

УДК 595.754 : 591.54

© А. Х. Саулич и Д. Л. Мусолин

**СЕЗОННЫЕ ЦИКЛЫ ЩИТНИКОВ (HETEROPTERA, PENTATOMIDAE)  
УМЕРЕННОГО ПОЯСА: РАЗНООБРАЗИЕ И РЕГУЛЯЦИЯ**

[A. Kh. SAULICH a. D. L. MUSOLIN. SEASONAL CYCLES IN STINK BUGS (HETEROPTERA, PENTATOMIDAE) FROM THE TEMPERATE ZONE: DIVERSITY AND CONTROL]

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 отрядов чешуекрылых (Тыщенко, 1983; Masaki, Yata, 1988), жесткокрылых (на примере одного семейства жуужелиц: Маталин, 2007), сетчатокрылых (на примере одного семейства златоглазок: Волкович, 2007), прямокрылых (на примере семейства сверчков: Tauber et al., 1986; Masaki, Walter, 1987), муравьев (Кипятков, Лопатина, 2007), а также некоторых пакуобразных (Белозеров, 2007, 2012) и ракообразных (Алексеев, 1990). Изучение сезонных циклов у представителей семейства щитников (Pentatomidae), третьего по объему в отряде полужесткокрылых (Heteroptera) и включающего примерно 4700 видов (Henry, 2009; Винокуров и др., 2010), расширит возможности подобного анализа.

В ранее опубликованных статьях (Саулич, Мусолин, 2007, 2011б) нами была представлена система сезонно-циклических реакций, участвующих в формировании разнообразных годовых циклов у насекомых. Среди них рассмотрены 4 категории явлений, определяющих сезонный цикл у щитников:

- *активное состояние* и реакции, управляющие активным развитием, преимущественно его скоростью,
- *дианауза* и реакции, управляющие формированием, протеканием и прекращением состояния физиологического покоя разной глубины,
- *миграции* и реакции, обеспечивающие активное избегание неблагоприятных условий путем 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 в большинстве случаев и создается 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 относительно стабильные условия. Это — обитатели субтропиков и тропиков, синантропные виды, некоторые почвенные насекомые. К гомодинамному развитию в Северном полушарии часто переходят южные географические популяции видов, имеющие в умеренном климате гетеродинамное развитие. Известно, например, что популяции щитника *Podisus maculiventris* (Say) во Флориде (США, 30° с. ш.) характеризуются отсутствием диапаузы (De Clercq, Degheele, 1993), вследствие чего имаго этого вида встречается там круглогодично (Richman, Mead, 1980). У популяций *Nezara viridula* (L.), обитающих еще ближе к экватору, диапауза не выражена, и яйцекладка была отмечена даже зимой в Индии (23° с. ш.; Singh, 1973) и Бразилии (23° ю. ш.; Panizzi, Hirose, 1995).

Однако в основе постоянного существования насекомых в более жестких климатических условиях умеренных широт лежит обязательное чередование периодов активного развития и сезонного покоя. В пределах такого **гетеродинамного цикла** различают **моновольтинизм** (и соответственно моновольтинные циклы) и **поливольтинизм** (бивольтинные и поливольтинные циклы).

Полужесткокрылые в целом относятся к термофильным насекомым. Для завершения онтогенетического цикла им необходима довольно большая сумма эффективных температур, поэтому обычно даже в умеренных широтах они дают только одно поколение за год, а на юге завершается не более 3 или 4 поколений (Саулич, Мусолин, 2007). При сезонном ограничении доступности пищи число ежегодных поколений может уменьшаться.

Главная отличительная черта моновольтинного цикла — завершение только одного поколения в течение вегетационного сезона, тогда как при поливольтинизме формируются 2 и более поколений за сезон. Основная особенность поливольтинного сезонного цикла состоит в том, что перезимовавшее поколение дает 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; Danks, 1987). Она обычно осуществляется на основе фотопериодической реакции (ФПР) длиннодневного типа: осеннее уменьшение длины дня часто в сочетании с понижением температуры индуцирует диапаузу. Надежность системы синхронизации поливольтинного развития с ритмом внешних условий повышается у разных видов благодаря способности воспринимать параллельное действие разных внешних факторов — температуры (как ее среднего уровня, так и суточного и сезонного ритмов), сезонной динамики длины дня, качественного состава корма и пр. 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.

При исследовании сезонных циклов насекомых наибольший интерес представляет географическая изменчивость вольтинизма и диапаузы. 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 четкая закономерность: переход от моновольтинизма в северных частях ареала через би- и поливольтинизм к гомодинамному типу сезонного цикла на юге. Часто у тропических популяций диапауза полностью не исчезает, но меняются ее количественные показатели — интенсивность (глубина), продолжительность, а также сама тенденция к формированию диапаузы (Denlinger, 1986). На севере ареала лишь в редких случаях наблюдается развитие ежегодно более чем одного поколения — например, у *Orius strigicollis* (Poppius) (Anthocoridae) и *Eccritotarsus catarinensis* (Carvalho) (Miridae) (Musolin et al., 2004; Coetzee et al., 2007; Саулич, Мусолин, 2009). Из щитников аналогичную тенденцию проявляет и *Nezara viridula* (L.) в Японии: даже рядом с северной границей ареала этот вид развивается не в одном, а в двух или даже трех поколениях в год (Kiritani et al., 1963; Musolin, Numata, 2003a, b; Musolin, 2007, 2012). Большинство потенциально поливольтинных видов полужесткокрылых и других насекомых моновольтинно или даже семивольтинно у северной (в Южном полушарии — южной) границы ареала (см.: Danks, 1987; Saulich, Musolin, 1996; Саулич, 2010).

Цель настоящей работы — проанализировать наиболее подробно изученные схемы сезонного развития щитников умеренного климата, выявить экологические механизмы, участвующие в формировании определенного типа сезонного цикла, а также оценить степень сходства или различия в характере сезонного развития у видов разной (в пределах семейства) систематической принадлежности. Имеющиеся в нашем распоряжении литературные данные и собственный экспериментальный материал охватывают 3 (Asopinae, Pentatominae и Podopinae) из 11 выделяемых в настоящее время подсемейств щитников.

## 1. МОНОВОЛЬТИННЫЙ СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ

При моновольтинном цикле за вегетационный сезон развивается всегда только одно поколение. Причину моновольтинности до недавнего времени связывали исключительно с наступлением облигатной диапаузы в каждом онтогенетическом цикле независимо от внешних условий. Однако в дальнейшем выяснилось, что существуют разнообразные способы поддержания такого сезонного цикла, а экологические механизмы, лежащие в их основе, удается выявить только в специальных экспериментах (Саулич, Волкович, 1996; Saulich, Musolin, 1996). В настоящее время в пределах моновольтинизма различают **моновольтинизм на эндогенной основе** (закрепленный 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).

### 1.1. Моновольтинный сезонный цикл на эндогенной основе

Такой сезонный цикл характеризуется тем, что в каждом поколении вида или популяции независимо от внешних условий обязательно наступает диапауза. В умеренных широтах формирование зимней диапаузы синхронизировано с наступлением осеннего похолодания. Если виду свойственна облигатная диапауза, то на всем протяжении ареала все популяции вида всегда завершают только одно поколение. Это главная особенность данного типа сезонных циклов. Диапауза может быть связана с любой, но строго спе-

цифичной для вида стадией онтогенеза. Так, среди исследованных щитников облигатная эмбриональная диапауза обнаружена у *Picromerus bidens* L. и *Apateticus cynicus* (Say) (подсем. Asopinae), облигатная личиночная диапауза свойственна *Pentatoma rufipes* L. (подсем. Pentatominae), облигатная имагинальная диапауза изучена у *Menida scotti* Puton, *Palomena angulosa* Motschulsky и *Palomena prasina* (L.) (подсем. Pentatominae).

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

#### 1.1.1. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной эмбриональной диапаузы

*Picromerus bidens* L. В большинстве источников сезонный цикл этого вида рассматривается как моновольтинный с облигатной диапаузой на эмбриональной стадии (Leston, 1955; Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961; Javahery, 1986; Larivière, Laroche, 1989). Наряду с этим в литературе имеются немногочисленные 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 и в начале осени. Такие весенние находки имаго позволили выдвинуть гипотезу об одновременном существовании двух типов сезонного развития вида: основного с зимовкой на эмбриональной стадии и более редкого (вторичного) — с зимовкой имаго (Larivière, Laroche, 1989).

Проведенный нами анализ коллекционного материала ЗИН РАН подтвердил факты находок имаго *P. bidens* в разных регионах России в апреле—мае (рис. 1).

В Средней полосе России и на Украине основная масса клопов окрыляется в июле (Пучков, 1961); в Великобритании, по данным разных авторов, 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, зараженные мухами-фазиинами (Diptera, Tachinidae, Phasiinae; Leston, 1955). Позже такая возможность зимовки на не свойственной 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 путем 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 обл., дающие представление о характере сезонного цикла этого щитника в умеренном климате лесостепной зоны (рис. 2).

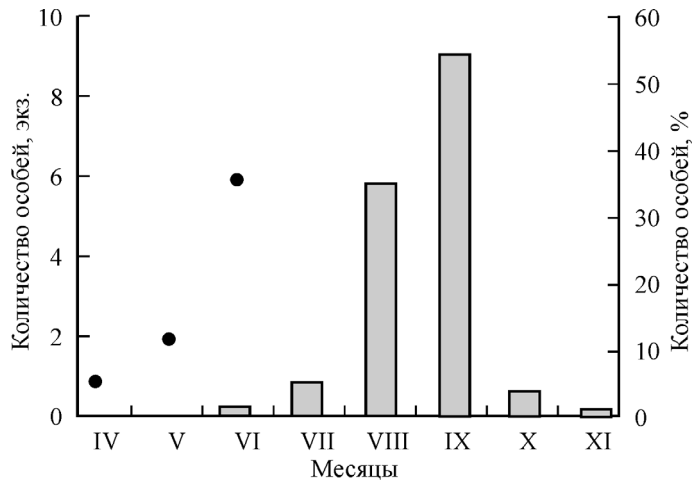


Рис. 1. Находки имаго *Picromerus bidens* L. в природе в Великобритании (правая ось ординат и столбцы;  $n > 300$ ; по: Leston, 1955) и ранние находки имаго в разных регионах России (по материалам коллекции ЗИН РАН; левая ось ординат и точки).

Как было показано в полевом эксперименте, весной из перезимовавших яиц отрождаются личинки. В июне клопы окрыляются, но яйцекладка задерживается до второй половины августа, и самки откладывают диапаузирующие яйца лишь осенью (Musolin, Saulich, 2000).

В целом относительная простота этого необычного для щитников сезонного цикла, казалось бы, не оставляет места для контролирующей сезонное развитие функции фотопериода. Однако экспериментально было показано, что в сезонном цикле *P. bidens* имеются два периода покоя — зимняя облигатная эмбриональная и летняя факультативная репродуктивная диапаузы (эстивация). Наступление летней репродуктивной диапаузы контролируется короткодневной фотопериодической реакцией имаго. В фотопериодических режимах 12 и 14 ч света в сутки при температуре +24.5 °С все самки синхронно в среднем на 15-й день приступали к откладке яиц, тогда как в

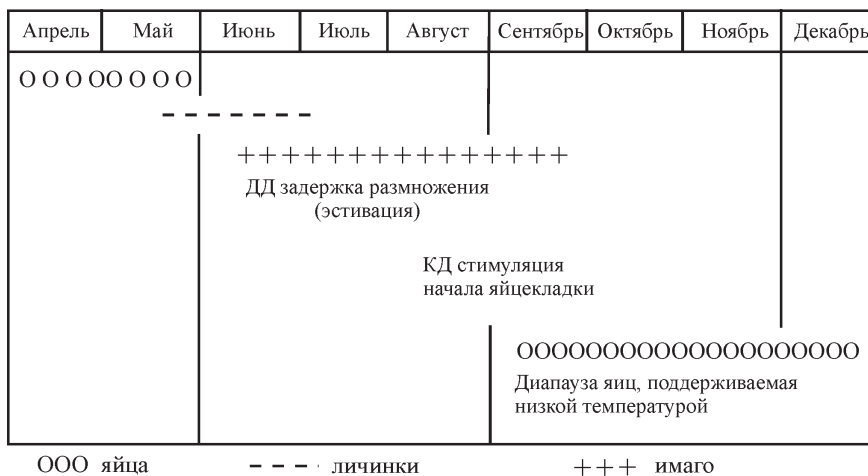


Рис. 2. Схема сезонного развития *Picromerus bidens* L. в Белгородской обл. ДД — длинный день; КД — короткий день. Пояснения в тексте.

длиннодневных лабораторных режимах и в природе в июле на фоне длинного дня клопы не размножались, а формировали эстивацию (Musolin, Saulich, 2000; Саулич, Мусолин, 2007).

Адаптивный смысл этой задержки развития гонад стал ясен только после изучения свойств зимней эмбриональной диапаузы. Оказалось, что она не очень прочная. При температуре +25 °С уже через 2—3 недели после яйцекладки из диапаузирующих яиц начинают вылупляться личинки. В таком случае в природных условиях из яиц, отложенных самками в середине лета, отрождение личинок могло бы происходить летом того же года, но личинки пикромеруса неспособны зимовать и неминуемо погибали бы зимой. Индуцируемая длинным днем эстивация продолжительностью 1.5—2 мес отодвигает откладку яиц на конец лета, а осеннее понижение температуры предотвращает эмбриогенез, препятствуя гибельному отрождению личинок осенью.

Полученные результаты позволили предложить версию, по которой непрочность облигатной 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 осенью. Таким механизмом и является летняя репродуктивная диапауза, вызываемая длинным днем. В природе только по прошествии двух месяцев и при естественном сокращении светового дня самки реактивируются и приступают к размножению (рис. 2; Musolin, Saulich, 2000).

Моновольтинный сезонный цикл с эмбриональной диапаузой описан и у нескольких североамериканских видов из рода *Apateticus* Dallas (также подсем. Asopinae) — *Apateticus cynicus* (Say), *A. bracteatus* Fitch и *A. crocatus* Uhler (Whitmarsh, 1916; Jones, 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 обязательной зимней диапаузы на стадии яйца и о завершении только одного поколения за сезон.

#### 1.1.2. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной личиночной диапаузы

*Pentatoma rufipes* L. — широко распространенный в Палеарктике вид, типичный обитатель широколиственных лесов. Зимуют обычно личинки II и III возрастов. Подробные фенологические данные, подтверждающие моновольтинизм *P. rufipes*, получены на юго-западе Англии (рис. 3). Облигатная личиночная диапауза определяет моновольтинный сезонный цикл на протяжении всего ареала (Пучков, 1961). Отмечают случаи зимовки *P. rufipes* на имагинальной стадии (Southwood, Leston, 1959), но велика вероятность того, что перезимовывают только имаго, зараженные фазиинами (Diptera, Tachinidae). Известно, что бивольтинные тахины *Phasia hemiptera* (F.) паразитируют на *Pentatoma rufipes* весной, а осенью — на *Palomena prasina* (L.) (Sun, Marshall, 2003).

В целом сезонные циклы с зимовкой на личиночной стадии встречаются среди щитников и полужесткокрылых других семейств весьма редко — по разным данным, не более чем у 1.7—5.9 % видов (Саулич, Мусолин, 2007).



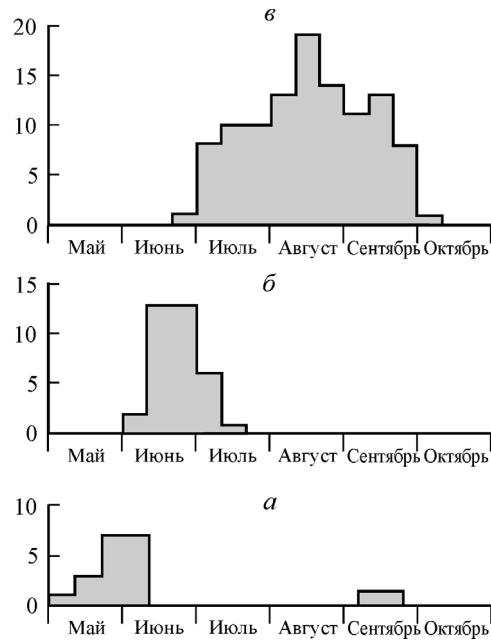


Рис. 3. Фенология *Pentatoma rufipes* L. на юго-востоке Англии (по: Hawkins, 2003).  
 а — личинки I—IV возрастов; б — личинки последнего (V) возраста; в — имаго. По оси абсцисс — месяцы;  
 по оси ординат — количество особей (экз.).

### 1.1.3. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной имагинальной (репродуктивной) диапаузы

Экспериментально исследована популяция *Palomena prasina* (L.) из лесостепной зоны России (Белгородская обл., 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 (рис. 4; Saulich, Musolin, 1996).

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 репродуктивной диапаузы у *P. prasina*. Однако фотопериод все же оказывает регулирующее влияние на сезонное развитие популяции, что проявилось в изменении скорости роста личинок (Saulich, Musolin, 1996): чем короче день, тем быстрее они растут. Разница начинает обнаруживаться уже в III личиночном возрасте. Она постепенно усиливается, достигая максимума в V возрасте. Это ускорение было отмечено во всех температурных режимах (+20, 26 и 30 °C), но наибольшего значения достигало при +20 °C. 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, может быть объяснен существованием температурного оптимума и пределов проявления данной фотопериодической реакции, как и любого биологического процесса. Короткодневное ускорение развития личинок приобретает адаптивное значение именно при умеренных осенних температурах, поскольку повы-



Рис. 4. Фенология *Palomena prasina* (L.) в лесостепной зоне.

Вертикальная линия — дата, когда длина дня с учетом половины гражданских сумерек составляет 15 ч света (по: Saulich, Musolin, 1996, с изменениями).

шает 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 сезона, наиболее благоприятный для формирования диапаузного состояния. Примечательно, что фотопериодическая регуляция скорости личиночного развития обнаружена у вида, не проявляющего реакции на длину дня при индукции диапаузы.

Аналогичная количественная фотопериодическая регуляция скорости роста личинок описана и у *Palomena angulosa* (Motschulky) 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 *Palomena angulosa*, так же как и у *P. prasina*, происходит исключительно на имагинальной стадии.

Еще один хорошо исследованный щитник *Menida scotti* Puton, распространенный в Японии, имеет моновольтинный цикл на основе формирования зимней облигатной имагинальной диапаузы. При этом физиологическое состояние самцов и самок во время зимовки различается. Так, диапауза у обоих полов облигатная, но самцы имеют зрелую сперму уже осенью. Клопы спариваются даже во время зимовки, и при спаривании они передают самкам питательные вещества, которые, вероятно, повышают шансы самок на успешную зимовку. При этом созревание и откладка яиц у самок начинаются только весной (Koshiyama et al., 1993, 1994).

## 1.2. Моновольтинный сезонный цикл с экзогенной регуляцией

Экзогенно регулируемый моновольтинизм наряду с поливольтинизмом — широко распространенный тип 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* F. в лесостепной зоне (Белгородская обл., 50° с. ш.),



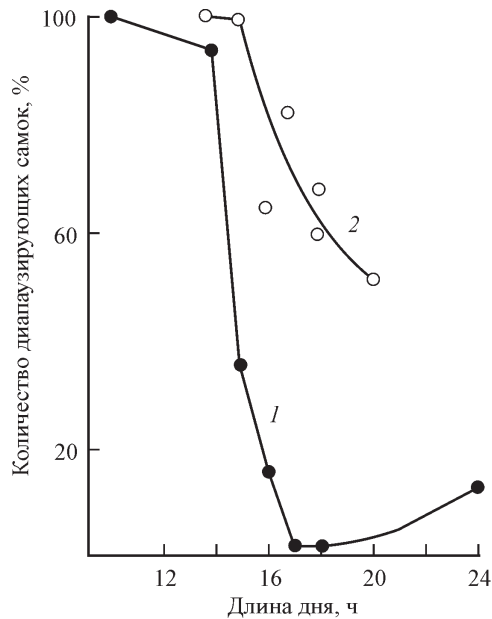


Рис. 5. Фотопериодическая реакция *Arma custos* F. из Белгородской обл.  
 1 — при температуре +29...+30 °C; 2 — при температуре +24...+25 °C (по: Волкович, Саулич, 1994).

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), 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 в природе 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 (18 ч) при температуре +28 °C (Исмаилов, Олещенко, 1977). Это свидетельствует в пользу внешнего контроля наступления зимней диапаузы у *A. custos*.

Действительно, экспериментальные исследования показали, что индукция репродуктивной диапаузы у этого вида регулируется ФПР длинноподневного типа (Волкович, Саулич, 1994): в коротком дне формируется диапауза, тогда как в длинном дне происходят созревание самок, спаривание и яйцекладка. Но даже в длинноподневных условиях размножение оказалось возможным лишь у части особей при температуре выше +27 °C (рис. 5). При терморитмах (+27 : +13.5 °C) диапазон температур, допускающих проявление ФПР, несколько расширился, но и в этом случае при средней температуре ритма +20 °C 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 теплого месяца (июля) не достигает уровня, при котором возможно бездиапаузное развитие.

Переход к моновольтинизму у *A. custos* поддерживается еще одной особенностью вида, которая не часто встречается у насекомых, — чувстви-

ностью 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, меньшей критической, то все имаго уходят в диапаузу. В полевых опытах, проведенных в лесостепной зоне, независимо от того, когда личинки начинали развитие в эксперименте, они всегда окрылялись не раньше середины июля, когда длина дня уже оказывалась меньше порогового значения ФПР изучаемой популяции армы. Поэтому в природных опытах активных клопов в том же вегетационном сезоне получать не удавалось; все они формировали зимнюю репродуктивную диапаузу. Попытки предотвратить ее наступление увенчались успехом только в одном варианте, когда развитие личинок в полевых опытах было искусственно сдвинуто на более ранние сроки по сравнению с естественной фенологией. В этом случае клопы окрылились намного раньше обычного — уже в конце июня, и 37 % самок вскоре приступило к откладке яиц. В природе же этого никогда не происходит. По нашим наблюдениям, даже в самые жаркие годы первые имаго в Белгородской обл. появляются не ранее конца июля, когда фотопериодические условия заведомо не допускают размножения.

Следовательно, не генетически закрепленное обязательное наступление диапаузы, а особенности ФПР (высокий температурный оптимум ее 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 надежно обеспечивают развитие только одного поколения армы. Хотя сумма эффективных температур (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 *A. custos* к моновольтинному циклу в регионе.

Другой вид этого малочисленного рода — *Arma chinensis* (Fallou), распространенный в странах Юго-Восточной Азии, имеет поливольтинный сезонный цикл и образует 2 поколения в Харбине (Китай, 45.5° с. ш.; 126.4° в. д.) и 3 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* L. В качестве сигнального фактора при формировании диапаузы этим видом также используется длина дня. Лабораторные эксперименты показали, что зимняя имагинальная 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). 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* (Mussolin, Saulich, 2001).

Данный вывод был подтвержден в квазиприродных экспериментах. Когда личинки развивались в сроки, соответствующие обычной фенологии полосатого щитника в естественных условиях Белгородской обл. (50° с. ш.), во всех сериях все особи формировали диапаузу (рис. 6; варианты 1995 г.).

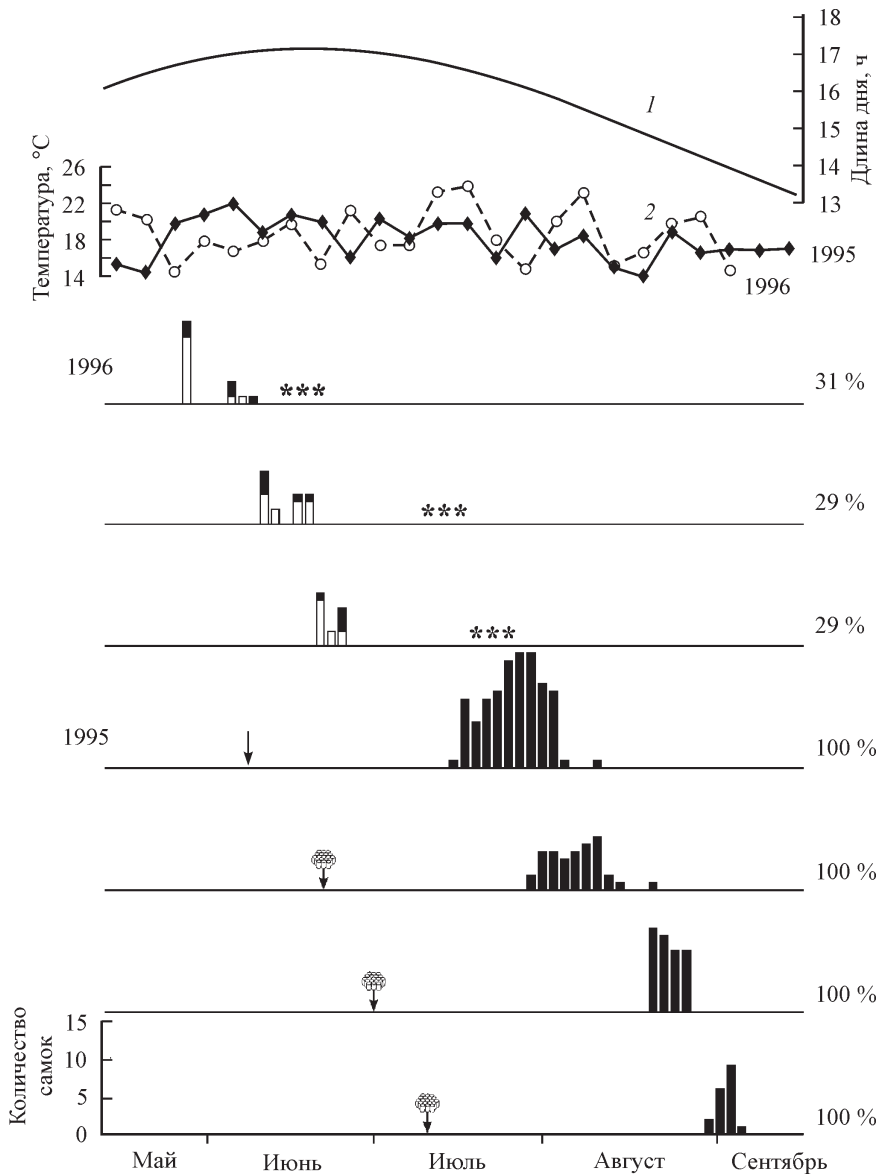


Рис. 6. Индукция диапаузы у *Graphosoma lineatum* L. в квазиприродных условиях в 1995 и 1996 гг. (по: Musolin, Saulich, 2001).

Горизонтальные линии — серии опытов. Стрелками показаны даты отрождения личинок в опытах 1995 г. В 1996 г. в квазиприродные условия были выставлены личинки II—V возрастов. Гистограммы — даты окрыления и физиологический статус самок: светлые столбцы — активные самки, темные столбцы — диапаузирующие самки. Звездочки — начало яйцекладки в сериях опыта 1996 г. Кривые: 1 — длина дня с учетом половины сумерек (Шаронов, 1945); 2 — температура.

В отличие от этого в сериях 1996 г. сроки окрыления личинок были искусственно сдвинуты (как описано выше в опытах с *A. custos*) на очень ранний период, во время которого 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 диапаузы у по-

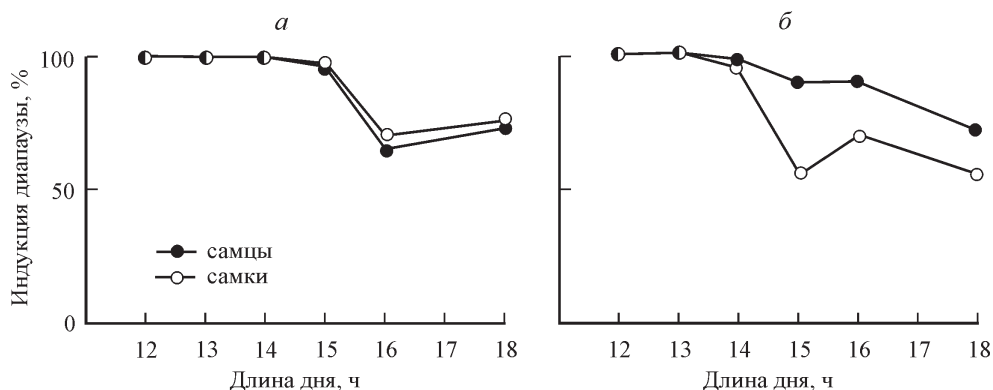


Рис. 7. Фотопериодическая реакция *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (по: Nakamura, Numata, 1999).

а — популяция с о. Хоккайдо, б — популяция из г. Осака. Температура +25 °С.

лосатого 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 преддиapaузной подготовки проходят на семенах зонтичных, созревающих во второй половине лета.

Сходные результаты были получены и в опытах с *Dybowskyia reticulata* (Dallas) 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 теплые — два. Относительно низкая летняя температура (+25 °С и ниже) отключает физиологический механизм реакции на длину дня, и все особи вне зависимости 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.

Интересные результаты были получены в опытах с *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (Nakamura, Numata, 1999), основным кормом для которого также являются семена зонтичных. На Японских островах исследованы 2 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 (рис. 7).

Различия между популяциями проявились в действии высокой температуры на параметры ФПР. У северной популяции с повышением температуры в длиннодневных условиях количество активных самок возрастало, тогда как у южной популяции такого эффекта не наблюдалось. Сильное влияние высокой температуры на количество активных особей предполагает возможность появления частичного второго поколения в особенно теплые годы на севере ареала, тогда как южнее все особи первого поколения формируют диапаузу. Авторы связывают такую инверсию вольгинизма с доступностью корма. Как показали наблюдения, 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 сохраняется в обоих случаях (Nakamura, Numata, 1999).

Усложненный вариант моновольтинного сезонного цикла описан у североамериканского щитника *Acrosternum hilare* (Say) в Канаде (Javahegy, 1990). Имагинальная зимняя диапауза у этого вида контролируется ФПР длиннодневного типа. В лабораторных экспериментах показано, что при длинном дне (16 ч) клопы активно размножаются, а при коротком дне (8 ч) формируют диапаузу (Wilde, 1969). На юге ареала в Арканзасе отмечают два поколения вида (Miner, 1966), в Иллинойсе — частичное второе поколение (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 *Rhamnus catharticus* L., *Tilia heteropholia* L., *Robinia viscosa* Vent. 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 перелеты в теплые 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 в сентябре.

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

Итак, в приведенных 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, контролирующей сезонное развитие каждой популяции.

Переход к моновольтинизму на основе включения в сезонный цикл двух факультативных диапауз (летней и зимней) — явление редкое в семействе щитников. Этот вариант сезонной схемы обнаружен у *Carbula humerigera* Uhler (Kiritani, 1985a, b). Репродуктивная диапауза у этого вида формируется под влиянием возрастающей в конце весны и начале лета длины дня. Яйцекладка начинается только после летнего солнцестояния, когда 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 зимней личиночной диапаузы. Таким образом, у *C. humerigera* две факультативные диапаузы — зимняя личиночная и летняя имагинальная — участвуют в формировании моновольтинного сезонного цикла.

## 2. ПОЛИВОЛЬТИННЫЙ СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ

Как было отмечено выше, основной особенностью поливольтинного сезонного цикла является то, что перезимовавшее поколение дает начало последовательным летним поколениям, череда которых завершается диапау-

зой и зимовкой. В зависимости от внешних условий (в первую очередь — температуры и наличия пищи) таких поколений может быть 2, 3 или большее число. В литературе часто развитие двух поколений за сезон называют **бивольтинизмом**, а трех — **тривольтинизмом**. Кроме того, в природе нередко бывают ситуации, когда в конце сезона часть популяции дает начало новому поколению, а другая часть (как правило, закончившая развитие немного позднее) формирует диапаузу. В таком случае говорят о развитии неполного поколения. При этом следует понимать, что все перечисленные варианты являются частными случаями реализации поливольтинного сезонного цикла.

Видов, хорошо изученных экспериментально и проанализированных с точки зрения анализа механизмов, обеспечивающих реализацию конкретного сезонного цикла, немного. Очень редко подробные данные, полученные экспериментальным путем в лабораторных условиях, дополняют анализом сезонного развития в природе. Ниже рассмотрены лишь те немногие виды, характер сезонного развития которых удалось проанализировать на основе экспериментальных данных.

### 2.1. Истинный поливольтинный сезонный цикл

Как отмечено выше, для насекомых, имеющих поливольтинный сезонный цикл, характерно изменение числа 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, а при движении на юг число поколений увеличивается в соответствии с возрастающей СЭТ. Адекватность сезонного развития и сроков формирования зимовочного состояния каждой географической популяции локальным условиям определяется параметрами ее фотопериодической реакции.

Пример четкой согласованности числа завершаемых поколений с температурными и фотопериодическими условиями местообитания дает щитник *Piezodorus hybneri* (Gmelin), исследованный в Японии (Higuchi, 1994). Этот вид относится к числу главных вредителей сои на юго-западе Японии, где он завершает четыре поколения за сезон. Имагинальная диапауза *P. hybneri* контролируется фотопериодической реакцией длиннодневного типа с критическим порогом между 12 и 13 ч (рис. 8). Чувствительностью к длине дня обладают личинки старшего возраста и имаго.

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 — 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 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 (рис. 9). Таким образом, температурные ресурсы в природных условиях Японии достаточны для завершения развития четырех поколений *P. hybneri*, а ФПР обеспечивает своевременное формирование диапаузы в последнем (четвертом) поколении местной популяции вида.

*Dolycoris bassarum* (L.) — широко распространенный палеарктический вид с поливольтинным сезонным циклом. Подробно исследованы популяции ягодного клопа из России (Каменкова, 1958; Перепелица, 1971), Казах-



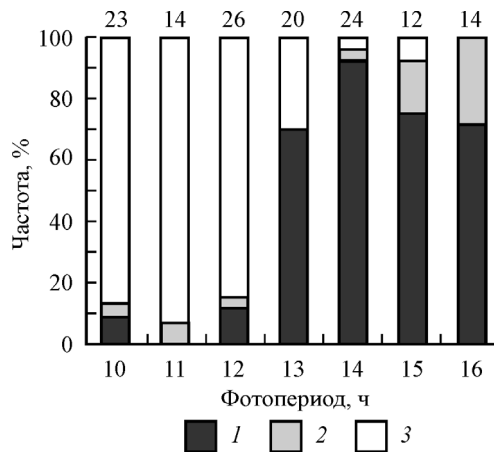


Рис. 8. Влияние фотопериода на созревание самок *Piezodorus hybneri* (Gmelin) (по: Higuchi, 1994).

Количество самок: 1 — зрелых; 2 — с развитыми ооцитами в овариолах; 3 — с незрелыми ооцитами. Температура +25 °С. Цифры над столбцами — количество тестируемых самок.

стана (Асанова, Исакаков, 1977), Чехии (Hodek, 1977; Vabrazkai, 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 дает только одно поколение, в средних широтах (Воронеж) и на юге (Краснодар, Алма-Атинская обл. Казахстана) — два.

На Кипре местная популяция ягодного клопа развивается в одном поколении, 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 пяти линек окрыляются, и молодые имаго в июне мигрируют к местам эстивации в горы примерно на высоту 1300—1500 м над ур. м. В декабре клопы перелетают на меньшую высоту (около 1200 м над ур. м.), где и происходит зимовка, продолжающаяся до конца марта (Krambias, 1987).

Зимнюю имагинальную диапаузу ягодного клопа контролирует ФПР длиннодневного типа: в длинном дне клопы развиваются активно, в коротком — индуцируется диапауза. Чувствительность к длине дня проявляют

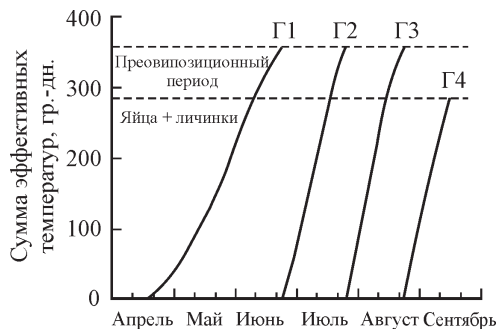


Рис. 9. Схема сезонного развития *Piezodorus hybneri* (Gmelin) на юго-западе Японии, построенная на основании установленных температурных параметров развития (по: Higuchi, 1994).

Г1—Г4 — последовательные генерации вида.

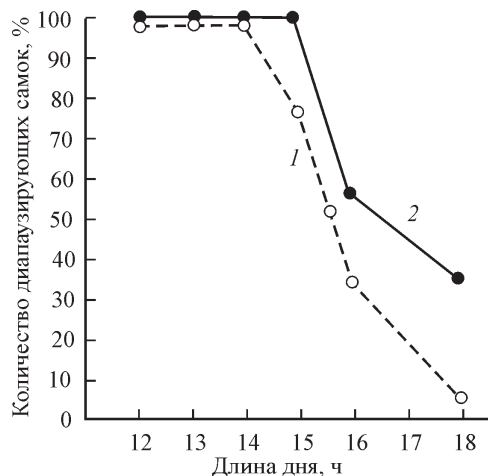


Рис. 10. Географическая изменчивость фотопериодической реакции *Dolycoris baccarum* (L.) при температуре +28 °C (по: Перепелица, 1971).

1 — краснодарская популяция; 2 — воронежская популяция.

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 впервые была обнаружена при сравнительном изучении популяций ягодного клопа из Воронежа (51.6° с. ш.) и Краснодара (45° с. ш.) (Перепелица, 1971). Разница в значении критического фотопериода составила около 1 ч (рис. 10).

По данным Каменковой (1958) для Краснодара, окрыление клопов первого поколения начинается с 20 июня и продолжается в течение всего июля. В это время природная длина дня значительно превышает пороговое значение ФПР этой популяции, определенное в лабораторных условиях (Перепелица, 1971), поэтому все клопы первого поколения физиологически активны и участвуют в размножении. Критическая длина дня с учетом 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. Все дальнейшее развитие второго поколения ягодного клопа идет на фоне короткого дня. К 1 сентября длина дня уменьшается до 14 ч света в сутки, что надежно гарантирует наступление диапаузы у всех клопов.

В Воронеже, расположенном на 5 градусов севернее, диапауза в соответствии с географической изменчивостью порога ФПР начинает формироваться на час позже — при длине дня 16 ч 30 мин (Перепелица, 1971). С учетом гражданских сумерек такая длина дня на широте Воронежа отмечается 20 июля, а в конце августа день сокращается до 15 ч, что вызывает наступление диапаузы у всех клопов.

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

Позже существование географической изменчивости ФПР у *D. baccarum* отчетливо проявилось и при сравнительном изучении популяций клопа в

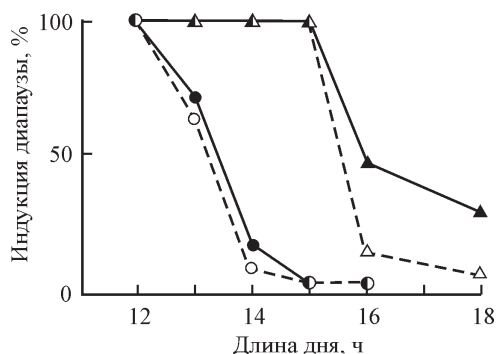


Рис. 11. Фотопериодическая реакция индукции диапаузы у разных географических популяций *Dolycoris baccarum* (L.) при +25 °C (по: Nakamura, Numata, 2006).

Кружки — популяция из г. Осаки; темные символы — самцы, светлые — самки; треугольники — то же для популяции с о. Хоккайдо.

Японии (рис. 11): из Осаки (34° с. ш.) и с о. Хоккайдо (44° с. ш.). Порог ФПР популяции из Осаки при температуре +25 °C составил примерно 13 ч 30 мин. В Осаке длина дня с половиной гражданских сумерек в начале сентября составляет 13 ч. Такая длина дня определяет наступление зимней диапаузы (Nakamura, Numata, 2006).

Многие виды полужесткокрылых, исследованные в этом регионе Японии, имели такой же порог ФПР и продуцировали 3 поколения за вегетационный сезон. Исходя из этого авторы предположили, что ягодный клоп в Осаке также развивается в 3 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. Разница в величине порога между популяциями из Осаки и с Хоккайдо составляет более 2 ч, свидетельствуя 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 (Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004). У европейских популяций, по данным Перепелицы (1971) для Воронежа и Краснодара, критическая длина дня изменяется тоже в пределах 1 ч.

Температурная изменчивость ФПР длиннодневного типа обычно проявляется в уменьшении числа диапаузирующих особей во всех фотопериодах при повышении температуры. 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 числа диапаузирующих особей зарегистрировано только в длиннодневном режиме (16 ч света в сут), тогда как при коротком дне (12 ч света в сут) повышение температуры даже до +27.5 и 30 °C не снижало количество диапаузирующих клопов (рис. 12). 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.

К числу достаточно подробно исследованных видов относятся остроголовые щитники рода *Aelia* F., привлекающие к себе внимание как серьезные вредители зерновых культур. Так, развитие двух видов, *Aelia acuminata* (L.) и *Aelia sibirica* Reut., изучено на севере Казахстана (Кустанайская обл., 53° с. ш.), где оба вида способны образовывать два поколения за сезон (Буров, 1962). Несмотря на то что параметры ФПР у них различаются слабо

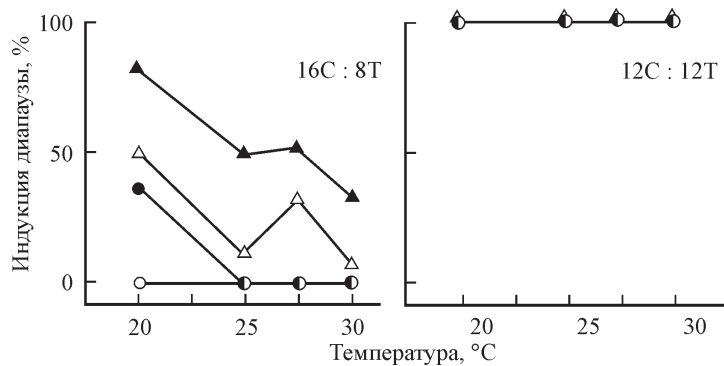


Рис. 12. Влияние температуры на индукцию диапаузы популяций *Dolycoris baccarum* (L.) из г. Осака и с. Хоккайдо в длиннодневных и короткодневных условиях (по: Nakamura, Numata, 2006).

(рис. 13), в сезонном цикле есть заметные отличия. *Aelia sibirica* проявляет большую склонность к моновольтинизму: даже в самые благоприятные годы уже в первом поколении более 30 % клопов формирует зимнюю диапаузу.

СЭТ, 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 активными. В условиях Кустанайской обл. СЭТ выше температурного порога развития *Ae. acuminata* (+13 °C) 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 питавшиеся в период преддиапаузной подготовки клопы этого вида успешно переживают зимы и поддерживают в регионе исследования постоянно высокую численность (Буров, 1962).

У *Ae. acuminata*, обитающего на юго-западе Словакии, также выражена значительная тенденция к моновольтинизму, но уже на основе не факультативной

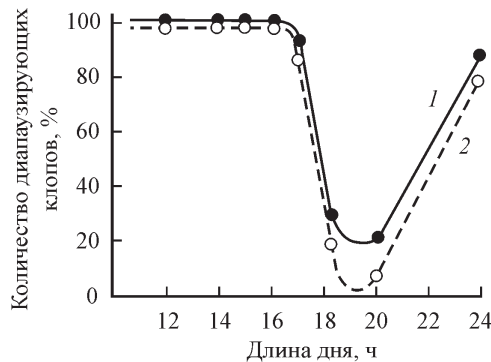


Рис. 13. Фотопериодические реакции остроголовых щитников *Aelia sibirica* Reut. (1) и *Ae. acuminata* (L.) (2) (по: Буров, 1962).

тивной, а облигатной диапаузы. Особи этой популяции имеют высокую степень гетерогенности по признаку вольгинизма. У большей 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 света в сут; Honěk, 1969; Hodek, Honěk, 1970), чем у популяции из Северного Казахстана, в Центральной Европе вид обычно дает только одно поколение. Самки живут очень долго, в лабораторных условиях — до двух месяцев. По мнению И. Ходэка (Hodek, 1977), они не реализуют репродуктивный потенциал в течение одного вегетационного сезона и способны формировать повторную диапаузу.

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, 2007). В противоположность видам, необратимо утрачивающим фотопериодическую чувствительность, другие виды, и в частности *Ae. acuminata*, теряют ее осенью или зимой, но после небольшого весеннего периода рефрактерности в начале лета вновь восстанавливают способность оценивать длину дня (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* Scott не сохраняет фотопериодическую чувствительность после диапаузы. Этот вид утрачивает ее необратимо и после зимовки продолжает 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. 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 свое значение.

По лабораторным данным, порог ФПР *Ae. fieberi* при +25 °C составляет 14 ч 30 мин и определяет индукцию диапаузы уже в начале августа, когда температурные условия достаточно благоприятны для дальнейшего развития и образования третьего поколения. В опытах, проведенных в природных условиях, показано, что личинки успешно развиваются на фоне природных температур даже до октября, а имаго, окрыляющиеся в таких условиях, способны успешно перезимовать. Таким образом, температура осенних месяцев не препятствует развитию потенциального третьего поколения. Однако, как выяснилось, в регуляции вольгинизма у этого вида участвует и пищевой фактор. Поздно созревающие семена кормовых растений оказались непригодными для питания личинок. В результате под действием отбора *Ae. fieberi* ежегодно продуцирует только 2 поколения в центральной Японии, а основным регулятором сезонного цикла остается длина дня (Nakamura, Numata, 1997).

*Aelia rostrata* Boheman также имеет факультативную имагинальную зимнюю диапаузу (Şişli, 1965), но сезонный цикл, исследованный в Турции, в целом резко отличается от такового других видов рода *Aelia*. Весной, в начале мая, когда температура поднимается выше +20 °C, перезимовавшие клопы мигрируют из мест зимовки в горах на равнину, в основном на поля зерновых культур. После 10—15 дней интенсивного питания клопы созревают и приступают к откладке яиц. Преимагинальное развитие занимает

около месяца, и во второй половине июня окрыляются молодые имаго летнего поколения. За сезон в регионе исследования *Ae. rostrata* завершает только одно поколение (Babaroglu, Ugr, 2001). По мере созревания зерновых и усиления летней жары эти молодые клопы мигрируют в места эстивации в горные ландшафты на высоту 1200—2000 м над ур. м., где с наступлением осенних холодов у них постепенно формируется зимняя диапауза. У имеющих аналогичный сезонный цикл *Dolycoris baccarum* (Krambias, 1987) и клопов-черепашек (сем. Scutelleridae) (Арнольди, 1947; Brown, 1962) между летней и зимней диапаузами наблюдаются кратковременные периоды активности, которые сопровождаются перелетами на небольшие расстояния и сменой мест зимовки (Krambias, 1987). Сведений относительно подобных перемещений у *Ae. rostrata* пока нет (Çakmak et al., 2008).

## 2.2. Строго бивольтинный сезонный цикл

Строго бивольтинный цикл можно рассматривать как частный случай поливольтинизма. Он характеризуется тем, что вид образует только два поколения: одно весной и одно осенью. Два периода активности разделены летним покоем (эстивацией), обеспечивающим переживание неблагоприятного периода сезона с высокими температурами и дефицитом корма. Так происходит ежегодно, несмотря на то что температурные ресурсы нередко могли бы обеспечивать большее число поколений. Эстивация наступает летом (облигатно или факультативно) в условиях высокой температуры и длинного дня. Особенно часто она встречается у представителей тропического и субтропического поясов, ярко выражена у обитателей пустынь и полупустынь, хотя не редка и у насекомых умеренных широт. Эстивация может формироваться на любой стадии онтогенеза — от яйца до имаго, но для каждого вида эстивирующая стадия строго определена (Masaki, 1980). Такой вариант сезонного развития впервые был исследован у капустной совки *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae), которая даже на крайнем юге Японии развивается только в двух поколениях, хотя теоретически могла бы давать до 6 поколений за сезон (Masaki, Sakai, 1965).

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

В Японии распространены 2 вида рода *Nezara* Amyot et Serville: незара восточная *N. antennata* и незара зеленая *Nezara viridula* (L.). *Nezara antennata* известен только из Азии (Hokkanen, 1986; Rider, 2006). В Японии этот вид распространен широко, и его ареал охватывает острова Окинава, Кюсю, Сикоку, Хонсю и Хоккайдо (Tomokuni et al., 1993; Rider, 2006; Musolin, 2007, 2012; Ferrari et al., 2010). *Nezara viridula* имеет обширный, почти всесветный и постоянно расширяющийся ареал. В Японии он охватывает южную часть ареала *N. antennata* (Kiritani et al., 1963; Tougou et al., 2009; Musolin, 2012).

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

*Nezara antennata* в центральной Японии развивается только в двух поколениях за год (рис. 14) и даже в экстремально теплые годы не образует третьего поколения.



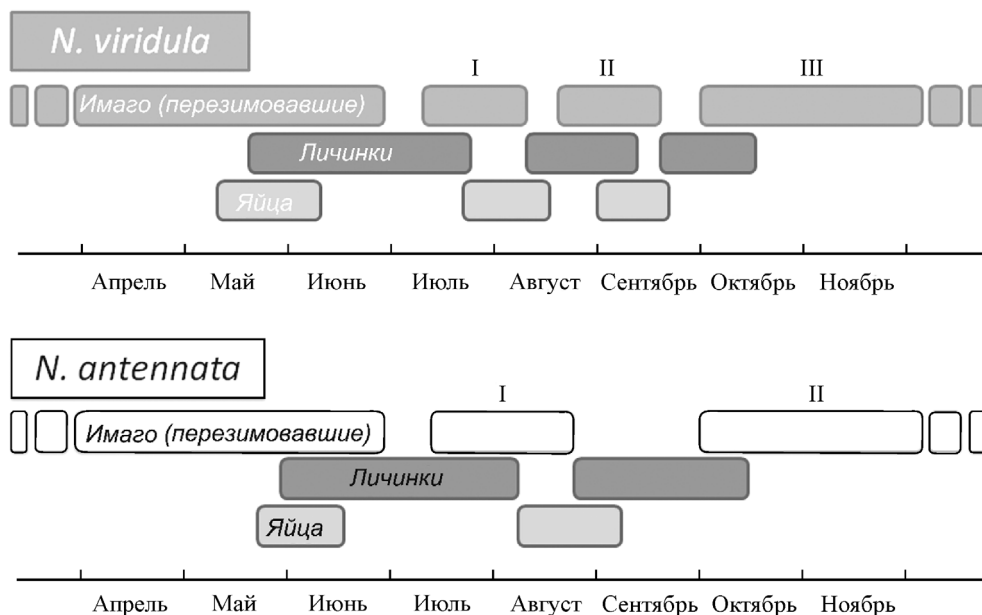


Рис. 14. Сезонное развитие *Nezara viridula* (L.) и *N. antennata* Scott в Японии (по: Kiritani et al., 1963).

Римскими цифрами указаны номера последовательных поколений.

Как было показано в лабораторных экспериментах (Noda, 1984), имаго, выращенные в длинном или удлиняющемся дне, не приступают сразу к яйцекладке, а формируют летнюю диапаузу (эстивацию): преовипозиционный период у самок в таких условиях составляет более 40 дней при +25 °C против примерно 20 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 зеленого на коричневый, тогда как во время зимовки цвет имаго у этого вида меняется, как и у *N. viridula* (Д. Л. Мусолин, неопубликованные данные). 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 весной—летом и одно поколение осенью, а летняя имагинальная диапауза в данном случае — это способ избежать летних перегревов, так как показано, что даже при +30 °C погибает до 68 % личинок (Kariya, 1961).

### 3. 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 указывалось выше, многие виды, в частности *Dolycoris baccarum*, *Eurydema rugosum*, *Graphosoma lineatum*, обладают способностью сохранять или восстанавливать фотопериодическую чувствительность после первичной зимовки. 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 и у отдельных представителей большого и экологически разнообразного семейства щитников.

#### 4. ЗНАЧЕНИЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ И ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕАКЦИЙ ПРИ РАССЕЛЕНИИ НАСЕКОМЫХ ЗА ПРЕДЕЛЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ АРЕАЛОВ

Как свидетельствуют многие экспериментальные данные, точное соответствие сезонного развития локальным условиям обитания служит серьезным препятствием для свободного перемещения насекомых даже в пределах видового 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 все же попадают в новые для себя местообитания и вынуждены адаптироваться к ним (Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012б). Анализ конкретных примеров позволяет выявлять причины успеха или неудачи инвазии, а в отдельных случаях прогнозировать возможности натурализации видов за пределами их исходных ареалов. Удобным объектом для такого анализа является *Nezara viridula* (L.).

Для *Nezara viridula* характерно диффузное расширение ареала. Вероятно, этот вид расселился из Эфиопского региона Африки сначала в Азию, а сравнительно недавно в Европу и на американский суперконтинент (Kavar et al., 2006). В Японии *N. viridula* появился в середине XIX в. сначала на южных островах, откуда распространился на север и к концу XX в. достиг окрестностей г. Осака (34.7° с. ш.; 135.5° в. д.), а в начале XXI в. продвинулся еще дальше на север (Tomokuni et al., 1993; Musolin, 2007, 2012; Yukawa et al., 2007, 2009; Мусолин, Саулич, 2011; Geshi, Fujisaki, 2013).

В условиях теплого умеренного климата центральной Японии незара развивается обычно в трех поколениях за год, хотя часть популяции может, вероятно, давать и частичное четвертое поколение (Kiritani, Noko, 1962).

Перезимовавшие имаго начинают менять окраску в феврале, и к марту—апрелю большинство из них приобретает зеленую (или желтую) 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). Имаго первого поколения появляются в июле и вскоре дают начало второму поколению, имаго которого появляются во второй половине августа. Имаго третьего поколения открываются в конце сентября. Большинство из них формирует диапаузу, и только незначительная часть размножается (Kiritani et al., 1963; Musolin, 2012).

Зимняя репродуктивная диапауза у незары контролируется длиннодневной ФПР с критическим фотопериодом около 12 ч 30 мин при температурах +20 и +25 °С (Musolin, Numata, 2003a). Были проведены опыты в природе, чтобы установить, насколько популяция незары, лишь недавно достигшей окрестностей Осаки, адаптирована к местным климатическим условиям (Musolin, Numata, 2003b). Основное внимание было уделено срокам открытия имаго и времени формирования зимней репродуктивной диапаузы, так как именно эти этапы сезонного цикла часто определяют воз-

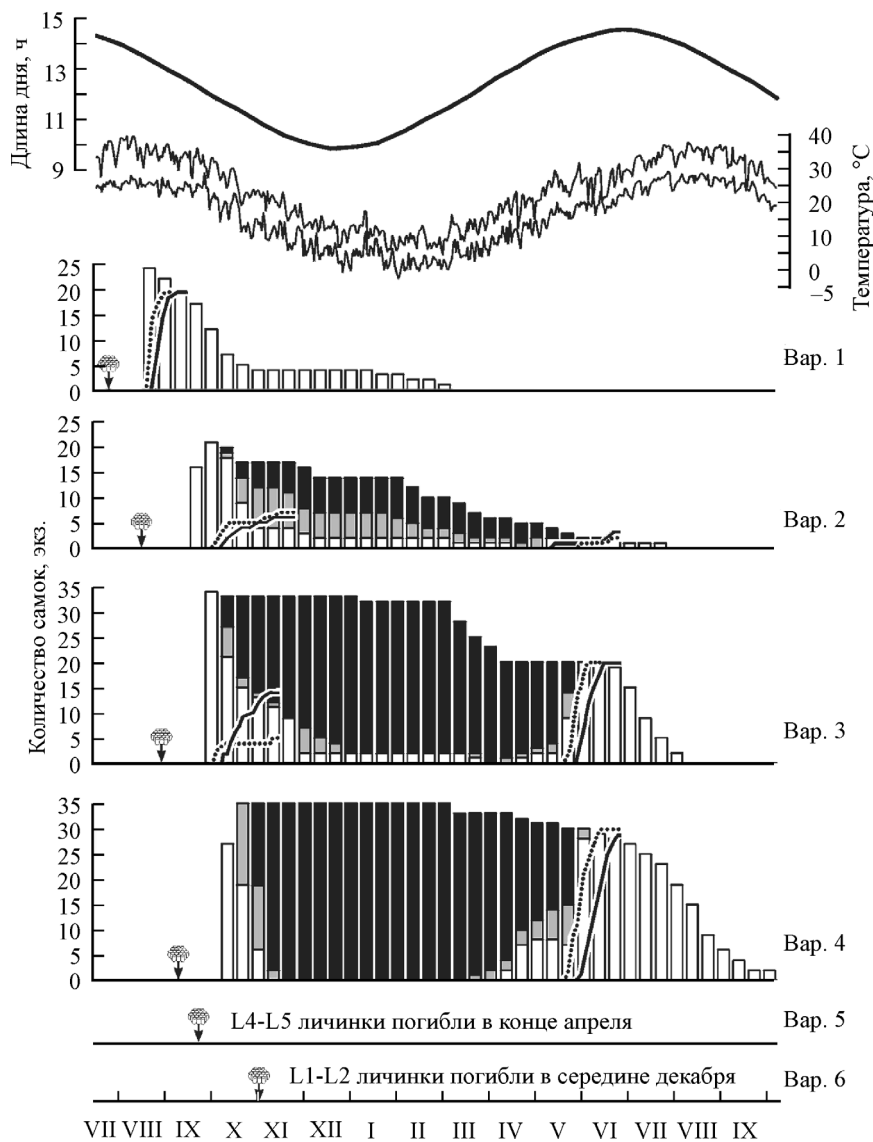


Рис. 15. Сезонное развитие *Nezara viridula* (L.) в шести сериях квазиприродных экспериментов, проведенных в Японии (Осака) (по: Musolin, Numata, 2003b).

Стрелки показывают, когда кладки яиц были поставлены в природные условия. Гистограммы — количество и окраска самок (личиночное развитие и самцы не показаны). Пунктирные линии — общее количество спаривающихся самок, сплошные линии — яйцекладущих самок. Светлые столбцы — зеленые имаго, серые столбцы — имаго с окраской промежуточной категории, черные столбцы — коричневые имаго. L1—L5 — личиночные возрасты. Римские цифры — месяцы. Природные условия (вверху рисунка): сплошная линия — длина дня (ч); ломаная линия — суточные минимумы и максимумы температуры (°C).

возможность натурализации насекомых при проникновении в области с умеренным климатом из более теплых регионов.

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

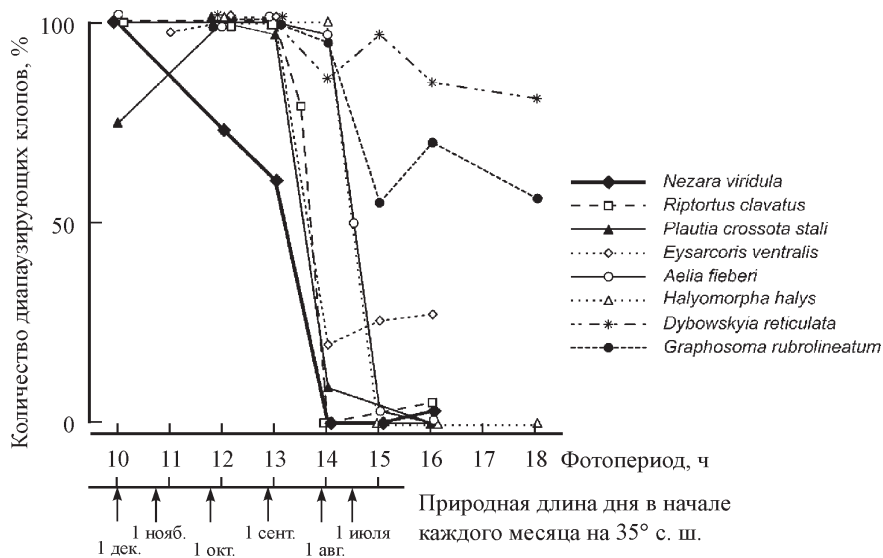


Рис. 16. Фотопериодические реакции индукции диапаузы нескольких питающихся семенами видов полужесткокрылых в г. Осака и ближайших регионах (Япония) при +25 °С (по: Musolin, 2007, 2012).

*Nezara viridula* (L.) (Осака, 34.7° с. ш., 135.5° в. д.) по: Musolin, Numata, 2003a; *Riptortus pedestris* (F.) [= *R. clavatus* (Thunberg)] (Киото, 35.1° с. ш., 135.8° в. д.) по: Kobayashi, Numata, 1993; *Plautia stali* Scott (= *P. crossota stali* Scott) (Таварамото, 34.6° с. ш., 135.8° в. д.) по: Numata, Kobayashi, 1994; *Eysarcoris ventralis* (Westwood) (Изумо, 35.4° с. ш., 132.8° в. д.) по: Noda, Ishi, 1981; *Aelia fieberi* Scott (Осака, 34.7° с. ш., 135.5° в. д.) по: Nakamura, Numata, 1997; *Halyomorpha halys* (Stål) (Кобе, 34.7° с. ш., 135.3° в. д.) по: Niva, 2003; *Dybowskyia reticulata* (Dallas) (Осака, 34.7° с. ш., 135.5° в. д.) по: Nakamura, Numata, 1998; *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (Осака, 34.7° с. ш., 135.5° в. д.) по: Nakamura, Numata, 1999. Все виды, кроме *Riptortus pedestris* (F.), относятся к сем. Pentatomidae.

шиеся в первой половине октября, все были диапаузирующими (вариант 4). Таким образом, индукция диапаузы в природных экспериментах проходила в соответствии с порогом ФПР (12 ч 30 мин), определенным в лабораторных опытах. По сравнению с несколькими аборигенными видами полужесткокрылых (рис. 16), изученными ранее (Numata, Nakamura, 2002), 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 застает 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 изменить окраску и набрать энергетические ресурсы для зимовки (Musolin, Numata, 2004). Обычно процесс полноценного формирования зимовочного состояния у полужесткокрылых занимает достаточно продолжительное время. Так, по нашим наблюдениям, у *Podisus maculiventris* Say преддиапаузная подготовка на фоне умеренной (около +20 °С) температуры заканчивается только на 17—19-й день (Саулич, Мусолин, 2011а, б).

Известно, что особи диапаузирующего поколения *N. viridula* вскоре после окрыления меняют цвет на коричневый (Musolin, Numata, 2003a; Musolin, 2012), и он затем 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). Однако у имаго, окрылявшихся в ноябре, изменение цвета протекало медленно в течение зимы и завершилось лишь в конце марта, причем 20 % особей так и остались зелеными. 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, возрастет, что позволит индуцировать диапаузу ранее середины сентября и предотвратит как неадаптивное размножение в октябре—ноябре, так и незавершенность процесса формирования диапаузного состояния позднелетних имаго, вызывающих не только прямые отрицательные последствия (такие как высокая смертность имаго во время зимовки и пониженный репродуктивный потенциал после диапаузы), но и сказывающихся на жизнеспособности весеннего поколения (Musolin, Numata, 2003b). Принципиально подобный, но противоположно направленный процесс наблюдали в Японии у американской белой бабочки *Hypphantria cunea* Drury (Lepidoptera, Arctiidae). Популяция, интродуцированная в Японию в 1945 г., обосновалась на территории, где завершалось только 2 поколения. 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, 2012a).

Поливольтинный сезонный цикл, регулируемый ФПР длиннодневного типа, подробно исследован у североамериканских хищных клопов *Perillus bioculatus* и *Podisus maculiventris*, интродуцированных во многие европейские страны для подавления численности колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say).

Сезонное развитие *Perillus bioculatus* (F.) было исследовано в полевых опытах на юго-западе Словакии (~45° с. ш.) в течение пяти сезонов (Jasič, 1975; рис. 17). Опыты проводили с клопами, исходно завезенными из Канады (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 репродуктивную 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 фотопериода. Известно, что каждый экологический фактор может выступать как внешний сигнал или как индуктор определенного физиологического состояния; 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 были определены параметры ФПР этой же популяции периллюса (Волкович и др., 1990). Значение критического фотопериода изменялось от 14 ч 30 мин до

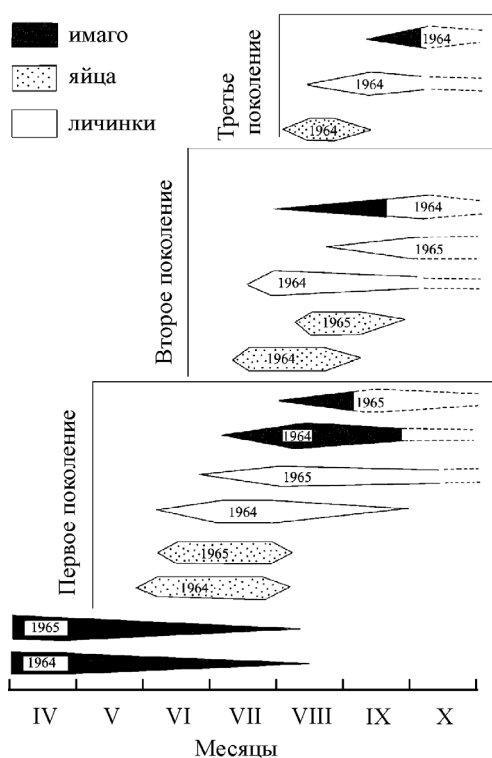


Рис. 17. Сезонное развитие *Perillus bioculatus* (F.) в квазиприродных опытах в 1964—1965 гг. на юго-западе Словакии (по: Jasič, 1975).

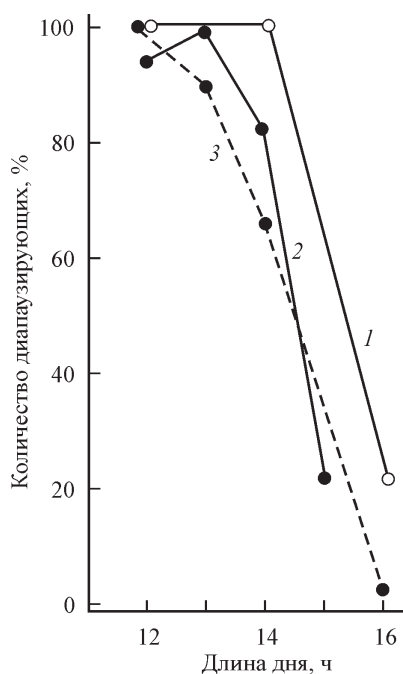


Рис. 18. Влияние температуры на индукцию диапаузы у *Perillus bioculatus* (F.) (по: Волкович и др., 1990).

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 (средняя +19.1 °С).

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 (рис. 18).

Исходя из полученных данных, можно считать, что порог ФПР (14 ч 30 мин с учетом динамики температуры в природных условиях) наступает в районе исследований в Словакии к 20 августа, когда температура опускается до +19 °С. С этого момента у клопов начинается индукция диапаузы. 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). 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, остается под контролем тех же физиологических реакций, которые регулируют сезонное развитие вида в исходном ареале.



Обширные программы по акклиматизации периллюса осуществлялись и в России в 1960—1970-х годах, однако многочисленные попытки натурализации его не дали положительных результатов. Главная причина невозможности натурализации этого хищного клопа на новой территории — отсутствие синхронности появления хищника и его жертвы после зимовки, что было отмечено еще 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* L.) в Краснодарском крае были обнаружены многочисленные личинки периллюса (от 10 до 20 особей/м<sup>2</sup>), активно питающиеся разными стадиями амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. (Исмаилов, Агасьева, 2010). Вероятно, отдельные особи периллюса (потомки некогда выпущенных при реализации научных программ клопов) закрепилась 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 натурализовались и распространились на юге России. Примечательно, что по наблюдениям Исмаилова и Агасьевой (2010), периллюс питается и гусеницами амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* Hübner, 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 ее натурализации для борьбы с амброзией исследовали 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 видом 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 трех составляющих возможно первичное проникновение и выживание в новых условиях. Для дальнейшей натурализации в новом регионе необходимым условием является согласованность жизненного цикла вида-пришельца с сезонной динамикой внешних условий. Как указано выше, несоответствие параметров ФПР и других реакций, определяющих своевременность наступления диапаузы, служит серьезным 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, обусловившему своевременное формирование зимней имагинальной диапаузы у периллюса во вторичном ареале.

Интродукция второго хищного клопа *Podisus maculiventris* Say 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 четырех (на юге) поколений в год. Однако свойства ФПР завезенной 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 фотопериоду 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, еще 18 дней. Таким образом, с момента наступления критической длины дня в природе до ухода клопов в диапаузу необходим по меньшей мере месяц с благоприятной температурой не ниже +15 ... +16 °С (Волкович и др., 1991; Саулич, Мусолин, 2011а).

Критический для ФПР подизуса фотопериод с учетом 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 теплой продолжительной осенью, где температура октября превышает +15 ... +16 °С. Такие условия в России создаются 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 4 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).

Особый, необычный для щитников, механизм контроля наступления диапаузы обнаружен у *Andrallus spinidens* (F.), еще одного представителя подсем. Asopinae. Этот многоядный хищник распространен в тропиках и субтропиках. На юге Японии (Таканабе: 32° с. ш., 131° в. д.) *A. spinidens* обитает на травянистых растениях, в рисовых и прочих посадках, где активно уничтожает гусениц совков *Spodoptera litura* F. и *Aedia leucomelas* (L.) (Shintani et al., 2010) и обычно дает 3 или 4 поколения в год. В начале сентября в этом регионе средняя многолетняя температура составляет +26.8 °С, тогда как в конце месяца она опускается до +22.3 °С. В ответ на понижение температуры имаго *A. spinidens* уходят в диапаузу. Личинки, отрождающиеся в конце октября, не успевают завершить развитие, поэтому обычно не перезимовывают. Весной обнаруживаются только взрослые клопы.

В экспериментальных условиях диапауза индуцировалась во всех испытанных фотопериодических режимах (от 12 до 16 ч света в сут) только при температуре ниже +25 °С, при более высокой температуре все особи развивались активно независимо от длины дня. Чувствительность к уровню действующей температуры проявляется на личиночной и имагинальной стадиях. В течение зимы под действием пониженной температуры происходит терминация диапаузы, и весной клопы восстанавливают активность (Shintani et al., 2010). Таким образом, поливольтинный сезонный цикл этого вида определяется температурой, а фотопериод, вероятно, выполняет только аддитивную функцию (Саулич, Мусолин, 2011б).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 в нашем распоряжении собственные и литературные материалы дают возможность в первом приближении обсуждать причины и закономерности формирования разнообразных сезонных схем в пределах семейства, их распространенность в отдельных подсемействах и реакции, участвующие в их образовании.

Среди 43 проанализированных видов (список см.: Саулич, Мусолин, 2011б) подавляющее большинство щитников имеет потенциально поливольтинный сезонный цикл с зимней факультативной имагинальной диапаузой, регулируемой 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 и 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 надежный сигнализатор, 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 удастся 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 достаточно редок в семействе щитников, но он все же был обнаружен у видов с разными типами зимней диапаузы — эмбриональной (*Apateticus cynicus*, *A. bracteatus* и *A. crocatus*, *Picromerus bidens*), личиночной (*Pentatoma rufipes*) и имагинальной (*Palomena prasina*, *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 яйце-

кладки 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). Эта сезонная адаптация решает противоположную задачу — необходимость достичь единственной зимующей стадии (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 длины дня.

Очень сложно идет адаптация к новым условиям у инвазивных видов независимо от того, какой сезонный цикл для них характерен. Легче приспосабливаются 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 жестко привязано к местному климату, встречают наибольшие трудности при дальних перемещениях. Одним из главных препятствий для натурализации является несоответствие ФПР интродуцированной формы новым климатическим условиям. Если его удастся преодолеть, 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 распространенность в разных таксономических группах отличается. Так, фотопериодическая регуляция скорости роста используется как при моновольтинизме (облигатном и экзогенно регулируемом), так и при поливольтинном цикле, но большая функциональность этой адаптации проявляется при моновольтинизме обоих типов. В подсем. *Pentatominae*, включающем в основном потенциально поливольтинные виды, эта адаптация была чаще обнаружена у представителей триб *Carporini* и *Eysarcorini*. Реакция на длину дня может быть диаметрально противоположной: одни популяции вида ускоряют развитие в короткодневных условиях, другие — в длиннодневных (Саулич, Мусолин, 2011б). Данная адаптация проявляется на популяционном уровне и обеспечивает высокую степень приспособленности локальных популяций к условиям обитания (Мусолин, Саулич, 1997).

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

Выводы в отношении распространенности определенных типов сезонного развития в разных таксономических группах семейства щитников на данном этапе исследования преждевременны. Реконструкция филогенетических связей на основании морфологических признаков не дает оснований предсказывать характер сезонного развития определенного вида и его популяций. Например, *Andrallus spinidens* и *Picromerus bidens* (Asopinae, Plati-

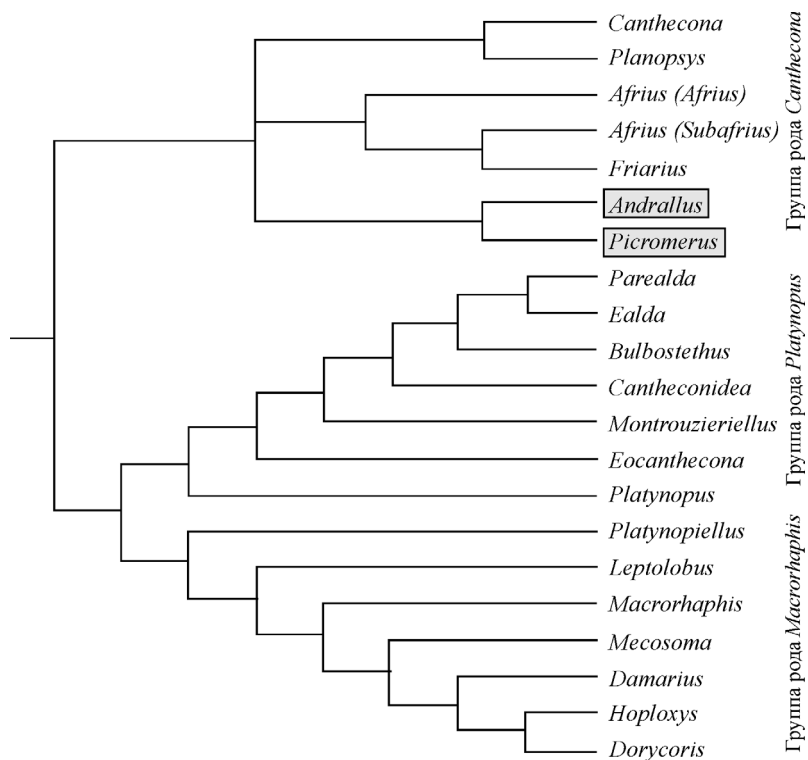


Рис. 19. Филогения Platynopini (по: Гапон, 2008 nomen nudum).  
Выделены роды *Andrallus* Bergroth и *Picromerus* Amyot et Serville.

porini) относятся к двум сестринским родам (рис. 19), 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.

Морфологически близкие, но входящие в разные клады (рис. 20) *Apateticus cynicus* и *Podisus maculiventris* (ранее также относимый к роду *Apateticus*) из трибы Amyoteini подсем. Asorinae 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.

Анализ имеющегося материала убедительно показывает, что специфический сезонный цикл свойствен не столько виду в целом, сколько отдельным его популяциям, и он полностью определяется условиями обитания именно конкретной популяции каждого вида. 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, вероятно, эти термины правомерно применять только в отношении сезонного цикла популяции в опреде-



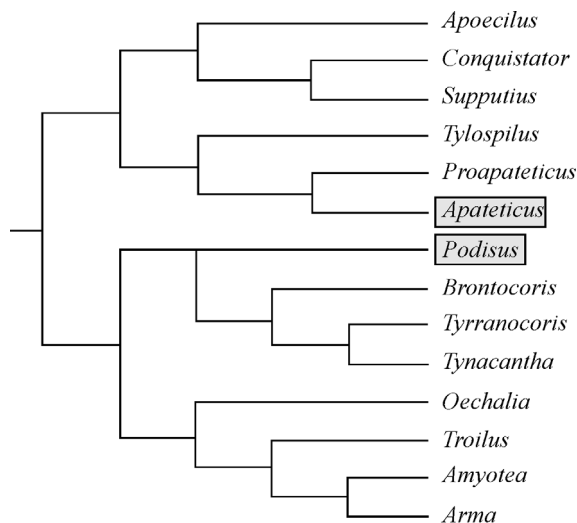


Рис. 20. Филогения Amyoteini (по: Гапон, 2008).  
Выделены роды *Apateticus* Dallas и *Podisus* Herrich-Schaeffer.

ленном 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 изучение сезонных циклов насекомых и их регуляции совершенно необходимо как в практических целях, так и для решения многих теоретических вопросов, этот раздел экологии насекомых еще очень далек от желаемого уровня исследованности.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта ISEFOR (№ 245268; FP7-КВВЕ-2009-1-2-08) и Благотворительного «Фонда Инессы».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. Р. Диапауза ракообразных. Экофизиологические аспекты. М.: Наука, 1990. 144 с.
- Арнольди К. В. Вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*) в дикой природе Средней Азии в связи с экологическими и биоценологическими моментами ее биологии / Федотов Д. М. (ред.) // 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. 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) / (Стекольников А. А. (ред.) // Стратегии адаптации наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 2007. С. 193—233. (Тр. Биол. НИИ СПбГУ. Вып. 53).



- Белозеров В. Н. Стадии биологического покоя и их участие в упорядочении и регуляции жизненных циклов сенокосцев (Arachnida, Opiliones) // Энтومол. обозр. 2012. Т. 91, вып. 1. С. 180—216.
- Буров В. Н. Факторы, определяющие динамику численности и вредоносности остроголовых клопов *Aelia* (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтومол. обозр. 1962. Т. 41, вып. 2. С. 262—273.
- Викторов Г. А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976. 152 с.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) азиатской части России. Новосибирск: Наука, 2010. 320 с.
- Волкович Т. А. Диапауза в жизненных циклах златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae) / Стекольников А. А. (ред.) // Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 2007. С. 234—304. (Тр. Биол. НИИ СПбГУ. Вып. 53).
- Волкович Т. А., Колесниченко Л. И., Саулич А. Х. Роль терморитмов в развитии хищного клопа *Perillus bioculatus* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 6. С. 70—81.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х. Хищный клоп *Arma custos*: фотопериодический и температурный контроль диапаузы и окраски // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 10. С. 26—37.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х., Горышин Н. И. Чувствительная к длине дня стадия и накопление фотопериодической информации у хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтومол. обозр. 1991. Т. 70, вып. 1. С. 14—22.
- Гапон Д. А. Таксономический обзор мировой фауны клопов-щитников (Heteroptera: Pentatomidae) подсемейств Asopinae и Podopinae. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2008. 27 с.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Данилевский А. С., Кузнецова И. А. Внутривидовые адаптации насекомых к климатической зональности / Данилевский А. С. (ред.) // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. С. 5—51.
- Исмаилов В. Я., Агасьева И. С. Хищный клоп *Perillus bioculatus* F. Новый взгляд на возможности акклиматизации и перспективы использования // 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 // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1977. Т. 4. С. 54—58.
- Йосифов М. В. Фауна на България. Heteroptera, Pentatomidae. София, 1981. Т. 12. 205 с.
- Каменкова К. В. Биология и экология ягодного клопа (*Dolycoris baccarum* L.) — дополнительного хозяина яйцеедов черепашки в Краснодарском крае // Энтومол. обозр. 1958. Т. 37, вып. 3. С. 563—579.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности / Стекольников А. А. (ред.) // Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 2007. С. 107—192. (Тр. Биол. НИИ СПбГУ. Вып. 53).
- Ключко З. Ф. Совки Украины. Київ: Изд-во Ваевського, 2006. 248 с.
- Ключко З. Ф., Будашкин Ю. И., Герасимов В. П. Новые и малоизвестные виды совок (Lepidoptera, Noctuidae) Украины // Вестн. зоологии. 2004. Т. 38, вып. 1. С. 94.
- Маталин А. В. Типология жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоол. журн. 2007. Т. 86, вып. 10. С. 1196—1220.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтومол. обозр. 1995. Т. 74, вып. 4. С. 736—743.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодический контроль скорости роста личинок настоящих полужесткокрылых (Heteroptera) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 5. С. 530—540.

- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Изменения естественных ареалов насекомых в условиях современного потепления климата // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнич. акад. СПб., 2011. Вып. 196. С. 246—254.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Вольгинизм насекомых в условиях современного изменения климата // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнич. акад. СПб., 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 // Энтومол. обозр. 2012б. Т. 91, вып. 1. С. 3—35.
- Наяннов Н. И. К акклиматизации амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* Hübner. (Lepidoptera, Noctuidae) на юге европейской части СССР // Энтومол. обозр. 1973. Т. 72, вып. 4. С. 759—767.
- Перепелица Л. В. Роль фотопериода в развитии *Dolycoris baccarum* // Бюл. ВНИИ защиты растений. 1971. Т. 21. С. 11—13.
- Петрова В. П. Щитники Западной Сибири (Hemiptera, Pentatomidae). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1969. 26 с.
- Пучков В. Г. Фауна Украины. Т. 21. Щитники. Вып. 1. Киев: Изд-во АН УССР, 1961. 338 с.
- Пучков В. Г. Щитники Средней Азии. Фрунзе: Илим, 1965. 319 с.
- Саулич А. Х. Значение абиотических факторов при формировании вторичных ареалов адвентивных видов насекомых // Энтومол. обозр. 1994. Т. 73, вып. 3. С. 591—605.
- Саулич А. Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. 247 с.
- Саулич А. Х. Многолетние жизненные циклы насекомых // Энтومол. обозр. 2010. Т. 89, вып. 3. С. 497—531.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Моновольгинизм и его регуляция у насекомых // Энтومол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 244—258.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате / Стекольников А. А. (ред.) // Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 2007. С. 25—106. (Тр. Биол. НИИ СПбГУ. Вып. 53).
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Сезонное развитие и экология антокорид (Heteroptera, Anthocoridae) // Энтومол. обозр. 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). Уч.-методич. пособие. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2011а. 84 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Диапауза в сезонном цикле щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного климата // Энтومол. обозр. 2011б. Т. 90, вып. 4. С. 740—774.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всесоюз. энтومол. общ-ва. 1977. Т. 59. С. 1—155.
- Тыщенко В. П. Сигнальное и витальное действие экологических факторов // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, вып. 5. С. 655—667.
- Тыщенко В. П. Эволюция сезонных адаптаций у насекомых // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, вып. 1. С. 10—22.
- Челнокова Т. А. Экологическая характеристика и биотопическое размещение хищных полужесткокрылых (Hemiptera—Heteroptera) семейства Pentatomidae лесной зоны Среднего Поволжья // Тр. Куйбышевск. пед. ин-та. 1980. Т. 243. С. 82—86.
- Шаронов В. В. Таблицы для расчетов природной освещенности и видимости. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1945. 198 с.
- Babaroğlu N., Uğur F. Investigation on fecundity of cereal bug [*Aelia rostrata* Boh. (Het.: Pentatomidae)] on some wheat and barley varieties // Plant Prot. Bull. 2001. Vol. 41, N 1—2. P. 1—16 (In Turkish with English summary).
- Babrákzai Z., Hodek I. Diapause induction and termination in a population of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera, Pentatomidae) from central Bohemia // Věst. Čs. Spol. Zool. 1987. Vol. 51. P. 85—88.

- Brown E. S. Researches on the ecology and biology of *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Scutelleridae) in Middle East countries, with special reference to the overwintering period // *Bull. Ent. Res.* 1962. Vol. 53. P. 445—514.
- Butler E. A. *A Biology of British Hemiptera—Heteroptera*. London: H. F. and G. Witherby, 1923. 682 p.
- Çakmak Ö., Başhan M., Koçak E. The influence of life-cycle on phospholipid and triacylglycerol fatty acid profiles of *Aelia rostrata* Boheman (Heteroptera: Pentatomidae) // *J. Kans. Ent. Soc.* 2008. Vol. 81, N 3. P. 261—275.
- Coetzee J. A., Byrne M. J., Hill M. P. Predicting the distribution of *Ecritotarus catarinensis*, a natural enemy released on water hyacinth in South Africa // *Ent. Exp. Appl.* 2007. Vol. 125, N 3. P. 237—247.
- Conradi-Larsen E. M., Sømme L. Notes on the biology of *Dolycoris baccarum* L. (Het., Pentatomidae) // *Nor. Ent. Tidsskr.* 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 // *J. Insect Physiol.* 1978. Vol. 24, N 3. P. 243—249.
- Danks H. V. Long life cycles in insects // *Can. Ent.* 1992. Vol. 134. P. 167—187.
- Danks H. V. *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Ottawa: Biological Survey of Canada, 1987. 440 p. (Monograph Ser. N 1).
- Denlinger D. L. Dormancy in tropical insects // *Ann. Rev. Ent.* 1986. Vol. 31. P. 239—264.
- De Clercq P., Degheele D. Cold storage of the predatory bugs *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus sagitta* (Fabricius) (Heteroptera: Pentatomidae) // *Parasitica*. 1993. Vols 1—2. P. 27—41.
- Ferrari A., Schwertner C. F., Grazia J. Review, cladistic analysis and biogeography of *Nezara Amyot & Serville* (Hemiptera: Pentatomidae) // *Zootaxa*. 2010. N 2424. P. 1—41.
- Geshi J., Fujisaki K. Northward range expansion of *Nezara viridula* in Kinki District, Japan: Expansion speed // *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 2013. Vol. 57, N 3. P. 151—157.
- Gomi T. Geographic variation in critical photoperiod for diapause induction and its temperature dependence in *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) // *Oecologia* (Berlin). 1997. Vol. 111. P. 160—165.
- Harris V. E., Todd J. W., Mullinix B. G. Color change as an indicator of adult diapause in the southern green stink bug, *Nezara viridula* // *J. Agric. Ent.* 1984. Vol. 1, N 1. P. 82—91.
- Hawkins R. D. *Shieldbugs of Surrey*. Surrey (U. K.): Surrey Wildlife Trust, 2003. 192 p.
- Henry T. J. *Biodiversity of Heteroptera* / Fotherill R. G., Adler P. H. (eds) // *Insect Biodiversity: Science and Society*. Oxford (Hoboken): Blackwell Publ., 2009. P. 223—263.
- Higuchi H. Photoperiodic induction of diapause, hibernation and voltinism in *Piezodorus hybneri* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Ent. Sci.* 1994. Vol. 29, N 4. P. 585—592.
- Hodek I. Sensitivity to photoperiod in *Aelia acuminata* (L.) after adult diapause // *Oecologia* (Berlin). 1971. Vol. 6. P. 152—155.
- Hodek I. Photoperiodic response in spring in three Pentatomidae (Heteroptera) // *Acta Ent. Bohemoslov.* 1977. Vol. 74. P. 209—218.
- Hodek I., Hodková M. Role of temperature and photoperiod in diapause regulation in Czech populations of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera, Pentatomidae) // *Eur. J. Ent.* 1993. Vol. 90. P. 95—98.
- Hodek I., Honěk A. Incidence of diapause in *Aelia acuminata* (L.) population from southwest Slovakia (Heteroptera) // *Věst. Čs. Spol. Zool.* 1970. Vol. 34. P. 170—183.
- Hodková M., Hodek I., Sømme L. Cold is not a prerequisite for the completion of photoperiodically induced diapause in *Dolycoris baccarum* from Norway // *Ent. Exp. Appl.* 1989. Vol. 52. P. 185—188.
- Hokkanen H. Polymorphism, parasites, and the native area of *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae) // *Ann. Ent. Fenn.* 1986. Vol. 52. P. 28—31.
- Honěk A. Induction of diapause in *Aelia acuminata* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) // *Acta Ent. Bohemoslov.* 1969. Vol. 66. P. 345—351.

- Hori K. Effect of photoperiod on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1986. Vol. 21, N 4. P. 597—605.
- Hori K., Kuramochi K., Nakabayashi S. Effect of several different food plants on nymphal development of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // *Res. Bull. Obihiro Univ.* 1985. Vol. 14. P. 239—246.
- Jasič I. On the life cycle of *Perillus bioculatus* // *Acta Ent. Bohemoslov.* 1975. Vol. 72, N 6. P. 383—390.
- Javahery M. Biology and ecology of *Picromerus bidens* (Hemiptera: Pentatomidae) in southeastern Canada // *Ent. News.* 1986. Vol. 97. P. 87—98.
- Javahery M. Biology and ecological adaptation of the green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae) in Quebec and Ontario // *Ann. Ent. Soc.* 1990. Vol. 83, N 2. P. 201—206.
- Javahery M. Development of eggs in some true bugs (Hemiptera-Heteroptera). Part I. Pentatomidae // *Can. Ent.* 1994. Vol. 126. P. 401—433.
- Jones P. A., Coppel H. C. Immature stages of *Apateticus cynicus* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) // *Can. Ent.* 1963. Vol. 95. P. 770—779.
- 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* // *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 1961. Vol. 5. P. 191—196.
- Karsavuran Y. Investigations on the biology and ecology of *Dolycoris baccarum* (L.) (Het. Pentatomidae) which attacks to the various plants of economic importance at Bornova (Izmir) // *Türkiye Bitki Koruma Dergisi.* 1986. Vol. 10, N 4. P. 213—230.
- Kavar T., Pavlovčič P., Sušnik S., Meglič V., Virant-Doberlet M. Genetic differentiation of geographically separated populations of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) // *Bull. Ent. Res.* 2006. Vol. 96, N 2. P. 117—128.
- Kiritani K. Distribution and abundance of the southern green stink bug, *Nezara viridula* // *Proc. Symp. on Rice Insects.* Tropical Agricultural Research Center, Tokyo, 1971. P. 235—248.
- 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) // *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 1962. Vol. 6, N 3. P. 242—246.
- Kiritani K., Hokyo N., Yukawa J. Co-existence of the two related stink bugs *Nezara viridula* and *N. antennata* under natural conditions // *Res. Pop. Ecol. (Kyoto).* 1963. Vol. 5. P. 11—22.
- Kiritani Y. Timing of oviposition and nymphal diapause under the natural day-lengths in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1985a. Vol. 20. P. 252—256.
- Kiritani Y. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1985b. Vol. 20. P. 257—263.
- Kobayashi S., Numata H. Photoperiodic responses controlling the induction of adult diapause and the determination of seasonal form in the bean bug, *Riptortus clavatus* // *Zool. Sci.* 1993. Vol. 10. P. 983—990.
- Kobayashi T. Biology of insect pests of soybean and their control // *Jpn. Agric. Res. Quart.* 1972. Vol. 6. P. 212—218.
- Kon M., Oe A., Numata H. Ethological isolation between two congeneric green stink bugs, *Nezara antennata* and *N. viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // *J. 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) // *Res. Pop. Ecol. (Kyoto).* 1994. Vol. 36. P. 87—92.
- Koshiyama Y., Tsumuki H., Muraji M., Fujisaki K., Nakasuji F. Transfer of male secretions to females through copulation in *Menida scotti* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1993. Vol. 28. P. 325—332.
- Krambias A. Host plant, seasonal migration and control of the berry bug *Dolycoris baccarum* L. in Cyprus // *Plant Prot. Bull.* 1987. Vol. 35, N 1. P. 25—26.
- Larivière M.-C., Laroche A. *Picromerus bidens* (Heteroptera: Pentatomidae) in North America, with a world review of distribution and bionomics // *Ent. News.* 1989. Vol. 100, N 4. P. 133—146.

- Leston D. The life-cycle of *Picromerus bidens* (L.) (Hem., Pentatomidae) in Britain // Ent. Month. Mag. 1955. Vol. 91. P. 109.
- Masaki S. Summer diapause // Annu. Rev. Ent. 1980. Vol. 25. P. 1—25.
- Masaki S., Sakai T. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae) // Jap. J. Appl. Entom. Zool. 1965. Vol. 9, N 3. P. 191—205.
- Masaki S., Yata O. Seasonal adaptation and photoperiodism in butterflies // Spec. Bull. Lepidopt. Soc. Jap. 1988. Vol. 6. P. 341—383 (in Japanese, with English Summary).
- Masaki S., Walter T. J. Cricket life cycles // Evol. Biol. 1987. Vol. 21. P. 349—423.
- McPherson J. E. Pentatomoidea (Hemiptera) of Northeastern North America. Carbondale and Edwardsville (Illinois, U. S. A.): South Illinois Univ. Press, 1982. 240 p.
- Miner F. D. Biology and control of stink bugs on soybeans // Arkansas Agric. Exp. Stat. Bull. 1966. N 708. P. 1—40.
- Musolin D. L. Insects in a warmer world: Ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // Global Change Biology. 2007. Vol. 13, N 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 // Physiol. Ent. 2012. Vol. 37, N 4. P. 309—322.
- Musolin D. L., Fujisaki K., Numata H. Photoperiodic control of diapause termination, colour change and postdiapause reproduction in the southern green stink bug, *Nezara viridula* // Physiol. Ent. 2007. Vol. 32. P. 64—72.
- Musolin D. L., Numata H. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula* // Physiol. Ent. 2003a. Vol. 28, N 2. P. 65—74.
- Musolin D. L., Numata H. Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: Is it costly to expand the distribution range? // Ecol. Ent. 2003b. Vol. 28, N 6. P. 694—703.
- Musolin D. L., Numata H. Late-season induction of diapause in *Nezara viridula* and its effect on adult coloration and post-diapause reproductive performance // Ent. Exp. Appl. 2004. Vol. 111. P. 1—6.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Summer dormancy ensures univoltinism in the predatory bug *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae) // Ent. Exp. Appl. 2000. Vol. 95. P. 259—267.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* in the forest-steppe zone (Heteroptera: Pentatomidae) // Ent. Gen. 2001. Vol. 25, N 4. P. 255—264.
- Musolin D. L., Tougou D., Fujisaki K. Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // Global Change Biol. 2010. Vol. 16, N 1. P. 73—87.
- Musolin D. L., Tsytsulina K., Ito K. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control // Biol. Contr. 2004. Vol. 31. P. 91—98.
- Nakamura K., Numata H. Photoperiodic sensitivity in adult of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) // Eur. J. Ent. 1995. Vol. 92. P. 609—613.
- Nakamura K., Numata H. Seasonal life cycle of *Aelia fieberi* (Heteroptera: Pentatomidae) // Ann. Ent. Soc. Am. 1997. Vol. 90. P. 625—630.
- Nakamura K., Numata H. Alternative life cycles controlled by temperature and photoperiod in the oligophagous bug, *Dybowskyia reticulata* // Physiol. Ent. 1998. Vol. 23. P. 69—74.
- Nakamura K., Numata H. Environmental regulation of adult diapause of *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (Heteroptera: Pentatomidae) in southern and northern populations of Japan // Appl. Ent. Zool. 1999. Vol. 34, N 3. P. 323—326.
- 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 // Appl. Ent. Zool. 2006. Vol. 41, N 1. P. 105—109.



- Niva C. C. Molecular and Neuroendocrine Mechanisms of Photoperiodism in *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae). PhD dissertation. Kobe, Japan: Kobe University, 2003. 114 p.
- Noda H., Ishii T. Effects of photoperiod and temperature on the ovarian development of the white-spotted stink bug, *Eysarcoris ventralis* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 1981. Vol. 25. P. 33—38 (in Japanese, with English summary).
- Noda T. Short day photoperiod accelerates the oviposition in the oriental green stink bug, *Nezara antennata* Scott (Heteroptera: Pentatomidae) // *Appl. Ent. Zool.* 1984. Vol. 19, N 1. P. 119—120.
- Numata H., Kobayashi S. Threshold and quantitative photoperiodic responses exist in an insect // *Experientia.* 1994. Vol. 50. P. 969—971.
- Numata H., Nakamura K. Photoperiodism and seasonal adaptations in some seed-sucking bugs (Heteroptera) in central Japan // *Europ. J. Ent.* 2002. Vol. 99. P. 155—161.
- 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* // *Ent. Exp. Appl.* 1995. Vol. 76. P. 247—253.
- Panizzi A. R., McPherson J. E., James D. G., Javahery M., McPherson R. M. Stink bugs (Pentatomidae) / Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds) // *Heteroptera of Economic Importance.* Boca Raton (U. S. A.): CRC Press, 2000. P. 421—474.
- Poltavsky A. N., Artokhin K. S. *Tarachidia candefacta* (Lepidoptera: Noctuidae) in the south of European Russia // *Phegea.* 2006. Vol. 34, N 2. P. 41.
- Richman D. V., Mead F. W. Stages in the life cycle of a predatory stink bug, *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) // Florida Dept. Agric. Consumer Services, Div. of Plant Industry, Entomology Circular. 1980. N 216. P. 1—2.
- Rider D. A. Family Pentatomidae Leach, 1815 / Aukema B., Rieger C. (eds) // *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region.* Vol. 5. Pentatomomorpha II. Wageningen, The Netherlands: The Netherlands Entomol. Soc., 2006. P. 233—414.
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) // *Europ. J. Ent.* 1996. Vol. 93, N 3. P. 507—518.
- Saunders D. S. *Insect Clocks.* Oxford: Pergamon Press, 1976. 280 p.
- Schumacher F. Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Asopiden // *Zeitschr. Wissensch. Insectenbiol.* 1910—1911. Bd 6. S. 263—266, 376—383, 430—437; Bd 7. S. 40—47.
- Shintani Y., Masuzawa Y., Hirose Y., Miyahara R., Watanabe F., Tajima J. Seasonal occurrence and diapause induction of a predatory bug *Andrallus spinidens* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae) // *Ent. Sci.* 2010. Vol. 13. P. 273—279.
- Singh Z. Southern Green Stink Bug and its Relationship to Soybeans: Bionomics of the Southern Green Stink Bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Central India. Delhi, India: Metropolitan Book Co. (PVT) Ltd, 1973. 106 p.
- Şişli M. N. The effect of the photoperiod on the induction and termination of adult diapause of *Aelia rostrata* Boh. (Hemiptera: Pentatomidae) // *Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara.* 1965. Vol. 10. P. 62—69.
- Southwood T. R. E., Leston D. *Land and Water Bugs of the British Isles.* London: Frederick Warne and Co., 1959. 436 p.
- Sun X., Marshall S. A. Systematics of *Phasia Latreille* (Diptera: Tachinidae) // *Zootaxa.* 2003. N 276. P. 1—320.
- Takeda K., Musolin D. L., Fujisaki K. Dissecting insect responses to climate warming: Overwintering and post-diapause performance in the southern green stink bug, *Nezara viridula*, under simulated climate-change conditions // *Physiol. Ent.* 2010. Vol. 35, N 4. P. 343—353.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. *Seasonal Adaptations of Insects.* N. Y.: Oxford Univ. Press, 1986. 412 p.
- Todd J. W. Ecology and behavior of *Nezara viridula* // *Annu. Rev. Ent.* 1989. Vol. 34. P. 273—292.
- Tomokuni M., Yasunaga T., Takai M., Yamashita I., Kawamura M., Kawasawa T. *A Field Guide to Japanese Bugs: Terrestrial Heteropterans.* Tokyo: Zenkoku Noson Kyoiku Kyokai, 1993. 384 p. (in Japanese).



- 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 // Ent. Exp. Appl. 2009. Vol. 130. P. 249—258.
- Whitmarsh R. D. Life-history notes on *Apateticus cynicus* and *maculiventris* // J. Econ. Entom. 1916. N 1. P. 51—53.
- Wilde G. E. Photoperiodism in relation to development and reproduction in the green stink bug // J. Econom. Ent. 1969. Vol. 62, N 3. P. 629—630.
- Yathom S. An outbreak of *Dolycoris baccarum* L. (Heteroptera: Pentatomidae) on sunflower in Israel // Israel J. Ent. 1980. Vol. 14. P. 25—28.
- 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 // Appl. Ent. Zool. 2007. Vol. 42. P. 205—215.
- Yukawa J., Kiritani K., Kawasawa T., Higashiura Y., Sawamura N., Nakada K., Gyotoku N., Tanaka A., Kamitani S., Matsuo K., Yamaguchi S., Takematsu Y. Northward range expansion by *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Shikoku and Chugoku Districts, Japan, possibly due to global warming // Appl. Ent. Zool. 2009. Vol. 44, N 3. P. 429—437.
- Zou D., Wang M., Zhang L., Zhang Y., Zhang X., Chen H. Taxonomic and biologic notes on *Arma chinensis* (Fallou) (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae) // Zootaxa. 2012. N 3382. P. 41—52.

Санкт-Петербургский государственный университет;

E-mail: 325mik40@gmail.com

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет

им. С. М. Кирова.

E-mail: musolin@gmail.com

Поступила 20 XII 2013.

#### SUMMARY

The paper reviews diversity of seasonal cycles known in stink bugs (Heteroptera, Pentatomidae) from the Temperate Zone and is based on the dataset of 43 pentatomid species studied in detail up to date (Saulich, Musolin, 2011). All seasonal cycles realized by pentatomids in the Temperate Zone can be divided into two large groups: univoltine and polyvoltine cycles. In **univoltine** cycles, only one generation is annually realized. However, univoltinism of a species or particular population can be ensured by different mechanisms: its control may be **endogenous** (involving an obligate diapause) or **exogenous** (environmental, involving facultative diapause). Furthermore, endogenously controlled univoltine seasonal cycles can include obligate embryonic (egg) diapause (e. g., *Picromerus bidens* and *Apateticus cynicus*), obligate nymphal diapause (e. g., *Pentatoma rufipes*) or obligate adult (reproductive) diapause (e. g., *Palomena prasinata*, *Palomena angulosa* and *Menida scotti*). Exogenously controlled seasonal cycles are more flexible. Many species that are polyvoltine in the Subtropical or Warm Temperate Zones are univoltine further polewards. In this case, their univoltinism is exogenously, or environmentally, controlled. The mechanism often involves such seasonal adaptations as photoperiodic response of facultative winter diapause induction with high thermal optimum (e. g., *Arma custos* and *Dybowskyia reticulata*) or high critical threshold of winter diapause induction response (e. g., *Graphosoma lineatum*). Some species are known to include into their seasonal cycles not only winter diapause (hibernation), but also summer diapause (aestivation). The diapausing stage can be the same in some pentatomids (e. g., *Nezara antennata* has facultative adult winter and summer diapauses) or diapausing stages can be different (e. g., *Picromerus bidens* survives winter in obligate embryonic diapause and spends the hottest period of summer

in facultative adult aestivation). All **polyvoltine** cycles follow the same general pattern: one, two or even more directly breeding generation(s) is/are followed by a generation that enters winter diapause. However, this sequence might be complicated by incorporation of specific seasonal adaptations such as aestivation, migrations, different forms of seasonal polyphenism or polymorphism (e. g., seasonal changes of body colour), etc. Many pentatomids demonstrate geographic clines of voltinism producing several generations in the subtropical regions (environmentally controlled polyvoltine development) and two or only one generation(s) polewards (environmentally controlled bi- or univoltinism). However, some species demonstrate a strict bivoltine seasonal cycle. These pentatomids always produce two annual generations, each of which enters either winter or summer diapause. *Nezara antennata* which produces two generations and enters facultative winter and summer diapauses can serve as an example. **Semivoltine** seasonal cycles last more than one year. They are not very rare among insects, are known in true bugs, but have not yet been recorded among pentatomids. Examples of different seasonal cycles are described and discussed in detail. The further discussion focuses on ecological importance of photoperiodic and thermal responses in natural or artificial spreading of pentatomids outside their original ranges. Phytophagous *Nezara viridula* and predacious *Podisus maculiventris* and *Perillus bioculatus* are used as examples. An attempt is done to compare the phylogeny of Pentatomidae and distribution of realized patterns of seasonal development. However, it is concluded that reconstruction of phylogenetic relationships cannot yet provide a sufficient basis for prediction of realized seasonal cycles. It is suggested that terms uni-, bi-, poly-, and semivoltinism should refer to populations rather than species, as the realized patterns of seasonal development often differ between northern and southern populations within the same species with wide range.