезонного полиморфизма наиболее широко представлены сезонные изменения окраски тела, проявляющиеся как у личинок, так и у имаго (Глава 4). В последнем случае они часто связаны с физиологическим состоянием особей (активное развитие или диапауза). Однако 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. Это отличает пентатомоид от других семейств полужесткокрылых (например, Gerridae, Nepidae и Saldidae), у которых подобная сезонная адаптация служит жизненно необходимым элементом существования в водной или околводной среде (Саулич, Мусолин, 2007а,б)

Малоизученными остаются такие сезонные адаптации некоторых щитников, как забота о потомстве, сезонные вариации при распределении репродуктивных ресурсов, выборе растения-хозяина или выборе микростаций. В большинстве случаев ярко выраженная забота имаго о своем потомстве является социальным поведением, свойственным только некоторым таксонам надсемейства и, вероятно, не связанным непосредственно с зимней диапаузой. Тем не менее, такое поведение — важный элемент сезонного развития и репродуктивного цикла некоторых щитников (Глава 4; Schuh, Slater, 1995; Tallamy, Schaefer, 1997; Kaiwa et al., 2014; Musolin, Saulich, 2017).

Оценка степени сходства сезонных адаптаций у видов, относящихся к разным таксономическим группам, возможна только в пределах таксона, содержащего более

или менее достаточное количество подробно исследованных видов. Такой анализ, проведенный на примере семейства настоящих щитников, приведён в Главе 5.

Подсемейство Podorinae объединяет виды, зимующие в состоянии имагинальной диапаузы, наступление которой регулируется длиной дня и температурой (Приложение 1). 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 представителей 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 *A. cynicus* и *Podisus maculiventris* имеют различные типы диапаузы: у первого — облигатная эмбриональная диапауза, а у второго — факультативная имагинальная. Для остальных исследованных видов этого подсемейства характерна факультативная имагинальная диапауза, контролируемая длиной дня и температурой. Исключение составляет только *Andrallus spinidens*, имагинальная диапауза которого регулируется температурой, а реакция на длину дня, возможно, имеет второстепенное значение. Таким образом, несмотря на сходный образ жизни и режим питания видов подсемейства Asopinae (все они хищники), диапауза у них приурочена к различным стадиям, и её наступление определяется разными факторами (Глава 3).

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*, *P. 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 (семейство 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 Pentatomoidea, представляющее собой группу явно сборную и при этом однообразную по типу диапаузы — факультативной имагинальной у большинства видов.

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, диапаузы 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 всех этапов жизненного цикла к тем сезонам года, в которые они могут успешно реализоваться и гарантировать стабильное сохранение и рост популяции.

Всё разнообразие гетеродинамных сезонных циклов щитников делят на моновольтинные, поливольтинные (в т. ч. бивольтинные) 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 (Главы 3 и 5, Таблица 3.1, Приложение 1). Это свойство 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.

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 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.

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*, *A. bracteatus*, *A. crocatus*, *Picromerus bidens*, *Urostylis westwoodii* и *U. annulicornis*), личиночной (у *Pentatoma rufipes*) и имагинальной (у *Palomena prasina* и *P. 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).

Очень 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 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 (Глава 5). 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 (Hamilton et al., 2017; Musolin 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 СЭТ). В этом отношении наиболее подходящие регионы-доноры агентов биометода для Европы — это север Северной Америки (например, Канада).

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 цикле (облигатном или экзогенно регулируемом), так и при поливольтинном 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 Carposorini 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 (Глава 5; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2011a). Данная адаптация проявляется на популяционном уровне и обеспечивает высокую степень приспособленности локальных популяций к условиям их обитания (Saulich, Musolin, 2017).

Выводы о распространенности определенных типов сезонных циклов в разных таксономических группах надсемейства щитников на данном этапе исследования преждевременны. Даже в пределах наиболее изученного семейства настоящих щитников реконструкция филогенетических связей с использованием морфологических признаков не даёт пока оснований предсказывать характер сезонного развития определенного вида, и тем более его популяций. Например, *Andrallus spinidens* и *Picromerus bidens* (Asopinae, Platinopini) относятся к двум сестринским родам (см. Рисунок 5.25), 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 (Глава 5).

Морфологически близкие, но входящие в разные клады (см. Рисунок 5.26) *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

P. bidens и *A. 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 (Глава 5; Саулич, Мусолин, 2014б; Saulich, Musolin, 2017).

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.

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 очень далёк от желаемого уровня изученности. Особую актуальность эти вопросы приобретают в период относительно быстрого изменения климата.

Изменение климата планеты в последние десятилетия — неоспоримый факт, подтвержденный многочисленными данными о повышении глобальной средней температуры воздуха и океана, широко распространённом таянии снега и льда, повышении среднего уровня Мирового океана и многих других климатических показателей в разных регионах и климатических зонах планеты (Глава 1; IPCC, 2007а, 2014). Поскольку изменения большинства климатических компонентов невелики по масштабу и постепенны, то во многих случаях и реакция биоты в каждый конкретный год умеренна или малозаметна. Однако постепенные изменения

складываются в продолжительный тренд, и в этом случае эффект может быть ярко выраженным и драматическим (например, приводящим к локальному вымиранию популяций, десинхронизации процессов, протекающих в сообществах, и т. д.).

Реакции насекомых в целом и щитников в частности на изменение климата очень разнообразны. Среди них можно выделить шесть основных типов реакций: изменения (1) ареалов, (2) численности, (3) фенологии, (4) вольтинизма, (5) морфологии, физиологии и поведения, и (6) взаимоотношений с другими видами в сообществе (Musolin, 2007).

Накопленные к настоящему времени данные по реакциям биоты позволяют предположить, что влияние потепления климата на насекомых и их сезонное развитие будет комплексным и различающимся в зависимости как от скорости изменения климата, так и от экологических особенностей разных видов и регионов, ими заселяемых (Главы 1 и 6; Walther et al., 2002; Reemer et al., 2003; Hickling et al., 2006; Deutsch et al., 2008; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б). Даже в пределах одного вида или популяции реакции будут различаться между разными параметрами, стадиями развития 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 (как это показано на примере настоящего щитника *Nezara viridula*; Глава 7).

Хотя считается, что многие виды насекомых умеренного климата получают те или иные преимущества от повышения температуры (Deutsch et al., 2008), проведённые с *N. viridula* длительные, детальные и разносторонние эксперименты показывают, что ситуация может быть не такой простой и прямолинейной, как этого ожидали ранее. Выраженные задержки личиночного развития, высокая смертность на преимагинальных стадиях, меньший размер тела, ослабленное физическое состояние окрылившихся имаго, укороченная продолжительность их жизни в жаркий сезон в экспериментальных условиях (Глава 7, разделы 7.5—7.7, Таблица 7.3) дают основания предположить, что повышенные температуры, действие которых испытали на себе личинки и молодые имаго, находятся вне пределов зоны температурного оптимума этого вида, а потенциал устойчивости к субоптимальным температурам у них в значительной степени ограничен. Результаты серии экспериментов, описанные в разделе 7.7, свидетельствуют о том, что неблагоприятный эффект повышенных температур связан не столько с непосредственным воздействием резкого или хронического температурного стресса

прямо на личинок или имаго *N. viridula*, сколько с подавлением жизнедеятельности облигатных симбиотических бактерий, населяющих пищеварительный тракт *N. viridula*. Реакция на потепление климата может быть неожиданной и неоднозначной, особенно в регионах с жарким летом. Считается, что виды (или популяции) из регионов холодного или умеренного климата 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 (Глава 7; Vale, Hayward, 2010).

Всё это в целом окажет влияние на популяционную динамику конкретных видов щитников и на взаимоотношения с другими компонентами биоценоза. 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 насекомых будут так или иначе реагировать на сезонные изменения многих физических и биологических факторов среды — как индивидуально, так и в комплексном взаимодействии, что делает прогнозирование последствий потепления или любого изменения внешних условий чрезвычайно сложным и трудно предсказуемым.

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 микростаций. 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 щитников 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 сокращений и условных обозначений

град.-дн.	градусо-день
СЭТ	сумма эффективных температур
ТП	температура переохлаждения
ФПР	фотопериодическими реакциям
IPCC	Межправительственная группа экспертов по изменению климата (Intergovernmental Panel on Climate Change)
L:D N ₁ :N ₂	экспериментальный фотопериод, где L — это фотофаза (период освещения, light period, аналог естественного светового дня в природе) продолжительностью N ₁ (в часах), D — скотофаза (период темноты, darkness period, аналог естественной ночи в природе) продолжительностью N ₂ (в часах).

Список литературы

Акрамовская, Э.Г. Настоящие полужесткокрылые (Hemiptera-Heteroptera) Армянской ССР / Э.Г. Акрамовская // Зоологический сборник. — 1959. — № 11. — С. 79—144.

Алексеев, В.Р. Диапауза ракообразных. Экофизиологические аспекты / В.Р. Алексеев. — М. : Наука, 1990. — 144 с.

Андреев, С.В., Молчанова, В.А., Мартенс, Б.К., Ракитин, А.А. Применение радиоактивных изотопов при маркировке вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. / С.В. Андреев, В.А. Молчанова, Б.К. Мартенс, А.А. Ракитин // Энтомологическое обозрение. — 1963. — Т. 42, вып. 1. — С. 39—48.

Андреев, С.В., Молчанова, В.А., Мартенс, Б.К., Ракитин, А.А. Радиомаркировка при изучении насекомых вредителей / С.В. Андреев, В.А. Молчанова, Б.К. Мартенс, А.А. Ракитин // Вестник сельскохозяйственной науки. — 1964. — Вып. 2. — С. 122—128.

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

Асанова, Р.Б., Искаков, Б.В. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана / Р.Б. Асанова, Б.В. Искаков. — Алма-Ата : Кайнар, 1977. — 204 с.

Белозеров, В.Н. Распределение стадий покоя в циклах развития клещей (Chelicerata: Arachnida: Acari) в сравнении с мандибулатными членистоногими — насекомыми (Insecta) и ракообразными (Crustacea) / В.Н. Белозеров; под ред. А.А. Стекольниковой // Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды / Труды Биологического НИИ СПбГУ. — 2007. — Вып. 53. — С. 193—233.

Белозеров, В.Н. Новые аспекты исследований диапаузы и недиапаузных форм покоя у насекомых и других членистоногих / В.Н. Белозеров // Энтомологическое обозрение. — 2009. — Т. 88, вып. 1. — С. 3—15.

Белозеров, В.Н. Стадии биологического покоя и их участие в упорядочении и регуляции жизненных циклов сенокосцев (Arachnida, Opiliones) / В.Н. Белозеров // Энтомологическое обозрение. — 2012. — Т. 91, вып. 1. — С. 180—216.

Берман, Д.И., Лейрих, А.Н., Бессолицына, Е.П. Три стратегии холодоустойчивости жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) / Д.И. Берман,

А.Н. Лейрих, Е.П. Бессолицына // Доклады Академии наук. — 2013. — Т. 450, вып. 6. — С. 726—730.

Борисенко, И.А. Динамика холодостойкости в онтогенезе хищного клопа *Podisus maculiventris* Say / И.А. Борисенко // Бюллетень Всесоюзного НИИ защиты растений. — 1987. — Т. 69. — С. 12—16.

Браун, В.А., Горышин, Н.И. Климатизированные камеры с программированием фотопериода и температурных ритмов для экологических исследований / В.А. Браун, Н.И. Горышин // Вестник ЛГУ. — 1978. — Вып. 3. — С. 26—34.

Браун, В.А., Горышин, Н.И. Устройство для постепенного изменения длины дня в фотопериодических камерах / В.А. Браун, Н.И. Горышин // Зоологический журнал. — 1980. — Т. 59, вып. 3. — С. 449—451.

Браун, В.А., Горышин, Н.И. Установка для фотопериодических исследований в условиях природного ритма температуры / В.А. Браун, Н.И. Горышин // Зоологический журнал. — 1984. — Т. 63, вып. 2. — С. 272—276.

Буров, В.Н. Факторы, определяющие динамику численности и вредоносности остроголовых клопов *Aelia* (Heteroptera, Pentatomidae) / В.Н. Буров // Энтомологическое обозрение. — 1962. — Т. 41, вып. 2. — С. 262—273.

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

Викторов, Г.А. Экология паразитов-энтомофагов / Г.А. Викторов. — М. : Наука, 1976. — 152 с.

Винокуров, Н.Н., Канюкова, Е.В., Голуб, В.Б. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России / Н.Н. Винокуров, Е.В. Канюкова, В.Б. Голуб. — Новосибирск : Наука, 2010. — 320 с.

Виноградова, Е.Б. Диапауза мух и её регуляция / Е.Б. Виноградова. — Санкт-Петербург : Наука, 1991. — 256 с.

Виноградова, Е.Б., Карпова, С.Г. Сезонные и суточные ритмы кровососущих комаров / Е.Б. Виноградова, С.Г. Карпова. — Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2010. — 238 с.

Волкович, Т.А. Диапауза в жизненных циклах златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae) / Т.А. Волкович; под ред. А.А. Стекольников / Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. Труды Биологического НИИ СПбГУ. — 2007. — Вып. 53. — С. 234—304.

Волкович, Т.А., Колесниченко, Л.И., Саулич, А.Х. Роль терморитмов в развитии хищного клопа *Perillus bioculatus* (Hemiptera, Pentatomidae) / Т.А. Волкович,

Л.И. Колесниченко, А.Х. Саулич // Зоологический журнал. — 1990. — Т. 69, вып. 6. — С. 70—81.

Волкович, Т.А., Саулич, А.Х. Хищный клоп *Arma custos*: фотопериодический и температурный контроль диапаузы и окраски / Т.А. Волкович, А.Х. Саулич // Зоологический журнал. — 1994. — Т. 73, вып. 10. — С. 26—37.

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

Гапон, Д.А. Таксономический обзор мировой фауны клопов-щитников (Heteroptera: Pentatomidae) подсемейств Asopinae и Podopinae. Автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.09 / Гапон Дмитрий Александрович. — СПб., 2008. — 27 с.

Гапон, Д.А. Первые находки североамериканского клопа *Leptoglossus occidentalis* Heid. (Heteroptera, Coreidae) на территории России и Украины, закономерности его распространения и возможности расширения ареала в Палеарктике / Д.А. Гапон // Энтомологическое обозрение. — 2012. — Т. 91, вып. 3. — С. 559—568.

Гапон, Д.А. Первые находки восточноазиатского мраморного клопа *Halyomorpha halys* (Stal, 1855) (Heteroptera, Pentatomidae) в России, Абхазии и Грузии / Д.А. Гапон // Энтомологическое обозрение. — 2016. — Т. 96, вып. 8. — С. 1086—1088.

Гниненко, Ю.И., Гапон, Д.А., Щуров, В.И., Бондаренко, А.С. Сосновый семенной клоп *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera, Coreidae) появился в России / Ю.И. Гниненко, Д.А. Гапон, В.И. Щуров, А.С. Бондаренко // Защита и карантин растений. — 2014. — № 6. — С. 38—40.

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

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

Горышин, Н.И., Волкович, Т.А., Саулич, А.Х., Туганова, И.А., Крусанова, Е.В. Экология хищного клопа *Podisus maculiventris* / Н.И. Горышин, Т.А. Волкович,

А.Х. Саулич, И.А. Туганова, Е.В. Крусанова. — М., 1989. — 49 с. — Деп. в ВИНТИ. 08.01.90, № 115-В-90.

Горышин, Н.И., Гейспец, К.Ф. Некоторые актуальные вопросы фенологического анализа в энтомологии / Н.И. Горышин, К.Ф. Гейспец // Зоологический журнал. — 1975. — Т. 54, вып. 6. — С. 895—9112.

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

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

Данилевский, А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых / А.С. Данилевский. — Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1961. — 243 с.

Данилевский, А.С., Кузнецова, И.А. Внутривидовые адаптации насекомых к климатической зональности / А.С. Данилевский, И.А. Кузнецова; под ред. А.С. Данилевского // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. — Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1968. — С. 5—51.

Есипенко, Л.П. Новый подход в биологическом подавлении амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на юге России / Л.П. Есипенко // Научный журнал КубГАУ. — 2012. — Т. 79, вып. 05. — С. 1—11.

Заславский, В.А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 120 / В.А. Заславский. — Л. : Наука, 1984. — 180 с.

Заяц, Ю.В. Лабораторно-полевой метод разведения клопов графозома / Ю.В. Заяц // Защита растений. — 1971. — № 9. — С. 25.

Ижевский, С.С., Зискинд, Л.А. Перспективы использования интродуцированных хищных клопов *Perillus bioculatus* (Fabr.), *Podisus maculiventris* (Say), *Oplomus nigripennis* var. *pulcher* Dull. (Pentatomidae: Hemiptera) против *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae: Coleoptera) / С.С. Ижевский, Л.А. Зискинд; гл. ред. А. И. Сметник // Биологическое подавление карантинных вредителей и сорняков. — М. : Всесоюзный научно-исследовательский технологический институт по карантину и защите растений, 1981. — С. 20—37.

Исмаилов, В.Я., Агасьева, И.С. Хищный клоп *Perillus bioculatus* F. Новый

взгляд на возможности акклиматизации и перспективы использования / В.Я. Исмаилов, И.С. Агасьева // Защита и карантин растений. — 2010. — № 2. — С. 30—31.

Исмаилов, В.Я., Олещенко, И.Н. Лабораторное разведение хищного клопа *Arma custos* F. (Hemiptera: Pentatomidae) и некоторые стороны его биологии / В.Я. Исмаилов, И.Н. Олещенко // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. — 1977. — Т. 4. — С. 54—58.

Йосифов, М.В. Фауна на България. Heteroptera, Pentatomidae / М.В. Йосифов. — София : Изд. Българ. АН, 1981. — Т. 12. — 205 с.

Каменкова, К.В. Биология и экология ягодного клопа (*Dolycoris baccarum* L.) — дополнительного хозяина яйцеедов черепашки в Краснодарском крае / К.В. Каменкова // Энтомологическое обозрение. — 1958. — Т. 37, вып. 3. — С. 563—579.

Кипятков, В.Е., Лопатина, Е.Б. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности / В.Е. Кипятков, Е.Б. Лопатина; под ред. А.А. Стекольниковой // Стратегии адаптации наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды / Труды Биологического НИИ СПбГУ. — 2007. — Вып. 53. — С. 107—192.

Ключко, З.Ф. Совки України / З.Ф. Ключко. — Київ : Изд-во Раєвського, 2006. — 248 с.

Ключко, З.Ф., Будашкин, Ю.И., Герасимов, В.П. Новые и малоизвестные виды совков (Lepidoptera, Noctuidae) Украины / З.Ф. Ключко, Ю.И. Будашкин, В.П. Герасимов // Вестник зоологии. — 2004. — Т. 38, вып. 1. — С. 94.

Коринек, В.В. Фауна некоторых полужесткокрылых насекомых Хопёрского заповедника / В.В. Коринек // Труды Хопёрского государственного заповедника. — 1940. — Т. 1. — С. 174—218.

Маталин, А.В. Типология жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики / А.В. Маталин // Зоологический журнал. — 2007. — Т. 86, вып. 10. — С. 1196—1220.

Митюшев, И.М. Первый случай обнаружения мраморного клопа в России / И.М. Митюшев // Защита и карантин растений. — 2016. — № 3. — С. 48.

Мусолин, Д.Л. Фотопериодическая индукция эстивации у щитника *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae). Предварительное сообщение / Д.Л. Мусолин // Зоологический журнал. — 1996. — Т. 75, вып. 12. — С. 1901—1904.

Мусолин, Д.Л. Сезонные циклы полужесткокрылых (Heteroptera): разнообразие

и экологическая регуляция : дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Мусолин Дмитрий Леонидович. — СПб., 1997. — 168 с.

Мусолин, Д.Л., Майсов, А.В. Чувствительность к длине дня при индукции и терминации диапаузы у щитника *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae) / Д.Л. Мусолин, А.В. Майсов; под ред. Г.С. Медведева. // Проблемы энтомологии в России: Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества (СПб., 23—29 сентября 1997 г.). — СПб. : Издательство Зоологического института РАН. — 1998. — Т. 2. — С. 44.

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // Энтомологическое обозрение. — 1995. — Т. 74, вып. 4. — С. 736—743.

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. Фотопериодическая регуляция сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // Энтомологическое обозрение. — 1996. — Т. 75, вып. 3. — С. 489—506.

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. Фотопериодический контроль скорости роста личинок настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) / Д.Л. Мусолин, А.Х. Саулич // Зоологический журнал. — 1997. — Т. 76, вып. 5. — С. 530—540.

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. 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.

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. 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.

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

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. 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.

Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. 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.

Наянов, Н.И. К акклиматизации амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* Hübn. (Lepidoptera, Noctuidae) на юге европейской части России / Н.И. Наянов // Энтомологическое обозрение. — 1973. — Т. 70, вып. 4. — С. 759—767.

Перепелица, Л.В. Роль фотопериода в развитии *Dolycoris baccarum* / Л.В. Перепелица // Бюллетень Всесоюзного НИИ защиты растений. — 1971. — Т. 21. — С. 11—13.

Петрова, В.П. Щитники Западной Сибири (Hemiptera, Pentatomidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.09 / Петрова Валентина Порфирьевна. — Новосибирск, 1969. — 26 с.

Петрова, В.П. Щитники Западной Сибири (Hemiptera, Pentatomoidea) / В.П. Петрова. — Новосибирск : Новосибирский государственный педагогический институт. — 1975. — 238 с.

Петрова, В.П. О двух близких видах рода *Graphosoma* Lap. (Hemiptera, Pentatomidae) / В.П. Петрова; под ред. Г.С. Золотаренко // Фауна и экология растительноядных и хищных насекомых Сибири / Труды Биологического института. Новосибирск. — 1980. — Вып. 43. — С. 29—33.

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

Пучков, В.Г. Корисні для сільського і лісового господарства хижі напівтвердокрилі СРСР / В.Г. Пучков // Прац Ін-ту зоол. АН УРСР. — 1961а. — Т. 17. — С. 7—18 (на укр. яз., резюме на русск. яз.).

Пучков, В.Г. Щитники. Фауна України / В.Г. Пучков. — Київ : АН УРСР, Ін-т зоол. АН УРСР. — 1961б. — Т. 21, вип. 1. — 340 с. (на укр. яз.).

Пучков, В.Г. Щитники Средней Азии / В.Г. Пучков. — Фрунзе : Илим. — 1965. — 332 с.

Пучков, В.Г. Отряд полужесткокрылые — Hemiptera / В.Г. Пучков; под ред. В.П. Васильева // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений:

в 3-х т. Т. I. Вредные нематоды, моллюски, членистоногие. — Киев : Урожай. — 1987. — С. 279—305.

Рамсторф, Ш., Шельнхубер, Х.Й. Глобальное изменение климата: диагноз, прогноз, терапия / Ш. Рамсторф, Х.Й. Шельнхубер; пер. с нем. Д.К. Трубчанинова // — М. : ОГИ, 2009. — 272 с.

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

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

Саулич, А.Х. Многолетние жизненные циклы насекомых / А.Х. Саулич // Энтомологическое обозрение. — 2010. — Т. 89, вып. 3. — С. 497—531.

Саулич, А.Х., Волкович, Т.А. Моновольтинизм и его регуляция у насекомых / А.Х. Саулич, Т.А. Волкович // Энтомологическое обозрение. — 1996. — Т. 75, вып. 2. — С. 244—258.

Саулич, А.Х., Волкович, Т.А. Экология фотопериодизма насекомых / А.Х. Саулич, Т.А. Волкович // СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета. — 2004. — 276 с.

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

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

Саулич, А.Х., Мусолин, Д.Л. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) / А.Х. Саулич, Д.Л. Мусолин. — СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета. — 2007б. — 205 с.

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

Саулич, А.Х., Мусолин, Д.Л. 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 Санкт-Петербургского университета. — 2011а. — 84 с.

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

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

Саулич, А.Х., Мусолин, Д.Л. 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.

Соколов, Л.В. Климат в жизни растений и животных / Л.В. Соколов. — СПб. : Тесса, 2010. — 344 с.

Тыщенко, В.П. Физиология фотопериодизма насекомых / В.П. Тыщенко // Труды Всесоюзного энтомологического общества. — 1977. — Т. 59. — С. 1—155.

Тыщенко, В.П. Сигнальное и витальное действие экологических факторов / В.П. Тыщенко // Журнал общей биологии. — 1980. — Т. 41, вып. 5. — С. 655—667.

Тыщенко, В.П. Эволюция сезонных адаптаций у насекомых / В.П. Тыщенко // Журнал общей биологии. — 1983. — Т. 44, вып. 1. — С. 10—22.

Ушатинская, Р.С. Физиологические особенности вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в период покоя при зимовке в горах и на равнине / Р.С. Ушатинская; под ред. Д.М. Федотова // Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. — М. : Издательство АН СССР, 1955. — Т. 3. — С. 134—170.

Ушатинская, Р.С. Скрытая жизнь и анабиоз / Р.С. Ушатинская. — М.: Наука, 1990. — 182 с.

Фасулати, С.Р. Фотопериодическая реакция и окраска рапсового клопа *Eurydema oleracea* L. (Heteroptera, Pentatomidae) / С.Р. Фасулати // Энтомологическое обозрение. — 1979. — Т. 57, вып.1. — С. 15—23.

Федотов, Д.М. Изменения внутреннего состояния имаго вредной черепашки, *Eurygaster integriceps* Put. в течение года / Д.М. Федотов; под ред. Д.М. Федотова //

Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. — М. : Издательство АН СССР, 1947. — Т. 1. — С. 35—80.

Челнокова, Т.А. Экологическая характеристика и биотопическое размещение хищных полужесткокрылых (Hemiptera-Heteroptera) семейства Pentatomidae лесной зоны Среднего Поволжья / Т.А. Челнокова // Труды Куйбышевского педагогического института. — 1980. — Т. 243. — С. 82—86.

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

Шаронов, В.В. Таблицы для расчетов природной освещенности и видимости / В.В. Шаронов. — М., Л. : Издательство АН СССР, 1945. — 198 с.

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

Ables, J.R. Notes on the predacious pentatomid *Euthyrhynchus floridanus* (L.) / J.R. Ables // Journal of Georgia Entomological Society. — 1975. — № 10. — P. 353—356.

Abram, N.J., McGregor, H.V., Tierney, J.E., Evans, M.N., McKay, N.P., Kaufman, D.S., the PAGES 2k Consortium. Early onset of industrial-era warming across the oceans and continents / N.J. Abram, H.V. McGregor, J.E. Tierney, M.N. Evans, N.P. McKay, D.S. Kaufman, the PAGES 2k Consortium // Nature. — 2016. — Vol. 536. — P. 411—418.

Adamo, S.A., Baker, J.L., Lovett, M.M.E., Wilson, G. Climate change and temperate zone insects: the tyranny of thermodynamics meets the world of limited resources / S.A. Adamo, J.L. Baker, M.M.E. Lovett, G. Wilson // Environmental Entomology. — 2012. — Vol. 41, № 6. — P. 1644—1652.

Adler, L.S., de Valpine, P., Harte, J., Call, J. Effects of long-term experimental warming on aphid density in the field / L.S. Adler, P. de Valpine, J. Harte, J. Call // Journal of the Kansas Entomological Society. — 2007. — Vol. 80, № 2. — P. 156—168.

Albuquerque, G.S. Planting time as a tactic to manage the small rice stink bug, *Oebalus poecilus* (Hemiptera, Pentatomidae), in Rio Grande do Sul, Brazil / G.S. Albuquerque // Crop Protection. — 1993. — Vol. 12, № 8. — P. 627—630.

Aldrich, J.R. Seasonal variation of black pigmentation under the wings in a true bug (Hemiptera: Pentatomidae): a laboratory and field study / J.R. Aldrich // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1986. — Vol. 88, № 3. — P. 409—421.

Aldrich, J.R., Khimian, A., Chen, X., Camp, M.J. Semiochemically based monitoring of the invasion of the brown marmorated stink bug and unexpected attraction of the native green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) in Maryland / J.R. Aldrich,

A. Khimian, X. Chen, M.J. Camp // Florida Entomologist. — 2009. — Vol. 92. — P. 483—491.

Ali, M., Ewiess, M.A. Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae) / M. Ali, M.A. Ewiess // Zeitschrift Angewandte Entomologie — 1977. — Vol. 84. — P. 256—264.

Aljaryian, R., Kumar, L., Taylor, S. Modelling the current and potential future distributions of the sunn pest *Eurygaster integriceps* (Hemiptera: Scutelleridae) using CLIMEX / R. Aljaryian, L. Kumar, S. Taylor // Pest Management Science. — 2016. — Vol. 72, Issue 10. — P. 1989—2000.

Altermatt, F. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths / F. Altermatt // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences. — 2010a. — Vol. 277, № 1685. — P. 1281—1287.

Altermatt, F. Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change / F. Altermatt // Ecology Letters. — 2010b. — Vol. 13. — P. 1475—1484.

Altizer, S., Ostfeld, R.S., Johnson, P.T., Kutz, S., Harvell, C.D. Climate change and infectious diseases: from evidence to a predictive framework / S. Altizer, R.S. Ostfeld, P.T. Johnson, S. Kutz, C.D. Harvell // Science. — 2013. — Vol. 341. — P. 514—519.

Amano, T., Smithers, R.J., Sparks, T.H., Sutherland, W.J. A 250-year index of first flowering dates and its response to temperature changes / T. Amano, R.J. Smithers, T.H. Sparks, W.J. Sutherland // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences. — 2010. — Vol. 277, № 1693. — P. 2451—2457.

Andrejev, S.B., Vsevodin, A.V., Molchanova, C.A., Khotjanovitch, A.V. Some results of the use of tracer technique in the study of plant protection / S.B. Andrejev, A.V. Vsevodin, C.A. Molchanova, A.V. Khotjanovitch // Second United Nations International conference on the peaceful uses of atomic energy. Geneva. — 1958. — P. 18—26.

Andrew, N.R., Hughes, L. Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change / N.R. Andrew, L. Hughes // Ecological Entomology. — 2004. — Vol. 29. — P. 527—542.

Andrew, N.R., Hughes, L. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: implications for future impacts of climate change / N.R. Andrew, L. Hughes // Austral Ecology. — 2005a. — Vol. 30. — P. 281—297.

Andrew, N.R., Hughes, L. Diversity and assemblage structure of phytophagous Hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change / N.R. Andrew, L. Hughes // *Global Ecology and Biogeography*. — 2005b. — Vol. 14. — P. 249—262.

Aono, Y., Omoto, Y. Temperature trends in Kyoto since the eleventh century based on records of cherry blooms / Y. Aono, Y. Omoto // *Nōgyō kishō* [Agricultural Meteorology]. — 1994. — Vol. 49. — P. 263—272. (in Japanese)

Asanova, R.B., Kerzhner, I.M. Eine Übersicht der Gattung *Trochiscocoris* Reuter mit Beschreibung einer neuen Unterart aus dem zentralen Kasachstan (Heteroptera: Pentatomidae) / R.B. Asanova, I.M. Kerzhner // *Beiträge zur Entomologie*. — 1969. — Vol. 19. — P. 115—121.

Atkinson, D. Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? / D. Atkinson // *Advances in Ecological Research*. — 1994. — Vol. 25. — P. 1—58.

Auad, A.M., Fonseca, M.G., Resende, T.T., Maddalena, Í.S.C.P. Effect of climate change on longevity and reproduction of *Sipha flava* (Hemiptera: Aphididae) / A.M. Auad, M.G. Fonseca, T.T. Resende, Í.S.C.P. Maddalena // *Florida Entomologist*. — 2012. — Vol. 95, № 2. — P. 433—444.

Aukema, B. Annotated checklist of Hemiptera - Heteroptera of The Netherlands / B. Aukema // *Tijdschrift voor Entomologie*. — 1989. — Vol. 132. — P. 1—104.

Aukema, B. Recent changes in the Dutch Heteroptera fauna (Insecta: Hemiptera) / B. Aukema — In: M. Reemer, P.J. van Helsdingen, R.M.J.C. Kleukers (Eds). *Changes in Ranges: Invertebrates on the Move* (Proceedings of the 13th International Colloquium of the European Invertebrate Survey). Leiden, 2—5 September 2001). — Leiden, The Netherlands : European Invertebrate Survey, 2003. — P. 39—52.

Aukema, B., Bos, F., Hermes, D., Zeinstra, P. Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen II, met een geactualiseerde naamlijst (Hemiptera: Heteroptera) / B. Aukema, F. Bos, D. Hermes, P. Zeinstra // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. — 2005a. — Vol. 23. — P. 37—76. (in Dutch, English summary)

Aukema, B., Bruers, J.M., Viskens, G. A New Zealand endemic *Nysius* established in The Netherlands and Belgium (Heteroptera: Lygaeidae) / B. Aukema, J.M. Bruers, G. Viskens // *Belgian Journal of Entomology*. — 2005b. — Vol. 7. — P. 37—43.

Aukema, B., Hermes, D. Nieuwe en interessante nederlandse wantsen III (Hemiptera: Heteroptera) / B. Aukema, D. Hermes // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. — 2009. — Vol. 31. — P. 53—88. (in Dutch, English summary)

Baar, Y., Friedman, A.L.L., Meiri, S., Scharf, I. Little effect of climate change on body size of herbivorous beetles / Y. Baar, A.L.L. Friedman, S. Meiri, I. Scharf // *Insect Science*. — 2017. (in press; DOI: 10.1111/1744-7917.12420)

Babaroğlu, N., Uğur, F. Investigation on fecundity of cereal bug *Aelia rostrata* Boh. (Heteroptera: Pentatomidae) on some wheat and barley varieties / N. Babaroğlu, F. Uğur // *Plant Protection Bulletin*. — 2001. — Vol. 41. — P. 1—16. (in Turkish, with English summary)

Babin-Fenske, J., Anand, M., Alarie, Y. Rapid morphological change in stream beetle museum specimens correlates with climate change / J. Babin-Fenske, M. Anand, Y. Alarie // *Ecological Entomology*. — 2008. — Vol. 33. — P. 646—651.

Babrákzai, Z., Hodek, I. Diapause induction and termination in a population of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera, Pentatomidae) from Central Bohemia / Z. Babrákzai, I. Hodek // *Věstník Československé Společnosti Zoologické*. — 1987. — Vol. 51. — P. 85—88.

Balanyá, J., Oller, J.M., Huey, R.B., Gilchrist, G.W., Serra, L. Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura* / J. Balanyá, J.M. Oller, R.B. Huey, G.W. Gilchrist // *Serra Science*. — 2006. — Vol. 313, № 5794. — P. 1773—1775.

Balanyá J., Oller J.M., Huey R.B., Gilchrist G.W., Serra L. Response to comment on "Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*" / J. Balanyá, J.M. Oller, R.B. Huey, G.W. Gilchrist // *Science*. — 2007. — Vol. 315, № 5818. — P. 1497.

Bale, J.S. Classes of insect cold hardiness / J.S. Bale // *Functional Ecology*. — 1993. — Vol. 7. — P. 751—753.

Bale, J.S. Insect cold hardiness: a matter of life and death / J.S. Bale // *European Journal of Entomology*. — 1996. — Vol. 93. — P. 369—382.

Bale, J.S. Insect and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance / J.S. Bale // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. — 2002. — Vol. 357. — P. 849—862.

Bale, J.S., Harrington, R., Howling, G.G. Aphids and winter weather I. Aphids and climate change / J.S. Bale, R. Harrington, G.G. Howling // *Proceedings of the 4th European Congress of Entomology, Budapest. Hungarian Natural History Museum, Budapest*. — 1992. — Vol. 1. — P. 139 — 143.

Bale, J.S., Hayward, S.A.L. Insect overwintering in a changing climate / J.S. Bale, S.A.L. Hayward // *Journal of Experimental Biology*. — 2010. — V. 213. — P. 980 — 994.

Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E.G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symrnioudis, I., Watt, A.D., Whittaker, J.B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores / J.S. Bale, G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson, J. Farrar, J.E.G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T.H. Jones, R.L. Lindroth, M.C. Press, I. Symrnioudis, A.D. Watt, J.B. Whittaker // *Global Change Biology*. — 2002. — Vol. 8. — P. 1—16.

Barão, K.R., De Almeida Garbelotto, T., Campos, L.A., Grazia, J. Unusual looking pentatomids: reassessing the taxonomy of *Braunus* Distant and *Lojus* McDonald (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) / K.R. Barão, T. De Almeida Garbelotto, L.A. Campos, J. Grazia // *Zootaxa*. — 2016. — Vol. 4078, № 1. — P. 168—186.

Barclay, M.V.L. The green vegetable bug *Nezara viridula* (L., 1758) (Hem.: Pentatomidae) new to Britain / M.V.L. Barclay // *The Entomologist's Record and Journal of Variation*. — 2004. — Vol. 116. — P. 55—58.

Barclay, M.V.L., Nau, B.S. A second species of Tamarisk bug in Britain, *Tuponia brevirostris* Reuter, and the current status of *T. mixticolor* (A. Costa) (Hem., Miridae) / M.V.L. Barclay, B.S. Nau // *Entomologist's Monthly Magazine*. — 2003. — Vol. 139. — P. 176—177.

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

Bean, D.W., Dalin, P., Dudley, T.L. Evolution of critical day length for diapause induction enables range expansion of *Diorhabda carinulata*, a biological control agent against tamarisk (*Tamarix* spp.) / D.W. Bean, P. Dalin, T.L. Dudley // *Evolutionary Applications*. — 2012. — Vol. 5. — P. 511—523.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F. Impacts of climate change on the future of biodiversity / C. Bellard, C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, F. Courchamp // *Ecology Letters*. — 2012. — Vol. 15. — P. 365—377.

Biehler, J.A., McPherson, J.E. Life history and laboratory rearing of *Galgupha ovalis* (Hemiptera: Corimelaenidae) with descriptions of immature stages / J.A. Biehler, J.E. McPherson // *Annals of Entomological Society of America*. — 1982. — Vol. 75. — P. 465—470.

Blois, J.L., Zarnetske, P.L., Fitzpatrick, M.C., Finnegan, S. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions / J.L. Blois, P.L. Zarnetske, M.C. Fitzpatrick, S. Finnegan // *Science*. — 2013. — Vol. 341. — P. 499—504.

Böhm R., Auer I., Brunetti M., Maugeri M., Nanni T., Schöner T. Regional temperature variability in the European Alps: 1760—1998 from homogenized instrumental time series / R. Böhm, I. Auer, M. Brunetti, M. Maugeri, T. Nanni, T. Schöner // *International Journal of Climatology*. — 2001. — Vol. 21. — P. 1779—1801.

Borges M., Zhang A.J., Camp M.J., Aldrich J.R. Adult diapause morph of the brown stink bug, *Euschistus servus* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) / M. Borges, A.J. Zhang, M.J. Camp, J.R. Aldrich // *Neotropical Entomology*. — 2001. — Vol. 30, № 1. P. 179—182.

Both, C., van Asch, M., Bijlsma, R.G., van den Burg, A.B., Visser, M.E. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? / C. Both, M. van Asch, R.G. Bijlsma, A.B. van den Burg, M.E. Visser // *Journal of Animal Ecology*. — 2009. — Vol. 78, Issue 1. — P. 73—83.

Bourtzis, K., Miller, T.A. Eds. *Insect symbiosis* / K. Bourtzis, T.A. Miller (Eds.) // *Contemporary Topics in Entomology Series*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2003. — 368 p.

Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming / W.E. Bradshaw, C.M. Holzapfel // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. — 2001. — Vol. 98. — P. 14509—14511.

Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M. Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters / W.E. Bradshaw, C.M. Holzapfel // *Molecular Ecology*. — 2008. — Vol. 17, № 1. — P. 157—166.

Brailovsky, H., Cervantes, L., Mayorga, C. Hemiptera-Heteroptera de Mexico XL: La familia Cyrtocoridae Distant en la Estacion de Biologia Tropical “Los Tuxtlas” (Pentatomidea) / H. Brailovsky, L. Cervantes, C. Mayorga // *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México (Zool.)*. — 1988 [1987]. — Vol. 58, № 2. — P. 537—560.

Brown, E.S. Researches on the ecology and biology of *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Scutelleridae) in Middle East countries, with special reference to the overwintering period / E.S. Brown // *Bulletin of Entomological Research*. — 1962. — Vol. 53. — P. 445—514.

Buchner, P. *Endosymbiosis of animals with plant microorganisms* / P. Buchner. — New York : Interscience Publishers / John Wiley and Sons Inc. — 1965. — 909 p.

Buckley, L.B., Kingsolver, J.G. Functional and phylogenetic approaches to forecasting species' responses to climate change / L.B. Buckley, J.G. Kingsolver // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. — 2012. — Vol. 43. — P. 205—226.

Bundy, C.S., McPherson, J.E. Life history and laboratory rearing of *Corimelaena obscura* (Heteroptera: Thyreocoridae) with descriptions of immature stages / C.S. Bundy, J.E. McPherson // Annals of Entomological Society of America. — 1997. — Vol. 90. — P. 20—27.

Burton, J.F. The apparent effects of climate changes since 1850 on European Lepidoptera. Proceedings of the 11th European Congress on Lepidoptera, Malle (Belgium), 22—26 March 1998 / J.F. Burton // Memoires de la Societé royale d'Entomologie de Belgique. — 1998. — Vol. 38. — P. 125—144.

Burton, J.F. The apparent influence of climatic change on recent changes of range by European insects (Lepidoptera, Orthoptera) / J.F. Burton — In: M. Reemer, P.J. van Helsdingen, R.M.J.C. Kleukers (Eds). Changes in Ranges: Invertebrates on the Move (Proceedings of the 13th International Colloquium of the European Invertebrate Survey. Leiden, 2—5 September 2001). — Leiden, The Netherlands : European Invertebrate Survey, 2003. — P. 13—21.

Buse, J., Griebeler, E.M., Niehuis, M. Rising temperatures explain past immigration of the thermophilic oak-inhabiting beetle *Coraebus florentinus* (Coleoptera: Buprestidae) in south-west Germany / J. Buse, E.M. Griebeler, M. Niehuis // Biodiversity and Conservation. — 2013. — Vol. 22, № 5. — P. 1115—1131.

Butler, E.A. Biology of British Hemiptera-Heteroptera / E.A. Butler. — London : H.F. and G. Witherby, 1923. — viii + 682 p.

Butterfield, J.E.L., Coulson, J.C. Terrestrial invertebrates and climate change: physiological and life-cycle adaptations / J.E.L. Butterfield, J.C. Coulson — In: B. Huntley, W. Cramer, A.V. Morgan, H.C. Prentice, J.R.M. Allen (Eds). Past and Future Rapid Environmental Changes: The Spatial and Evolutionary Responses of Terrestrial Biota. — NATO ASI Series. — 1997. — Vol. I 47. — P. 401—412.

Cakmak, O., Bashan, M., Kocak, E. The influence of life-cycle on phospholipid and triacylglycerol fatty acid profiles of *Aelia rostrata* Boheman (Heteroptera: Pentatomidae) / O. Cakmak, M. Bashan, E. Kocak // Journal of the Kansas Entomological Society. — 2008. — Vol. 81, № 3. — P. 261—275.

Cambridge, J., Payenski, A., Hamilton, G.C. The distribution of overwintering brown marmorated stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) in college dormitories / J. Cambridge, A. Payenski, G.C. Hamilton // Florida Entomologist. — 2015. — Vol. 98. — P. 1257—1259.

Cammell, M.E., Knight, J.D. Effect of climate change on the population dynamics of crop pests / M.E. Cammell, J.D. Knight // *Advances of Ecological Research*. — 1992. — Vol. 22. — P. 117—162.

Cant, R.G., Spooner-Hart, R.N., Beattie, G.A.C., Meats, A. The biology and ecology of the bronze orange bug, *Musgraveia sulciventris* (Stål) — A literature review / R.G. Cant, R.N. Spooner-Hart, G.A.C. Beattie, A. Meats // *General and Applied Entomology*. — 1996. — Vol. 27. — P. 19—42.

Carter, M.E., Hoebeke, E.R. Biology and seasonal history of *Elasmotherus atricornis* (Van Duzee) (Hemiptera: Acanthosomatidae), with descriptions of the immature stages and notes on Pendergrast organs / M.E. Carter, E.R. Hoebeke // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. — 2003. — Vol. 5. — P. 525—534.

Cassis, G., Gross, G.F. Hemiptera: Heteroptera (Pentatomomorpha) / G. Cassis, G.F. Gross — In: W.W.K. Houston, A. Wells (Eds). *Zoological catalogue of Australia*. Vol. 27. 3B. — Melbourne, Australia : CSIRO Publishing, 2002. — xiv + 737 p.

Central Meteorological Observatory. Monthly climatological data of Japan. — Tokyo Central Meteorological Observatory, 1953—1964 (published monthly). (in Japanese)

Central Meteorological Observatory. The temperature of Japan. Vol. 5. 1946—1950. — Tokyo : Central Meteorological Observatory, 1950. — 256 p. (in Japanese)

Central Meteorological Observatory. The temperature of Japan. Vol. 6. 1951—1955. — Tokyo : Central Meteorological Observatory, 1955. — 256 p. (in Japanese)

Central Meteorological Observatory. The temperature of Japan. Vol. 7. 1956—1960. — Tokyo : Central Meteorological Observatory, 1960. — 256 p. (in Japanese)

Central Meteorological Observatory. The temperature of Japan. Vol. 8. 1961—1965. — Tokyo : Central Meteorological Observatory, 1965. — 256 p. (in Japanese)

Chamaillé-Jammes, S., Massot, M., Aragon, P., Clobert, J. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara* / S. Chamaillé-Jammes, M. Massot, P. Aragon, J. Clobert // *Global Change Biology*. — 2006. — Vol. 12, Issue 2, — P. 392—402.

Chang, K.P. Effects of elevated temperature on the mycetome and symbioses of the bed bug *Cimex lectularius* (Heteroptera) / K.P. Chang // *Journal of Invertebrate Pathology*. — 1974. — Vol. 23. — P. 333—340.

Chen, Q., Wang, J.L., Guo, S.J., Bai, H.X., Zhuo, X.N. Studies on the biological characteristics of *Megacopta cribraria* (Fabricius) / Q. Chen, J.L. Wang, S.J. Guo, H.X. Bai, X.N. Zhuo // *Journal of Henan Agricultural Science*. — 2009. — Vol. 4. — P. 88—90.

Chiu, M.-C., Chen, Y.-H., Kuo, M.-H. The effect of experimental warming on a low-latitude aphid, *Myzus varians* / M.-C. Chiu, Y.-H. Chen, M.-H. Kuo // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2012. — Vol. 142. — P. 216—222.

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

Cho, J.R., Lee, M., Kim, H.S., Boo, K.S. Effect of photoperiod and temperature on reproductive diapause of *Scotinophara lurida* (Burmeister) (Heteroptera: Pentatomidae) / J.R. Cho, M. Lee, H.S. Kim, K.S. Boo // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. — 2008. — Vol. 11. — P. 53—57.

Cho, J.R., Lee, M., Kim, H.S., Kim, Y., Boo, K.S. Cold hardiness in the black rice bug, *Scotinophara lurida* / J.R. Cho, M. Lee, H.S. Kim, Y. Kim, K.S. Boo // *Physiological Entomology*. — 2007. — Vol. 32. — P. 167—174.

Chocorosqui, V.R., Panizzi, A.R. Photoperiod influence on the biology and phenological characteristics of *Dichelops melacanthus* (Dallas, 1851) (Heteroptera: Pentatomidae) / V.R. Chocorosqui, A.R. Panizzi // *Brazilian Journal of Biology*. — 2003. — Vol. 63, № 4. — P. 655—664.

Chown, S.L., Nicolson, S.W. Insect physiological ecology. Mechanisms and patterns / S.L. Chown, S.W. Nicolson // Oxford : Oxford University Press, 2004. — x + 244 p.

Chown, S.L., Terblanche, J.S. Physiological diversity in insects: Ecological and evolutionary contexts / S.L. Chown, J.S. Terblanche // *Advances in Insect Physiology*. — 2006. — Vol. 33. — P. 50—152.

Cira, T.M., Venette, R.C., Aigner, J., Kuhar, T., Mullins, D.E., Gabbert, S.E., Hutchison, W.D. Cold tolerance of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) across geographic and temporal scales / T.M. Cira, R.C. Venette, J. Aigner, T. Kuhar, D.E. Mullins, S.E. Gabbert, W.D. Hutchison // *Environmental Entomology*. — 2016. — Vol. 45. — P. 484—491.

Cobben, R.H. Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, Architecture of the shell, gross embryology and eclosion / R.H. Cobben. — Wageningen : Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1968. — 376 p.

Cocroft, R.B. Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects / R.B. Cocroft // *American Zoologist*. — 2001. — Vol. 41. — P. 1215—1221.

Coetzee, J.A., Byrne, M.J., Hill, M.P. Predicting the distribution of *Eccritotarsus catarinensis*, a natural enemy released on water hyacinth in South Africa / J.A. Coetzee, M.J. Byrne, M.P. Hill // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2007. — Vol. 125, № 3. — P. 237—247.

Conrad, K.F., Warren, M.S., Fox, R., Parsons, M.S., Woiwod, I.P. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis / K.F. Conrad, M.S. Warren, R. Fox, M.S. Parsons, I.P. Woiwod // *Biological Conservation*. — 2006. — Vol. 132, Issue 3. — P. 279—291.

Conradi-Larsen, E.M., Sømme, L. Notes on the biology of *Dolycoris baccarum* L. (Het., Pentatomidae) / E.M. Conradi-Larsen, L. Sømme // *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. — 1973. — Vol. 20. — P. 245—247.

Conradi-Larsen, E.M., Sømme, L. The effect of photoperiod and temperature on imaginal diapause in *Dolycoris baccarum* from southern Norway / E.M. Conradi-Larsen, L. Sømme // *Journal of Insect Physiology*. — 1978. — Vol. 24. — P. 243—249.

Couturier, G., Padilha De Oliveira, M.S., Beserra, P., Pluot-Sigwalt, D., Kahn, F. Biology of *Discocoris drakei* (Hemiptera: Thaumastocoridae) on *Oenocarpus mapora* (Palmae) / G. Couturier, M.S. Padilha De Oliveira, P. Beserra, D. Pluot-Sigwalt, F. Kahn // *Florida Entomologist*. — 2002. — Vol. 85. — P. 261—266.

Critchley, B.R. Literature review of sunn pest *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Scutelleridae) / B.R. Critchley // *Crop Protection*. — 1998. — Vol. 17. — P. 271—287.

Crozier, L. Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship / L. Crozier // *Ecology*. — 2004. — Vol. 85, № 1. — P. 231—241.

Cullen, E.M., Zalom, F.G. Phenology-based field monitoring for consperse stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) in processing tomatoes / E.M. Cullen, F.G. Zalom // *Environmental Entomology*. — 2000. — Vol. 29, № 3. — P. 560—567.

Cullen, E.M., Zalom, F.G. *Euschistus conspersus* female morphology and attraction to methyl (2E,4Z)-decadienoate pheromone-baited traps in processing tomatoes / E.M. Cullen, F.G. Zalom // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2006. — Vol. 119. — P. 163—173.

Dahlhoff, E.P., Fearnley, S.L., Bruce, D.A., Gibbs, A.G., Stoneking, R., McMillan, D.M., Deiner, K., Smiley, J.T., Rank, N.E. Effects of temperature on physiology and reproductive success of a montane leaf beetle: Implications for persistence of native populations enduring climate change / E.P. Dahlhoff, S.L. Fearnley, D.A. Bruce,

A.G. Gibbs, R. Stoneking, D.M. McMillan, K. Deiner, J.T. Smiley, N.E. Rank // *Physiological and Biochemical Zoology*. — 2008. — Vol. 81. — P. 718—732.

Danks, H.V. *Insect dormancy: An ecological perspective* / H.V. Danks // *Biological Survey of Canada, Ottawa*. — 1987. — 440 p. (Monograph Ser. No 1)

Danks, H.V. *Long life cycles in insects* / H.V. Danks // *The Canadian Entomologist*. — 1992. — Vol. 134. — P. 167—187.

Danks, H.V. *Dehydration in dormant insects* / H.V. Danks // *Journal of Insect Physiology*. — 2000. — Vol. 46. — P. 837—852.

Danks, H.V. *Key themes in the study of seasonal adaptations in insects. I. Patterns of cold hardiness* / H.V. Danks // *Applied Entomology and Zoology*. — 2005. — Vol. 40. — P. 199—211.

Davidová-Vilímová, J. *Family Plataspidae Dallas, 1851* / J. Davidová-Vilímová — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region*. Vol. 5. *Pentatomomorpha II*. — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006. — P. 150—165.

Davidová-Vilímová, J., Král, D. *The occurrence of the psammophilous species *Phimodera flori* (Heteroptera: Scutelleridae) in the Czech Republic* / J. Davidová-Vilímová, D. Král // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. — 2003. — Vol. 67. — P. 175—178.

Davidová-Vilímová, J., Štys, P. *Bionomics of European *Coptosoma* species (Heteroptera, Plataspidae)* / J. Davidová-Vilímová, P. Štys // *Acta Universitatis Carolinae Biologica*. — 1982. — Vol. 11. — P. 463—484.

Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B., Wood, S. *Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming* / A.J. Davis, L.S. Jenkinson, J.H. Lawton, B. Shorrocks, S. Wood // *Nature*. — 1998b. — Vol. 391. — P. 783—786.

Davis, A.J., Lawton, J.H., Shorrocks, B., Jenkinson, L.S. *Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change* / A.J. Davis, J.H. Lawton, B. Shorrocks, L.S. Jenkinson // *Journal of Animal Ecology*. — 1998a. — Vol. 67. — P. 600—612.

De Clercq, P. *Predaceous stinkbugs (Pentatomidae: Asopinae)* / P. De Clercq — In: C.W. Schaefer, A.R. Panizzi (Eds). *Heteroptera of economic importance*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press LLC, 2000. — P. 737—789.

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

Denlinger, D.L. Dormancy in tropical insects / D.L. Denlinger // Annual Review of Entomology. — 1986. — Vol. 31. — P. 239—264.

Denlinger, D.L. Relationship between cold hardiness and diapause / D.L. Denlinger — In: R.E. Lee, Jr., D.L. Denlinger (Eds). Insects at low temperature. — New York : Chapman and Hall, 1991. — P. 174—198.

Denlinger, D.L. Why study diapause? / D.L. Denlinger // Entomological Research. — 2008. — Vol. 38. — P. 1—9.

Denlinger, D.L., Lee Jr., R.E. (Eds) Low temperature biology of insects / D.L. Denlinger, R.E. Lee Jr. (Eds). — New York : Cambridge University Press, 2010. — xiv + 390 pp.

Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude / C.A. Deutsch, J.J. Tewksbury, R.B. Huey, K.S. Sheldon, C.K. Ghalambor, D.C. Haak, P.R. Martin // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2008. — Vol. 105. — P. 6668—6672.

Dhiman, S.C., Yadav, Y.K., Sharma, D. Occurrence of two pentatomid bugs, *Halys dentatus* Fabr. and *Erthesina fullo* Thunb., together on some economic forest trees and their seasonal occurrence / S.C. Dhiman, Y.K. Yadav, D. Sharma // Indian Forester. — 2004. — Vol. 130. — P. 821—824.

Dikyar, R. Biology and control of *Aelia rostrata* in central Anatolia / R. Dikyar // Bulletin OEPP / EPPO Bulletin. — 1981. — Vol. 11, № 2. — P. 39—41.

DiMeglio A.S., Wallingford A.K., Weber D.C., Kuhar T.P., Mullins D. Supercooling points of *Murgantia histrionica* (Hemiptera: Pentatomidae) and field mortality in the mid-Atlantic United States following lethal low temperatures / A.S. DiMeglio, A.K. Wallingford, D.C. Weber, T.P. Kuhar, D. Mullins // Environmental Entomology. — 2016. (in press; DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/ee/nvw091>)

Dingemanse, N.J., Kalkman, V.J. Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands / N.J. Dingemanse, V.J. Kalkman // Ecological Entomology. — 2008. — Vol. 33, № 3. — P. 394—402.

Dingle, H. Migration: the biology of life on the move / H. Dingle. — New York : Oxford University Press. — 1996. — vi + 474 pp.

Donnelly, A., Caffarra, A., Kelleher, C.T., O'Neill, B.F., Diskin, E., Pletsers, A., Proctor, H., Stirnemann, R., O'Halloran, J., Peñuelas, J., Hodkinson, T.R., Sparks, T.H. Surviving in a warmer world: environmental and genetic responses / A. Donnelly, A. Caffarra, C.T. Kelleher, B.F. O'Neill, E. Diskin, A. Pletsers, H. Proctor, R. Stirnemann,

J. O'Halloran, J. Peñuelas, T.R. Hodkinson, T.H. Sparks // *Climate Research*. — 2012. — Vol. — 53. — P. 245—262.

Drees, C., Brandmayr, P., Buse, J., Dieker, P., Gürlich, S., Habel, J., Harry, I., Härdtle, W., Matern, A., Meyer, H., Pizzolotto, R., Quante, M., Schäfer, K., Schuldt, A., Taboada, A., Assmann, T. Poleward range expansion without a southern contraction in the ground beetle *Agonum viridicupreum* (Coleoptera, Carabidae) / C. Drees, P. Brandmayr, J. Buse, P. Dieker, S. Gürlich, J. Habel, I. Harry, W. Härdtle, A. Matern, H. Meyer, R. Pizzolotto, M. Quante, K. Schäfer, A. Schuldt, A. Taboada, T. Assmann — In: D. J. Kotze, T. Assmann, J. Noordijk, H. Turin, R. Vermeulen (Eds). — *Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies*. ZooKeys. — 2011. — Vol. 100. — P. 333—352.

Duman, J.G., Bennett, V., Sformo, T., Hochstrasser, R., Barnes, B.M. Antifreeze proteins in Alaskan insects and spiders / J.G. Duman, V. Bennett, T. Sformo, R. Hochstrasser, B.M. Barnes // *Journal of Insect Physiology*. — 2004. — Vol. 50. — P. 259—266.

Dzerefos, C.M., Witkowski, E.T.F., Toms, R. Life-history traits of the edible stinkbug, *Encosternum delegorguei* (Hem., Tessaratomidae), a traditional food in southern Africa / C.M. Dzerefos, E.T.F. Witkowski, R. Toms // *Journal of Applied Entomology*. — 2009. — Vol. 133, № 9—10. — P. 749—759.

Eberhard, W.G. The ecology and behavior of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps: Strategy and counterstrategy in a host and its parasites / W.G. Eberhard // *Smithsonian Contribution to Zoology*. — 1975. — Vol. 205. — P. 1—39.

Eger Jr., J.E., Ames, L.M., Suiter, D.R., Jenkins, T.M., Rider, D.A., Halbert, S.E. Occurrence of the Old World bug *Megacopta cribraria* (Fabricius) (Heteroptera: Plataspidae) in Georgia: a serious home invader and potential legume pest / J.E. Eger Jr., L.M. Ames, D.R. Suiter, T.M. Jenkins, D.A. Rider, S.E. Halbert // *Insecta Mundi*. — 2010. — Vol. 121. — P. 1—11.

Eger Jr., J.E., Barcellos, A., Weiler, L. Shield bugs (Scutelleridae) / J.E. Eger Jr., A. Barcellos, L. Weiler — In: A.R. Panizzi, J. Grazia (Eds). *True bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. — New York : Springer Dordrecht Heidelberg, 2015. — P. 757—788.

Elsy, K.D. Cold tolerance of the southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) / K.D. Elsy // *Environmental Entomology*. — 1993. — Vol. 22. — P. 567—570.

Endo, N., Yasuda, T., Matsukura, K., Wada, T., Muto, S., Sasaki R. Possible function of *Piezodorus hybneri* (Heteroptera: Pentatomidae) male pheromone: effects of

adult age and diapause on sexual maturity and pheromone production / N. Endo, T. Yasuda, K. Matsukura, T. Wada, S. Muto, R. Sasaki // *Applied Entomology and Zoology*. — 2007. — Vol. 42. — P. 637—641.

Entwistle, J.C., Dixon, A.F.G. The effect of augmenting grain aphid (*Sitobion avenae*) numbers in a field of winter wheat in spring on the aphid's abundance in summer and its relevance to the forecasting of outbreaks / J. C. Entwistle, Dixon, A.F.G. // *Annals of Applied Biology*. — 1989. — Vol. 114. — P. 397—408.

Esenbekova, P.A., Nurushev, M.Z., Homziak, J. Aquatic Hemiptera (Heteroptera) of Kazakhstan, with notes on life history, ecology and distribution / P.A. Esenbekova, M.Z. Nurushev, J. Homziak // *Zootaxa*. — 2015. - Vol. 4013, № 2. — P. 195—206.

Esquivel, J.F. Stages of gonadal development of the southern green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae): Improved visualization / J.F. Esquivel // *Annals of the Entomological Society of America*. — 2009. — Vol. 102, № 2. — P. 303—309.

Esquivel, J.F., Musolin, D.L., Jones, W.A., Rabitsch, W., Greene, J.K., Toews, M.D., Schwertner, C.F., Grazia, J., McPherson, R.M. *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 — In: J.E. McPherson (Ed.). *Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2017. — P. 331—403. [ISBN 9781498715089]

Estrella, N., Sparks, T.H., Menzel, A. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany / N. Estrella, T.H. Sparks, A. Menzel // *Global Change Biology*. — Vol. 13, Issue 8. — P. 1737—1747.

Eyre, M.D., Woodward, J.C., Luff, M.L. Expanding northern ranges of aquatic invertebrate species: a possible effect of climate change? / M.D. Eyre, J.C. Woodward, M.L. Luff // *British Journal of Entomology and Natural History*, 2005. — Vol. 18. — P. 219—223.

Fan, Y., Wernegreen, J.J. Can't take the heat: high temperature depletes bacterial endosymbionts of ants / Y. Fan, J.J. Wernegreen // *Microbial Ecology*. — 2013. — Vol. 66. — P. 727—733.

Faúndez, E.I., Carvajal, M.A. Bed bugs are back and also arriving is the southernmost record of *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae) in South America / E.I. Faúndez, M.A. Carvajal // *Journal of Medical Entomology*. — Vol. 51, № 5. — P. 1073—1076.

Faúndez, E.I., Osorio, G.A. New data on the biology of *Sinopla perpunctatus* Signoret, 1864 (Hemiptera: Heteroptera: Acanthosomatidae) / E.I. Faúndez, G.A. Osorio // Boletín de Biodiversidad de Chile. — 2010. — Vol. 3. — P. 24—31.

Feeley, K.J., Wright, S.J., Nur Supardi, M.N., Kassim, A.R., Davies, S.J. Decelerating growth in tropical forest trees / K.J. Feeley, S.J. Wright, M.N. Nur Supardi, A.R. Kassim, S.J. Davies // Ecology Letters. — 2007. — Vol. 10. — P. 461—469.

Fent, M., Kment, P., First record of the invasive Western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Turkey / M. Fent, P. Kment // North-Western Journal of Zoology. — 2011. — Vol. 7, № 1. — P. 72—80.

Fernando, H.E. A biological and ecological study of the pentatomid bug, *Scotinophara lurida* (Burm.) in Ceylon / H.E. Fernando // Bulletin of Entomological Research. — 1960. — Vol. 51. — P. 559—576.

Ferrari, A., Schwertner, C.F., Grazia, J. Review, cladistic analysis and biogeography of *Nezara* Amyot & Serville (Hemiptera: Pentatomidae) / A. Ferrari, C.F. Schwertner, J. Grazia // Zootaxa. — 2010. — Vol. 2424. — P. 1—41.

Filippi, L., Baba, N., Inadomi, K., Yanagi, T., Hironaka, M., Nomakuchi, S. Pre- and post-hatch trophic egg production in the subsocial burrow bug, *Canthophorus niveimarginatus* / L. Filippi, N. Baba, K. Inadomi, T. Yanagi, M. Hironaka, S. Nomakuchi // Naturwissenschaften. — 2009. — Vol. 96. — P. 201—211.

Filippi, L., Hironaka, M., Nomakuchi, S. A review of the ecological parameters and implications of subsociality in *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae), a semelparous species that specializes on a poor resource / L. Filippi, M. Hironaka, S. Nomakuchi // Population Ecology. — 2001. — Vol. 43, № 1. — P. 41—50.

Filippi, L., Hironaka, M., Nomakuchi, S., Tojo, S. Provisioned *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae) nymphs gain access to food and protection from predators / L. Filippi, M. Hironaka, S. Nomakuchi, S. Tojo // Animal Behaviour. — 2000a. — Vol. 60, № 6. — P. 757—763.

Filippi, L., Nomakuchi, S., Hironaka, M., Tojo, S. Insemination success discrepancy between long-term and short-term copulations in the provisioning shield bug, *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae) / L. Filippi, S. Nomakuchi, M. Hironaka, S. Tojo // Journal of Ethology. — 2000b. — Vol. 18. — P. 29—36.

Flanagan, J., Coldwell, J. *Stictopleurus punctatonervosus* (Hemiptera: Rhopalidae) new to Yorkshire and a summary review of other Rhopalidae in Yorkshire / J. Flanagan, J. Coldwell // Sorby Record (UK). — 2008. — № 44. — P. 33—37.

Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. — 1994. — Vol. 3. — P. 294—299.

Forister, M.L., Shapiro, A.M. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California / M.L. Forister, A.M. Shapiro // *Global Change Biology*. — 2003. — Vol. 9. — P.1130—1135.

Fox, R. Butterflies and moths / R. Fox — In: D.L. Hawksworth (Ed.). *The changing wildlife of Great Britain and Ireland (Systematics Association Special Volume Series, vol. 62)*. — London : Taylor & Francis, 2001. — P. 300—327.

Freeman, P. A contribution to the study of the genus *Nezara* Amyot & Serville (Hemiptera, Pentatomidae) / P. Freeman // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. — 1940. — Vol. 90. — P. 351—374.

Froeschner, R.C. Contributions to a synopsis of the Hemiptera of Missouri, Part 1. Scutelleridae, Podopidae, Pentatomidae, Cydnidae, Thyreocoridae / R.C. Froeschner // *American Midland Naturalist*. — 1941. — Vol. 26. — P. 122—146.

Fujisaki, K., Shimizu, K., Tougou, D., Musolin, D. 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 — In: K. Fujisaki, R. Nishida, M. Sakoma (Eds). *Entomological Science and Its Perspective*. Kyoto : Kyoto University Press, 2009. — P. 13—40 (in Japanese).

Fukatsu, T., Nikoh, N. Two intracellular symbiotic bacteria from the mulberry psyllid *Anomoneura mori* (Insecta, Homoptera) / T. Fukatsu, N. Nikoh // *Applied and Environmental Microbiology*. — 1998. — Vol. 64. — P. 3599—3606.

Gall, W.K. Further eastern range extension and host records for *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae): Well-documented dispersal of a household nuisance / W.K. Gall // *The Great Lakes Entomologist*. — 1992. — Vol. 25. — P. 159—171.

Gamberale-Stille, G., Johansen, A.I., Tullberg, B.S. Change in protective coloration in the striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): predator avoidance and generalization among different life stages / G. Gamberale-Stille, A.I. Johansen, B.S. Tullberg // *Evolutionary Ecology*. — 2010. — Vol. 24. — P. 423—432.

Gardner, W.A., Peeler, H.B., LaForest, J., Roberts, P.M., Sparks Jr., A.N., Greene, J.K., Reisig, D., Suiter, D.R., Bacheler, J.S., Kidd, K., Ray, C.H., Hu, X.P., Kemerait, R.C., Scocco, E.A., Eger Jr., J.E., Ruberson, J.R., Sikora, E.J., Herbert Jr., D.A., Campana, C., Halbert, S., Stewart, S.D., Buntin, G.D., Toews, M.D., Barger, C.T. Confirmed

distribution and occurrence of *Megacopta cribraria* (F.) (Hemiptera: Heteroptera: Plataspidae) in the southeastern United States / W.A. Gardner, H.B. Peeler, J. LaForest, P.M. Roberts, A.N. Sparks Jr., J.K. Greene, D. Reising, D.R. Suiter, J.S. Bacheler, K. Kidd, C.H. Ray, X.P. Hu, R.C. Kemerait, E.A. Scocco, J.E. Eger Jr., J.R. Ruberson, E.J. Sikora, D.A. Herbert Jr., C. Campana, S. Halbert, S.D. Stewart, G.D. Buntin, M.D. Toews, C.T. Barger / *Journal of Entomological Science*. — 2013. — Vol. 48. — P. 118—127.

Garipey, T.D., Haye, T., Fraser, H., Zhang, J. Occurrence, genetic diversity, and potential pathways of entry of *Halyomorpha halys* in newly invaded areas of Canada and Switzerland / T.D. Garipey, T. Haye, H. Fraser, J. Zhang // *Journal of Pest Science*. — 2014. — Vol. 87. — P. 17—28.

Geshi, Y., Fujisaki, K. Northward range expansion of *Nezara viridula* in Kinki District, Japan: expansion speed / Y. Geshi, K. Fujisaki // *Japanese Journal Applied Entomology and Zoology*. — 2013. — Vol. 57. — P. 151—157. (in Japanese, with English summary)

Gibernau, M., Dejean, A. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp / M. Gibernau, A. Dejean // *Oecologia*. — 2001. — Vol. 126. — P. 53—57.

Gilbert, B.L., Barras, S.J., Norris D.M. Bionomics of *Tetyra bipunctata* (Hemiptera: Pentatomidae: Scutellerinae) as associated with *Pinus banksiana* in Wisconsin / B.L. Gilbert, S.J. Barras, D.M. Norris // *Annals of the Entomological Society of America*. — 1967. — Vol. 60. — P. 698—701.

Giliomee, J.H. Native insects expanding their range in South Africa / J.H. Giliomee // *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*. — 1997. — Vol. 32. — P. 157—160.

Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W., Holt, R.D. A framework for community interactions under climate change / S.E. Gilman, M.C. Urban, J. Tewksbury, G.W. Gilchrist, R.D. Holt // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2010. — Vol. 25, Issue 6. — P. 325—331.

GISS (Goddard Institute of Space Studies) 2009: Second warmest year on record; end of warmest decade [Электронный ресурс]. — Режим доступа: <http://www.nasa.gov/topics/earth/features/temp-analysis-2009.html>

Glazaczow, A., Orwin, D., Bogdziewicz, M. Increased temperature delays the late-season phenology of multivoltine insect / A. Glazaczow, D. Orwin, M. Bogdziewicz // *Scientific Reports*. — 2016. — Vol. 6: 38022 (DOI: 10.1038/srep38022)

Gogala, M., Yong, H., Brühl, C. Maternal care in *Pygoplatus* bugs (Heteroptera: Tessaratomidae) / M. Gogala, H. Yong, C. Brühl // *European Journal of Entomology*. — 1998. — Vol. 95. — P. 311—315.

Golec, J.R., Hu, X.P. Preoverwintering copulation and female ratio bias: life history characteristics contributing to the invasiveness and rapid spread of *Megacopta cribraria* (Heteroptera: Plataspidae) / J.R. Golec, X.P. Hu // *Environmental Entomology*. — 2015. — Vol. 44. — P. 411—417.

Gomi, T. Geographic variation in critical photoperiod for diapause induction and its temperature dependence in *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) / T. Gomi // *Oecologia* (Berlin). — 1997. — Vol. 111. — P. 160—165.

Gomi, T., Nagasaka M., Fukuda T., Hagihara H. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change / T. Gomi, M. Nagasaka, T. Fukuda, H. Hagihara // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2007. — Vol. 125, Issue 2. — P. 179—184.

Gomi, T., Takeda, M. Changes in life-history traits in the fall webworm within half a century after introduction to Japan / T. Gomi, M. Takeda // *Functional Ecology*. — 1996. — Vol. 10. — P. 384—389.

Goto, S.S., Numata, H. Insect photoperiodism / S.S. Goto, H. Numata — In: K.H. Hoffmann (Ed.). *Insect Molecular Biology and Ecology*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2015. — P. 217—244.

Goto, S.S., Shiga, S., Numata, H. Photoperiodism in insects: perception of light and the role of clock genes / S.S. Goto, S. Shiga, H. Numata — In: R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers (Eds). *Photoperiodism: The Biological Calendar*. — Oxford : Oxford University Press, 2010. — P. 258—286.

Grazia, J., Schuh, R.T., Wheeler, W.C. Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera) / J. Grazia, R.T. Schuh, W.C. Wheeler // *Cladistics*. — 2008. — Vol. 24. — P. 932—976.

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

Greve, C., Fortes, N.D.F., Grazia, J. Estágios imaturos de *Oebalus poecilus* (Heteroptera, Pentatomidae) / C. Greve, N.D.F. Fortes, J. Grazia // *Iheringia. Seria Zoologia*. — 2003. — Vol. 3. — P. 89—96.

Guilbert, E. Habitat use and maternal care of *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) in the Brazilian Atlantic forest (Espírito Santo) / E. Guilbert // *European Journal of Entomology*. — 2003. — Vol. 100, Issue 1. — P. 61—63.

Guindon, S., Dufayard, J.F., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W., Gascuel, O. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. / S. Guindon, J.F. Dufayard, V. Lefort, M. Anisimova, W. Hordijk, O. Gascuel // *Systematic Biology*. — 2010. — Vol. 59. — P. 307—321.

Guo, K., Hao, S.-G., Sun, J.S., Kang, L. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species / K. Guo, S.-G. Hao, J.S. Sun, L. Kang // *Global Change Biology*. — 2009. — Vol. 15, Issue 10. — P. 2539—2548.

Hairston, N.G., Jr., Cáceres, C.E. Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process / N.G. Hairston, Jr., C.E. Cáceres // *Hydrobiologia*. — 1996. — Vol. 320, Issues 1—3. — P. 27—44.

Hamilton, G.C., Ahn, J.J., Bu, W., Leskey, T.C., Nielsen, A.L., Park, Y.-L., Rabitsch, W., Hoelmer, K.A. *Halyomorpha halys* (Stål) / G.C. Hamilton, J.J. Ahn, W. Bu, T.C. Leskey, A.L. Nielsen, Y.-L. Park, W. Rabitsch, K.A. Hoelmer — In: J.E. McPherson (Ed.). *Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2017 — P. 233—278. [ISBN 9781498715089]

Hanelová, J., Vilímová, J. Behaviour of the central European Acanthosomatidae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomoidea) during oviposition and parental care / J. Hanelová, J. Vilímová // *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae*. — 2013. — Vol. 98. — P. 433—457.

Harada, T., Nitta, S., Ito, K. Photoperiodic changes according to global warming in wing-form determination and diapause induction of a water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae) / T. Harada, S. Nitta, K. Ito // *Applied Entomology and Zoology*. — 2005. — Vol. 40. — P. 461—466.

Harada, T., Numata, H. Two critical day lengths for the determination of wing forms and the induction of adult diapause in the water strider, *Aquarius paludum* / T. Harada, H. Numata // *Naturwissenschaften*. — 1993. — Vol. 80, Issue 9. — P. 430—432.

Harley, C.D. Climate change, keystone predation, and biodiversity loss / C.D. Harley // *Science*. — 2011. — Vol. 334. P. 1124—1127.

Harrington, R., Bale, J.S., Tatchell, G.M. Aphids in a changing climate / R. Harrington, J.S. Bale, G.M. Tatchell. — In: R. Harrington, N.E. Stork (Eds). *Insects in a Changing Environment*. — London : Academic Press, 1995. — P. 125—155.

Harrington, R., Clark, S.J., Welham, S.J., Verrier, P.J., Denholm, C.H., Hullé, M., Maurice, D., Rounsevell, M.D., Cocu, N., European Union EXAMINE Consortium.

Environmental change and the phenology of European aphids / R. Harrington, S.J. Clark, S.J. Welham, P.J. Verrier, C.H. Denholm, M. Hullé, D. Maurice, M.D. Rounsevell, N. Cocu, European Union EXAMINE Consortium // *Global Change Biology*. — 2007. — Vol. 13, Issue 8. — P. 1550—1564.

Harrington, R., Fleming, R.A., Woiwod, I.P. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? / R. Harrington, R.A. Fleming, I.P. Woiwod // *Agricultural and Forest Entomology*. — 2001. — Vol. 3, № 4. — P. 233—240.

Harrington, R., Stork, N.E. (Eds). *Insects in a changing environment* / R. Harrington, N.E. Stork (Eds). — London : Academic Press, 1995. — 536 p.

Harrington, R., Tatchell, G.M., Bale, J.S. Weather, life cycle strategy and spring populations of aphids / R. Harrington, G.M. Tatchell, J.S. Bale // *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*. — 1990. — Vol. 25. — P. 423—432.

Harris, V.E., Todd, J.W., Mullinix, B.G. Color change as an indicator of adult diapause in the southern green stink bug, *Nezara viridula* / V.E. Harris, J.W. Todd, B.G. Mullinix // *Journal of Agricultural Entomology*. — 1984. — Vol. 1. — P. 82—91.

Hassall, C. Thompson, D.J. Accounting for recorder effort in the detection of range shifts from historical data / C. Hassall, D.J. Thompson // *Methods in Ecology and Evolution*. — 2010. — Vol. 1. — P. 343—350.

Hassall, C., Thompson, D.J., French, G.C., Harvey, I.F. Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate / C. Hassall, D.J. Thompson, G.C. French, I.F. Harvey // *Global Change Biology*. — 2007. — Vol. 13. — P. 933—941.

Hawkins, R.D. *Shieldbugs of Surrey* / R.D. Hawkins. — Working, Surrey, UK : Surrey Wildlife Trust, 2003. — 192 p.

Haye, T., Abdallah, S., Gariépy, T., Wyniger, D. Phenology, life table analysis and temperature requirements of the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, in Europe / T. Haye, S. Abdallah, T. Gariépy, D. Wyniger // *Journal of Pest Science*. — 2014. — Vol. 87. — P. 407—418.

Haye, T., Gariépy, T., Hoelmer, K., Rossi, J.-P., Streito, J.-C., Tassus, X., Desneux, N. Range expansion of the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*: an increasing threat to field, fruit and vegetable crops worldwide / T. Haye, T. Gariépy, K. Hoelmer, J.-P. Rossi, J.-C. Streito, X. Tassus, N. Desneux // *Journal of Pest Science*. — 2015. — Vol. 88. — P. 665—673.

Hayes, K.R., Barry, S.C. Are there any consistent predictors of invasion success? / K.R. Hayes, S.C. Barry // *Biological Invasions*. — 2008. — Vol. 10, № 4. — P. 483—506.

Helmuth, B., Broitman, B.R., Yamane, L., Gilman, S.E., Mach, K., Mislán, K.A.S., Denny, M.W. Organismal climatology: analyzing environmental variability at scales relevant to physiological stress / B. Helmuth, B.R. Broitman, L. Yamane, S.E. Gilman, K. Mach, K.A.S. Mislán, M.W. Denny // *Journal of Experimental Biology*. — 2010. — Vol. 213. — P. 995—1003.

Helmuth, B., Kingsolver, J.G., Carrington, E. Biophysics, physiological ecology, and climate change: Does mechanism matter? / B. Helmuth, J.G. Kingsolver, E. Carrington // *Annual Review of Physiology*. — 2005. — Vol. 67. — P. 177—201.

Helmuth, B., Mieszkowska, N., Moore, P., Hawkins, S.J. Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change / B. Helmuth, N. Mieszkowska, P. Moore, S.J. Hawkins // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. — 2006. — Vol. 37. — P. 373—404.

Hely, P.C. Two insect pests of citrus / P.C. Hely // *World Crops*. — 1964. — Vol. 16. — P. 53—57.

Henry, T.J. Biodiversity of Heteroptera / T.J. Henry — In: R.G. Foottit, P.H. Adler (Eds). *Insect biodiversity: science and society*. — Oxford (Hoboken) : Blackwell Publishing, 2009. — P. 223—263.

Henry, T.J. Biodiversity of Heteroptera / T.J. Henry — In: R.G. Foottit, P.H. Adler (Eds). *Insect biodiversity: science and society*. 2nd Edn. — Oxford, UK : Wiley-Blackwell, 2017. (in press: ISBN 978-1-118-94553-7)

Hertzel, G. Zur Phänologie und Fortpflanzungsbiologie einheimischer Pentatomiden-Arten (Heteroptera) / G. Hertzel // *Entomologische Nachrichten und Berichte*. — 1982. — Vol. 26. — P. 69—72.

Hibino, Y. Formation and maintenance of mating aggregations in a stinkbug, *Megacopta punctissimum* (Montandon) (Heteroptera: Plataspidae) / Y. Hibino // *Journal of Ethology*. — 1985. — Vol. 3. — P. 123—129.

Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards / R. Hickling, D.B. Roy, J.K. Hill, R. Fox, C.D. Thomas // *Global Change Biology*. — 2006. — Vol. 12. — P. 450—455.

Higuchi, H. Photoperiodic induction of diapause, hibernation and voltinism in *Piezodorus hybneri* (Heteroptera: Pentatomidae) / H. Higuchi // *Applied Entomology and Zoology*. — 1994. — Vol. 29. — P. 585—592.

Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J., Huntley, B. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges / J.K. Hill, C.D. Thomas, R. Fox, M.G. Telfer, S.G. Willis, J. Asher, B. Huntley //

Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 2002. — Vol. 269. — P. 2163—2171.

Hill, J.K., Thomas, C.D., Huntley, B. Climate and recent range changes in butterflies / J.K. Hill, C.D. Thomas, B. Huntley — In: G.-R. Walter, C.A. Burga, P.J. Edwards (Eds). "Fingerprints" of climate change: Adapted behaviour and shifting species ranges. — New York : Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2001. — P. 77—88.

Hironaka, M., Nomakuchi, S., Iwakuma, S., Filippi, L. Trophic egg production in a subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* Scott (Heteroptera: Parastrachiidae), and its functional value / M. Hironaka, S. Nomakuchi, S. Iwakuma, L. Filippi // Ethology. — 2005. — Vol. 111, Issue 12. — P. 1089—1102.

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

Hodek, I. Termination of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) in the field / I. Hodek // Entomologia Experimentalis et Applicata. — 1971b. — Vol. 14, Issue 2. — P. 212—222.

Hodek, I. Photoperiodic response in spring in three Pentatomidae (Heteroptera) / I. Hodek // Acta Entomologica Bohemoslovaca. — 1977. — Vol. 74. — P. 209—218.

Hodek, I. Role of environmental factors and endogenous mechanisms in the seasonality of reproduction in insects diapausing as adults / I. Hodek — In: V.K. Brown, I. Hodek (Eds). Diapause and life cycle strategies in insects. (Ser. Entomologica. Vol. 23) — The Hague : Dr. W. Junk Publications, 1983. — P. 9—33.

Hodek, I. Diapause development, diapause termination and the end of diapause / I. Hodek // European Journal of Entomology. — 1996. — Vol. 93. — P. 475—487.

Hodek, I. Controversial aspects of diapause development / I. Hodek // European Journal of Entomology. — 2002. — Vol. 99. — P. 163—173.

Hodek, I., Hodková, M. Role of temperature and photoperiod in diapause regulation in Czech populations of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera, Pentatomidae) / I. Hodek, M. Hodková // European Journal of Entomology. — 1993. — Vol. 90. — P. 95—98.

Hodek, I., Honěk, A. Incidence of diapause in *Aelia acuminata* (L.) population from southwest Slovakia (Heteroptera) / I. Hodek, A. Honěk // Věstník Československé Společnosti Zoologické. — 1970. — Vol. 34. — P. 170—183.

Hodková, M. Interaction of feeding and photoperiod in regulation of the corpus allatum activity in females of *Pyrrhocoris apterus* L. (Hemiptera) / M. Hodková // Zoologische Jahrbucher Abteilung fuer Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. — 1982. — Vol. 86. — P. 477—488.

Hodková, M., Hodek, I. Photoperiod, diapause and cold-hardiness / M. Hodková, I. Hodek // *European Journal of Entomology*. — 2004. — Vol. 101. — P. 445—458.

Hodková, M., Hodek, I., Sømme, L. Cold is not a prerequisite for the completion of photoperiodically induced diapause in *Dolycoris baccarum* from Norway / M. Hodková, I. Hodek, L. Sømme // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 1989. — Vol. 52. — P. 185—188.

Hoebeke, E.R., Carter, M.E. *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America / E.R. Hoebeke, M.E. Carter // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. — 2003. — Vol. 105, Issue 1. — P. 225—237.

Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F. The impact of climate change on the world's marine ecosystems / O. Hoegh-Guldberg, J.F. Bruno // *Science*. — 2010. — Vol. 328, Issue 5985. — P. 1523—1528.

Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D.B., Parmesan, C., Possingham, H.P., Thomas, C.D. Assisted colonization and rapid climate change / O. Hoegh-Guldberg, L. Hughes, S. McIntyre, D.B. Lindenmayer, C. Parmesan, H.P. Possingham, C.D. Thomas // *Science*. — 2008. — Vol. 321, Issue 5887. — P. 345—346.

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A.J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R.H., Dubi, A., Hatziolos, M.E. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification / O. Hoegh-Guldberg, P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi, M.E. Hatziolos // *Science*. — 2007. — Vol. 318, Issue 5857 — P. 1737—1742.

Hoffman, R.L., Steiner Jr., W.E. *Jadera haematoloma*, another insect on its way north (Heteroptera: Rhopalidae) / R.L. Hoffman, W.E. Steiner Jr. // *Banisteria*. — 2005. — Vol. 26. — P. 7—10.

Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M. Climate change and evolutionary adaptation / A.A. Hoffmann, C.M. Sgrò // *Nature*. — 2011. — Vol. 470. — P. 479—485.

Hoffmann, R.J. Environmental control of seasonal variation in the butterfly *Colias eurytheme*: effects of photoperiod and temperature on pteridine pigmentation / R.J. Hoffmann // *Journal of Insect Physiology*. — 1974. — Vol. 20. — P. 1913—1924.

Hoffmann, W.E. Die Brutpflege bei den Wanzen / W.E. Hoffmann // Arbeiten über Physiologische und Angewandte Entomologie aus Berlin-Dahlem. — 1936. — Vol. 3, № 4. — P. 286—288.

Hokkanen, H. Polymorphism, parasites, and the native area of *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae) / H. Hokkanen // Annales Entomologici Fennici. — 1986. — Vol. 52. — P. 28—31.

Honěk, A. Induction of diapause in *Aelia acuminata* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) / A. Honěk // Acta Entomologica Bohemoslovaca. — 1969. — Vol. 66. — P. 345—351.

Honěk, A., Kocourek, F. Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants / A. Honek, F. Kocourek // Zoologisches Jahrbuch, Abteilung Systematik, Ökologie und Geographie. — 1990. — Vol. 117. — P. 401—439.

Hori, K. Effect of photoperiod on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) / K. Hori // Applied Entomology and Zoology. — 1986. — Vol. 21. — P. 597—605.

Hori, K., Kimura, A. Effect of stationary photoperiod on diapause induction of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) and the developmental stage sensitive to stimulus for reproductive diapause / K. Hori, A. Kimura // Applied Entomology and Zoology. — 1993. — Vol. 28. — P. 53—58.

Hori, K., Inamura, R. Effects of stationary photoperiod on reproductive diapause, nymphal growth, feeding and digestive physiology of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) / K. Hori, R. Inamura // Applied Entomology and Zoology. — 1991. — Vol. 26. — P. 493—499.

Hori, K., Kuramochi, K., Nakabayashi, S. Effect of several different food plants on nymphal development of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) / K. Hori, K. Kuramochi, S. Nakabayashi // Research Bulletin of Obihiro University (Series 1). — 1985. — Vol. 14. — P. 239—246.

Hori, K., Nakamura, K., Goto, K. Nymphal development of *Acanthosoma denticauda* and *A. haemorrhoidale angulata* (Heteroptera, Pentatomidae) under natural and laboratory conditions / K. Hori, K. Nakamura, K. Goto // Japanese Journal of Entomology. — 1993. — Vol. 61. — P. 55—63.

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

Horton, D.R., Lewis, T.M., Broers, D.A. Ecological and geographic range expansion of the introduced predator: *Anthocoris nemoralis* (Heteroptera: Anthocoridae) in North America: potential for nontarget effects / D.R. Horton, T.M. Lewis, D.A. Broers // *American Entomologist*. — 2004. — Vol. 50. — P. 18—30.

Hosokawa, T., Hironaka, M., Inadomi, K., Mukai, H., Nikoh, N., Fukatsu, T. Diverse strategies for vertical symbiont transmission among subsocial stinkbugs. / T. Hosokawa, M. Hironaka, K. Inadomi, H. Mukai, N. Nikoh, T. Fukatsu // *PLoS ONE*. — 2013. — Vol. 8, Issue 5 : e65081.

Hosokawa, T., Nikoh, N. Fukatsu, T. Fine-scale geographical origin of an insect pest invading North America / T. Hosokawa, N. Nikoh, T. Fukatsu // *PLoS ONE*. — 2014. — Vol. 9, Issue 2 : e89107.

Houghton, J. Global warming. The complete briefing / J. Houghton. — 3rd Edn. — Cambridge, UK : Cambridge University Press, 2004. — 382 p.

Høye, T.T., Hammel, J.U., Fuchs, T., Toft, S. Climate change and sexual size dimorphism in an Arctic spider / T.T. Høye, J.U. Hammel, T. Fuchs, S. Toft // *Biology Letters*. — 2009. — Vol. 5, № 4. — P. 542—544.

Hradil, K., Kment, P., Roháèová, M. New records of *Liorhyssus hyalinus* (Heteroptera: Rhopalidae) in the Czech Republic, with a review of its worldwide distribution and biology / K. Hradil, P. Kment, M. Roháèová // *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae (Brno)*. — 2007. — Vol. 92. — P. 53—107.

Hughes, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? / L. Hughes // *Trends in Ecology and Evolution*. — 2000. — Vol. 15. — P. 56—61.

Hulme, M., Jenkins, G.J., Lu, X., Turnpenny, J.R., Mitchell, T.D., Jones, R.G., Lowe, J., Murphy, J.M., Hassell, D., Boorman, P., McDonald, R., Hill, S. Climate change scenarios for the United Kingdom: The UKCIP02 scientific report [Электронный ресурс] / M. Hulme, G.J. Jenkins, X. Lu, J.R. Turnpenny, T.D. Mitchell, R.G. Jones, J. Lowe, J.M. Murphy, D. Hassell, P. Boorman, R. McDonald, S. Hill // Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, U.K., 2002. — 120 p. — Режим доступа: <http://data.ukcip.org.uk/resources/publications/documents/14.pdf>

Hussey, R.F. Observations on *Pachycoris torridus* (Scop.), with remarks on parental care in other Hemiptera / R.F. Hussey // *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*. — 1934. — Vol. 29, № 4. — P. 133—145.

Ikeda-Kikue, K., Numata, H. Effects of diet, photoperiod and temperature on the postdiapause reproduction in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* / K. Ikeda-Kikue, H. Numata // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 1992. — Vol. 64. — P. 31—36.

Ikeda-Kikue, K., Numata, H. Effect of low temperature on the termination of photoperiodic and food-mediated diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* Motschulsky (Heteroptera: Pentatomidae) / K. Ikeda-Kikue, H. Numata // *Applied Entomology and Zoology*. — 1994. — Vol. 29. — p. 229—236.

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

Inaoka, T., Watanabe, M., Kosuge, Y., Kohama, T. Biology of house-invading stink bugs and some control trials against them in an elementary school in Hokkaido. 1. Species composition and seasonal fluctuations of house-invading activity / T. Inaoka, M. Watanabe, Y. Kosuge, T. Kohama // *Japanese Journal of Sanitary Zoology*. — 1993. — Vol. 44. — P. 341—347. (in Japanese, with English summary)

Inkley, D.B. Characteristics of home invasion by the brown marmorated stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) / D.B. Inkley // *Journal of Entomological Science*. — 2012. — Vol. 47. — P. 125—130.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change 2007: Synthesis report: Contribution of Working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / R.K. Pachauri, A. Reisinger, A. (Eds) // Geneva, Switzerland : IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2007a. — 104 p.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change 2007: The Physical science basis. Summary for policymakers. Contribution of Working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor, H.L. Miller (Eds). — Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2007b. — 996 p.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Summary for policymakers / IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) — In: T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (Eds). Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. —

Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2013. — p. 3—29.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Summaries, frequently asked questions, and cross-chapter boxes. A Contribution of Working group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) — In: C.B. Field, V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, L.L. White (Eds). — Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2014. — P. 1—32.

Itoh, H., Matsuura, Y., Hosokawa, T., Fukatsu, T., Kikuchi, Y. Obligate gut symbiotic association in the sloe bug *Dolycoris baccarum* (Hemiptera: Pentatomidae) / H. Itoh, Y. Matsuura, T. Hosokawa, T. Fukatsu, Y. Kikuchi // Applied Entomology and Zoology. — 2017. — Vol. 52, Issue 1. — P. 51—59.

Jacobs, D.H. A new species of *Thaumastella* with notes on the morphology, biology and distribution of the two southern African species (Heteroptera: Thaumastellidae) / D.H. Jacobs // Journal of the Entomological Society of Southern Africa. — 1989. — Vol. 52, Issue 2. — P. 301—316.

James, D.G. Energy reserves, reproductive status and population biology of overwintering *Biprorulus bibax* (Hemiptera: Pentatomidae) in southern New South Wales citrus groves / D.G. James // Australian Journal of Zoology. — 1990a. — Vol. 38. — P. 415—422.

James, D.G. Seasonality and population development of *Biprorulus bibax* Breddin (Hemiptera: Pentatomidae) in southwestern New South Wales / D.G. James // General and Applied Entomology. — 1990b. — Vol. 22. — P. 61—66.

James, D.G. Maintenance and termination of reproductive dormancy in an Australian stink bug, *Biprorulus bibax* / D.G. James // Entomologia Experimentalis et Applicata. — 1991. — Vol. 60. — P. 1—5.

James, D.G. Apparent overwintering of *Biprorulus bibax* Breddin (Hemiptera: Pentatomidae) on *Eremocitrus glauca* (Rutaceae) / D.G. James // Australian Entomologist. — 1993. — Vol. 20, № 40. — P. 129—132.

Japan Meteorological Agency [Электронный ресурс]. — 2008. — Режим доступа: <http://www.jma.go.jp/jma/indexe.html>

Japan Meteorological Agency. Annual report of climatological stations. Meteorological observations for 1966. — Tokyo : Japan Meteorological Agency, 1968a. — 282 p. (in Japanese)

Japan Meteorological Agency. Annual report of climatological stations. Meteorological observations for 1967. — Tokyo : Japan Meteorological Agency, 1968b. — 288 p. (in Japanese)

Japan Meteorological Agency. Climatic records (1951—1960) : Air pressure, air temperature, relative humidity, precipitation, duration of sunshine — Tokyo : Japan Meteorological Agency, 1969. — 182 p. (in Japanese)

Jasič, I. A contribution to the knowledge of the diapause in *Perillus bioculatus* (Fabr.) (Heteroptera, Pentatomidae) / I. Jasič // Acta Entomologica Bohemoslovaca. — 1967. — Vol. 64. — P. 333—334.

Jasič, I. On the life cycle of *Perillus bioculatus* / I. Jasič // Acta Entomologica Bohemoslovaca. — 1975. — Vol. 72. — P. 383—390.

Javahery, M. Biology and ecology of *Picromerus bidens* (Hemiptera: Pentatomidae) in southeastern Canada / M. Javahery // Entomological News. — 1986. — Vol. 97. — P. 87—98.

Javahery, M. Biology and ecological adaptation of the green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) in Quebec and Ontario / M. Javahery // Annals of the Entomological Society of America. — 1990. — Vol. 83. — P. 201—206.

Javahery, M. Development of eggs in some true bugs (Hemiptera-Heteroptera). Part I. Pentatomidae / M. Javahery // The Canadian Entomologist. — 1994. — Vol. 126. — P. 401—433.

Javahery, M. A technical review of sunn pests (Heteroptera: Pentatomoidea) with special reference to *Eurygaster integriceps* Puton / M. Javahery. — Cairo : The Food and Agriculture Organization of the United Nations Regional Office for the Near East, 1995. — 80 p.

Javahery, M., Schaefer, C.W., Lattin, J.D. Shield bugs (Scutelleridae) / M. Javahery, C.W. Schaefer, J.D. Lattin — In: C.W. Schaefer, A.R. Panizzi (Eds). Heteroptera of economic importance. — Boca Raton, Florida, USA : CRC, 2000. — P. 475—503.

Jepsen, J.U., Hagen, S.B., Ims, R.A., Yoccoz, N.G. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion / J.U. Jepsen, S.B. Hagen, R.A. Ims, N.G. Yoccoz // Journal of Animal Ecology. — 2008. — Vol. 77. — P. 257—264.

Johansen, A.I., Exnerová, A., Svádová, K.H., Štys, P., Gamberale-Stille, G., Tullberg, B.S. Adaptive change in protective coloration in adult striated shieldbugs *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): test of detectability of two colour forms by avian predators / A.I. Johansen, A. Exnerová, K.H. Svádová, P. Štys, G. Gamberale-Stille, B.S. Tullberg // *Ecological Entomology*. — 2010. — Vol. 35. — P. 602—610.

Johnson, C.G. Migration and dispersal of insects by flight / C.G. Johnson. — London, UK : Methuen, 1969. — 763 p.

Jones, P.A., Coppel, H.C. Immature stages of *Apateticus cynicus* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) / P.A. Jones, H.C. Coppel // *The Canadian Entomologist*. — 1963. — Vol. 95. — P. 770—779.

Jones, R.A. *Brachycarenum tigrinus* (Schilling) (Hemiptera: Rhopalidae) new to Britain / R.A. Jones // *The British Journal of Entomology and Natural History*. — 2004. — Vol. 17. — P. 137—141.

Jones, V.P., Westcot, D. The effect of seasonal changes on *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) and *Trissolcus basalus* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) in Hawaii / V.P. Jones, D. Westcot // *Biological Control*. — 2002. — Vol. 23. — P. 115—120.

Jones, W.A. World review of the parasitoids of the southern green stink bug *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) / W.A. Jones // *Annals of the Entomological Society of America*. — 1988. — Vol. 81. — P. 262—273.

Jones, W.A., McPherson, J.E. The first report of the occurrence of acanthosomatids in South Carolina / W.A. Jones, J.E. McPherson // *Journal of Georgia Entomological Society*. — 1980. — Vol. 15. — P. 286—289.

Jönsson, A.M., Appelberg, G., Harding, S., Barring, L. Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus* / A.M. Jönsson, G. Appelberg, S. Harding, L. Barring // *Global Change Biology*. — 2009. — Vol. 15, Issue 2. — P. 486—499.

Jönsson, A.M., Harding, S., Barring, L., Ravn, H.P. Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden / A.M. Jönsson, S. Harding, L. Barring, H.P. Ravn // *Agricultural and Forest Meteorology*. — 2007. — Vol. 146, Issues 1-2. — P. 70—81.

Judd, S., Hodkinson, I. The biogeography and regional biodiversity of the British seed bugs (Hemiptera: Lygaeidae) / S. Judd, I. Hodkinson // *Journal of Biogeography*. — 1998. — Vol. 25. — P. 227—249.

Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica* / A.S. Jump, J.M. Hunt, J. Peñuelas // *Global Change Biology*. — 2006. — Vol. 12. — P. 2163—2174.

Jump, A.S., Peñuelas, J., Rico, L., Ramallo, E., Estiarte, M., Martínez-Izquierdo, J.A., Lloret, F. Simulated climate change provokes rapid genetic change in the Mediterranean shrub *Fumana thymifolia* / A.S. Jump, J. Peñuelas, L. Rico, E. Ramallo, M. Estiarte, J.A. Martínez-Izquierdo, F. Lloret // *Global Change Biology*. — 2008. — Vol. 14. — P. 637—643.

Kaiser, A., Merckx, T., Van Dyck, H. The Urban Heat Island and its spatial scale dependent impact on survival and development in butterflies of different thermal sensitivity / A. Kaiser, T. Merckx, H. Van Dyck // *Ecology and Evolution*. — 2016. — Vol. 6. — P. 4129—4140.

Kaiwa, N., Hosokawa, T., Nikoh, N., Tanahashi, M., Moriyama, M., Meng, X-y., Maeda, T., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Ito, M., Fukatsu, T. Symbiont-supplemented maternal investment underpinning host's ecological adaptation / N. Kaiwa, T. Hosokawa, N. Nikoh, M. Tanahashi, M. Moriyama, X-y. Meng, T. Maeda, K. Yamaguchi, S. Shigenobu, M. Ito, T. Fukatsu // *Current Biology*. — 2014. — Vol. 24. — P. 2465—2470.

Karamipour, N., Mehrabadi, M., Fathipour, Y. Gammaproteobacteria as essential primary symbionts in the striped shield bug, *Graphosoma lineatum* (Hemiptera: Pentatomidae) / N. Karamipour, M. Mehrabadi, Y. Fathipour // *Scientific Reports*. — 2016. — Vol. 6: 33168 (DOI: 10.1038/srep33168)

Kariya, H. Effect of temperature on the development and the mortality of the southern green stink bug, *Nezara viridula* and the oriental green stink bug, *N. antennata* / H. Kariya // *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. — 1961. — Vol. 5. — P. 191—196.

Karl, T.R., Knight, R.W., Gallo, K.P., Peterson, T.C., Jones, P.D., Kukla, G., Plummer, N., Razuvayev, V., Lindsey, J., Charlson, R.J. A new perspective on recent global warming: asymmetric trends of daily maximum and minimum temperature / T.R. Karl, R.W. Knight, K.P. Gallo, T.C. Peterson, P.D. Jones, G. Kukla, N. Plummer, V. Razuvayev, J. Lindsey, R.J. Charlson // *Bulletin of the American Meteorological Society*. — 1993. — Vol. 74. — P. 1007—1023.

Karsavuran, Y. Investigations on the biology and ecology of *Dolycoris baccarum* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) which attacks various plants of economic importance at Bornova (Izmir) / Y. Karsavuran // *Türkiye Bitki Koruma Dergisi*. — 1986. — Vol. 10. — P. 213—230.

Kato, H. Statistical method for separating urban effect trends from observed temperature data and its application to Japanese temperature records / H. Kato // Journal of the Meteorological Society of Japan. — 1996. — Vol. 74. — P. 639—653.

Kavar, T., Pavlovčič, P., Sušnik, S., Meglic, V., Virant-Doberlet, M. Genetic differentiation of geographically separated populations of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) / T. Kavar, P. Pavlovčič, S. Sušnik, V. Meglic, M. Virant-Doberlet // Bulletin of Entomological Research. — 2006. — Vol. 96. — P. 117—128.

Kawada, H., Kitamura, C. Bionomics of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha mista* / H. Kawada, C. Kitamura // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. — 1983. — Vol. 27. — P. 304—306. (in Japanese)

Kennedy, J.S. A turning point in the study of insect migration / J.S. Kennedy // Nature. — 1961. — Vol. 189, Issue 4767. — P. 785—791.

Kerr, J.T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S.G., Roberts, S.M., Rasmont, P., Schweiger, O., Colla, S.R., Richardson, L.L., Wagner, D.L., Gall, L.F., Sikes, D.S., Pantoja, A. Climate change impacts on bumblebees converge across continents / J.T. Kerr, A. Pindar, P. Galpern, L. Packer, S.G. Potts, S.M. Roberts, P. Rasmont, O. Schweiger, S.R. Colla, L.L., Richardson, D.L. Wagner, L.F. Gall, D.S. Sikes, A. Pantoja // Science. — 2015. — Vol. 349, № 6244. — P.177—180.

Khrimian, A. The geometric isomers of methy-2,4,6-decatrienoate, including pheromones of at least two species of stink bugs / A. Khrimian // Tetrahedron. — 2005. — Vol. 61. — P. 3651—3657.

Khrimian, A., Shearer, P.W., Zhang, A., Hamilton, G.C., Aldrich, J.R. Field trapping of the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, with geometric isomers of methyl 2,4,6-decatrienoate / A. Khrimian, P.W. Shearer, A. Zhang, G.C. Hamilton, J.R. Aldrich // Journal of Agricultural and Food Chemistry. — 2008. — Vol. 56. — P. 197—203.

Khrimian, A., Zhang, A., Weber, D.C., Ho, H.-Y., Aldrich, J.R., Vermillion, K.E., Siegler, M.A., Shirali, S., Guzman, F., Leskey, T.C. Discovery of the aggregation pheromone of the brown marmorated stink bug (*Halyomorpha halys*) through the creation of stereoisomeric libraries of 1-bisabolen-3-ols / A. Khrimian, A. Zhang, D.C. Weber, H.-Y. Ho, J.R. Aldrich, K.E. Vermillion, M.A. Siegler, S. Shirali, F. Guzman, T.C. Leskey // Journal of Natural products. — 2014. — Vol. 77. — P. 1708—1717.

Kiers, E.T., Palmer, T.M., Ives, A.R., Bruno, J.F., Bronstein, J.L. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective / E.T. Kiers, T.M. Palmer, A.R. Ives, J.F. Bruno, J.L. Bronstein // *Ecology Letters*. — 2010. — Vol. 13. — P. 1459—1474.

Kikuchi, Y. Endosymbiotic bacteria in insects: their diversity and culturability / Y. Kikuchi // *Microbes and Environments*. — 2009. — Vol. 24. — P. 195—204.

Kikuchi, Y., Hosokawa, T., Fukatsu, T. Insect-microbe mutualism without vertical transmission: a stinkbug acquires beneficial gut symbiont from environment every generation / Y. Kikuchi, T. Hosokawa, T. Fukatsu // *Applied Environmental Microbiology*. — 2007. — Vol. 73. — P. 4308—4316.

Kikuchi, Y., Hosokawa, T., Fukatsu, T. Diversity of bacterial symbiosis in stinkbugs / Y. Kikuchi, T. Hosokawa, T. Fukatsu — In: T. van Dijk (Ed.). *Microbial ecology research trends*. — New York, USA : Nova Science Publishers, 2008. — P. 39—63.

Kikuchi, Y., Tada, A., Musolin, D.L., Hari, N., Hosokawa, T., Fujisaki, K., Fukatsu, T. 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, Issue 5: e01578-16.mBIO.

Kikuchi, Y., Prado, S., Jenkins, T. Symbiotic microorganisms associated with Pentatomoidea / Y. Kikuchi, S. Prado, T. Jenkins — In: J.E. McPherson (Ed.). *Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2017. — P.621—654. [ISBN 9781498715089]

Kirby, P., Stewart, A.J.A., Wilson, M.R. True bugs, leaf- and planthoppers, and their allies / P. Kirby, A.J.A. Stewart, M.R. Wilson — In: D.L. Hawksworth (Ed.). *The changing wildlife of Great Britain and Ireland (Systematics Association Special Volume Series, 62)*. — London : Taylor & Francis, 2001. — P. 262—299.

Kiritani, K. Distribution and abundance of the southern green stink bug, *Nezara viridula* / K. Kiritani — In: *Proceedings of Symposium on Rice Insects*. — Tokyo : Tropical Agricultural Research Center, 1971. — P. 235—248.

Kiritani, K. Predicting impact of global warming on population dynamics and distribution of arthropods in Japan / K. Kiritani // *Population Ecology*. — 2006. — Vol. 48. — P. 5—12.

Kiritani, K. The impact of global warming and land-use change on the pest status of rice and fruit bugs (Heteroptera) in Japan / K. Kiritani // *Global Change Biology*. — 2007. — Vol. 13, Issue 8. — P. 1586—1595.

Kiritani, K., Hokyo, N. Studies on the life table of the southern green stink bug, *Nezara viridula* / K. Kiritani, N. Hokyo // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. — 1962. — Vol. 6. — P. 24—40.

Kiritani, K., Hokyo, N. Studies on the population ecology of the southern green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae) / K. Kiritani, N. Hokyo // Shitei Shiken [Insect Pests and Diseases Series]. — 1970. — Vol. 9. — Tokyo : Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries of Japan. — 260 p. (in Japanese)

Kiritani, K., Hokyo, N., Kimura, K. Differential winter mortality relative to sex in the population of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (Pentatomidae, Hemiptera) / K. Kiritani, N. Hokyo, K. Kimura // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. — 1962. — Vol. 6. — P. 242—246.

Kiritani, K., Hokyo, N., Kimura, K. Factors affecting the winter mortality in the southern green stink bug, *Nezara viridula* L. / K. Kiritani, N. Hokyo, K. Kimura // Annales de la Société Entomologique de France, Nouvelle Série. — 1966. — Vol. 2. — P. 199—207.

Kiritani, K., Hokyo, N., Yukawa, J. Co-existence of the two related stink bugs *Nezara viridula* and *N. antennata* under natural conditions / K. Kiritani, N. Hokyo, J. Yukawa // Researches on Population Ecology. — 1963. — Vol. 5. — P. 11—22.

Kiritani, K., Yukawa, J. (Eds). Effect of global warming on insects / K. Kiritani, J. Yukawa (Eds). — Tokyo : Zenkoku Noson Kyoiku Kyokai Publ. Co., Ltd., 2010. — 348 p.

Kiritani, Y. Timing of oviposition and nymphal diapause under the natural daylengths in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) / Y. Kiritani // Applied Entomology and Zoology. — 1985a. — Vol. 20. — P. 252—256.

Kiritani, Y. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) / Y. Kiritani // Applied Entomology and Zoology. — 1985b. — Vol. 20. — P. 257—263.

Klapwijk, M.J., Gröbler, B.C., Ward, K., Wheeler, D., Lewis, O.T. Influence of experimental warming and shading on host—parasitoid synchrony / M.J. Klapwijk, B.C. Gröbler, K. Ward, D. Wheeler, O.T. Lewis // Global Change Biology. — 2010. — Vol. 16, Issue 1. — P. 102—112.

Knell, R.J., Thackeray, S.J. Voltinism and resilience to climate-induced phenological mismatch / R.J. Knell, S.J. Thackeray // Climatic Change. — 2016. — Vol. 137, Issue 3. — P. 525-539.

Kobayashi, S., Numata, H. Photoperiodic responses controlling the induction of adult diapause and the determination of seasonal form in the bean bug, *Riptortus clavatus* / S. Kobayashi, H. Numata // Zoological Science. — 1993. — Vol. 10. — P. 983—990.

Kobayashi, T. Biology of insect pests of soybean and their control / T. Kobayashi // Japan Agricultural Research Quarterly. — 1972. — Vol. 6. — P. 212—218. (in Japanese)

Kobayashi, T., Kimura, S. The studies on the biology and control of house entering stink bugs. Part 1. The actual state of the hibernation of stink bugs in houses / T. Kobayashi, S. Kimura // Bulletin of the Tohoku National Agricultural Experiment Station Morioka. — 1969. — Vol. 37. — P. 123—138.

Kobayashi, T., Osakabe, M.H. Pre-winter copulation enhances overwintering success of *Orius* females (Heteroptera: Anthocoridae) / T. Kobayashi, M.H. Osakabe // Applied Entomology and Zoology. — 2009. — Vol. 44. — P. 47—52.

Kobayashi, T., Tachikawa, S. An illustrated book of eggs and larvae of Heteroptera — morphology and ecology / T. Kobayashi, S. Tachikawa. — Tokyo : Yokendo Press, 2004. — 323 p. (Agricultural Research Series of the National Agricultural Research Center, № 51) (in Japanese)

Kon, M., Oe, A., Numata, H. Ethological isolation between two congeneric green stink bugs, *Nezara antennata* and *N. viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) / M. Kon, A. Oe, H. Numata // Journal of Ethology. — 1994. — Vol. 12. — P. 67—71.

Koshiyama, Y., Fujisaki, K., Nakasuji, F. Mating and diapause in hibernating adults of *Menida scotti* Puton (Heteroptera: Pentatomidae) / Y. Koshiyama, K. Fujisaki, F. Nakasuji // Researches on Population Ecology (Kyoto). — 1994. — Vol. 36. — P. 87—92.

Koshiyama, Y., Fujisaki, K., Nakasuji, F. Effect of mating during hibernation on life history traits of female adults of *Menida scotti* (Heteroptera: Pentatomidae) / Y. Koshiyama, K. Fujisaki, F. Nakasuji // Chugoku Kontyu (Japan). — 1997. — Vol. 11. — P. 11—18.

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

Koštál, V. Eco-physiological phases of insect diapause / V. Košťál // Journal of Insect Physiology. — 2006. — Vol. 52. — P. 113—127.

Kotaki, T. Age-dependent change in effects of chilling on diapause termination in the brown-winged green bug, *Plautia crossota stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) / T. Kotaki // Entomological Science. — 1998a. — Vol. 1. — P. 485—489.

Kotaki, T. Effects of low temperature on diapause termination and body colour change in adults of a stink bug, *Plautia stali* / T. Kotaki // Physiological Entomology. — 1998b. — Vol. 23. — P. 53—61.

Kotaki, T., Yagi, S. Relationship between diapause development and coloration change in brown-winged green bug, *Plautia stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) / T. Kotaki, S. Yagi // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. — 1987. — Vol. 31. — P. 285—290.

Kott, P., Roth, S., Reinhardt, K. Hibernation mortality and sperm survival during dormancy in female Nabidae (Heteroptera: Nabidae) / P. Kott, S. Roth, K. Reinhardt // Opuscula Zoologica Fluminensia. — 2000. — Vol. 182. — P. 1—6.

Krambais, A. Host plant, seasonal migration and control of the berry bug *Dolycoris baccarum* L. in Cyprus / A. Krambais // FAO Plant Protection Bulletin. — 1987. — Vol. 35. — P. 25—26.

Kudo, S. Within-clutch egg-size variation in a subsocial bug: the position effect hypothesis / S. Kudo // Canadian Journal of Zoology. — 2006. — Vol. 84. — P. 1540—1544.

Lange, H., Økland, B., Krokene, P. To be or twice to be? The life cycle development of the spruce bark beetle under climate change / H. Lange, B. Økland, P. Krokene — In: A.A. Minai, D. Braha, Y. Bar-Yam (Eds). Unifying themes in complex systems, Part. 2. Proceedings of the 6th International Conference on Complex Systems. — Berlin: Springer Verlag, 2010. — P. 251—258.

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

Lawler, J.J., Shafer, S.L., White, D., Kareiva, P., Maurer, E.P., Blaustein, A.R., Bartlein, P.J. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere / J.J. Lawler, S.L. Shafer, D. White, P. Kareiva, E.P. Maurer, A.R. Blaustein, P.J. Bartlein // Ecology. — 2009. — Vol. 90, № 3. — P. 588—597.

Leather, S.R., Walker, K.F.A., Bale, J.S. The ecology of insect overwintering / S.R. Leather, K.F.A. Walker, J.S. Bale. — Cambridge : Cambridge University Press, 1993. — 255 p.

Lee, D.-H. Current status of research progress on the biology and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) as an invasive species / D.H. Lee // Applied Entomology and Zoology. — 2015. — Vol. 50, Issue 3. — P. 277—290.

Lee, D.-H., Cullum, J.P., Anderson, L.J., Daugherty, J.L., Beckett, L.M., Leskey, T.C. Characterization of overwintering sites of the invasive brown marmorated stink bug in natural landscapes using human surveyors and detector canines / D.-H. Lee, J.P. Cullum, L.J. Anderson, J.L. Daugherty, L.M. Beckett, T.C. Leskey // PLoS ONE. — 2014. — Vol. 9, Issue 4 : e91575.

Lee, D.-H., Short, B.D., Joseph, S.V., Bergh, J.C., Leskey, T.C. Review of the biology, ecology, and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) in China, Japan, and the Republic of Korea / D.-H. Lee, B.D. Short, S.V. Joseph, J.C. Bergh, T.C. Leskey // Environmental Entomology. — 2013. — Vol. 42. — P. 627—641.

Lee, H., Kang, W.S., Ahn, M.I., Cho, K., Lee, J.H. Predicting temporal shifts in the spring occurrence of overwintered *Scotinophara lurida* (Hemiptera: Pentatomidae) and rice phenology in Korea with climate change / H. Lee, W.S. Kang, M.I. Ahn, K. Cho, J.H. Lee // International Journal of Biometeorology. — 2016. — Vol. 60, Issue 1. — P. 53—61.

Lee, K.-Y., Ahn, K.-S., Kang, H.-J., Park, S.-K., Kim, T.-S. Host plants and life cycle of rice black bug, *Scotinophara lurida* (Burmeister) (Heteroptera: Pentatomidae) / K.-Y. Lee, K.-S. Ahn, H.-J. Kang, S.-K. Park, T.-S. Kim // Korean Journal of Applied Entomology. — 2001. — Vol. 40. — P. 309—313.

Lee, R.E., Denlinger D.L. (Eds). Insects at low temperature / R.E. Lee, D.L. Denlinger (Eds.). — New York : Chapman and Hall, 1991. — 513 p.

Leskey, T.C., Wright, S.E., Short, B.D., Khirjian, A. Development of behaviorally-based monitoring tools for the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae) in commercial tree fruit orchards / T.C. Leskey, S.E. Wright, B.D. Short, A. Khirjian // Journal of Entomological Science. — 2012. — Vol. 47. — P. 76—85.

Leston, D. The life-cycle of *Picromerus bidens* (L.) (Hem., Pentatomidae) in Britain / D. Leston // Entomologist's Monthly Magazine. — 1955. — Vol. 91. — P. 109.

Lindelöw, Å., Bergsten, J. Stor skönhet från Nordamerika med smak för barrträdkottar: *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) en ny bredkantskinnbagge i Sverige / Å. Lindelöw, J. Bergsten // Entomologisk Tidskrift. — 2012. — Vol. 132, Issues 1—2. — P. 55—58.

Linderholma, H.W. Growing season changes in the last century / H.W. Linderholma // Agricultural and Forest Meteorology. — 2006. — Vol. 137, Issues 1-2. — P. 1—14.

Lindholm, M., Stordal, F., Moe, S.J., Hessen, D.O., Aass, P. Climate-driven range retraction of an Arctic freshwater crustacean / M. Lindholm, F. Stordal, S.J. Moe, D.O. Hessen, P. Aass // *Freshwater Biology*. — 2012. — Vol. 57. — P. 2591—2601.

Linn, C.A., Griebeler, E.M. Reconstruction of two colonisation pathways of *Mantis religiosa* (Mantodea) in Germany using four mitochondrial markers / C.A. Linn, E.M. Griebeler // *Genetica*. — 2015. — Vol. 143, Issue 1. — P. 11—20.

Lis, J.A. Family Dinidoridae Stål, 1867 / J.A. Lis — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. Vol. 5. Pentatomomorpha II.* — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006a. — P. 228—232.

Lis, J.A. Family Parastrachiidae Oshanin, 1922 / J.A. Lis — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. Vol. 5. Pentatomomorpha II.* — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006b. — P. 118.

Lis, J.A. Family Thaumastellidae Seidenstücker, 1960 / J.A. Lis — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. Vol. 5. Pentatomomorpha II.* — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006c. — P. 117.

Lis, J.A. Family Thyreocoridae Amyot & Serville, 1843 / J.A. Lis — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region. Vol. 5. Pentatomomorpha II.* — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006d. — P. 148—149.

Lis, J.A., Lis, B., Gubernator, J. Will the invasive western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae) seize all of Europe? / J.A. Lis, B. Lis, J. Gubernator // *Zootaxa*. — 2008. — Vol. 1740. — P. 66—68.

Lockwood, J.A., Storey, R.N. Adaptive functions of nymphal aggregation in the southern green stinkbug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) / J.A. Lockwood, R.N. Storey // *Environmental Entomology*. — 1986. — Vol. 15. — P. 739—749.

Logan, J.A., Régnière, J., Powell, J. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics / J.A. Logan, J. Régnière, J. Powell // *Frontiers in Ecology and the Environment*. — 2003. — Vol. 1, № 3. — P. 130—137.

Lovejoy, T.E., Hannah, L. (Eds). *Climate change and biodiversity* / T.E. Lovejoy, L. Hannah (Eds). — New Haven, Connecticut, USA : Yale University Press, 2005. — 440 p.

Lucini, T., Panizzi, A.R. Field and laboratory biological observations on the uncommon *Cyrtocoris egeris* (Heteroptera: Pentatomidae: Cyrtocorinae) / T. Lucini, A.R. Panizzi // Florida Entomologist. — 2016. — Vol. 99. — P. 818—821.

Luedeling, E., Steinmann, K.P., Zhang, M., Brown, P.H., Grant, J., Girvetz, E.H. Climate change effects on walnut pests in California / E. Luedeling, K.P. Steinmann, M. Zhang, P.H. Brown, J. Grant, E.H. Girvetz // Global Change Biology. — 2011. — Vol. 17. — P. 228—238.

Ma, G., Ma, C.-S. Effect of acclimation on heat-escape temperatures of two aphid species: Implications for estimating behavioral response of insects to climate warming / G. Ma, C.-S. Ma // Journal of Insect Physiology. — 2012. — Vol. 58, Issue 3. — P. 303—309.

Macavei, L.I., Bâetan, R., Oltean, I., Florian, T., Varga, M., Costi, E., Maistrello, L. First detection of *Halyomorpha halys* Stål, a new invasive species with a high potential of damage on agricultural crops in Romania / L.I. Macavei, R. Bâetan, I. Oltean, T. Florian, M. Varga, E. Costi, L. Maistrello // Lucrări Stiintifice. — 2015. — Vol. 58. — P. 105—108.

MacKenzie, B.R., Schiedek, D. Daily ocean monitoring since the 1860s shows record warming of northern European seas / B.R. MacKenzie, D. Schiedek // Global Change Biology. — 2007. — Vol. 13, Issue 7. — P. 1335—1347.

Mainka, S.A., Howard, G.W. Climate change and invasive species: double jeopardy / S.A. Mainka, G.W. Howard // Integrative Zoology. — 2010. — Vol. 5, Issue 2. — P. 102—111.

Maistrello, L., Lombroso, L., Pedroni, E., Reggiani, A., Vanin, S. Summer raids of *Arocatus melanocephalus* (Heteroptera, Lygaeidae) in urban buildings in Northern Italy: Is climate change to blame? / L. Maistrello, L. Lombroso, E. Pedroni, A. Reggiani, S. Vanin // Journal of Thermal Biology. — 2006. — Vol. 31. — P. 594—598.

Malcolm, J.R., Liu, C., Nelson, R.P., Hansen, L., Hannah, L. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots / J.R. Malcolm, C. Liu, R.P. Nelson, L. Hansen, L. Hannah // Conservation Biology. — 2006. — Vol. 20, Issue 2. — P. 538—548.

Mappes, J., Kaitala, A., Rinne, V. Temporal variation in reproductive allocation in a shield bug *Elasmotethus interstinctus* / J. Mappes, A. Kaitala, V. Rinne // Journal of Zoology. — 1996. — Vol. 240, Issue 1. — P. 29—35.

Marini, L., Ayres, M.P., Battisti, A., Faccoli, M. Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle / L. Marini, M.P. Ayres, A. Battisti, M. Faccoli // Climatic Change. — 2012. — Vol. 115, Issue 2. — P. 327—341.

Marshall, S.A. A new Ontario record of a seed eating bug (Hemiptera: Coreidae) and other examples of the role of regional insect collections in tracking changes of Ontario's fauna / S.A. Marshall // Proceedings of the Entomological Society of Ontario. — 1991. — Vol. 122. — P. 109—111.

Martín-Vertedor, D., Ferrero-García, J.J., Torres-Vila, L.M. Global warming affects phenology and voltinism of *Lobesia botrana* in Spain / D. Martín-Vertedor, J.J. Ferrero-García, L.M. Torres-Vila // Agricultural and Forest Entomology. — 2010. — Vol. 12, Issue 2. — P. 169—176.

Masaki, S. Summer diapause / S. Masaki // Annual Review of Entomology. — 1980. — Vol. 25. — P. 1—25.

Masaki, S., Sakai, T. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae) / S. Masaki, T. Sakai // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. — 1965. — Vol. 9. — P. 191—205. (in Japanese, with English summary)

Masaki, S., Walter, T.J. Cricket life cycles / S. Masaki, T.J. Walter // Evolutionary Biology. — 1987. — Vol. 21. — P. 349—423.

Masaki, S., Yata, O. Seasonal adaptation and photoperiodism in butterflies / S. Masaki, O. Yata // Special Bulletin of Lepidopteran Society of Japan. — 1988. — Vol. 6. — P. 341—383. (in Japanese, with English summary)

Maschwitz, U., Fiala, B., Dolling, W.R. New trophobiotic symbioses of ants with South East Asian bugs / U. Maschwitz, B. Fiala, W.R. Dolling // Journal of Natural History. — 1987. — Vol. 21. — P. 1097—1107.

Mason, T.H.E., Apollonio, M., Chirichella, R., Willis, S.G., Stephens, P.A. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal / T.H.E. Mason, M. Apollonio, R. Chirichella, S.G. Willis, P.A. Stephens // Frontiers in Zoology. — 2014. — Vol. 11. — P. 69.

Masters, G.J., Brown, V.K., Clarke, I.P., Whittaker, J.B., Hollier, J.A. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: Auchenorrhyncha (Homoptera) / G.J. Masters, V.K. Brown, I.P. Clarke, J.B. Whittaker, J.A. Hollier // Ecological Entomology. — 1998. — Vol. 23. — P. 45—52.

McDonald, F.J.D. Life cycle of the bronze orange bug *Musgraveia sulciventris* (Stål) (Hemiptera: Tessaratomidae) / F.J.D. McDonald // Australian Journal of Zoology. — 1969. — Vol. 17. — P. 817—820.

McHugh, J.U. On the natural history of Canopidae (Heteroptera, Pentatomoidea) / J.U. McHugh // Journal of the New York Entomological Society. — 1994. — Vol. 102, Issue 1. — P. 112—114.

McPherson, J.E. Life history of *Corimelaena lateralis lateralis* (Hemiptera: Thyreocoridae) with descriptions of immature stages and list of other species of Scutelleroidea found with it on wild carrot / J.E. McPherson // Annals of Entomological Society of America. — 1972. — Vol. 65. — P. 906—911.

McPherson, J.E. Photoperiod effects in a southern Illinois population of the *Euschistus tristigmus* complex (Hemiptera: Pentatomidae) / J.E. McPherson // Annals of the Entomological Society of America. — 1974. — Vol. 67. — P. 943—952.

McPherson, J.E. Life history of *Euschistus tristigmus tristigmus* (Hemiptera: Pentatomidae) with information on adult seasonal dimorphism / J.E. McPherson // Annals of the Entomological Society of America. — 1975a. — Vol. 68, № 2. — P. 333—334.

McPherson, J.E. Effect of development photoperiod on adult morphology in *Euschistus tristigmus tristigmus* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) / J.E. McPherson // Annals of Entomological Society of America. — 1975b. — Vol. 68. — P. 1107—1110.

McPherson, J.E. Effect of developmental photoperiod on adult color and pubescence in *Thyanta calceata* (Hemiptera: Pentatomidae) with information on ability of adults to change color / J.E. McPherson // Annals of the Entomological Society of America. — 1977. — Vol. 70. — P. 373—376.

McPherson, J.E. Effects of various photoperiods on color and pubescence in *Thyanta calceata* (Hemiptera: Pentatomidae) / J.E. McPherson // The Great Lakes Entomologist. — 1978. — Vol. 11. — P. 155—158.

McPherson, J.E. Effects of various photoperiods on morphology in *Euschistus tristigmus tristigmus* (Hemiptera: Pentatomidae) / J.E. McPherson // The Great Lakes Entomologist. — 1979. — Vol. 12, № 1. — P. 23—26.

McPherson, J.E. Pentatomoidea (Hemiptera) of Northeastern North America / J.E. McPherson. — Carbondale and Edwardsville, Illinois, USA : Southern Illinois University Press, 1982. — 240 p.

McPherson, J.E., McPherson, R.M. Stink bugs of economic importance in America north of Mexico / J.E. McPherson, R.M. McPherson. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2000. — 254 p.

McPherson, J.E., Mohlenbrock, R.H. A list of the Scutelleroidea of the La Rue-Pine Hills Ecological Area with notes on biology / J.E. McPherson, R.H. Mohlenbrock // The Great Lakes Entomologist. — 1976. — Vol. 9. — P. 125—169.

McPherson, J.E., Paskewitz, S.M. Life history and laboratory rearing of *Euschistus ictericus* (Hemiptera: Pentatomidae), with descriptions of immature stages / J.E. McPherson, S.M. Paskewitz // Journal of the New York Entomological Society. — 1984. — Vol. 92. — P. 53—60.

McPherson, J.E., Tecic, D.L. Notes on the life histories of *Acrosternum hilare* and *Cosmopepla bimaculata* (Heteroptera: Pentatomidae) in southern Illinois / J.E. McPherson, D.L. Tecic // The Great Lakes Entomologist. — 1997. — Vol. 30. — P. 79—84.

Mead, F.W. A predatory stink bug, *Euthyrhynchus floridanus* (Linnaeus) (Hemiptera: Pentatomidae) / F.W. Mead // Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Entomology Circulars. — 1976. — № 174. — P. 1—2.

Meiri, S., Guy, D., Dayan, T., Simberloff, D. Global change and carnivore body size: data are stasis / S. Meiri, D. Guy, T. Dayan, D. Simberloff // Global Ecology and Biogeography. — 2009. — Vol. 18, Issue 2. — P. 240—247.

Melber, A., Klindworth, H.G., Schmidt, G.H. Saisonaler Wirtspflanzenwechsel bei der baumbewohnenden Wanze *Elasmucha grisea* L. (Heteroptera: Acanthosomatidae) / A. Melber, H.G. Klindworth, G.H. Schmidt // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. — 1981. — Vol. 91. — P. 55—62.

Menéndez, R. How are insects responding to global warming? / R. Menéndez // Tijdschrift voor Entomologie. — 2007. — Vol. 150, № 2. — P. 355—365.

Menzel, A. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996 / A. Menzel // International Journal of Biometeorology. — 2000. — Vol. 44, № 2. — P. 76—81.

Menzel, A., Dose, V. Analysis of long-term time-series of beginning of flowering by Bayesian function estimation / A. Menzel, V. Dose // Meteorologische Zeitschrift. — 2005. — Vol. 14, № 3. — P. 429—434.

Menzel, A., Sparks, T., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., Züst, A. European phenological response to climate change matches the warming pattern / A. Menzel, T. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kübler, P. Bissolli, O. Braslavská, A. Briede, F.M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, Å. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatczak, F. Måge, A. Mestre, Ø. Nordli, J. Peñuelas, P. Pirinen, V. Remišová, H. Scheifinger, M. Striz,

A. Susnik, A.J.H. van Vliet, F.E. Wielgolaski, S. Zach, A. Zust // *Global Change Biology*. — 2006. — Vol. 12, Issue 10. — P. 1969-1976.

Mikkola, K. Population trends of Finnish Lepidoptera during 1961—1996 / K. Mikkola // *Entomologica Fennica*. — 1997. — Vol. 8, № 3. — P. 121—143.

Miles, J.E., Bale, J.S., Hodkinson, I.D. Effects of temperature elevation on the population dynamics of the upland heather psyllid *Strophingia ericae* (Curtis) (Homoptera: Psylloidea) / J.E. Miles, J.S. Bale, I.D. Hodkinson // *Global Change Biology*. — 2003. — Vol. 3, Issue 3. — P. 291—297.

Miller, D.J.P. *Deraeocoris flavilinea* (A. Costa) (Hemiptera: Miridae), new to Britain / D.J.P. Miller // *The British Journal of Entomology and Natural History*. — 2001. — Vol. 14. — P. 172.

Milonas, P.G., Partsinevelos, G.K. First report of brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys* Stål (Hemiptera: Pentatomidae) in Greece / P.G. Milonas, G.K. Partsinevelos // *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*. — 2014. — Vol. 44. — P. 183—186.

Miner, F.D. Biology and control of stink bugs on soybeans / F.D. Miner // *Arkansas Agricultural Experiment Station Bulletin*. — 1966. — Vol. 708. — P. 1—40.

Mochida, O. Impact of CO₂-associated climate change on distribution of pests / O. Mochida // *Nogyo Oyobi Engei [Agriculture and Horticulture]*. — 1991. — Vol. 66. — P. 128—136. (in Japanese)

Moise, E.R.D., Henry, H.A.L. Like moths to a street lamp: exaggerated animal densities in plot-level global change field experiments / E.R.D. Moise, H.A.L. Henry // *Oikos*. — 2010. — Vol. 119, Issue 5. — P. 791—795.

Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining / A.P. Møller, D. Rubolini, E. Lehikoinen // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. — 2008. — Vol. 105, № 42. — P. 16195—16200.

Monteith, G.B. Dry season aggregations of insects in Australian monsoon forests / G.B. Monteith // *Memoirs of the Queensland Museum*. — 1982. — Vol. 20, Issue 3. — P. 533—543.

Monteith, G.B. Maternal care in Australian oncomerine shield bugs (Insecta, Heteroptera, Tessaratomidae) / G.B. Monteith — In: W. Rabitsch (Ed.). *Hug the bug. For love of true bugs. Festschrift zum 70. Geburtstag von Ernst Heiss. Denisia*, Vol. 19, 2006. — Linz, Austria : Oberösterreichisches Landesmuseum, Biologiezentrum. — P. 1135—1152.

Moran, N.A. When obligate partners melt down / N.A. Moran // *mBio*. — 2016. — Vol. 7, Issue 6 : e01904-16.

Moran, N.A., McCutcheon, J.P., Nakabachi, A. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts / N.A. Moran, J.P. McCutcheon, A. Nakabachi // *Annual Review of Genetics*. — 2008. — Vol. 42. — P. 165—190.

Moriyama, M., Numata, H. A cicada that ensures its fitness during climate warming by synchronizing its hatching time with the rainy season / M. Moriyama, H. Numata // *Zoological Science*. — 2011. — Vol. 28. — P. 875—881.

Mourão, A.P.M., Panizzi, A.R. Diapause and different seasonal morphs of *Euschistus heros* (Fabr.) (Hemiptera: Pentatomidae) in Northern Paraná State / A.P.M. Mourão, A.R. Panizzi // *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. — 2000. — Vol. 29. — P. 205—218.

Mourão, A.P.M., Panizzi, A.R. Diapausa e diferentes formas sazonais em *Euschistus heros* (Fabr.) (Hemiptera: Pentatomidae) no Norte do Paraná / A.P.M. Mourão, A.R. Panizzi // *Revista Brasileira de Zoologia*. — 2002. — Vol. 62. — P. 231—238.

Mukai, H., Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S. Maternal vibration induces synchronous hatching in a subsocial burrower bug / H. Mukai, M. Hironaka, S. Tojo, S. Nomakuchi // *Animal Behaviour*. — 2012. — Vol. 84. — P. 1443—1448.

Mukai, H., Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S. Maternal vibration: An important cue for embryo hatching in a subsocial shield bug / H. Mukai, M. Hironaka, S. Tojo, S. Nomakuchi // *PLoS ONE*. — 2014. — Vol. 9, Issue 1 : e87932.

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

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, Issue 8. — P. 1565—1585.

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.

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

Musolin, D.L., Fujisaki, K., Numata, H. Photoperiodic control of diapause termination, colour change and postdiapause reproduction in the southern green stink bug,

Nezara viridula / D.L. Musolin, K. Fujisaki, H. Numata / *Physiological Entomology*. — 2007. — Vol. 32, № 1. — P. 64—72.

Musolin, D.L., Numata, H. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula* / D.L. Musolin, H. Numata // *Physiological Entomology*. — 2003a. — Vol. 28, № 2. — P. 65—74.

Musolin, D.L., Numata, H. Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: Is it costly to expand the distribution range? / D.L. Musolin, H. Numata // *Ecological Entomology*. — 2003b. — Vol.28, № 6. — P. 694—703.

Musolin, D.L., Numata, H. 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. — P. 1—6.

Musolin, D.L., Numata, H., Saulich, A.H. Timing of diapause induction outside the natural distribution range of a species: an outdoor experiment with the bean bug *Riptortus clavatus* / D.L. Musolin, H. Numata, A.H. Saulich // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2001. — Vol. 100, Issue 2. — P. 211—219.

Musolin, D.L., Saulich, A.H. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone / D.L. Musolin, A.H. Saulich // *Entomological Science*. — 1999. — Vol. 2, Issue 4. — P. 623—639.

Musolin, D.L., Saulich, A.H. 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. — P. 259—267.

Musolin, D.L., Saulich, A.H. Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* in the forest-steppe zone (Heteroptera: Pentatomidae) / D.L. Musolin, A.H. Saulich // *Entomologia Generalis*. — 2001. — Vol. 25, № 4. — P. 255—264.

Musolin, D.L., Saulich, A.Kh. Diapause in Pentatomoidea / D.L. Musolin, A.Kh. Saulich — In: J.E. McPherson (Ed.). *Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2017. — P. 475—542. [ISBN 9781498715089]

Musolin, D.L., Tougou, D., Fujisaki, K. 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, Issue 4. — P. 379—384.

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

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

Nakahira, T. Production of trophic eggs in the subsocial burrower bug *Adomerus triguttulus* / T. Nakahira // *Naturwissenschaften*. — 1994. — Vol. 81. — P. 413—414.

Nakahira, T., Tanaka, K.D., Kudo, S-i. Maternal provisioning and possible joint breeding in the burrower bug *Adomerus triguttulus* (Heteroptera: Cydnidae) / T. Nakahira, K.D. Tanaka, S-i. Kudo // *Entomological Science*. — 2013. — Vol. 16, Issue 2. — P. 151—161.

Nakamura, K. Effect of photoperiod on development and growth in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum* / K. Nakamura // *Entomological Science*. — 2003. — Vol. 6. — P. 11—16.

Nakamura, K., Hodek, I., Hodková, M. Recurrent photoperiodic response in *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae) / K. Nakamura, I. Hodek, M. Hodková // *European Journal of Entomology*. — 1996. — Vol. 93. — P. 519—523.

Nakamura, K., Numata, H. Photoperiodic sensitivity in adult of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) / K. Nakamura, H. Numata // *European Journal of Entomology*. — 1995. — 92. — P. 609—613.

Nakamura, K., Numata, H. Effects of environmental factors on diapause development and postdiapause oviposition in a phytophagous insect, *Dybowskyia reticulata* / K. Nakamura, H. Numata // *Zoological Science*. — 1997a. — Vol. 14. — P. 1019—1024.

Nakamura, K., Numata, H. Seasonal life cycle of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) in relation to the phenology of its host plants / K. Nakamura, H. Numata // *Annals of the Entomological Society of America*. — 1997b. — Vol. 90. — P. 625—630.

Nakamura, K., Numata, H. Alternative life cycles controlled by temperature and photoperiod in the oligophagous bug, *Dybowskyia reticulata* / K. Nakamura, H. Numata // *Physiological Entomology*. — 1998. — Vol. 23. — P. 69—74.

Nakamura, K., Numata, H. Environmental regulation of adult diapause of *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (Heteroptera: Pentatomidae) in southern and

northern populations of Japan / K. Nakamura, H. Numata // Applied Entomology and Zoology. — 1999. — Vol. 34. — P. 323—326.

Nakamura, K., Numata, H. Effect of photoperiod and temperature on the induction of adult diapause in *Dolycoris baccarum* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) from Osaka and Hokkaido, Japan / K. Nakamura, H. Numata // Applied Entomology and Zoology. — 2006. — Vol. 41. — P. 105—109.

Nakata, M. Control of the fall webworm, *Hyphantria cunea* Drury, in Japan / M. Nakata // Shokubutsu Boueki Shiryokan Shiryō [Transactions on Plant Protection Association]. — 1996. — Vol. 9. — P. 1—93. (in Japanese)

Nakazawa, K., Hayashi, H. Bionomics of the stink bugs and allied bugs causing the pecky rice. 1. Development and occurrence of diapausing females in *Eysarcoris ventralis* Westwood and *Cletus punctiger* (Dallas) / K. Nakazawa, H. Hayashi // Bulletin of the Hiroshima Prefectural Agricultural Experiment Station. — 1983. — Vol. 46. — P. 21—32. (in Japanese; with English summary)

Nardi, C., Fernandes, P.M., Bento, J.M.S. Wing polymorphism and dispersal of *Scaptocoris carvalhoi* (Hemiptera: Cydnidae) / C. Nardi, P.M. Fernandes, J.M.S. Bento // Annals of Entomological Society of America. — 2008. — Vol. 101. — P. 551—557.

National Astronomical Observatory. Chronological scientific tables 2002. Tokyo : Maruzen Co., Ltd, 2001. — 984 p. (in Japanese)

Nau, B.S. Range-changes in some species of Hemiptera—Heteroptera in Bedfordshire / B.S. Nau // Entomologist's Monthly Magazine. — 1997. — Vol. 133. — P. 261—262.

Nau, B.S. Current names of Southwood and Leston (1959). Heteroptera species [Электронный ресурс]. — 2006. — Режим доступа: <http://www.hetnews.org.uk/pdfs/S&L-Equivs-bsnau2006.pdf>

Nau, B.S., Brooke, S.E. The contrasting range expansion of two species of *Deraeocoris* (Hemiptera—Heteroptera: Miridae) in south-east England / B.S. Nau, S.E. Brooke // The British Journal of Entomology and Natural History. — 2003. — Vol. 16. — P. 44—45.

Nelson, R.J., Denlinger, D.L., Somers, D.E. (Eds). Photoperiodism: The biological calendar / R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers (Eds). — Oxford : Oxford University Press, 2010. — xiii + 581 p.

New, T.R. Alien species and insect conservation / T.R. New. — Switzerland : Springer International Publishing, 2016. — 230 p.

Newman, J.A. Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain / J.A. Newman // *Global Change Biology*. — 2005. — Vol. 11. — P. 940—944.

Nielsen, A.L., Hamilton, C.G. Life-history of the invasive species *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) in the Northeastern United States / A.L. Nielsen, G.C. Hamilton // *Annals of Entomological Society of America*. — 2009. — Vol. 102. — P. 608—616.

Nielsen, A.L., Hamilton, G.C., Shearer, P.W. Seasonal phenology and monitoring of the non-native *Halyomorpha halys* (Stål) (Hemiptera: Pentatomidae) in soybean / A.L. Nielsen, G.C. Hamilton, P.W. Shearer // *Environmental Entomology*. — 2011. — Vol. 40. — P. 231—238.

Nijhout, H.F. Development and evolution of adaptive polyphenisms / H.F. Nijhout // *Evolution & Development*. — 2003. — Vol. 5. — P. 9—18.

Nijhout, H.F., Davidowitz, G. The developmental-physiological basis of phenotypic plasticity / H.F. Nijhout, G. Davidowitz — In: D.W. Whitman, T.N. Ananthakrishnan (Eds). *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*. — Enfield, New Hampshire, USA : Science Publishers, 2009. — P. 589—608.

Nishida, T. Behaviour and mortality of the southern stinkbug *Nezara viridula* in Hawaii / T. Nishida // *Researches on Population Ecology (Kyoto)*. — 1966. — Vol. 8. — P. 78—88.

Niva, C.C. Molecular and neuroendocrine mechanisms of photoperiodism in *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) : Ph.D. Dissertation / Cintia Carla Niva. — Kobe University, Kobe, Japan, 2003. — 114 p.

Niva, C.C., Takeda, M. Color changes in *Halyomorpha brevis* (Heteroptera: Pentatomidae) correlated with distribution of pteridines: regulation by environmental and physiological factors / C.C. Niva, M. Takeda // *Comparative Biochemistry and Physiology. B. Comparative Biochemistry*. — 2002. — Vol. 132. — P. 653—660.

Niva, C.C., Takeda, M. Effects of photoperiod, temperature and melatonin on nymphal development, polyphenism and reproduction in *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) / C.C. Niva, M. Takeda // *Zoological Science*. — 2003. — Vol. 20, Issue 8. — P. 963—970.

Noda, H., Ishii, T. Effect of photoperiod and temperature on the ovarian development of the white-spotted stink bug, *Eysarcoris ventralis* (Heteroptera: Pentatomidae) / H. Noda, T. Ishii // *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. — 1981. — Vol. 25. — P. 33—38. (in Japanese, with English summary)

Noda, H., Saito, T. The role of intracellular yeastlike symbiotes in the development of *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae) / H. Noda, T. Saito // Applied Entomology and Zoology. — 1979. — Vol. 14. — P. 453—458.

Noda, T. Short day photoperiod accelerates the oviposition in the oriental green stink bug, *Nezara antennata* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) / T. Noda // Applied Entomology and Zoology. — 1984. — Vol. 19. — P. 119—120.

Nomakuchi, S., Filippi, L., Tojo, S. Selective foraging behavior in nest-provisioning females of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae): cues for preferred food / S. Nomakuchi, L. Filippi, S. Tojo // Journal Insect Behavior. — 1998. — Vol. 11. — P. 605—619.

Nonaka, K., Nagai, K. Studies on the biology of pentatomids and their control. 6. Developmental rate of the southern green stink bug / K. Nonaka, K. Nagai // Proceedings of the Association of Plant Protection of Kyushu. — 1978. — Vol. 24. — P. 80—81. (in Japanese)

Novikov, Y.M., Vaulin, O.V. Expansion of *Anopheles maculipennis* s. s. (Diptera: Culicidae) to northeastern Europe and northwestern Asia: Causes and Consequences / Y.M. Novikov, O.V. Vaulin // Parasites & Vectors. — 2014. — Vol. 7: 389.

Numata, H. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug *Riptortus clavatus* / H. Numata // Memoirs of Faculty of Science, Kyoto University, Series Biology. — 1985. — Vol. 10. — P. 29—48.

Numata, H. Photoperiodic induction of the first and the second diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus*: a photoperiodic history effect / H. Numata // Journal of Comparative Physiology A. Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. — 1990. — Vol. 167. — P. 167—171.

Numata, H. Environmental factors that determine the seasonal onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan / H. Numata // Applied Entomology and Zoology. — 2004. — Vol. 39, Issue 4. — P. 565—573.

Numata, H., Helm, B. (Eds). Annual, lunar, and tidal clocks: patterns and mechanisms of nature's enigmatic rhythms / H. Numata, B. Helm (Eds). — Tokyo : Springer, 2014. xii + 360 p.

Numata, H., Kobayashi, S. Threshold and quantitative photoperiodic responses exist in an insect / H. Numata, S. Kobayashi // Experientia. — 1994. — Vol. 50. — P. 969—971.

Numata, H., Nakamura, K. Photoperiodism and seasonal adaptations in some seed-sucking bugs (Heteroptera) in central Japan / H. Numata, K. Nakamura // European

Journal of Entomology. — 2002. — Vol. 99. — P. 155—161.

Numata, H., Saulich, A.H., Volkovich, T.A. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions / H. Numata, A.H. Saulich, T.A. Volkovich // Zoological Science. — 1993. — Vol. 10. — P. 521—527.

Numata, H., Yamamoto, K. Feeding on seeds induces diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* / H. Numata, K. Yamamoto // Entomologia Experimentalis et Applicata. — 1990. — Vol. 57. — P. 281—284.

Oetting, R.D., Yonke, T.R. Biology of some Missouri stink bugs / R.D. Oetting, T.R. Yonke // Journal of the Kansas Entomological Society. — 1971. — Vol. 44. — P. 446—459.

Oetting, R.D., Yonke, T.R. Immature stages and biology of *Euthyrhynchus floridanus* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) / R.D. Oetting, T.R. Yonke // Annals of the Entomological Society of America. — 1975. — Vol. 68. — P. 659—662.

Ogawa-Onishi, Y., Berry, P.M. Ecological impacts of climate change in Japan: The importance of integrating local and international publications / Y. Ogawa-Onishi, P.M. Berry // Biological Conservation. — 2013. — Vol. 157. — P. 361—371.

Ogorzałek, A., Trochimczuk, A. Ovary structure in a presocial insect, *Elasmucha grisea* (Heteroptera, Acanthosomatidae) / A. Ogorzałek, A. Trochimczuk // Arthropod Structure and Development. — 2009. — Vol. 38. — P. 509—519.

Ohira, Y. Outbreak of the stink bugs attacking fruit trees in 2002 / Y. Ohira // Shokubutsu Boeki [Plant Protection]. — 2003. — Vol. 57. P. 164—168. (in Japanese)

Ohno, H., Nakamura, K. Distribution of *Nezara viridula* and *N. antennata* in Okayama Prefecture and Shikoku Island, Japan / H. Ohno, K. Nakamura // Naturalistae. — 2007. — Vol. 11. — P. 1—8. (in Japanese, with English abstract)

Ohno, K., Alam, M.Z. Hereditary basis of adult color polymorphism in the southern green stink bug, *Nezara viridula* Linné (Heteroptera: Pentatomidae) / K. Ohno, M.Z. Alam // Applied Entomology and Zoology. — 1992. — Vol. 27. — P. 133—139.

Oho, N., Kiritani, K. Bionomics and control of the southern green stink bug / N. Oho, K. Kiritani // Shokubutsu Boeki [Plant Protection]. — 1960. — Vol. 14. — P. 237—241. (in Japanese)

Ohtaka, C., Ishikawa, H. Effects of heat treatment on the symbiotic system of an aphid mycetocyte / C. Ohtaka, H. Ishikawa // Symbiosis. — 1991. — Vol. 11. — P. 19—30.

O'Neill, B.F., Bond, K., Tyner, A., Sheppard, R., Bryant, T., Chapman, J., Bell, J., Donnelly, A. Climatic change is advancing the phenology of moth species in Ireland /

B.F. O'Neill, K. Bond, A. Tyner, R. Sheppard, T. Bryant, J. Chapman, J. Bell, A. Donnelly // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 2012. — Vol. 143. — P. 74—88.

Ott, J. Expansion of Mediterranean Odonata in Germany and Europe — consequences of climate change / J. Ott — In: G.-R. Walter, C.A. Burga, P.J. Edwards (Eds). "Fingerprints" of climate change: Adapted behaviour and shifting species ranges. — New York : Kluwer Academic / Plenum Publishers, 2001. — P. 89—111.

Pandolfi, J.M., Connolly, S.R., Marshall, D.J., Cohen, A.L. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification / J.M. Pandolfi, S.R. Connolly, D.J. Marshall, A.L. Cohen // *Science*. — 2001. — Vol. 333. — P. 418—422.

Panizzi, A.R. Wild hosts of pentatomids: ecological significance and role in their pest status on crops / A.R. Panizzi // *Annual Review of Entomology*. — 1997. — Vol. 42. — P. 99—122.

Panizzi, A.R. Nutritional ecology of plant feeding arthropods and IPM / A.R. Panizzi — In: M. Kogan, P. Jepson (Eds). *Perspectives in ecological theory and integrated pest management*. Cambridge, UK : Cambridge University Press, 2007. — P. 170—222.

Panizzi, A.R. Growing problems with stink bugs (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae): species invasive to the U.S. and potential Neotropical invaders / A.R. Panizzi // *American Entomologist*. — 2015. — Vol. 61. — P. 223—233.

Panizzi, A.R., Grazia J. (Eds). True bugs (Heteroptera) of the Neotropics. (Entomology in Focus, vol. 2) / A.R. Panizzi, J. Grazia (Eds). — Dordrecht, The Netherlands : Springer Science+Business Media, 2015. — xxii + 902 p.

Panizzi, A.R., Hirose, E. Seasonal body weight, lipid content, and impact of starvation and water stress on adult survivorship and longevity of *Nezara viridula* and *Euschistus heros* / A.R. Panizzi, E. Hirose // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 1995. — Vol. 76. — P. 247—253.

Panizzi, A.R., Lucini T. What happened to *Nezara viridula* (L.) in the Americas? Possible reasons to explain populations decline / A.R. Panizzi, T. Lucini // *Neotropic Entomology*. — 2016. — Vol. 45, Issue 6. — P. 619—628.

Panizzi, A.R., McPherson, J.E., James, D.G., Javahery, M., McPherson, R.M. Stink bugs (Pentatomidae) / A.R. Panizzi, J.E. McPherson, D.G. James, M. Javahery, R.M. McPherson — In: C.W. Schaefer, A.R. Panizzi (Eds). *Heteroptera of economic importance*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2000. — P. 421—474.

Panizzi, A.R., Niva, C.C. Overwintering strategy of the brown stink bug in northern Parana / A.R. Panizzi, C.C. Niva // *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. — 1994. — Vol. 29, № 3. - P. 509—511.

Parmesan, C. Climate and species' range / C. Parmesan // *Nature*. — 1996. — Vol. 382. — P. 765—766.

Parmesan, C. Detection of range shifts: General methodological issues and case studies using butterflies / C. Parmesan — In: G.-R. Walter, C.A. Burga, P.J. Edwards (Eds). “Fingerprints” of climate change: Adapted behaviour and shifting species ranges. — New York : Kluwer Academic / Plenum Publishers, 2001. — P. 57—76.

Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change / C. Parmesan // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. — 2006. — Vol. 37. — P. 637—669.

Parmesan, C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming / C. Parmesan // *Global Change Biology*. 2007. — Vol. 13, Issue 9. — P. 1860—1872.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas J.A., Warren, M. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming / C. Parmesan, N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas, M. Warren // *Nature*. — 1999. — Vol. 399. — P. 579—583.

Parmesan, C., Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems / C. Parmesan, G. Yohe // *Nature*. — 2003. — Vol. 421. — P. 37—42.

Parry, M.L. The potential impact on agriculture of the “greenhouse effect” / M.L. Parry — In: R.M. Bennett (Ed.). The “Greenhouse effect” and UK agriculture. CAS Paper 19. — Reading, UK : Centre for Agricultural Strategy, 1989. — P. 27—46.

Peng, S., Huang, J., Sheehy, J.E., Laza, R.C., Visperas, R.M., Zhong, X., Centeno, G.S., Khush, G.S. Cassman, K.G. Rice yields decline with higher night temperature from global warming / S. Peng, J. Huang, J.E. Sheehy, R.C. Laza, R.M. Visperas, X. Zhong, G.S. Centeno, G.S. Khush, K.G. Cassman // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. — 2004. — Vol. 101. — P. 9971—9975.

Peredo, L.C. Description, biology, and maternal care of *Pachycoris klulgii* (Heteroptera: Scutelleridae) / L.C. Peredo // *Florida Entomologist*. — 2002. — Vol. 85. — P. 464—473.

Pettorelli, N. Climate change as a main driver of ecological research / N. Pettorelli // *Journal of Applied Ecology*. — 2012. — Vol. 49. — P. 542—545.

Pollard, E., Eversham, B.C. Butterfly monitoring 2: interpreting the changes / E. Pollard, B.C. Eversham — In: A.S. Pullin (Ed.). Ecology and Conservation of Butterflies. — London : Chapman & Hall, 1995. — P. 23—36.

Pollard, E., Moss, D., Yates, T.J. Population trends of common British butterflies at monitored sites / E. Pollard, D. Moss, T.J. Yates // Journal of Applied Ecology. — 1995. — Vol. 32. — P. 9—16.

Poltavsky, A.N., Artokhin, K.S. *Tarachidia candefacta* (Lepidoptera: Noctuidae) in the South of European Russia / A.N. Poltavsky, K.S. Artokhin // Phegea. — 2006. — Vol. 34. — P. 41—44.

Pöyry, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Kuussaari, M., Saarinen, K. Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies / J. Pöyry, M. Luoto, R.K. Heikkinen, M. Kuussaari, K. Saarinen // Global Change Biology. — 2009. — V. 15. — P. 732—743.

Pöyry, J., Leinonen, R., Söderman, G., Nieminen, M., Heikkinen, R.K., Carter, T.R. Climate-induced increase of moth multivoltinism in boreal regions / J. Pöyry, R. Leinonen, G. Söderman, M. Nieminen, R.K. Heikkinen, T.R. Carter // Global Ecology and Biogeography. — 2011. — Vol. 20. — P. 289—298.

Prado, S.S., Hung, K.Y., Daugherty, M.P., Almeida, R.P. Indirect effects of temperature on stink bug fitness, via maintenance of gut-associated symbionts / S.S. Prado, K.Y. Hung, M.P. Daugherty, R.P. Almeida // Applied and Environmental Microbiology. — 2010. — Vol. 76. — P. 1261—1266.

Prado, S.S., Rubinoff, D., Almeida, R.P. Vertical transmission of a pentatomid caeca-associated symbiont / S.S. Prado, D. Rubinoff, R.P. Almeida // Annals of the Entomological Society of America. — 2006. — Vol. 99. — P. 577—585.

Putshkov, P.V., Gubin, A.I., Popov, G.V., Kalesnik, V.I., Syzhko, V.V. The North American intruder *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae) settled down in Ukraine / P.V. Putshkov, A.I. Gubin, G.V. Popov, V.I. Kalesnik, V.V. Syzhko // Українська ентомофауністика. — 2012. — Vol. 3, Issue 3. — P. 1—3.

Rabitsch, W. Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) / W. Rabitsch // Zootaxa. — 2008a. — Vol. 1827. — P. 1—44.

Rabitsch, W. The times they are a-changin': driving forces of recent additions to the Heteroptera fauna of Austria / W. Rabitsch — In: S. Grozeva, N. Simov (Eds). Advances in Heteroptera research. Festschrift in honour of 80th anniversary of Michail Josifov. — Sofia, Moscow : Pensoft Publishers, 2008b. — P. 309—326.

Rabitsch, W. True bugs (Hemiptera, Heteroptera). Chapter 9.1. / W. Rabitsch — In: A. Roques, M. Kenis, D. Lees, C. Lopez-Vaamonde, W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus,

D. Roy (Eds). Alien terrestrial arthropods of Europe. — *BioRisk*. — 2010. — Vol. 4, Issue 1. — P. 407—433.

Rabitsch, W., Friebe, G.J. From the west and from the east? First records of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) in Vorarlberg and Vienna (Austria) / W. Rabitsch, G.J. Friebe // *Beiträge zur Entomofaunistik*. — 2015. — Vol. 16. — P. 126—129.

Reemer, M., van Helsdingen, P.J., Kleukers, R.M.J.C. (Eds). Changes in ranges: Invertebrates on the move (Proceedings of the 13th International Colloquium of the European Invertebrate Survey. Leiden, 2—5 September 2001) / M. Reemer, P.J. van Helsdingen, R.M.J.C. Kleukers (Eds). — Leiden, The Netherlands : European Invertebrate Survey, 2003. — 137 p.

Reji, G., Chander, S. A degree-day simulation model for the population dynamics of the rice bug, *Leptocorisa acuta* (Thunb.) / G. Reji, S. Chander // *Journal of Applied Entomology*. — 2008. — Vol. 132, Issue 8. — P. 646—653.

Richman, D.B., Whitcomb, W.H. Comparative life cycles of four species of predatory stink bugs / D.B. Richman, W.H. Whitcomb // *Florida Entomologist*. — 1978. — Vol. 61. — P. 113—119.

Richman, D.V., Mead, F.W. Stages in the life cycle of a predatory stink bug, *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) / D.V. Richman, F.W. Mead // *Entomology Circular* (Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry). — 1980. — Vol. 216. — P. 1—2.

Rider, D.A. Family Pentatomidae Leach, 1815 / D.A. Rider — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaeartic region*. Vol. 5. *Pentatomomorpha II*. — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006a. — P. 233—414.

Rider, D.A. Family Tessaratomidae Stål, 1855 / D.A. Rider — In: B. Aukema, C. Rieger (Eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaeartic region*. Vol. 5. *Pentatomomorpha II*. — Wageningen, The Netherlands : The Netherlands Entomological Society, 2006b. — P. 182—189.

Rider, D.A., Schwertner, C.F., Vilímová, J., Rédei, D., Kment, P., Thomas, D.B. Higher systematics of the Pentatomoidea / D.A. Rider, C.F. Schwertner, J. Vilímová, D. Rédei, P. Kment, D. B. Thomas — In: J.E. McPherson (Ed.). *Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2017. — P. 25—194. [ISBN 9781498715089]

Ridge-O'Connor, G.E. Distribution of the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae) in Connecticut and parasitism by a tachinid fly, *Trichopoda pennipes* (F.) (Diptera: Tachinidae) / G.E. Ridge-O'Connor // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 2001. — Vol. 103. — P. 364—366.

Robinet, C., Roques, A. Direct impacts of recent climate warming on insect populations / C. Robinet, A. Roques // Integrative Zoology. — 2010. — Vol. 5, Issue 2. — P. 132—142.

Rogers, S.M. Mechanisms of polyphenism in insects / S.M. Rogers — In: K.H. Hoffmann (Ed). Insect molecular biology and ecology. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2015. — P. 1—38.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants / T.L. Root, J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig, J.A. Pounds // Nature. — 2003. — Vol. 421. — P. 57—60.

Rosenberg, E., Koren, O., Reshef, L., Efrony, R., Zilber-Rosenberg, I. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution / E. Rosenberg, O. Koren, L. Reshef, R. Efrony, I. Zilber-Rosenberg // Nature Reviews Microbiology. — 2007. — Vol. 5. — P. 355—362.

Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., Menzel, A., Root, T.L., Estrella, N., Seguin, B., Tryjanowski, P., Liu, C., Rawlins, S., Imeson, A. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change / C. Rosenzweig, D. Karoly, M. Vicarelli, P. Neofotis, Q. Wu, G. Casassa, A. Menzel, T.L. Root, N. Estrella, B. Seguin, P. Tryjanowski, C. Liu, S. Rawlins, A. Imeson // Nature. — 2008. — Vol. 453. — P. 353—357.

Roth, S., Masters, G. Effects of climate change on the Heteropteran community in calcareous grasslands. British Ecological Society Grant Report Database [Электронный ресурс] / S. Roth, G. Masters // British Ecological Society. — 2000. [<http://www.britishecologicalsociety.org>]

Roy, D.B., Rothery, P., Moss, D., Pollard, E., Thomas, J.A. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change / D.B. Roy, P. Rothery, D. Moss, E. Pollard, J.A. Thomas // Journal of Animal Ecology. — 2001. — Vol. 70. — P. 201—217.

Roy, D.B., Sparks, T.H. Phenology of British butterflies and climate change / D.B. Roy, T.H. Sparks // Global Change Biology. — 2000. — Vol. 6. — P. 407—416.

Roychoudhury, N. Adult diapause in *Chrysocoris purpureus* Westwood / N. Roychoudhury // Insect Environment (Bangalore, India). — 1998. — Vol. 4. — P. 105.

Roychoudhury, N. Occurrence of reproductive diapause in *Chrysocoris purpureus* Westwood (Heteroptera: Scutelleridae) / N. Roychoudhury // The Indian Forester. — 1999. — Vol. 125. — P. 637—639.

Ruberson, J.R., Kring, T.J., Elkassabany, N. Overwintering and the diapause syndrome of predatory Heteroptera / J.R. Ruberson, T.J. Kring, N. Elkassabany — In: M. Coll, J.R. Ruberson (Eds). Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control. — Lanham, Maryland, USA : Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, 1998. — P. 49—69.

Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T. Unexpected biodiversity loss under global warming in the neotropical Guayana Highlands: a preliminary appraisal / V. Rull, T. Vegas-Vilarrúbia // Global Change Biology. — 2006. — Vol. 12, Issue 1. — P. 1—9.

Russell, B.D., Harley, C.D.G., Wernberg, N., Mieszkowska, N., Widdicombe, S., Hall-Spencer, J.M., Connell, S.D. Predicting ecosystem shifts requires new approaches that integrate the effects of climate change across entire systems / B.D. Russell, C.D.G. Harley, N. Wernberg, N. Mieszkowska, S. Widdicombe, J.M. Hall-Spencer, S.D. Connell // Biology Letters. — 2012. — Vol. 8, Issue 2. — P. 164—166.

Ryan, R.P. An addendum to Southwood & Leston's Land & Water Bugs of the British Isles / R.P. Ryan // British Journal of Entomology and Natural History. — 2012. — Vol. 25, Issue 4. — P. 205—216.

Sacchi, L., Grigolo, A., Biscaldi, G., Laudani, U. Effects of heat treatment on the symbiotic system of Blattoidea: Morphofunctional alterations of bacteriocytes / L. Sacchi, A. Grigolo, G. Biscaldi, U. Laudani // Bolletino di Zoologia. — 1993. — Vol. 60. — P. 271—79.

Salomão, A.T., Vasconcellos-Neto, J. Population dynamics and structure of the Neotropical bark bug *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) on *Plinia cauliflora* (Myrtaceae) / A.T. Salomão, J. Vasconcellos-Neto // Environmental Entomology. — 2010. — Vol. 39. — P. 1724—1730.

Sameshima (Samejima), T. Infestation and damage caused by the southern green stink bug // T. Sameshima (Samejima) // Shokubutsu Boeki [Plant Protection]. — 1960. — Vol. 14. — P. 242—246. (in Japanese)

Sands, W.A. *Deraeocoris olivaceus* (F.) (Hem., Miridae) new to Britain / W.A. Sands // Entomologist's Monthly Magazine. — 1954. — Vol. 90. — P. 301.

Santos, R.S.S., Redaelli, L.R., Diefenbach, L.M.G., Romanowski, H.P., Prando, H.F. Characterization of the imaginal reproductive diapause of *Oebalus poecilus* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae) / R.S.S. Santos, L.R. Redaelli, L.M.G. Diefenbach, H.P. Romanowski, H.F. Prando // *Revista Brasileira de Biologia*. — 2003. — Vol. 63, № 4. — P. 695—703.

Saulich, A.Kh., Musolin, D.L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) / A.Kh. Saulich, D.L. Musolin // *European Journal of Entomology*. — 1996. — Vol. 93, Issue 3. — P. 507—518.

Saulich, A.Kh., Musolin, D.L. Seasonal cycles of Pentatomoidea / A.Kh. Saulich, D.L. Musolin — In: J.E. McPherson (Ed.). *Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): Biology, higher systematics, semiochemistry, and management*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2017. — P. 543—585. [ISBN 9781498715089]

Saunders, D.S. A diapause induction-termination asymmetry in the photoperiodic responses of the linden bug *Pyrrhocoris apterus* and the effect of near critical photoperiods on development / D.S. Saunders // *Journal of Insect Physiology*. — 1983. — Vol. 29, Issue 5. — P. 399—405.

Saunders, D.S. *Insect clocks* / D.S. Saunders. — Oxford : Pergamon Press, 1976. — 280 p.

Saunders, D.S. Photoperiodism in insects: Migration and diapause responses / D.S. Saunders — In: R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers (Eds). *Photoperiodism: The biological calendar*. — Oxford : Oxford University Press, 2010. — P. 218—257.

Schaefer, C.W., Panizzi, A.R., James, D.G. Several small pentatomoid families (Cyrtocoridae, Dinidoridae, Eurostylidae, Plataspidae, and Tessaratomidae) / C.W. Schaefer, A.R. Panizzi, D.G. James — In: C.W. Schaefer, A.R. Panizzi (Eds). *Heteroptera of economic importance*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, 2000. — P. 505—512.

Schiermeier, Q. Climate change: A sea change / Q. Schiermeier // *Nature*. — 2006. — Vol. 439. — P. 256—260.

Schuh, R.T., Slater, J.A. *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): Classification and natural history* / R.T. Schuh, J.A. Slater // Ithaca, New York, USA : Cornell University Press, 1995. — 336 p.

Schuldiner-Harpaz, T., Coll, M. Effects of global warming on predatory bugs supported by data across geographic and seasonal climatic gradients / T. Schuldiner-Harpaz, M. Coll // *PLoS ONE*. — 2013. — Vol. 8, Issue 6 : e66622.

Schumacher, F. Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Asopiden / F. Schumacher // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. — 1910. — Vol. 6: 263—266, 376—383, 430—437; Vol. 7: 40—47. (in German, with English summary)

Schwartz, M.W., Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., O'Connord, R.J. Predicting extinctions as a result of climate change / M.W. Schwartz, L.R. Iverson, A.M. Prasad, S.N. Matthews, R.J. O'Connord // Ecology. — 2006. — Vol. 87, Issue 7. — P. 1611—1615.

Schweiger, O., Settele, J., Kudrna, O., Klotz, S., Kühn, I. Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species / O. Schweiger, J. Settele, O. Kudrna, S. Klotz, I. Kühn // Ecology. — 2008. — Vol. 89, Issue 12. — P. 3472—3479.

Scudder, G.G.E., Foottit, R.G. Alien true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Canada: composition and adaptations / G.G.E. Scudder, R.G. Foottit // The Canadian Entomologist. — 2006. — Vol. 138. — P. 24—51.

Šeat, J. *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae) a new invasive species in Serbia / J. Šeat // Acta Entomologica Serbica. — 2015. — Vol. 20. — P. 167—171.

Selikhovkin, A.V., Musolin, D.L. Insect pests and pathogen as potential threats for forests in Russia and Europe / A.V. Selikhovkin, D.L. Musolin; chief ed. V.D. Popov // Environmentally Friendly Agriculture and Forestry for Future Generations: Proceedings of the International Scientific XXXVI CIOSTA & CIGR SECTION V Conference. — Saint Petersburg (Russia) : SPbSAU, 2015. — P. 434—437.

Shardlow, M.E.A., Taylor, R. Is the Southern Green Shield Bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) another species colonising Britain due to climate change? / M.E.A. Shardlow, R. Taylor // The British Journal of Entomology and Natural History. — 2004. — Vol. 17. — P. 143—146.

Sheldon, K.S., Yang, S., Tewksbury, J.J. Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure / K.S. Sheldon, S. Yang, J.J. Tewksbury // Ecology Letters. — 2011. — Vol. 14, Issue 12. — P. 1191—1200.

Sherry, R.A., Zhou, X., Gu, S., Arnone III, J.A., Schimel, D.S., Verburg, P.S., Wallace, L.L., Luo, Y. Divergence of reproductive phenology under climate warming / R.A. Sherry, X. Zhou, S. Gu, J.A. Arnone III, D.S. Schimel, P.S. Verburg, L.L. Wallace, Y. Luo // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2007. — Vol. 104, № 1. — P. 198—202.

Shimizu, T., Kawasaki, K., Hinomoto, N. Factors limiting the northern distribution in *Orius strigicollis* (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) / T. Shimizu, K. Kawasaki, N. Hinomoto // Japanese Journal of Entomology (New Series). — 2001. — Vol. 4. — P. 129—141. (in Japanese with English abstract)

Shintani, Y., Masuzawa, Y., Hirose, Y., Miyahara, R., Watanabe, F., Tajima, J. Seasonal occurrence and diapause induction of a predatory bug *Andrallus spinidens* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae) / Y. Shintani, Y. Masuzawa, Y. Hirose, R. Miyahara, F. Watanabe, J. Tajima // Entomological Science. — 2010. — Vol. 13. — P. 273—279.

Shoo, L.P., Williams, S.E., Hero, J.M. Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? / L.P. Shoo, S.E. Williams, J.M. Hero // Austral Ecology. — 2006. — Vol. 31, Issue 1. — P. 22—29.

Siddiqui, A.S. A revision of *Strachiine* genera (Hemiptera: Pentatomidae: Pentatominae) : Ph.D. Thesis / Abdul Saleem Siddiqui. — Department of Zoology, University of Karachi, Karachi, Pakistan, 2000. — 260 p.

Simpson, S.J., Sword, G.A., Lo, N. Polyphenism in insects / S.J. Simpson, G.A. Sword, N. Lo // Current Biology. — 2011. — Vol. 21. — P. R738—R749.

Sinclair, B.J., Vernon, P., Klok, C.J., Chown, S.L. Insects at low temperatures: an ecological perspective / B.J. Sinclair, P. Vernon, C.J. Klok, S.L. Chown // Trends in Ecology & Evolution. — 2003. — Vol. 18, Issue 5. — P. 257—262.

Singh, Z. Southern green stink bug and its relationship to soybeans: bionomics of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Central India / Z. Singh. — Delhi, India : Metropolitan Book Co. (PVT) Ltd, 1973. — 106 p.

Singh, Z., Malik, V.S. Biology of painted bug (*Bagrada cruciferarum*) / Z. Singh, V.S. Malik // Indian Journal of Agricultural Science. — 1993. — Vol. 63, № 10. — P. 672—674.

Şişli, M.N. The effect of the photoperiod on the induction and termination of the adult diapause of *Aelia rostrata* Boh. (Hemiptera: Pentatomidae) / M.N. Şişli // Communications Faculty of Sciences University of Ankara. — 1965. — Vol. 10. — P. 62—69.

Sites, R.W., McPherson, J.E. Life history and laboratory rearing of *Sehirus cinctus cinctus* (Hemiptera: Cydnidae), with description of immature stages / R.W. Sites, J.E. McPherson // Annals of the Entomological Society of America. — 1982. — Vol. 75. — P. 210—215.

Skirvin, D., Perry, J. Harrington, R. The effect of climate change on an aphid—coccinellid interaction / D. Skirvin, J. Perry, R. Harrington // *Global Change Biology*. — 1997. — Vol. 3. — P. 1—11.

Šlachta, M., Vambera, J., Zahradníčková, H., Košťál, V. Entering diapause is a prerequisite for successful cold-acclimation in adult *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae) / M. Šlachta, J. Vambera, H. Zahradníčková, V. Košťál // *Journal of Insect Physiology*. — 2002. — Vol. 48, Issue 11. — P. 1031—1039.

Smith, R.M., Baker, R.H.A., Malumphy, C.P., Hockland, S., Hammon, R.P., Ostojá-Starzewski, J.C., Collins, D.W. Recent non-native invertebrate plant pest establishments in Great Britain: origins, pathways, and trends / R.M. Smith, R.H.A. Baker, C.P. Malumphy, S. Hockland, R.P. Hammon, J.C. Ostojá-Starzewski, D.W. Collins // *Agricultural and Forest Entomology*. — 2007. — Vol. 9, Issue 4. — P. 307—326.

Socha, R. Pre-diapause mating and overwintering of fertilized adult females: new aspects of the life cycle of the wing-polymorphic bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) / R. Socha // *European Journal of Entomology*. — 2010. — Vol. 107. — P. 521—525.

Southwood, T.R.E., Henderson, P.A., Woiwod, I.P. Stability and changes over 67 years — the community of Heteroptera as caught in a light-trap at Rothamsted, UK / T.R.E. Southwood, P.A. Henderson, I.P. Woiwod // *European Journal of Entomology*. — 2003. — Vol. 100. — P. 557—561.

Southwood, T.R.E., Leston, D. Land and water bugs of the British Isles / T.R.E. Southwood, D. Leston. — London : Frederick Warne and Co., 1959. — 436 p.

Sparks, T.H., Dennis, R.L.H., Croxton, P.J., Cade, M. Increased migration of Lepidoptera linked to climate change / T.H. Sparks, R.L.H. Dennis, P.J. Croxton, M. Cade // *European Journal of Entomology*. — 2007. — Vol. 104, Issue 1. — P. 139—143.

Sparks, T.H., Huber, K., Dennis, R.L.H. Complex phenological responses to climate warming trends? Lessons from history / T.H. Sparks, K. Huber, R.L.H. Dennis // *European Journal of Entomology*. — 2006. — Vol. 103, Issue 2. — P. 379—386.

Sparks, T.H. Menzel, A. Observed changes in seasons: an overview / T.H. Sparks, A. Menzel // *International Journal of Climatology*. — 2002. — 22. — P. 1715—1725.

Stefanescu, C., Penuelas, J., Filella, I. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin / C. Stefanescu, J. Penuelas, I. Filella // *Global Change Biology*. — 2003. — Vol. 9. — P. 1494—1506.

Stewart, A.J.A., Kirby, P. Hemiptera / A.J.A. Stewart, P. Kirby — In: N. Maclean (Ed.). *Silent summer: the state of wildlife in Britain and Ireland*. — Cambridge, UK : Cambridge University Press, 2010. — P. 512—530.

Storey, K.B., Storey, J.M. Insects in winter: metabolism and regulation of cold hardiness / K.B. Storey, J.M. Storey — In: K.H. Hoffmann (Ed.). *Insect molecular biology and ecology*. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, LLC, 2015. — P. 245—270.

Strathdee, A.T., Bale, J.S., Block, W.C., Coulson, S.J., Hodkinson, I.D., Webb N.R. Effects of temperature elevation on a field population of *Acyrtosiphon svalbardicum* (Hemiptera: Aphididae) on Spitsbergen / A.T. Strathdee, J.S. Bale, W.C. Block, S.J. Coulson, I.D. Hodkinson, N.R. Webb // *Oecologia*. — Vol. 96. — P. 457—465.

Suchá, P., Papáček, M. Overwintering corixid assemblages: structure and sexual maturity / P. Suchá, M. Papáček // *Bulletin of Insectology*. — 2008. — Vol. 61, Issue 1. — P. 177—178.

Suiter, D.R., Eger Jr., J.E., Gardner, W.A., Kemerait, R.C., All, J.N., Roberts, P.M., Greene, J.K., Ames, L.M., Buntin, G.D., Jenkins, T.M., Douce, G.K. Discovery and distribution of *Megacopta cribraria* (Hemiptera: Heteroptera: Plataspidae) in northeast Georgia / D.R. Suiter, J.E. Eger Jr., W.A. Gardner, R.C. Kemerait, J.N. All, P.M. Roberts, J.K. Greene, L.M. Ames, G.D. Buntin, T.M. Jenkins, G.K. Douce // *Journal of Integrated Pest Management*. — 2010. — Vol. 1. — P. 1—4.

Sullivan, M.J., Brett, C.H. Resistance of commercial crucifers to the harlequin bug in the coastal plain of North Carolina / M.J. Sullivan, C.H. Brett // *Journal of Economic Entomology*. — 1974. — Vol. 67. — P. 262—264.

Sun, X., Marshall, S.A. Systematics of *Phasia* Latreille (Diptera: Tachinidae) / X. Sun, S.A. Marshall // *Zootaxa*. — 2003. — Vol. 276. — P. 1—320.

Swofford, D.L. PAUP* Version 4.0b10 [Электронный ресурс]. — Sinauer, Sunderland, Maryland, USA, 2001. — 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).

Tachikawa, S., Schaefer, C.W. Biology of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Pentatomoidea: ?-idae) / S. Tachikawa, C.W. Schaefer // *Annals of the Entomological Society of America*. — 1985. — Vol. 78. — P. 387—397.

Tada, A., Kikuchi, Y., Hosokawa, T., Musolin, D.L., Fujisaki, K., Fukatsu, T. 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, Issue 4. — P. 483—488.

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

Tallamy, D.W. Evolution of exclusive paternal care in arthropods / D.W. Tallamy // *Annual Review of Entomology*. — 2001. — Vol. 46. — P. 139—165.

Tallamy, D.W., Schaefer, C.W. Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value / D.W. Tallamy, C.W. Schaefer — In: J.C. Choe, B.J. Crespi (Eds). *The evolution of social behaviour in insects and arachnids*. — Cambridge, UK : Cambridge University Press, 1997. — P. 94—115.

Tallamy, D.W., Wood, T.K. Convergence patterns in subsocial insects / D.W. Tallamy, T.K. Wood // *Annual Review of Entomology*. — 1986. — Vol. 31. — P. 369—390.

Tanaka, S.I. Experimental analysis of seasonal adaptations in *Poecilocoris lewisi* : Ph.D. Dissertation / Shin Ichi Tanaka. — Osaka City University, Osaka, Japan, 2002. — 74 pp.

Tanaka, S.I., Imai, C., Numata, H. Ecological significance of adult summer diapause after nymphal winter diapause in *Poecilocoris lewisi* (Distant) (Heteroptera: Scutelleridae) / S.I. Tanaka, C. Imai, H. Numata // *Applied Entomology and Zoology*. — 2002. — Vol. 37. — P. 469—475.

Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S. Seasonal adaptations of insects / M.J. Tauber, C.A. Tauber, S. Masaki. — New York, USA : Oxford University Press, 1986. — xvi + 412 p.

Taylor, M.E., Bundy, C.S., McPherson, J.E. Life history and laboratory rearing of *Bagrada hilaris* (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) with descriptions of immature stages / M.E. Taylor, C.S. Bundy, J.E. McPherson // *Annals of the Entomological Society of America*. — 2015. — Vol. 108. — P. 536—551.

Taylor, S.J., Tescari, G., Villa, M.A. Nearctic pest of Pinaceae accidentally introduced into Europe: *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in northern Italy / S.J. Taylor, G. Tescari, M.A. Villa // *Entomological News*. — 2001. — Vol. 112. — P. 101—103.

Tayutivutikul, J., Kusigemati, K. Biological studies of insects feeding on the kudzu plant, *Pueraria lobata* (Leguminosae). II. Seasonal abundance, habitat and development / J. Tayutivutikul, K. Kusigemati // *South Pacific Study*. — 1992. — Vol. 13. — P. 45—46.

Tayutivutikul, J., Yano, K. Biology of insects associated with the kudzu plant, *Pueraria lobata* (Leguminosae). 2. *Megacopta punctissimum* (Hemiptera, Plataspidae) / J. Tayutivutikul, K. Yano // Japanese Journal of Entomology. — 1990. — Vol. 58. — P. 533—539. (in Japanese, with English summary)

Teplitsky, C., Mills, J.A., Alho, J.S., Yarrall, J.W., Merilä, J. Bergmann's rule and climate change revisited: Disentangling environmental and genetic responses in a wild bird population / C. Teplitsky, J.A. Mills, J.S. Alho, J.W. Yarrall, J. Merilä // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2008. — Vol. 105. — P. 13492—13496.

Thackeray, S.J., Henrys, P.A., Hemming, D., Bell, J.R., Botham, M.S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D.G., Jones, I.D., Leech, D.I., Mackay, E.B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P.J., Brereton, T.M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T.H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J.M., Hall, S.J., Harrington, R., Pearce-Higgins, J.W., Høye, T.T., Kruuk, L.E., Pemberton, J.M., Sparks, T.H., Thompson, P.M., White, I., Winfield, I.J., Wanless, S. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels / S.J. Thackeray, P.A. Henrys, D. Hemming, J.R. Bell, M.S. Botham, S. Burthe, P. Helaouet, D.G. Johns, I.D. Jones, D.I. Leech, E.B. Mackay, D. Massimino, S. Atkinson, P.J. Bacon, T.M. Brereton, L. Carvalho, T.H. Clutton-Brock, C. Duck, M. Edwards, J.M. Elliott, S.J. Hall, R. Harrington, J.W. Pearce-Higgins, T.T. Høye, L.E. Kruuk, J.M. Pemberton, T.H. Sparks, P.M. Thompson, I. White, I.J. Winfield, S. Wanless // Nature. — 2016. — Vol. 535. — P. 241—245.

Thackeray, S.J., Sparks, T.H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P.J., Bell, J.R., Botham, M.S., Brereton, T.M., Bright, P.W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T.H., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J.M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I.D., Jones, J.T., Leech, D.I., Roy, D., Scott, W.A., Smith, M., Smithers, R.J., Winfield, I.J. and Wanless, S. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments / S.J. Thackeray, T.H. Sparks, M. Frederiksen, S. Burthe, P.J. Bacon, J.R. Bell, M.S. Botham, T.M. Brereton, P.W. Bright, L. Carvalho, T.H. Clutton-Brock, A. Dawson, M. Edwards, J.M. Elliott, R. Harrington, D. Johns, I.D. Jones, J.T. Jones, D.I. Leech, D. Roy, W.A. Scott, M. Smith, R.J. Smithers, I.J. Winfield, S. Wanless // Global Change Biology. — 2010. — Vol. 16. — P. 3304—3313.

Thomas, C.D. Climate, climate change and range boundaries / C.D. Thomas // Diversity and Distributions. — 2010. — Vol 16. — P. 488—495.

Thomas, C.D., Lennon, J.J. Birds extend their ranges northwards / C.D. Thomas, J.J. Lennon // Nature. — 1999. — Vol. 399. — P. 213.

Thomas, C.D., Franco, A.M.A., Hill, J.K. Range retractions and extinction in the face of climate warming / C.D. Thomas, A.M.A. Franco, J.K. Hill // Trends in Ecology & Evolution. — 2006. — Vol. 21. — P. 415—416.

Thompson, J.D., Higgins, D.G., Gibson, T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice / J.D. Thompson, D.G. Higgins, T.J. Gibson // Nucleic Acids Research. — 1994. — Vol. 22. — P. 4673—4680.

Tischler, W. Studien zur Bionomie und Ökologie der Schmalwanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. (Hem., Lygaeidae) / W. Tischler // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. — 1960. — Vol. 163. — P. 168—209.

Tixier, G., Wilson, K.P., Williams, D.D. Exploration of the influence of global warming on the chironomid community in a manipulated shallow groundwater system / G. Tixier, K.P. Wilson, D.D. Williams // Hydrobiologia. — 2009. — Vol. 624, № 1. — P. 13—27.

Todd, J.W. Ecology and behavior of *Nezara viridula* / J.W. Todd // Annual Review of Entomology. — 1989. — Vol. 34. — P. 273—292.

Tojo, S., Nagase, Y., Filippi, L. Reduction of respiration rates by forming aggregations in diapausing adults of the shield bug, *Parastrachia japonensis* / S. Tojo, Y. Nagase, L. Filippi // Journal of Insect Physiology. — 2005a. — Vol. 51. — P. 1075—1082.

Tojo, S., Nomakuchi, S., Hironaka, M., Filippi, L. Physiological and behavioural adaptation of a subsocial shield-bug, *Parastrachia japonensis*, that allow it to survive on the drupes of its sole host plant available only two weeks a year / S. Tojo, S. Nomakuchi, M. Hironaka, L. Filippi — In: V.E. Kipyatkov (Ed.). Proceedings of the 3rd European Congress on Social Insects (Meeting of European Section of the IUSI). — Saint Petersburg, Russia : Saint Petersburg University Press, 2005b. — P. 35—36.

Tomokuni, M. A new genus and species of mutualistic Plataspidae (Insecta: Heteroptera) from Sarawak, Malaysia / M. Tomokuni // Memoirs of the National Museum of Natural Science. — 2012. — Vol. 48. — P. 39—45.

Tomokuni, M., Yasunaga, T., Takai, M., Yamashita, I., Kawamura, M., Kawasawa, T. A Field guide to Japanese bugs: Terrestrial heteropterans / M. Tomokuni, T. Yasunaga, M. Takai, I. Yamashita, M. Kawamura, T. Kawasawa. — Tokyo, Japan : Zenkoku Noson Kyoiku Kyokai, 1993. — 384 p. (in Japanese)

Toscano, N.C., Stern, V.M. Seasonal reproductive condition of *Euschistus conspersus* / N.C. Toscano, V.M. Stern // Annals of the Entomological Society of America. — 1980. — Vol. 73, Issue 1. — P. 85—88.

Tougou, D., Musolin, D.L., Fujisaki, K. 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. — P. 249—258.

Toyama, M., Ihara, F., Yaginuma, K. Formation of aggregations in adults of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): the role of antennae in short-range locations / M. Toyama, F. Ihara, K. Yaginuma // Applied Entomology and Zoology. — 2006. — Vol. 4. — P. 309—315.

Tryjanowski, P., Sparks, T., Rybacki, M., Berger, L. Is body size of the water frog *Rana esculenta* complex responding to climate change? / P. Tryjanowski, T. Sparks, M. Rybacki, L. Berger // Naturwissenschaften. — 2006. — Vol. 93, № 3. — P. 110 — 113.

Tsai, J-F., Kudo, S-I., Yoshizawa, K. Maternal care in Acanthosomatinae (Insecta: Heteroptera: Acanthosomatidae) — correlated evolution with morphological change / J.-F. Tsai, S.-I. Kudo, K. Yoshizawa // BMC Evolutionary Biology. — 2015. — Vol. 15. — P. 1—13.

Tsukamoto, L., Tojo, S. A report of progressive provisioning in a stink bug, *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae) / L. Tsukamoto, S. Tojo // Journal of Ethology. — 1992. — Vol. 10. — P. 21—29.

Tullberg, B., Gamberale-Stille, G., Bohlin, T., Merilaita, S. Seasonal ontogenetic colour plasticity in the adult striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera) and its effect on detectability / B. Tullberg, G. Gamberale-Stille, T. Bohlin, S. Merilaita // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2008. — Vol. 62. — P. 1389—1396.

Uvarov, B.P. Insects and climate / B.P. Uvarov // Transactions of the Entomological Society of London. — 1931. — Vol. 79. — P. 1—247.

Valtonen, A., Ayres, M.P., Roininen, H., Pöyry, J., Leinonen, R. Environmental controls on the phenology of moths: predicting plasticity and constraint under climate change / A. Valtonen, M.P. Ayres, H. Roininen, J. Pöyry, R. Leinonen // Oecologia. — 2011. — Vol. 165, № 1. — P. 237—248.

Van Asch, M., Visser, M.E. Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony / M. Van Asch, M.E. Visser // Annual Review of Entomology. — 2007. — Vol. 52. — P. 37—55.

Van Dyck, H., Bonte, D., Puls, R., Gotthard, K., Maes, D. The lost generation hypothesis: could climate change drive ectotherms into a developmental trap? / H. Van Dyck, D. Bonte, R. Puls, K. Gotthard, D. Maes // *Oikos*. — 2014. — Vol. 124. — P. 54—61.

Vecchio, M.C., Grazia, J., Albuquerque, G.S. Seasonal dimorphism in *Oebalus ypsilon* (De Geer, 1773) (Hemiptera, Pentatomidae) and a new synonym / M.C. Vecchio, J. Grazia, G.S. Albuquerque // *Revista Brasileira de Biologia*. — 1994. — Vol. 38, № 1. — P. 101—108.

Veerman, A. Diapause / A. Veerman — In: W. Helle, M.W. Sabelis (Eds). Spider mites: Their biology, natural enemies and control. Vol. 1A. — Amsterdam, The Netherlands : Elsevier Science Publisher, 1985. — P. 279—316.

Verbeek, K. (Ed.). De Toestand van het Klimaat in Nederland 2003 / K. Verbeek (Ed.) — De Bilt, The Netherlands : Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, 2003. — 32 p.

Villa, M., Tescari, G., Taylor, S.J. Nuovi dati sulla presenza in Italia di *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera Coreidae) / M. Villa, G. Tescari, S.J. Taylor // *Bollettino della Società Entomologica Italiana*. — 2001. — Vol. 133. — P. 103—112.

Villalpando, S.N., Williams R.S., Norby R.J. Elevated air temperature alters an old-field insect community in a multifactor climate change experiment / S.N. Villalpando, R.S. Williams, R.J. Norby // *Global Change Biology*. — 2009. — Vol. 15, Issue 4. — P. 930—942.

Visser, M.E., Both, C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick / M. E. Visser, C. Both // *Proceedings: Biological Sciences*. — 2005. — Vol. 272, № 1581. — P. 2561—2569.

Visser, M.E., Holleman, L.J.M., Gienapp, P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird / M.E. Visser, L.J.M. Holleman, P. Gienapp // *Oecologia*. — 2006. — Vol.147, № 1. — P. 164—172.

Vulinec, K. Collective security: aggregation by insects as a defense / K. Vulince — In: D.L. Evans, J.O. Schmidt (Eds). Insect defenses: adaptive mechanisms and strategies for prey and predators. — New York, USA : State University of New York, 1990. — P. 251—288.

Walker, T.J. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty / T.J. Walker // *Florida Entomologist*. — 1986. — Vol. 69. — P. 46—62.

Walters, R.J., Blanckenhorn, W.U., Berger, D. Forecasting extinction risk of ectotherms under climate warming: an evolutionary perspective / R.J. Walters, W.U. Blanckenhorn, D. Berger // *Functional Ecology*. — 2012. — Vol. 26. — P. 1324—1338.

Walther, G.-R. Community and ecosystem responses to recent climate change / G.-R. Walther // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. — 2010. — Vol. 365. — P. 2019—2024.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. Ecological responses to recent climate change / G.-R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein // *Nature*. — 2002. — Vol. 416. — P. 389—395.

Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V.E., Reineking, B., Robinet, C., Semchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vilà, M., Vohland, K., Settele, J. Alien species in a warmer world: risks and opportunities / G.-R. Walther, A. Roques, P.E. Hulme, M.T. Sykes, P. Pyšek, I. Kühn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Dukát, H. Bugmann, B. Czúcz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarošík, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, J. Ott, V.E. Panov, B. Reineking, C. Robinet, V. Semchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vilà, K. Vohland, J. Settele // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2009. — Vol. 24, Issue 12. — P. 686—693.

Ward, N.L., Masters, G.J. Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores / N.L. Ward, G.J. Masters // *Global Change Biology*. — 2007. — Vol. 13, Issue 8. — P. 1605—1615.

Warren, L.O., Wallis, G. Biology of the spined soldier bug, *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) / L.O. Warren, G. Wallis // *Journal of the Georgia Entomological Society*. — 1971. — Vol. 6. — P. 109—116.

Warren, M.S. The conservation of British butterflies / M.S. Warren — In: R.L.H. Dennis (Ed.). *The ecology of butterflies in Britain*. — Oxford, UK : Oxford University Press, 1992. — P. 246—274.

Watanabe, M. Study of the life cycle of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha mista* / M. Watanabe // *Insectarium (Japan)*. — 1980. — Vol. 17. — P. 168—173.

Watanabe, M., Inaoka, T., Kosuge, Y., Kohama, T. Biology of house-invading stink bugs and some control trials against them in an elementary school in Hokkaido. 2. Preventive effect against invasion of stink bugs by soundproof window and application of concentrated insecticide to window frames / M. Watanabe, T. Inaoka, Y. Kosuge, T. Kohama // Japanese Journal of Sanitary Zoology. — 1995. — Vol. 46. — P. 349—353. (in Japanese)

Weber, D.C., Leskey, T.C., Walsh, G.C., Khrimian, A. Synergy of aggregation pheromone with methyl (E,E,Z)-2,4,6-decatrienoate in attraction of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) / D.C. Weber, T.C. Leskey, G.C. Walsh, A. Khrimian // Journal of Economic Entomology. — 2014. — Vol. 107. — P. 1061—1068.

Wermelinger, B., Wyniger, D., Forster, B. First records of an invasive bug in Europe: *Halyomorpha halys* Stål (Heteroptera: Pentatomidae), a new pest on woody ornamentals and fruit trees? / B. Wermelinger, D. Wyniger, B. Forster // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. — 2008. — Vol. 81. — P. 1—8.

Wernegreen, J.J. Genome evolution in bacterial endosymbionts of insects / J.J. Wernegreen // Nature Reviews Genetics. — 2002. — Vol. 3. — P. 850—861.

Wernegreen, J.J. Mutualism meltdown in insects: bacteria constrain thermal adaptation / J.J. Wernegreen // Current Opinion in Microbiology. — 2012. — Vol. 15. — P. 255—262.

Werner, D.J. Biologie, Ökologie und Verbreitung der Kugelwanze *Coptosoma scutellatum* (Heteroptera, Plataspidae) in Deutschland / D.J. Werner // Entomologie Heute. — 2005. — Vol.17. — P. 65—90.

Werner, D.J. Die amerikanische Koniferen-Samen-Wanze *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) als Neozoon in Europa und in Deutschland / D.J. Werner // Ausbreitung und Biologie, Entomologie Heute. — 2011. — Vol. 23. — P. 31—68.

Westwood, A.R., Blair, D. Effect of regional climate warming on the phenology of butterflies in boreal forests in Manitoba, Canada / A.R. Westwood, D. Blair // Environmental Entomology. — 2010. — Vol. 39, Issue 4. — P. 1122—1133.

Wheeler Jr., A.G. Biology of the plant bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, predators, opportunists / A.G. Wheeler Jr. — Ithaca, NY, USA : Cornell University Press, 2001. — xvi + 508 p.

Whitmarsh, R.D. Life-history notes on *Apateticus cynicus* and *maculiventris* / R.D. Whitmarsh // Journal of Economic Entomology. — 1916. — Vol. 9. — P. 51—53.

Whittaker, J.B., Tribe, N.P. Predicting numbers of an insect (*Neophilaenus lineatus*: Homoptera) in a changing climate / J.B. Whittaker, N.P. Tribe // *Journal of Animal Ecology*. — Vol. 67. — P. 987—991.

Wilde, G.E. Photoperiodism in relation to development and reproduction in the green stink bug / G.E. Wilde // *Journal of Economic Entomology*. — 1969. — Vol. 62. — P. 629—630.

Williams III, L., Coscarón, M.C., Dellapé, P.M., Roane, T.M. The shield-backed bug, *Pachycoris stallii*: description of immature stages, effect of maternal care on nymphs, and notes on life history / L. Williams III, M.C. Coscarón, P.M. Dellapé, T.M. Roane // *Journal of Insect Science*. — 2005. — Vol. 5. — P. 29.

Woiwod, I.P., Harrington, R. Flying in the face of change / I.P. Woiwod, R. Harrington — In: R.A. Leigh, A.E. Johnson (Eds). *Long term research in agricultural and ecological sciences*. — Wallingford, UK : CABI, 1994. — P. 321—342.

Xu, J., Fonseca, D.M., Hamilton, G.C., Hoelmer, K.A., Nielsen, A.L. Tracing the origin of US brown marmorated stink bugs, *Halyomorpha halys* / J. Xu, D.M. Fonseca, G.C. Hamilton, K.A. Hoelmer, A.L. Nielsen // *Biological Invasions*. — 2014. — Vol. 16. — P. 153—166.

Yamamura, K., Kiritani, K. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zone / K. Yamamura, K. Kiritani // *Applied Entomology and Zoology*. — 1998. — Vol. 33. — P. 289—298.

Yanagi, T., Hagihara, Y. Ecology of the brown marmorated stink bug / T. Yanagi, Y. Hagihara // *Shokubutsu Boeki [Plant Protection]*. — 1980. — Vol. 34. — P. 315—321. (in Japanese)

Yao, M. Development, number of annual generations, and the relationship of effective heat unit and to abundance of overwintered adults in the following year of the white-spotted spined bug, *Eysarcoris aeneus* (Scopoli) (Heteroptera: Pentatomidae) / M. Yao // *Japanese Journal of Applied Entomology*. — 2002. — Vol. 46. — P. 15—21. (in Japanese, with English summary)

Yathom, S. An outbreak of *Dolycoris baccarum* L. (Heteroptera: Pentatomidae) on sunflower in Israel / S. Yathom // *Israel Journal of Entomology*. — 1980. — Vol. 14. — P. 25—28.

Yokosuka, T. Biology and control of *Leptocorisa chinensis* causing pecky rice / T. Yokosuka // *Shokubutsu Boeki [Plant Protection]*. — 2001. — Vol. 55. — P. 455—458. (in Japanese)

Yom-Tov, Y., Geffen, E. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls / Y. Yom-Tov, E. Geffen // *Biological Reviews*. — 2011. — Vol. 86, Issue 2. — P. 531—541.

Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Wright, J., Thorne, C.J.R., du Feu, R. Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds / Y. Yom-Tov, S. Yom-Tov, J. Wright, C.J.P. Thorne, R. du Feu // *Oikos*. — 2006. — Vol. 112. — P. 91—101.

Yukawa, J., Kiritani, K. Polymorphism in the southern green stink bug / J. Yukawa, K. Kiritani // *Pacific Insects*. — 1965. — Vol. 7. — P. 639—642.

Yukawa, J., Ichinose, M., Kim, W., Uechi, N., Gyoutoku, N., Fujii, T. Lower development threshold temperatures and thermal constants for four species of *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae) in Japan and their larval developmental delay caused by heat stress / J. Yukawa, M. Ichinose, W. Kim, N. Uechi, N. Gyoutoku, T. Fujii // *Applied Entomology and Zoology*. — 2016. — Vol. 51, Issue 1. — p. 71—80.

Yukawa, J., Kiritani, K., Gyoutoku, N., Uechi, N., Yamaguchi, D., Kamitani, S. Distribution range shift of two allied species, *Nezara viridula* and *N. antennata* (Hemiptera: Pentatomidae), in Japan, possibly due to global warming / J. Yukawa, K. Kiritani, N. Gyoutoku, N. Uechi, D. Yamaguchi, S. Kamitani // *Applied Entomology and Zoology*. — 2007. — Vol. 42. — P. 205—215.

Yukawa, J., Kiritani, K., Kawasaki, T., Higashiura, Y., Sawamura, N., Nakada, K., Gyotoku, N., Tanaka, A., Kamitani, S., Matsuo, K., Yamauchi, S., Takematsu, Y. Northward range expansion by *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Shikoku and Chugoku Districts, Japan, possibly due to global warming / J. Yukawa, K. Kiritani, T. Kawasaki, Y. Higashiura, N. Sawamura, K. Nakada, N. Gyotoku, A. Tanaka, S. Kamitani, K. Matsuo, S. Yamauchi, Y. Takematsu // *Applied Entomology and Zoology*. — 2009. — Vol. 44, Issue 3. — P. 429—437.

Zachariassen, K.E. Physiology of cold tolerance in insects / K.E. Zachariassen // *Physiological Reviews*. — 1985. — Vol. 65. — P. 799—832.

Zeh, J.A., Bonilla, M.M., Su, E.J., Padua, M.V., Anderson, R.V., Kaur, D., Yang, D.-s., Zeh, D.W. Degrees of disruption: projected temperature increase has catastrophic consequences for reproduction in a tropical ectotherm / J.A. Zeh, M.M. Bonilla, E.J. Su, M.V. Padua, R.V. Anderson, D. Kaur, D.-s. Yang, D.W. Zeh // *Global Change Biology*. — 2012. — Vol. 18. — P. 1833—1842.

Zerbino, M.S., Altier, N.A., Panizzi, A.R. Effect of photoperiod and temperature on nymphal development and adult reproduction of *Piezodorus guildinii* (Westwood)

(Heteroptera: Pentatomidae) / M.S. Zerbino, N.A. Altier, A.R. Panizzi // Florida Entomologist. — 2013. — Vol. 96. — P. 572—582.

Zerbino, M.S., Altier, N.A., Panizzi, A.R. Phenological and physiological changes in adult *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) due to variation in photoperiod and temperature / M.S. Zerbino, N.A. Altier, A.R. Panizzi // Florida Entomologist. — 2014. — Vol. 97. — P. 734—743.

Zerbino, M.S., Altier, N.A., Panizzi, A.R. Seasonal occurrence of *Piezodorus guildinii* on different plants including morphological and physiological changes / M.S. Zerbino, N.A. Altier, A.R. Panizzi // Journal of Pest Science. — 2015. — Vol. 88. — P. 495—505.

Zhang, C.S., Yu, D.P. Occurrence and control of *Megacopta cribraria* (Fabricius) / C.S. Zhang, D.P. Yu // Chinese Countryside Well-off Technology. — 2005. — Vol. 1. — P. 35.

Zhang, Y., Hanula, J.L., Horn, S. The biology and preliminary host range of *Megacopta cribraria* (Heteroptera: Plataspidae) and its impact on kudzu growth / Y. Zhang, J.L. Hanula, S. Horn // Environmental Entomology. — 2012. — Vol. 41. — P. 40—50.

Zhu, G., Bu, W., Gao, Y., Liu, G. Potential geographic distribution of brown marmorated stink bug invasion (*Halyomorpha halys*) / G. Zhu, W. Bu, Y. Gao, G. Liu // PLoS ONE. — 2012. — Vol. 7, Issue 2 : e31246.

Zou, D., Wang, M., Zhang, L., Zhang, Y., Zhang, X., Chen, H. Taxonomic and bionomic notes on *Arma chinensis* (Fallou) (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae) / D. Zou, M. Wang, L. Zhang, Y. Zhang, X. Zhang, H. Chen // Zootaxa. — 2012. — Vol. 3382. — P. 41—52.

Список иллюстративного материала

Глава 1:

Рисунок 1.1. Изменение некоторых климатических показателей в XIX–XXI вв. — с. 24.

Рисунок 1.2. Смещение северных границ ареалов в группе из 329 распространённых в Великобритании видов беспозвоночных и позвоночных животных за период примерно 25 лет (по: Hickling et al., 2006; Thomas, 2010) — с. 29.

Рисунок 1.3. Влияние потепления климата на вольтинизм беспозвоночных животных (по: Yamamura, Kiritani, 1998) — с. 36.

Рисунок 1.4. Изменение величины критического фотопериода у комара *Wyeomyia smithii* между 1972 и 1996 г. (по: Bradshaw, Holzapfel, 2001) — с. 41.

Глава 2:

Рисунок 2.1. Основные экспериментальные объекты исследования — с. 49.

Рисунок 2.2. Экспериментальные термостатированные камеры и инкубаторы NK Systems, использованные в лабораторных исследованиях — с. 55.

Рисунок 2.3. Выращивание *Nezara viridula* в лабораторных экспериментах — с. 56.

Рисунок 2.4. Схема одного из экспериментов, использующих методику сквозного тестирования среды (по: Musolin et al., 2010) — с. 58.

Рисунок 2.5. Экспериментальная установка для исследования сезонного развития насекомых в квазиприродных условиях — с. 60.

Рисунок 2.6. Содержание имаго *Nezara viridula* в групповых контейнерах в квазиприродных условиях — с. 61.

Рисунок 2.7. Содержание имаго *Nezara viridula* в групповых контейнерах в квазиприродных условиях в эксперименте по изучению физиологических показателей во время зимовки — с. 63.

Рисунок 2.8. Полевые сборы имаго *Nezara viridula* при определении северной границы ареала вида в центральной Японии — с. 65.

Глава 3:

Рисунок 3.1. Схема последовательных этапов развития диапаузы (на примере видов с имагинальной диапаузой) (по: Košťál, 2006, с изменениями) — с. 72.

Рисунок 3.2. Фотопериодическая реакция индукции факультативной зимней имагинальной диапаузы у *Nezara viridula* при температуре 20 и 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2013a) — с. 80.

Рисунок 3.3. Влияние длины дня и температуры на преовипозиционный период у самок *Scotinophara lurida* (Тэсан, Корея, 37° с. ш.) (по: Cho et al., 2008) — с. 82.

Рисунок 3.4. Влияние длины дня на скорость изменения окраски у *Nezara viridula* при температуре 20 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (данные: Musolin, Numata, 2013a) — с. 83.

Рисунок 3.5. Влияние возраста диапаузирующих самок *Podisus maculiventris* на выживаемость при низких температурах (+8 °С; лабораторная культура из Миссури, США, 38° с. ш.) (по: Горышин и др., 1989) — с. 86.

Рисунок 3.6. Роль фотопериода и температуры при индукции зимней имагинальной диапаузы у *Andrallus spinidens* (Таканабе, Япония, 32° с. ш.) (по: Shintani et al., 2010) — с. 87.

Рисунок 3.7. Влияние постоянной температуры на фотопериодическую реакцию индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Podisus maculiventris* (лабораторная культура из Миссури, США, 38° с. ш.) (по: Горышин и др., 1988) — с. 89.

Рисунок 3.8. Роль фотопериода и температуры при индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Arma custos* (Белгородская обл., 50° с. ш.) (по: Волкович, Саулич, 1994; Саулич, Мусолин, 2007a) — с. 91.

Рисунок 3.9. Влияние корма (листья или семена) на индукцию зимней имагинальной диапаузы у *Eurydema rugosum* в квазиприродных условиях в Осаке, Япония (34,7° с. ш.) (по: Ikeda-Kikue, Numata, 2001) — с. 92.

Рисунок 3.10. Роль фотопериода и пищи (листья или семена) на индукцию зимней имагинальной диапаузы у самок *Eurydema rugosum* при температуре 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004) — с. 93.

Рисунок 3.11. Влияние фотопериода и корма (яйца и личинки разного возраста колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata*) на индукцию зимней имагинальной

диапаузы у самок *Perillus bioculatus* (Вапато, Вашингтон, США, 46,5° с. ш.) (по: Horton et al., 1998) — с. 94.

Рисунок 3.12. Состояние гонад у диапаузирующих (т. е. нерепродуктивных) и репродуктивно-активных (т.е. недиапаузирующих) имаго *Nezara viridula* — с. 96.

Рисунок 3.13. Динамика физиологических показателей во время зимовки в квазиприродных условиях у самок (слева) и самцов (справа) *Nezara viridula* в Киото (Япония, 35,0° с. ш.) (по: Takeda et al., 2010, с изменениями) — с. 97.

Рисунок 3.14. Влияние фотопериода на динамику окраски тела, диапаузу и постдиапаузную репродукцию самок *Nezara viridula* при температуре 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin et al., 2007) — с. 103.

Рисунок 3.15. Влияние фотопериода на преовипозиционный период у самок *Nezara viridula* при температуре 25 °С (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Musolin et al., 2007) — с. 104.

Рисунок 3.16. Отрождение личинок из яиц *Picromerus bidens* в течение 60 дней после откладки яиц при постоянной длине дня и температуре 25 °С (Московская область, 56° с. ш.) (по: Musolin, Saulich, 2000) — с. 105.

Рисунок 3.17. Динамика яйцекладки у самок *Podisus maculiventris* в различных фотопериодических режимах при температуре 23 °С (лабораторная культура из Миссури, США, 38° с. ш.) (по: Chloridis et al., 1997) — с. 109.

Рисунок 3.18. Выживаемость и яйцекладка у самок *Dybowskyia reticulata* при переносе из природных условий в альтернативные лабораторные условия при 25 °С в конце марта (Осака, Япония, 34,7° с. ш.) (по: Nakamura, Numata, 1997a; Numata, 2004) — с. 113.

Таблица 3.1. Различные типы и формы диапаузы у щитников (надсемейство Pentatomoidea) — с. 77.

Таблица 3.2. Чувствительные к длине дня стадии развития при фотопериодической индукции зимней диапаузы у щитников надсемейства Pentatomoidea — с. 84.

Таблица 3.3. Фотопериодическая реактивация диапаузирующих клопов (по: Горышин и др., 1989) — с. 109.

Глава 4:

Рисунок 4.1. Агрегация *Parastrachia japonensis* в Японии — с. 118.

Рисунок 4.2. Агрегация *Halyomorpha halys* — с. 120.

Рисунок 4.3. Генетически детерминированный полиморфизм по окраске имаго у *Nezara viridula* (по: Ohno, Alam, 1992) — с. 123.

Рисунок 4.4. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Piezodorus guildinii* (по: Zerbino et al., 2015) — с. 124.

Рисунок 4.5. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Brachynema germarii* — с. 125.

Рисунок 4.6. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Palomena prasina* — с. 125.

Рисунок 4.7. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Plautia stali* — с. 126.

Рисунок 4.8. Сезонный полифенизм по окраске личинок V возраста у *Halyomorpha halys* (по: Niva, Takeda, 2003) — с. 127.

Рисунок 4.9. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Nezara viridula* (по: Musolin, 2012) — с. 129.

Рисунок 4.10. Влияние фотопериода и температуры на окраску тела имаго *Nezara viridula* (по: Musolin, Numata, 2003a) — с. 130.

Рисунок 4.11. Физиологический статус и окраска имаго *Nezara viridula* на 60-й день после окрыления в околопороговых фотопериодических условиях L:D 12:12 и L:D 13:11 при температуре 25 °C (по: Musolin, Numata, 2003a) — с. 131.

Рисунок 4.12. Сезонные изменения окраски самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях в г. Осака, Япония (34,7° с. ш.) (по: Musolin, Numata, 2003b) — с. 133.

Рисунок 4.13. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Graphosoma lineatum* (по: Gamberale-Stille et al., 2010; Johansen et al., 2010) — с. 135.

Рисунок 4.14. Влияние фотопериода на окраску тела личинок V возраста и фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы *Plautia stali* при температуре 25 °C (по: Numata, Kobayashi, 1994) — с. 137.

Рисунок 4.15. Влияние фотопериода температуры на соотношение личинок двух цветковых форм у *Arma custos* (по: Волкович, Саулич, 1994) — с. 138.

Рисунок 4.16. Сезонный полифенизм по окраске имаго у *Sinopla perpunctatus* (по: Faúndez, Osorio, 2010) — с. 140.

Рисунок 4.17. Сезонный диморфизм по форме шипов на переднеспинке у имаго *Oebalus ypsilon* (по: Panizzi, 2015) — с. 141.

Рисунок 4.18. Фотопериодический контроль сезонного диморфизма по форме шипов на переднеспинке у имаго *Dichelops melacanthus* (по: Chocorosqui, Panizzi, 2003) — с. 142.

Рисунок 4.19. Фотопериодическая индукция эстивации у *Picromerus bidens*: преовипозиционный и последующий репродуктивный периоды у самок в лабораторных и природных условиях (по: Musolin, Saulich, 2000) — с. 144.

Рисунок 4.20. Отрождение личинок *Picromerus bidens* без воздействия холода в течение первых 60 дней после яйцекладки (по: Musolin, Saulich, 2000) — с. 145.

Рисунок 4.21. Забота о потомстве у *Urostylis westwoodii* (по: Kaiwa et al., 2014) — с. 148.

Глава 5:

Рисунок 5.1. Находки имаго *Picromerus bidens* в природе в Великобритании (правая ось ординат и столбцы; $n > 300$; по: Leston, 1955) и ранние находки имаго в разных регионах России (по материалам коллекции ЗИН; левая ось ординат и точки) (по: Саулич, Мусолин, 2014) — с. 158.

Рисунок 5.2. Схема сезонного развития *Picromerus bidens* в Белгородской области (по: Саулич, Мусолин, 2014) — с. 159.

Рисунок 5.3. Фотопериодическая индукция летней диапаузы у самок *Picromerus bidens* (по: Musolin, Saulich, 2000) — с. 160.

Рисунок 5.4. Сезонное развитие *Coptosoma scutellatum* в Богемии (Чехия) и *Coptosoma mucronatum* на юге Словакии (по: Davidová-Vilimová, Štys, 1982) — с. 162.

Рисунок 5.5. Сезонное развитие *Pentatoma rufipes* на юго-востоке Англии (по: Hawkins, 2003) — с. 164.

Рисунок 5.6. Сезонное развитие *Palomena prasina* в лесостепной зоне (по: Саулич, Мусолин, 2014) — с. 166.

Рисунок 5.7. Фотопериодическая реакция индукции зимней имагинальной диапаузы у *Arma custos* в Белгородской области, 50° с.ш. (по: Волкович, Саулич, 1994) — с. 169.

Рисунок 5.8. Индукция зимней имагинальной диапаузы у *Graphosoma lineatum* в квазиприродных условиях в Белгородской области, 50° с.ш. (по: Musolin, Saulich, 2001) — с. 172.

Рисунок 5.9. Фотопериодическая реакция *Graphosoma rubrolineatum* при температуре 25 °С (по: Nakamura, Numata, 1999) — с. 173.

Рисунок 5.10. Влияние фотопериода на созревание самок *Piezodorus hybneri* при температуре 25 °С (Кумамото, Япония, 32,9° с.ш.) (по: Higuchi, 1994) — с. 176.

Рисунок 5.11. Схема сезонного развития *Piezodorus hybneri* на юго-западе Японии (Кумамото, 32,9° с.ш.), построенная на основании установленных температурных параметров развития (по: Higuchi, 1994) — с. 177.

Рисунок 5.12. Географическая изменчивость фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы *Dolycoris baccarum* при температуре 28 °С (по: Перепелица, 1971) — с. 179.

Рисунок 5.13. Географическая изменчивость фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы у *Dolycoris baccarum* при температуре 25 °С (по: Nakamura, Numata, 2006) — с. 180.

Рисунок 5.14. Влияние температуры на индукцию зимней имагинальной диапаузы в длиннодневных и короткодневных условиях у *Dolycoris baccarum* из двух популяций: г. Осака и с о. Хоккайдо (по: Nakamura, Numata, 2006) — с. 181.

Рисунок 5.15. Фотопериодические реакции индукции зимней имагинальной диапаузы при температуре 25 °С у двух видов рода остроголовых щитников *Aelia* на севере Казахстана (Кустанайская область, 53,0° с.ш.) (по: Буров, 1962) — с. 182.

Рисунок 5.16. Сезонное развитие *Nezara viridula* и *N. antennata* в центральной Японии (по: Kiritani et al., 1963) — с. 186.

Рисунок 5.17. Две фотопериодические реакции индукции диапаузы у *Poecilocoris lewisi* (Осака, Япония, 34,7° с.ш.) (по: Tanaka et al., 2002) — с. 187.

Рисунок 5.18. Сезонное развитие *Poecilocoris lewisi* в Осаке, Япония (34,7° с.ш.) (по: Tanaka et al., 2002) — с. 188.

Рисунок 5.19. Сезонное развитие самок *Nezara viridula* в шести сериях квазиприродного эксперимента в г. Осака, Япония (34,7° с.ш.) (по: Musolin, Numata, 2003b) — с. 191—192.

Рисунок 5.20. Фотопериодические реакции индукции диапаузы нескольких питающихся семенами видов полужесткокрылых в г. Осака и ближайших регионах (Япония) при температуре 25 °С (по: Musolin, 2007, 2012) — с. 193.

Рисунок 5.21. Фотопериодические реакции индукции зимней имагинальной диапаузы при температуре 25 °С у самок *Halyomorpha halys* (Нагано, Япония, 36,6° с.ш.) (Yanagi, Hagihara, 1980) — с. 195.

Рисунок 5.22. Индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Halyomorpha halys* в квазиприродных условиях в Нагано, Япония (36,6° с.ш.) (по: Yanagi, Hagihara, 1980) — с. 196.

Рисунок 5.23. Сезонное развитие *Perillus bioculatus* (фенологические сроки) в экспериментах в квазиприродных условиях в 1964–1965 гг. на юго-западе Словакии (~45,0° с.ш.) (по: Jasič, 1975) — с. 199.

Рисунок 5.24. Влияние температуры на фотопериодическую реакцию индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Perillus bioculatus* (культура из провинции Онтарио, Канада, 45,0° с.ш.) (по: Волкович и др., 1990) — с. 200.

Рисунок 5.25. Филогения тибы Platinopini (по: Гапон, 2008 nomen nudum) — с. 207.

Рисунок 5.26. Филогения трибы Amyoteini (по: Гапон, 2008) — с. 208.

Глава 6:

Рисунок 6.1. Динамика общего количества зарегистрированных видов полужесткокрылых (Heteroptera) в фауне Нидерландов (по: Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б с изменениями) — с. 215.

Рисунок 6.2. Структура изменений фауны полужесткокрылых (Heteroptera) Нидерландов в 1980–2002 гг. (по: Aukema, 2003; Musolin, 2007) — с. 215.

Рисунок 6.3. Изменение фотопериодической реакции индукции зимней имагинальной диапаузы у самок *Aquarius paludum* с 1991 по 2002 г. при постоянной длине дня (указана по горизонтальной оси) и температуре 20 °С в г. Кочи (Япония, 33,0° с.ш.) (по: Harada et al., 2005) — с. 220.

Рисунок 6.4. Сезонные изменения ширины пронотума самок *Orius albidipennis* в Израиле в 1980-е гг. и в 2009–2010 гг. (по: Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013) — с. 221.

Рисунок 6.5. Влияние температуры на массовость нашествия *Arocatus melanocephalus* в городские постройки в г. Модена (Италия, 44,6° с.ш.) (по: Maistrello et al., 2006) — с. 222.

Рисунок 6.6. Исторические изменения относительной встречаемости видов рода *Orius* в Израиле в 1980–2010 гг. (по: Schuldiner-Harpaz, Coll, 2013) — с. 223.

Таблица 6.1. Ожидаемые реакции насекомых в условиях дальнейшего потепления климата (по: Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б) — с. 226.

Глава 7:

Рисунок 7.1. *Nezara antennata* (слева) и *Nezara viridula* (справа) (по: Ohno, Nakamura, 2007) — с. 228.

Рисунок 7.2. Абрис современных ареалов *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в Японии (по: Tougou et al., 2009) — с. 229.

Рисунок 7.3. Состав смешанных популяций *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии (по: Musolin, 2007) — с. 230.

Рисунок 7.4. Сезонный цикл *Nezara viridula* в центральной Японии — с. 231.

Рисунок 7.5. Распространение и относительная встречаемость *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии в 1961—1962 гг. и в Осаке в 1999—2000 гг. (по: Kiritani et al., 1963; Kiritani, 1971; Musolin, Numata, 2003b; Musolin, 2007) — с. 233.

Рисунок 7.6. Зимняя смертность имаго *Nezara viridula* в квазиприродных условиях (результаты нескольких экспериментов; по: Musolin, 2007) — с. 236.

Рисунок 7.7. Динамика температуры воздуха в Тадоно (Tadono) (1950—1962 гг.; находился в пределах ареала *Nezara viridula* на момент проведения первого полевого исследования северной границы ареала в центральной Японии, проведённого в 1961—1962 гг.) и в Осаке (1950—2000 гг.) (данные из: Central Meteorological Observatory, 1950, 1953—1964, 1955, 1960, 1965; Japan Meteorological Agency, 1969; National Astronomical Observatory, 2001) (по: Musolin, 2007) — с. 237.

Рисунок 7.8. Распространение и относительная встречаемость *Nezara viridula* и *Nezara antennata* в центральной Японии в 1961—1962 гг. и в 1999—2007 гг. (по: Tougou et al., 2009; Мусолин, Саулич, 2014б) — с. 240.

Рисунок 7.9. Среднемесячная температура за период с октября по март в 1960—1969 гг. (сплошная линия) и в 1998—2007 гг. (пунктир) в столицах шести префектур в центральной Японии (за исключением Отсу, для которого вместо данных за 1960—1969 гг. приведены данные за 1978—1987 гг. (по: Tougou et al., 2009; данные из: Japan Meteorological Agency, 2007) — с. 242.

Рисунок 7.10. Характеристика температурных условий за период январь—февраль в столицах шести префектур центральной Японии (по: Tougou et al., 2009) — с. 243.

Рисунок 7.11. Температурные условия в центральной Японии в 2003—2007 гг. (по: Tougou et al., 2009) — с. 245.

Рисунок 7.12. Сезонная динамика изменения окраски имаго *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Takeda et al., 2010) — с. 252.

Рисунок 7.13. Поведение имаго *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Takeda et al., 2010) — с. 254.

Рисунок 7.14. Динамика физиологических показателей самок *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Takeda et al., 2010) — с. 255.

Рисунок 7.15. Динамика физиологических показателей самцов *Nezara viridula* в течение периода зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Takeda et al., 2010) — с. 256.

Рисунок 7.16. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °C) на выживаемость имаго *Nezara viridula* в течение зимы и весной (по: Takeda et al., 2010) — с. 258.

Рисунок 7.17. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °C) на спаривание и яйцекладку *Nezara viridula* (по: Takeda et al., 2010) — с. 259.

Рисунок 7.18. Влияние условий имитации потепления (+2,5 °C) на репродуктивные показатели и продолжительность жизни самок *Nezara viridula* (по: Takeda et al., 2010) — с. 260.

Рисунок 7.19. Сезонное развитие летних и осенних серий эксперимента с *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010) — с. 264—265.

Рисунок 7.20. 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) — с. 267.

Рисунок 7.21. Влияние температуры на скорость роста личинок самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) (по: Musolin et al., 2010) — с. 268.

Рисунок 7.22. Имагинальная линька и внешний вид имаго в серии от 1 августа в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) (по: Musolin et al., 2010) — с. 269.

Рисунок 7.23. Средние длина тела и ширина пронотума самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями) — с. 270.

Рисунок 7.24. Влияние окраски нерепродуктивных самок *Nezara viridula* 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) — с. 272.

Рисунок 7.25. Окраска самок *Nezara viridula* перед зимовкой (1 декабря) и вероятность их выживания до репродукции в следующем году в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото — с. 274.

Рисунок 7.26. Влияние размера (длины) тела нерепродуктивных самок *Nezara viridula* 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) — с. 275.

Рисунок 7.27. Прекопуляционный и преовипозиционный периоды до и после зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями) — с. 277.

Рисунок 7.28. Плодовитость самок *Nezara viridula* до и после зимовки в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010, с дополнениями) — с. 278.

Рисунок 7.29. Продолжительность жизни самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях и в условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) в Киото (по: Musolin et al., 2010) — с. 279.

Рисунок 7.30. Сезонное развитие самок *Nezara viridula* в квазиприродных условиях в Осаке (по: Musolin, Numata, 2004) — с. 285.

Рисунок 7.31. Средний отдел пищеварительного тракта самки *Nezara viridula* (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 289.

Рисунок 7.32. Влияние стерилизации поверхности яйцекладок *Nezara viridula* на выживаемость личинок (по: Tada et al., 2011) — с. 289.

Рисунок 7.33. Филогенетическое размещение кишечных симбиотических бактерий на основе анализа последовательности гена 16S rRNA *Nezara viridula* (по: Tada et al., 2011) — с. 290.

Рисунок 7.34. Схема эксперимента по исследованию влияния имитации потепления климата (+2,5 °C) на кишечных симбиотических бактерий *Nezara viridula* в Киото (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 291.

Рисунок 7.35. Показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C) (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 293.

Рисунок 7.36. Внешний вид самок и самцов *Nezara viridula*, выросших в квазиприродных условиях и условиях имитации потепления климата (+2,5 °C; серия 5 августа) (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 294.

Рисунок 7.37. Показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий при выращивании при постоянных температурах (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 296.

Рисунок 7.38. Внешний вид самок и самцов *Nezara viridula*, выращенных при постоянных температурах (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 237.

Рисунок 7.39. Влияние низкой дозы антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина) на показатели развития *Nezara viridula* и её кишечных симбиотических бактерий (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 299.

Рисунок 7.40. Внешний вид самок и самцов *Nezara viridula*, выращенных в оптимальных условиях и при применении низкой дозы антибиотика (0,001 мг/мл рифампицина) (по: Kikuchi et al., 2016) — с. 300.

Таблица 7.1. Общая линейная модель, отражающая зависимость встречаемости *Nezara viridula* от температурных условий зимовки — с. 246.

Таблица 7.2. Зимняя смертность имаго *Nezara viridula* при содержании в квазиприродных условиях (по материалам экспериментов в Осаке и Киото в разные годы) — с. 248.

Таблица 7.3. Потенциальные эффекты потепления климата на фенологию и параметры жизненного цикла *Nezara viridula* в разные сезоны (по: Musolin et al., 2010) — с. 281.

**Характеристика диапаузы и сопутствующих сезонных адаптаций, обеспечивающих синхронизацию сезонного развития с экологическими условиями у щитников надсемейства Pentatomoidea¹
(по: Саулич, Мусолин, 2012; Musolin, Saulich, 2017, с изменениями)**

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Семейство древесных щитников ACANTHOSOMATIDAE				
Подсемейство Acanthosomatinae				
<i>Acanthosoma denticaudum</i> Jakovlev (= <i>A. denticauda japonica</i> Jensen-Haarup)	Облигатная	–	Имагинальная	Hori et al., 1993
<i>Acanthosoma haemorrhoidale angulatum</i> Jakovlev	Облигатная	–	Имагинальная	Hori et al., 1993
<i>Elasmotherus atricornis</i> (Van Duzee)	Облигатная	–	Имагинальная	Jones, McPherson, 1980; Carter, Hoebeke, 2003
<i>Elasmucha grisea grisea</i> (L.)	Факультативная	–	Имагинальная	Melber et al., 1981; Ogorzałek, Trochimczuk, 2009
<i>Elasmucha lateralis</i> (Say)	Факультативная	–	Имагинальная	Jones, McPherson, 1980

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Семейство земляных щитников CYDNIDAE				
Подсемейство Cydninae				
<i>Cydnus aterrimus</i> (Forster)	Факультативная	–	Имагинальная	Пучков, 1961
Подсемейство Sehirinae				
<i>Adomerus biguttatus</i> (L.)	Облигатная	–	Имагинальная	Пучков, 1961
<i>Sehirus cinctus cinctus</i> (Palisot de Beauvois)	Облигатная	–	Имагинальная	Sites, McPherson, 1982
<i>Sehirus luctuosus</i> Mulsant & Rey	Облигатная	–	Имагинальная	Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961
<i>Tritomegas bicolor</i> (L.)	Факультативная (?)	–	Имагинальная	Southwood, Leston, 1959 (два поколения); Пучков, 1961 (одно поколение)
Подсемейство Amnestinae				
<i>Amnestus pusillus</i> Uhler	Облигатная	–	Имагинальная	Froeschner, 1941

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Семейство PARASTRACHIIDAE				
<i>Parastrachia japonensis</i> (Scott)	Облигатная	–	Имагинальная	Schaefer, 1985; Filippi et al., 2000a,b; Tachikawa, Tojo et al., 2005a,b
Семейство настоящих щитников PENTATOMIDAE				
Подсемейство Podopinae				
Триба Graphosomatini				
<i>Graphosoma lineatum</i> (L.)	Факультативная	ФП, Т, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	Мусолин, Саулич, 1996; Nakamura et al., 1996; Musolin, Saulich, 2001; Tullberg et al., 2008; Gamberale-Stille et al., 2010; Johansen et al., 2010
<i>Graphosoma rubrolineatum</i> (Westwood)	Факультативная	Север: ФП, Т; Юг: ФП, Пища	Имагинальная	Nakamura, Numata, 1999

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Триба Scotinopharini				
<i>Scotinophara lurida</i> (Burmeister)	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Fernando, 1960; Lee et al., 2001; Cho et al., 2007, 2008
<i>Dybowskyia reticulata</i> (Dallas)	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Nakamura, Numata, 1997a, 1998; Numata, 2004
Подсемейство Asopinae				
Триба Amyoteini				
<i>Apocilus</i> (= <i>Apateticus</i>) <i>cynicus</i> (Say)	Облигатная	–	Эмбриональная	Whitmarsh, 1916; Jones, Coppel, 1963; Javahery, 1994
<i>Arma custos</i> (F.)	Факультативная	ФП, Т, ФП контроль окраски личинок	Имагинальная	Волкович, Саулич, 1994
<i>Euthyrhynchus floridanus</i> (L.)	Факультативная	–	Имагинальная	Ables, 1975; Oetting, Yonke, 1975; Mead, 1976
<i>Podisus maculiventris</i> (Say)	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Горышин и др., 1988a, Волкович и др., 1991b

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Триба Jallini				
<i>Perillus bioculatus</i> F.	Факультативная	ФП, Т, Пища	Имагинальная	Jasič, 1967, 1975; Шагов, 1977; Ижевский, Зискинд, 1981; Волкович и др., 1991а; Horton et al., 1998
<i>Zicrona caerulea</i> (L.)	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	McPherson, 1982, Musolin, Saulich, 2017
Триба Platinopini				
<i>Andrallus spinidens</i> (F.)	Факультативная	Т	Имагинальная	Shintani et al., 2010
<i>Picromerus bidens</i> (L.)	Облигатная (зимняя)	–	Эмбриональная	Leston, 1955; Larivière, Laroche, 1989; Мусолин, 1996; Musolin, Saulich, 2000
	Факультативная (летняя)	ФП	Имагинальная	
Подсемейство Pentatominae				
Триба Aeliini				
<i>Aelia acuminata</i> (L.)	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Нонёк, 1969; Hodek, 1971а, 1977

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Aelia fieberi</i> Scott	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Nakamura, Numata, 1995, 1997b
<i>Aelia rostrata</i> Boheman	Факультативная (зимняя) Облигатная (летняя)	– –	Имагинальная Имагинальная	Dikyar, 1981; Cakmak et al., 2008
<i>Aelia sibirica</i> Reuter	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Буров, 1962
Триба Antestiini				
<i>Plautia stali</i> Scott	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски личинок и имаго	Имагинальная	Kotaki, Yagi, 1987; Numata, Kobayashi, 1994; Kotaki, 1998a,b
Триба Carporini				
<i>Dichelops melacanthus</i> (Dallas)	Факультативная	ФП, ФП контроль скорости роста личинок и окраски имаго	Имагинальная	Chocorosqui, Panizzi, 2003

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Dolycoris baccarum</i> (L.)	Факультативная	ФП, ФП контроль скорости роста личинок	Имагинальная	Перепелица, 1971; Conradi-Larsen, Sømme, 1973; Hodková et al., 1989; Hodek, Hodková, 1993; Nakamura, 2003
<i>Palomena angulosa</i> (Motschulsky)	Облигатная	ФП контроль скорости роста личинок	Имагинальная	Hori, 1986; Hori, Kimura, 1993
<i>Palomena prasina</i> (L.)	Облигатная	ФП контроль скорости роста личинок, сезонные изменения окраски имаго	Имагинальная	Southwood, Leston, 1959; Саулич, Мусолин, 1996, 2007a
Триба Eysarcorini				
<i>Carbula humerigera</i> (Uhler)	Факультативная (зимняя)	ФП, ФП контроль скорости роста личинок	Личиночная (II–V личиночные возрасты)	Kiritani, 1985a,b
	Факультативная (летняя)	ФП	Имагинальная	
<i>Eysarcoris aeneus</i> (Scopoli)	Факультативная	ФП	Имагинальная	Yao, 2002

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Eysarcoris lewisi</i> (Distant)	Факультативная	ФП, ФП контроль скорости роста личинок	Имагинальная	Hori, Inamura, 1991; Hori, Kimura, 1993
<i>Eysarcoris ventralis</i> (Westwood)	Факультативная	ФП	Имагинальная (самки)	Noda, Ishii, 1981; Nakazawa, Hayashi, 1983
Триба Menidini				
<i>Menida disjecta</i> (Uhler) (= <i>M. scotti</i> Puton)	Облигатная	–	Имагинальная	Koshiyama et al., 1993, 1994, 1997
Триба Pentatomini				
<i>Chinavia hilaris</i> (Say) (= <i>Acrosternum hilare</i> (Say))	Факультативная	ФП, Т	Имагинальная	Wilde, 1969; Javahery, 1990; McPherson, Tecic, 1997
<i>Euschistus conspersus</i> Uhler	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	Toscano, Stern, 1980; Cullen, Zalom, 2000, 2006
<i>Euschistus heros</i> F.	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	Panizzi, Niva, 1994; Mourao, Panizzi, 2000, 2002

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Euschistus ictericus</i> (L.)	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	McPherson, 1984
<i>Euschistus servus</i> (Say)	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	McPherson, 1982; Borges et al., 2001
<i>Euschistus tristigmus tristigmus</i> (Say)	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	McPherson, 1974, 1975a,b, 1979, 1982
<i>Nezara antennata</i> Scott	Факультативная (зимняя)	ФП, ФП контроль окраски имаго (зимой)	Имагинальная	Noda, 1984; Musolin, Saulich, 2017
	Факультативная (летняя)	ФП, нет изменения окраски имаго (летом)	Имагинальная	

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Nezara viridula</i> (L.)	Факультативная	ФП, ФП контроль скорости роста личинок и окраски имаго	Имагинальная	Ali, Ewiess, 1977; Musolin, Numata, 2003a,b; Musolin et al., 2007; Musolin, 2012
<i>Oebalus poecilus</i> (Dallas)	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	Albuquerque, 1993, Greve et al., 2003; Santos et al., 2003
<i>Oebalus pugnax pugnax</i> (F.)	Факультативная	–	Имагинальная	McPherson, Mohlenbrock, 1976; McPherson, 1982;
<i>Oebalus ypsilon</i> (De Geer)	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	Vecchio et al., 1994
<i>Pentatoma rufipes</i> (L.)	Облигатная	–	Личиночная (II–III личиночные возрасты)	Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961, Musolin, Saulich, 2017
<i>Thyanta calceata</i> (Say)	Факультативная	ФП, ФП контроль окраски имаго	Имагинальная	Oetting, Yonke, 1971; McPherson, 1977, 1978, 1982

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Триба Piezodorini				
<i>Piezodorus guildinii</i> (Westwood)	Факультативная	ФП	Имагинальная	Zerbino et al., 2013, 2014, 2015
<i>Piezodorus hybneri</i> (Gmelin)	Факультативная	ФП	Имагинальная	Higuchi, 1994; Endo et al., 2007
Триба Strachiini				
<i>Bagrada hilaris</i> (Burmeister) (= <i>B. cruciferarum</i> Kirkaldy)	Гомодинамное развитие (т.е. без периода сезонного покоя), по крайней мере на юге			Singh, Malik, 1993; Panizzi, 1997; Siddiqui, 2000; Taylor et al., 2015
<i>Murgantia histrionica</i> (Hahn)	Гомодинамное развитие (т.е. без периода сезонного покоя), по крайней мере на юге			Sullivan, Brett, 1974; McPherson, McPherson, 2000; Taylor et al., 2015; DiMeglio et al., 2016
<i>Trochiscocoris hemipterus</i> (Jakovlev)	Факультативная	–	Эмбриональная	Акрамовская, 1959; Asanova, Kerzhner, 1969
Триба Eurydemini				
<i>Eurydema oleracea</i> (L.)	Факультативная	ФП	Имагинальная	Фасулати, 1979
<i>Eurydema rugosa</i> (= <i>E. rugosum</i>) Motschulsky	Факультативная	ФП, Пища	Имагинальная	Numata, Yamamoto, 1990; Ikeda-Kikue, Numata, 1994, 2001

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Триба Rhynchorini				
<i>Biprorulus bibax</i> Breddin	Факультативная	ФП	Имагинальная	James, 1990a,b, 1991, 1993
Триба Сарраеини				
<i>Halyomorpha halys</i> (Stål) (= <i>Dalpada brevis</i> Walker)	Факультативная	ФП, Т, ФП контроль скорости роста личинок и окраски имаго	Имагинальная	Watanabe, 1980; Niva, Takeda, 2002, 2003; Hoebeke, Carter, 2003; Toyama et al., 2006; Lee et al., 2013
Семейство полушаровидных щитников PLATASPIDAE				
<i>Coptosoma mucronatum</i> Seedenstücker	Облигатная	–	Личиночная (II–IV личиночные возрасты)	Davidová-Vilímová, Štys, 1982
<i>Coptosoma scutellatum</i> (Geoffroy)	Облигатная	–	Личиночная (II–IV личиночные возрасты)	Davidová-Vilímová, 2006; Пучков, 1961; Davidová- Vilímová, Štys, 1982; Saulich, Musolin, 1996; Werner, 2005

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Megacopta cribraria</i> (F.)	Факультативная	–	Имагинальная	Zhang, Yu, 2005; Chen et al., 2009; Eger et al., 2010; Zhang et al., 2012; Gardner et al., 2013; Hosokawa et al., 2014
<i>Megacopta punctatissima</i> (Montandon)	Факультативная	–	Имагинальная	Tayutivutikul, Yano, 1990; Tayutivutikul, Kusigemati, 1992
Семейство щитников-черепашек SCUTELLERIDAE				
Подсемейство Eurygastrinae				
<i>Eurygaster integriceps</i> Puton	Облигатная	–	Имагинальная	Brown, 1962; Викторов, 1967; Шиняева, 1980; Javahery, 1995
Подсемейство Scutellerinae				
<i>Chrysocoris purpureus</i> (Westwood)	Факультативная (летняя)	T, В/О (?)	Имагинальная	Roychoudhury, 1998, 1999

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Poecilocoris lewisi</i> (Distant)	Факультативная (зимняя)	ФП	Личиночная (V личиночный возраст)	Tomokuni et al., 1993; Tanaka et al., 2002
	Факультативная (летняя)	ФП	Имагинальная	
Подсемейство Odontotarsinae				
<i>Phimodera flori</i> Fieber	Облигатная	–	Имагинальная	Davidová-Vilímová, Král, 2003
<i>Phimodera humeralis</i> (Dalman) (= <i>Podops nodicollis</i> Burmeister)	Облигатная	–	Имагинальная	Пучков, 1961
Подсемейство Pachycorinae				
<i>Pachycoris klugii</i> Burmeister	Факультативная	–	Имагинальная	Peredo, 2002
<i>Pachycoris stallii</i> Uhler	Факультативная	–	Имагинальная	Williams et al., 2005
<i>Tetyra bipunctata</i> (Herrich-Schäffer)	Облигатная	–	Имагинальная	Gilbert et al., 1967; McPherson, 1982
Подсемейство Odontoscelinae				
<i>Odontoscelis dorsalis</i> (F.)	Облигатная	–	Личиночная (III–IV личиночные возрасты)	Пучков, 1961

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Odontoscelis fuliginosa</i> (L.)	Облигатная	–	Личиночная (III–IV личиночные возрасты)	Пучков, 1961
<i>Odontoscelis lineola</i> Rambur	Облигатная	–	Личиночная (III–IV личиночные возрасты)	Пучков, 1961; Hawkins, 2003
Семейство TESSARATOMIDAE				
Подсемейство Natalicolinae				
<i>Encosternum delegorguei</i> Spinola	Облигатная	–	Имагинальная	Dzerefos et al., 2009

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
Подсемейство Oncomerinae				
<i>Musgraveia sulciventris</i> (Stål)	Облигатная (зимняя)	–	Личиночная (II личиночный возраст)	Hely, 1964; McDonald, 1969; Cant et al., 1996
	Факультативная (летняя)	Пища	Имагинальная	
Семейство THAUMASTOCORIDAE				
Подсемейство Xylastodorinae				
<i>Discocoris drakei</i> Slater & Ashlock	Факультативная	–	Имагинальная	Couturier et al., 2002
Семейство THYREOCORIDAE				
Подсемейство Thyreocorinae (= Corimelaenidae)				
<i>Corimelaena lateralis lateralis</i> (F.)	Облигатная	–	Имагинальная	McPherson, 1972
<i>Corimelaena obscura</i> McPherson & Sailer	Облигатная	–	Имагинальная	Bundy, McPherson, 1997

Вид	Форма диапаузы ²	Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации ³	Тип диапаузы	Ссылки
<i>Galgupha ovalis</i> Hussey	Облигатная	–	Имагинальная	Biehler, McPherson, 1982
<i>Thyreocoris scarabaeoides</i> (L.)	Облигатная	–	Имагинальная	Пучков, 1961
Семейство UROSTYLIDIDAE				
<i>Urostylis westwoodii</i> Scott	Облигатная (?)	?	Эмбриональная	Kaiwa et al., 2014
<i>Urostylis annulicornis</i> Scott	Облигатная (?)	?	Эмбриональная	Kaiwa et al., 2014

¹ Для каждого семейства приведены только несколько примеров, преимущественно исследованных экспериментально видов. На подсемейства и трибы разделены только те семейства, для которых приведено по несколько примеров. В пределах таксона виды перечислены в алфавитном порядке.

² Формы диапаузы: факультативная и облигатная (см. Главу 3, раздел. 3.2.3). Если иное не указано, то диапауза — зимняя.

³ Факторы, индуцирующие диапаузу и прочие сезонные адаптации: ФП — фотопериод (длина дня), Т — температура, Пища — пища (состав, качество, доступность), В/О — влажность и осадки; прочерк («–») означает «неприменимо» для случаев облигатной диапаузы и «неизвестно» — для случаев факультативной диапаузы.

Приложение 2

**Распространение и относительная встречаемость *Nezara antennata* и *Nezara viridula* в центральной Японии:
результаты полевого обследования 2006—2007 гг. (по: Tougou et al., 2009)***

Места сбора (административные единицы)**	Географические координаты	Даты сбора	Количество <i>N. antennata</i>			Количество <i>N. viridula</i>			Доля <i>N. viridula</i> (%)
			самки	самцы	всего	самки	самцы	всего	
Префектура Киото (столица — Кито) [Kyoto Prefecture (Kyoto)]									
Iwakura Hataeda, Sakyo ward, Kyoto city	35,06° с. ш.; 135,78° в. д.	28 июля 2006	7	6	13	0	0	0	0,0
Kamitakano Ishida town, Sakyo ward, Kyoto city	35,06° с. ш.; 135,79° в. д.	28 июля 2006	0	1	1	0	0	0	0,0
Matsugasaki Hinoe town, Sakyo ward, Kyoto city	35,05° с. ш.; 135,79° в. д.	31 мая 2007	4	0	4	0	0	0	0,0
Kitashirakawa Oiwake town, Sakyo ward, Kyoto city	35,03° с. ш.; 135,79° в. д.	26 июля — 31 авг. 2006	61	84	145	0	0	0	0,0
Katsura Ohnawa town, Nishikyo ward, Kyoto city	34,99° с. ш.; 135,71° в. д.	8 окт. 2006	3	8	11	0	0	0	0,0
Hazukashi Hurukawa town, Fushimi ward, Kyoto city	34,92° с. ш.; 135,72° в. д.	11 июля и 26 сент. 2006	1	1	2	0	0	0	0,0
Kugai town, Nagaokakyo city	34,91° с. ш.; 135,70° в. д.	12 окт. 2006	14	14	28	0	0	0	0,0

Места сбора (административные единицы)**	Географические координаты	Даты сбора	Количество <i>N. antennata</i>			Количество <i>N. viridula</i>			Доля <i>N. viridula</i> (%)
			самки	самцы	всего	самки	самцы	всего	
Yawata Komatsu, Yawata city	34,86° с. ш.; 135,71° в. д.	11 июля 2006	6	7	13	0	0	0	0,0
Neda, Ujitawara town, Tsuzuki county	34,85° с. ш.; 135,86° в. д.	26 сент. 2006	8	14	22	0	0	0	0,0
Kannondo, Joyo city	34,83° с. ш.; 135,80° в. д.	4 июля 2006	13	13	26	0	0	0	0,0
Ichinobe, Joyo city	34,82° с. ш.; 135,81° в. д.	26 сент. 2006	34	24	58	0	0	0	0,0
Tanabe Minamida, Kyotanabe city	34,81° с. ш.; 135,78° в. д.	11 июля 2006	3	4	7	0	0	0	0,0
Daiji Shimokoma, Seika town, Soraku county	34,77° с. ш.; 135,79° в. д.	20 июня и 4 июля 2006	10	23	33	0	0	0	0,0
Префектура Шига (столица — Отсу) [Shiga Prefecture (Otsu)]									
Sakurano town, Otsu city	35,02° с. ш.; 135,86° в. д.	19 окт. 2006	2	4	6	0	0	0	0,0
Daimondori, Otsu city	35,01° с. ш.; 135,86° в. д.	19 окт. 2006	2	0	2	0	0	0	0,0
Префектура Осака (столица — Осака) [Osaka Prefecture (Osaka)]									
Nariaihigashi town, Takatsuki city	34,87° с. ш.; 135,63° в. д.	1 авг. 2006	2	4	6	0	1	1	14,3

Места сбора (административные единицы)**	Географические координаты	Даты сбора	Количество <i>N. antennata</i>			Количество <i>N. viridula</i>			Доля <i>N. viridula</i> (%)
			самки	самцы	всего	самки	самцы	всего	
Makami town, Takatsuki city	34,86° с. ш.; 135,61° в. д.	25 окт. 2006	7	1	8	0	0	0	0,0
Aki town, Ibaraki city	34,85° с. ш.; 135,57° в. д.	1 авг. 2006; 2 авг. 2007	6	1	7	8	5	13	65,0
Ishimaru, Mino city	34,84° с. ш.; 135,50° в. д.	2 авг. 2007	0	1	1	29	25	54	98,2
Hujisakamotomachi, Hirakata city	34,82° с. ш.; 135,71° в. д.	18 июля 2007	0	1	1	0	0	0	0,0
Yamadaminami, Suita city	34,79° с. ш.; 135,54° в. д.	2 авг. 2007	0	1	1	0	0	0	0,0
Ikuno town, Katano city	34,79° с. ш.; 135,68° в. д.	1 авг. и 3 окт. 2006; 31 июля 2007	3	0	3	25	32	57	95,0
Kisaichi, Katano city	34,77° с. ш.; 135,69° в. д.	3 окт. 2006; 18 июля и 24 авг. 2007	18	23	41	4	3	7	14,6
Uzumasamidorigaoka, Neyagawa city	34,76° с. ш.; 135,64° в. д.	18 июля 2007	0	0	0	1	4	5	100,0
Terakawa, Daito city	34,71° с. ш.; 135,65° в. д.	27 июня 2007	2	4	6	3	5	8	57,1
Sugimoto town, Sumiyoshi ward, Osaka city ¹	34,61° с. ш.; 135,50° в. д.	19 июля 1999 — 3 авг. 2000	0	1	1	24	19	43	97,7

Места сбора (административные единицы)**	Географические координаты	Даты сбора	Количество <i>N. antennata</i>			Количество <i>N. viridula</i>			Доля <i>N. viridula</i> (%)
			самки	самцы	всего	самки	самцы	всего	
Onjikitamachi, Yao city	34,61° с. ш.; 135,63° в. д.	7 авг. 2007	0	0	0	50	39	89	100,0
Hamaderaminami town, Sakai city	34,53° с. ш.; 135,45° в. д.	6 июля 2006; 2 авг. 2007	0	0	0	149	146	295	100,0
Kotsumi, Kaizuka city ²	34,40° с. ш.; 135,40° в. д.	6 мая — 23 окт. 2003	—	—	—	—	—	62	—
Префектура Миэ (столица — Тсу) [Mie Prefecture (Tsu)]									
Nakanawa, Geino town, Age county	34,81° с. ш.; 136,42° в. д.	4 авг. 2007	4	7	11	0	0	0	0,0
Mukumoto, Geino town, Age county	34,81° с. ш.; 136,43° в. д.	4 авг. 2007	2	0	2	0	0	0	0,0
Ano town, Age county	34,76° с. ш.; 136,45° в. д.	4 авг. 2007	1	0	1	0	0	0	0,0
Kumozushimanuki town, Tsu city	34,65° с. ш.; 136,52° в. д.	4 авг. 2007	2	1	3	0	0	0	0,0
Ichishi town, Ichishi county	34,64° с. ш.; 136,42° в. д.	4 авг. 2007	5	2	7	0	0	0	0,0
Nishitoyohama town, Ise city	34,52° с. ш.; 136,70° в. д.	8 авг. 2007	1	3	4	0	0	0	0,0
Ohdai town, Taki county	34,41° с. ш.; 136,45° в. д.	8 авг. 2007	7	5	12	0	0	0	0,0

Места сбора (административные единицы)**	Географические координаты	Даты сбора	Количество <i>N. antennata</i>			Количество <i>N. viridula</i>			Доля <i>N. viridula</i> (%)
			самки	самцы	всего	самки	самцы	всего	
Taiki town, Watarai county	34,32° с. ш.; 136,42° в. д.	8 авг. 2007	1	2	3	0	0	0	0,0
Ohe, Nantou town, Watarai county	34,30° с. ш.; 136,60° в. д.	8 авг. 2007	1	2	3	6	8	14	82,4
Префектура Нара (столица — Нара) [Nara Prefecture (Nara)]									
Kitatawara town, Ikoma city	34,73° с. ш.; 135,71° в. д.	24 авг. 2007	0	1	1	0	0	0	0,0
Narazaka town, Nara city	34,70° с. ш.; 135,84° в. д.	9 сент. 2006	3	2	5	0	0	0	0,0
Sugawara town, Nara city	34,68° с. ш.; 135,78° в. д.	5 авг. 2006	7	8	15	0	0	0	0,0
Takamado town, Nara city	34,67° с. ш.; 135,85° в. д.	5 авг. 2006	7	8	15	0	0	0	0,0
Haginodai, Ikoma city	34,65° с. ш.; 135,72° в. д.	24 авг. 2007	2	3	5	0	0	0	0,0
Heguri town, Ikoma county	34,63° с. ш.; 135,70° в. д.	24 авг. 2007	5	11	16	0	0	0	0,0
Префектура Вакаяма (столица — Вакаяма) [Wakayama Prefecture (Wakayama)]									
Uchita town, Kinokawa city ³	34,27° с. ш.; 135,36° в. д.	25 сент. 2002	–	–	10	–	–	4	28,6

Места сбора (административные единицы)**	Географические координаты	Даты сбора	Количество <i>N. antennata</i>			Количество <i>N. viridula</i>			Доля <i>N. viridula</i> (%)
			самки	самцы	всего	самки	самцы	всего	
Kitawaki, Kinokawa city	34,27° с. ш.; 135,54° в. д.	19 авг. 2007	60	81	141	5	2	7	4,7
Takatsuka, Iwade city	34,26° с. ш.; 135,32° в. д.	19 авг. 2007	0	0	0	3	3	6	100,0
Inokuchi, Wakayama city	34,24° с. ш.; 135,25° в. д.	19 авг. 2007	0	0	0	4	0	4	100,0
Inokuchi, Kishikawa town, Kinokawa city	34,20° с. ш.; 135,32° в. д.	19 авг. 2007	1	4	5	4	3	7	58,3
Ayukawa, Tanabe city	33,73° с. ш.; 135,49° в. д.	29 июня 2006	0	0	0	10	15	25	100,0
Iwata, Kamitonda town, Nishimuro county	33,71° с. ш.; 135,44° в. д.	29 июня 2006	0	0	0	13	14	27	100,0
Ichinoze, Kamitonda town, Nishimuro county	33,71° с. ш.; 135,46° в. д.	29 июня 2006	0	0	0	16	15	31	100,0
Ikuma, Kamitonda town, Nishimuro county	33,69° с. ш.; 135,44° в. д.	29 июня 2006	0	0	0	6	5	11	100,0

* Три дополнительные точки сбора: ¹ данные из г. Осака (Musolin, Numata, 2003a; Musolin, 2007); ² данные из г. Каизука (Dr. H. Tanaka, personal communication; см. также: Yukawa et al., 2007); ³ данные из г. Кинокава (Dr. M. Morishita, personal communication; см. также: Yukawa et al., 2007).

** Наименования административных единиц приведены в официальной английской транскрипции.

Последовательность гена groEL кишечного симбионта *Nezara viridula*, размещенная в DNA Data Bank of Japan

Адрес: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore/AB979531>

Запись: Symbiont of *Nezara viridula* groEL gene for groEL protein, partial cds, clone: Osaka

GenBank: AB979531.1

[FASTA Graphics](#)

[Go to:](#)

LOCUS AB979531 1619 bp DNA linear BCT 02-SEP-2014

DEFINITION Symbiont of *Nezara viridula* groEL gene for groEL protein, partial
cds, clone: Osaka.

ACCESSION AB979531

VERSION AB979531.1 GI:675822145

KEYWORDS

SOURCE symbiont of *Nezara viridula*

ORGANISM [symbiont of *Nezara viridula*](#)

Bacteria; Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Enterobacteriales;
Enterobacteriaceae.

REFERENCE 1

AUTHORS Kikuchi,Y., Tada,A., Musolin,D.L., Hari,N., Hosokawa,T.,
Fujisaki,K. and Fukatsu,T.

TITLE Collapse of insect gut symbiosis under climate change

JOURNAL Unpublished

REFERENCE 2 (bases 1 to 1619)

AUTHORS Kikuchi,Y.

TITLE Direct Submission

JOURNAL Submitted (24-JUL-2014) Contact:Yoshitomo Kikuchi National
Institute of Advanced Industrial Science and Technology (AIST),
Bioproduction Research Institute; 2-17-2-1 Tsukisamu-higashi,
Toyohira-ku, Sapporo, Hokkaido 062-8517, Japan URL
:http://unit.aist.go.jp/bpri/bpri-env/index_e.html

FEATURES Location/Qualifiers

source 1..1619

/organism="symbiont of *Nezara viridula*"

/mol_type="genomic DNA"

/host="*Nezara viridula*"

/db_xref="taxon:[289180](#)"

/clone="Osaka"

/country="Japan: Osaka"

/collection_date="2008"

/note="midgut symbiont"

gene <1..>1619
 /gene="groEL"
CDS <1..>1619
 /gene="groEL"
 /codon_start=1
 /transl_table=11
 /product="groEL protein"
 /protein_id="BAP40676.1"
 /db_xref="GI:675822146"
 /translation="KFGNDARVKMLRGVNVLADAVKVTLGPKGRNVVLDKSF_{GAPAIT}
 KDGVSVAREIELEDKFENMGAQMVKEVASKANDAAGDGT_{TTTATVLAQSIVSEGLKSVA}
 AGMNPMDLKR_{GIDKAVVA}AVEQLKALS_{VPCSDSKAIAQVGTISANSDET}VGTLIAQAM
 EKVGKEGVITVEEGTGLQDEL_{DVVEGMQFDRGYLSPYFINRSENGVVELESPYILLAD}
 KKISNIREMLPVLEAVAKASKPL_{LLIAEDVEGEALATLVVNNMRGIVKVA}AVKAPGFG
 DRRKAMLQDIAILTGGT_{VI}SEEVGMELEKAVLEDLGQAKRVVINKD_{TTTTVIDGVGKES}
 AISGRITQIRQQIEEASSDYDKEKLQERVAKLAGGVA_{VLKVGAA}TEVEMKEKKARVED
 ALHSTRAAVEEGVVAGGGVALVRVAAKIANLKGDNEDQNVG_{IKVALRAMEAPLRQIVS}
 NTGEEPSVVANNVKN_{GDGNYGYNAQTEEYGNMIDFGILDPTKVTRSALQYAASVAGLM}
 ITTECMVTDLPKKSEAPDLGGAGAGGGMGGMGMG"

ORIGIN

1 aaattcggt_a atgacgctcg_a cgtaaaaatg_a ctacgtggcg_a taaacgtatt_a agcagatgca
 61 gtaaaagtta_a ccttaggtcc_a gaaaggccga_a aatgtagttc_a tagataaatc_a atttggtgcc

121 ccagctatca ctaaagatgg tgtatctgta ggcgctgaaa ttgagctaga agataagttt
181 gaaaacatgg gtgcacagat ggtaaaagag gttgcctcta aagcaaatga cgctgcagga
241 gatggcacia ccaccgctac cgtactcgca caatctatcg tcagcgaagg actaaaatct
301 gtagctgcag gcatgaatcc aatggatctg aaacgcggaa ttgacaaagc cgttgtggct
361 gctgttgagc aactaaaagc tctttcagtg ccttgttctg attctaaagc aattgcacag
421 gtaggcacca tctctgcaa ttccgatgaa accgtcggta ccctgattgc tcaggcaatg
481 gaaaaagtag gtaaagaagg tgttattact gttgaagaag gtactggctc gcaggatgag
541 ctggatgtgg ttgagggtat gcagttcgat cgtggtatc tttctccata tttataaat
601 agatcagaaa acggtgtggc cgagctagag tcaccataca tcctactagc tgacaagaaa
661 atctctaata ttcgtgaaat gctaccagtt ctggaagctg ttgctaaagc aagtaagcct
721 ttgctgataa ttgctgaaga cgttgaagga gaagctttgg caacattagt tgtaacaac
781 atgcgcggtc tcgtgaaagt agctgcagtg aaagcaccag gtttcgggta ccgtcgtaa
841 gcgatgctgc aagatatagc tatattgacc ggcggtacag taatttctga agaagttgg
901 atggagctag aaaaagcagt cttggaagac ctaggacagg cgaagcgtgt tgcattaac
961 aaagacacia cactgttat cgacggtgtg ggtaaagagt ctgcatatc tggccgcata
1021 acccagattc gtcagcagat cgaagaagcg tcctctgact acgataaaga aaaactacag
1081 gagcgcgtag caaaactagc aggtggcgta gcagttctaa aggtaggtgc agccactgaa
1141 gttgagatga aagagaagaa agcgcgctgt gaagatgctc tacactccac ccgtgctgag
1201 gtggaagagg gtgtagtagc cgggtggcgg gtggcgctgg tacgtgtagc ggcaaaaata
1261 gctaactga aaggcgataa cgaagaccaa aatgttgca ttaaagtagc gctacgtgcc
1321 atggaagctc cgtgctgca gatcgtatcc aatactggtg aagaacctc tgtgtgtgag
1381 aacaatgtga aaaacggcga tgtaactac ggttacaacg cccagacaga agaatacgg

1441 aatatgattg actttggtat cttggaccct actaaagtaa cccgttctgc gcttcagtac
1501 gcagcctcgg ttgcaggtct catgatcacc actgagtgca tggtaactga cctgccgaaa
1561 aaaagtgagg ctctgattt aggaggtgct ggagctggtg gtggcatggg cggcatggg

//