

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7

ЛЕТНЯЯ ДИАПАУЗА КАК ОСОБАЯ СЕЗОННАЯ АДАПТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ: РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ ПРОЯВЛЕНИЯ, МЕХАНИЗМОВ КОНТРОЛЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© А. Х. Саулич,¹ Д. Л. Мусолин²

¹ Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7—9, С.-Петербург, 199034, Россия
E-mail: 325mik40@gmail.com

² Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, С.-Петербург, 194021, Россия
E-mail: musolin@gmail.com
Поступила 06.06.2017

В обзоре представлены материалы, характеризующие современное состояние знаний о летней диапаузе (эстивации) насекомых — одной из сезонных адаптаций, занимающей важное место в годичном цикле многих видов и популяций. В отличие от зимней диапаузы эстивация наступает летом и терминируется осенью, когда восстанавливаются активное питание, развитие и/или размножение. Обычно высокая температура и длинный день способствуют ее наступлению и поддержанию, тогда как короткий день и низкая температура предотвращают ее индукцию или терминируют диапаузу. Экофизиологический синдром летней диапаузы в основном подобен тому, который наблюдается при зимней диапаузе, и включает заблаговременную гипертрофию жирового тела, снижение уровня метаболизма, возрастание устойчивости к неблагоприятным условиям абиотической и биотической природы и т. д. Торможение морфогенеза и гаметогенеза находится под контролем эндокринной системы. Наступление летней диапаузы часто сопровождается миграциями на разные, иногда значительные, расстояния к местам эстивации. Наряду с основной экологической функцией летней диапаузы (переживанием периода летних лимитирующих условий) рассмотрена не менее важная ее функция, определяющая синхронизацию сроков развития отдельных стадий годичного цикла насекомых с внешними фенологическими событиями. Включение летнего покоя в сезонный цикл часто сопровождается редукцией числа завершаемых за год поколений и переходом вида или его отдельных популяций к моновольтинизму. Селективные факторы, ответственные за эволюцию летней диапаузы, различны у разных видов. Основными из них, стимулирующими возникновение летней диапаузы, являются климатические, определяющие доступность и обилие пищевых запасов и пресс хищников или паразитов. Длительная диапауза, формирующаяся весной или в начале лета и прекращающаяся лишь после зимовки, во многих случаях оказывается последовательностью двух самостоятельных диапауз (летней и зимней), смена которых происходит без видимых внешних проявлений.

Ключевые слова: диапауза, летняя диапауза, лето, миграции, сезонное развитие, сезонные циклы, сезонный покой, фотопериодизм, фотопериодическая реакция, эстивация.

Существование живых организмов в условиях годичного ритма климата невозможно без специальных приспособлений к сезонным изменениям сре-

ды обитания. У насекомых для переживания неблагоприятных периодов года в процессе эволюции развились разнообразные по глубине формы покоя, при наступлении которых возрастает неспецифическая устойчивость организма к повреждающим воздействиям внешней среды. Физиологический покой насекомых, независимо от его формы, способен решать различные экологические задачи. Он способствует переживанию как зимних холодов, так и жарких и засушливых сезонов года, сезонного дефицита пищи, обеспечивает синхронизацию межвидовых и внутривидовых связей, а также иногда выполняет другие функции. Одной из форм физиологического покоя является летняя диапауза, или эстивация. Летний покой особенно часто встречается у насекомых тропического и субтропического поясов, он ярко выражен у обитателей пустынь и полупустынь, но не редок и у представителей фауны умеренных широт.

Анализ опубликованных данных показал, что зимний покой насекомых, функционально ориентированный в основном на выживание в условиях низких температур, исследован значительно глубже, чем летний. При этом большие успехи достигнуты как по широте охвата изученных таксонов, так и по глубине исследований процессов, протекающих у насекомых в состоянии зимнего физиологического покоя (Данилевский, 1961; Виноградова, 1984, 1991; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Заславский, 1994; Bale, 2002; Denlinger, 2002; Саулич, Волкович, 2004; Numata, 2004; Hodkova, Hodek, 2004; Košťál, 2006; Белозеров, 2007, 2009, 2012; Волкович, 2007; Кипятков, Лопатина, 2007; Саулич, Мусолин, 2007; Denlinger, Lee, 2010; Goto, Numata, 2015; Rogers, 2015; Storey, Storey, 2015; Musolin, Saulich, 2017; Saulich, Musolin, 2017).

Летний покой насекомых исследован менее полно. Отчасти это связано с тем, что он реже встречается у насекомых. Например, недавно проведенный анализ распространенности разных сезонных классов диапаузы (летней и зимней) среди клопов-щитников (Heteroptera, Pentatomoidea) умеренного климата показал, что если зимняя диапауза свойственна практически всем видам, включенным в анализ, то летняя диапауза встречается только примерно у 10 % видов (Мусолин, 2017; Musolin, Saulich, 2017).

Опубликовано 3 крупных обзора сведений о летней диапаузе (Masaki, 1980; Denlinger, 1986; Ушатинская, 1987), а также отдельные работы, в которых на примере разных видов рассмотрены экологические и физиологические аспекты летнего покоя насекомых (Spieth, Schwarzer, 2001; Xue et al., 2001, 2002; Tanaka et al., 2002; Liu et al., 2006; Wu et al., 2006; Yamamura et al., 2008, и др. — см. также список цитированной литературы). Недавно появились новые экспериментальные данные (Loomis, 2010; Storey, Storey, 2015, и др.), позволяющие оценить и расширить представления о свойствах и значении летнего покоя в жизни насекомых и с новых позиций проанализировать фенологические схемы, ранее рассматриваемые как следствие наступления облигатной летне-осенне-зимней диапаузы.

Цель данной статьи — отразить современное состояние знаний о летней диапаузе, одной из сезонных адаптаций, занимающей важное место в годичном цикле многих видов и популяций насекомых.

В отношении летнего покоя насекомых используются 3 в целом синонимичных термина: *летняя диапауза (summer diapause)*, *эстивация (aestivation)* и *летовка* (Ушатинская, 1987). Очевидно, что они были предложены как антонимы терминов *зимняя диапауза (winter diapause)*, *гибернация (hibernation)* и *зимовка*. Такое терминологическое противопоставление подчеркивает как минимум календарную приуроченность соответствующих состояний. Однако по своим характеристикам лето в поясе умеренного климата в значительной степени отличается от лета в тропиках и субтропиках не только амплитудой температур и их сезонной динамикой, но еще и тем, что

в тропиках самыми неблагоприятными факторами могут быть не столько температура, сколько выраженные сезоны дождей, засухи или ураганов. Поскольку экофизиологические особенности летней диапаузы в тропиках пока изучены недостаточно, основное внимание в данной статье мы уделим видам, обитающим в умеренном климатическом поясе.

1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕТНЕЙ ДИАПАУЗЫ

Летняя диапауза у насекомых умеренных широт обычно наступает в летний период и несет весьма разнообразную функциональную нагрузку. По аналогии с зимней диапаузой летняя диапауза может быть связана с неоптимальными (в данном случае — высокими) температурами, однако чаще ее формирование определяется отсутствием подходящего корма, его дефицитом или низким качеством, что в свою очередь является следствием влияния абиотической составляющей внешней среды на кормовую базу. Во многих случаях причины ухода насекомых в летнюю диапаузу не очевидны и могут быть выяснены лишь при тщательном изучении их биологии, сезонного развития, межвидовых и внутривидовых взаимоотношений.

Время наступления и продолжительность летнего покоя сильно различается у разных видов. Обычно он охватывает небольшую промежуток времени летом и прекращается с наступлением комфортных условий ближе к концу лета или в начале осени. Однако есть примеры, когда период летнего покоя занимает весь вегетационный сезон, а активная жизнедеятельность насекомого полностью сдвигается на позднюю осень или зиму. Например, такая продолжительная летняя пауза свойственна многим палеарктическим жукам-лейодидам (Coleoptera, Leiodidae: Cholevinae) и коротконадкрылым жукам (Coleoptera, Staphylinidae: Omaliinae), которые, несмотря на относительно суровые условия регионов обитания, имеют годовые циклы с осенним размножением, личиночным развитием зимой и имагинальной диапаузой летом (Торр, 1990, 2003).

Примеров сдвига активного развития на зимний период у насекомых умеренных широт немного. Среди них можно упомянуть необычный сезонный цикл листоеда *Psylliodes chrysocephala* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae), у которого в отличие от большинства обитателей умеренного климата откладка яиц и развитие личинок на юго-западе Венгрии происходят не летом, а зимой, продолжаясь с сентября по апрель (рис. 1; Sáringер, 1984).

Имагинальная диапауза у этого вида приурочена к наиболее жаркому и сухому периоду года. Она наступает в июле и продолжается независимо от внешних условий (длины дня, температуры, качества пищи, влажности) около двух месяцев. Заканчивается диапауза в конце августа так же спонтанно, как и возникает. Затем наступает период активного развития имаго — питание, созревание и откладка яиц, которая продолжается всю зиму и может происходить при очень низких температурах от + 4 до + 12 °С. В мягкие зимы яйцекладку наблюдали даже в декабре и январе. Этот листоед всегда завершает только одно поколение в году (Sáringер, 1984).

Инвертированный сезонный цикл с активным развитием в течение более холодного сезона в большей степени характерен для насекомых мягкого климата субтропиков и тропиков. Так, *Abraxas miranda* Butler, 1878 (Lepidoptera, Geometridae) в условиях субтропического климата о. Хонсю (Япония, 34° с. ш.) также переживает жаркий период года в состоянии куколочной диапаузы, а зимой встречаются активные гусеницы, питающиеся на вечнозеленом японском бересклете *Euonymus japonicus* (Celastraceae; Масак, 1957, 1958).

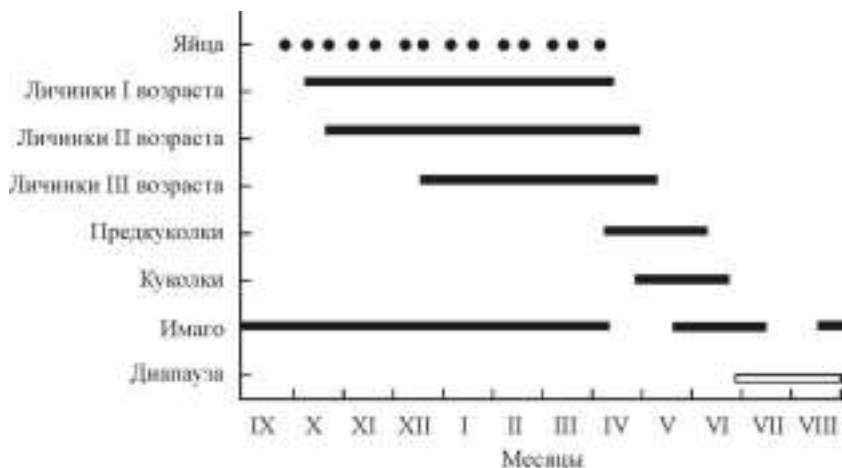


Рис. 1. Фенология популяции листоеда *Psylliodes chrysocephala* (L.) на юго-западе Венгрии (по: Sáringer, 1984).

Нередко летняя диапауза проявляется только у части популяции, как это было обнаружено у американской белой бабочки *Hypphantria cunea* (Drury, 1773) (Lepidoptera, Arctiidae; Masaki, 1977), или в отдельные годы вообще отсутствует, как у некоторых златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae; Волкович, 2007) и других хищных насекомых. У отдельных видов летняя диапауза свойственна только одному полу, что отмечено и в случаях зимней диапаузы (Tauber et al., 1986; Teraoka, Numata, 1995). Например, у бархатницы *Minois dryas* Scopoli, 1763 (Lepidoptera, Satyridae; Kida et al., 1997) и у наездника-энциртиды *Blastothrix longipennis* Howard, 1881 (= *B. confusa*) (Hymenoptera, Encyrtidae), паразитирующего на ложнощитовках (Homoptera, Coccidae), в летнюю диапаузу уходят только самки (Сугоняев, 1963; Данилевский, Шельдешова, 1968). В противоположность этому более высокий процент диапаузирующих летом самцов отмечают, например, у мух родов *Sarcophaga* (Diptera, Sarcophagidae; Denlinger, 1981) и *Lucilia* (Diptera, Calliphoridae; Ring, 1971), а также у совки *Heliothis virescens* (Fabricius, 1777) (Lepidoptera, Noctuidae; Butler et al., 1985).

Летняя диапауза может формироваться на разных стадиях онтогенеза насекомых, но это происходит относительно редко на стадии яйца или личинки младшего возраста (Фалькович, 1979; Masaki, 1980; Oku, 1983). Летний покой предкуколок, куколок и имаго, вероятно, связан со сравнительно большей адаптированностью этих стадий онтогенеза к жаркому климату или повышенным температурам. Известно, что предкуколки и куколки многих видов насекомых обычно переживают жаркий период года в колыбельках в почве, которая защищает их и от иссушения, и от перегрева, а имаго имеющих репродуктивную диапаузу видов способны мигрировать на дальние расстояния в поисках более подходящих условий.

При том что летняя диапауза может формироваться на разных стадиях развития, для каждого вида ее место в онтогенезе, как и в случаях зимней диапаузы, строго определено. Так, по данным С. Масаки (Masaki, 1980), среди 179 имеющих эстивацию исследованных видов из 12 отрядов насекомых у 6.1 % летняя диапауза протекает на стадии яйца, у 17.4 % она формируется на стадии личинки, у 29 % — на стадии куколки, и 47.5 % видов диапаузируют летом на стадии имаго. К настоящему времени число изученных в отношении летней диапаузы видов существенно возросло, но приуроченность эстивации к стадиям онтогенеза осталась примерно такой же.

Наиболее подробно летняя диапауза исследована у представителей отрядов жесткокрылых (Coleoptera) и чешуекрылых (Lepidoptera). Выяснилось, что у насекомых разных таксономических групп могут доминировать разные типы диапаузы (эмбриональная, личиночная, куколочная или имагинальная диапаузы). Например, среди клопов-щитников (Heteroptera, Pentatomidae) с летней диапаузой, по имеющимся данным, явно преобладают виды, эстивирующие на имагинальной стадии. Летняя диапауза на личиночной стадии в этом надсемействе пока обнаружена только у представителей рода *Coptosoma* Laporte (Heteroptera, Plataspidae) (Саулич, Мусолин, 2014а; Мусолин, 2017; Musolin, Saulich, 2017).

Летняя и зимняя диапаузы у одних видов проходят на одной и той же онтогенетической стадии, у других — на разных (Tauber et al., 1986; Danks, 1987). У чешуекрылых зимовка чаще протекает на стадии личинки (44 %) или куколки (49 %), тогда как летняя диапауза чаще приходится на стадию куколки (53 %) или имаго (34 %). У жесткокрылых и двукрылых обе диапаузы обычно приходятся на одни и те же онтогенетические стадии (Masaki, 1980). У немногих клопов-щитников, имеющих в сезонном цикле две диапаузы, как было отмечено выше, эстивируют обычно имаго, а зимуют у разных видов разные стадии, при этом чаще личиночная, чем эмбриональная (Саулич, Мусолин, 2014а; Мусолин, 2017).

Летний и зимний покой у насекомых формируются независимо от филогенетической близости видов. Так, у парусника *Luehdorfia puziloi* Erschoff, 1872 (Lepidoptera, Papilionidae) летняя диапауза протекает на стадии куколки, зимняя — на стадии фарадного имаго (Kimura, 1975), но у близкого *Luehdorfia japonica* Leech, 1889 обнаружена только летняя куколочная диапауза, а зимовка протекает на стадии развивающейся куколки, на которой протекают процессы имагинального морфогенеза (Ishii, Hidaka, 1979, 1982).

Несомненно, что основная эколого-функциональная направленность летней диапаузы — это переживание периода лимитирующих условий летом. Однако не менее важна другая ее функция — синхронизирующая, которая у разных видов может решать различные задачи и проявляться по-разному в зависимости от особенностей их сезонного цикла. Так, многие карпофаги и семяеды, личинки которых питаются плодами и семенами растений, вынуждены приспособлять свой сезонный цикл к наступлению именно этой фенофазы своих растений-хозяев. В таком случае самки этих видов проводят часть лета в состоянии летней диапаузы, что создает предпосылки для синхронизации сроков появления личинок с созреванием плодов и семян кормового растения (Tanaka et al., 2002; Numata, 2004). У других видов наступление летнего покоя дает возможность сдвигать календарные сроки формирования зимующих стадий именно к тому периоду года, к которому они адаптированы. Благодаря этому чем позже в сезоне достигаются стадии, способные сформировать диапаузу, тем успешнее протекает их зимовка. Такая адаптация обнаружена у многих насекомых, принадлежащих к разным отрядам и имеющих моновольтинный сезонный цикл с неглубокой зимней диапаузой. Среди них, например, *Spilosoma obliqua* (Walker, 1855) (= *Spilarctia obliqua*) (Lepidoptera, Arctiidae; Li, Xue, 1991), *Picromerus bidens* Amyot et Serville, 1843 (Heteroptera, Pentatomidae; Musolin, Saulich, 2000; Саулич, Мусолин, 2007). В других случаях, как у активных в зимний сезон жуков *Catops nigricans* (Spence, 1815) (Coleoptera, Leiodidae), летняя диапауза имаго сдвигает сроки размножения на период, оптимальный для активной жизнедеятельности (Торп, 2003). У комара-долгоножки *Tipula pagana* Meigen, 1818 (Diptera, Tipulidae) лабильность сроков наступления летней диапаузы и зависимость ее продолжительности от внешних факторов обеспечивают синхронизацию появления имаго, необходимую для

встречи полов и успешного размножения в более благоприятных условиях пониженной температуры осенью (Butterfield, 1976).

Синхронизирующая функция летней диапаузы хорошо видна и в примерах сопряженности сезонного развития паразитических насекомых и их хозяев (Данилевский, Шельдешова, 1968; Spieth, Schwarzer, 2001; Сугоняев, Войнович, 2006). Такие случаи и факторы, регулирующие годовые циклы в системе хозяин—паразит, рассматриваются далее детально.

Включение летнего покоя в сезонный цикл в большинстве случаев сопровождается переходом вида или его отдельных популяций к моновольтинизму (Саулич, Волкович, 1996; Saulich, Musolin, 1996; Саулич, Мусолин, 2014б), обусловленному разными причинами — например, дефицитом подходящего корма или отсутствием подходящей фазы кормовых растений у фитофагов, отсутствием заражаемой стадии для паразитических насекомых и т. п. Наряду с этим есть примеры видов, у которых наличие летней диапаузы не приводит к полной редукции числа полных ежегодных поколений до единственного. Это характерно, в частности, для капустной совки *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Noctuidae), подробно исследованной в Японии (Masaki, 1956; Masaki, Sakai, 1965). На севере страны (о. Хоккайдо) тепловые ресурсы достаточны для развития лишь одного поколения за летний сезон. По мере продвижения на юг количество тепла увеличивается, что обеспечивает развитие двух поколений в год — весеннего и осеннего, разделенных летней куколочной диапаузой. Длительность этой диапаузы увеличивается от севера к югу, и на крайнем юге Японии (о. Амами) летняя диапауза полностью вытесняет зимнюю. Благодаря географической изменчивости продолжительности летней диапаузы на всей территории Японии, независимо от географической широты, развиваются 2 полноценных поколения *M. brassicae* в год.

Сходная тенденция в фенологическом развитии этого вида прослеживается и во Франции: несмотря на наличие летней куколочной диапаузы, капустная совка на юге страны имеет бивольтинный сезонный цикл (Sauer, Grüner, 1988).

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ В СОСТОЯНИИ ЛЕТНЕЙ ДИАПАУЗЫ

По своим физиологическим особенностям летняя диапауза во многом аналогична зимней. Подготовка к ней (и при облигатном, и при факультативном ее характере) происходит заранее и сопровождается значительным повышением неспецифической устойчивости к неблагоприятным воздействиям окружающей среды. При подготовке к диапаузам обоих сезонных классов идет накопление резервных питательных веществ, обычно в виде жировых отложений и гликогена. Понижение интенсивности метаболизма, которое является одним из следствий формирования диапаузы, определяет повышенную устойчивость организма к таким неблагоприятным факторам, как высокая или низкая температура среды, дефицит влаги, длительное отсутствие корма.

На примере одного из широко распространенных и хорошо изученных видов — капустной совки *Mamestra brassicae* — в сравнительном плане рассмотрены физиологические особенности диапауз разных сезонных классов, адаптированных к разным условиям. И летняя, и зимняя диапаузы протекают на одной и той же онтогенетической стадии — куколочной. В коротком дне и при пониженной температуре индуцируется зимняя факультативная диапауза. Эти факторы эффективны при воздействии на гусениц от I до V возрастов. В естественной природной среде зимний покой формируется в

ноябре—декабре, а заканчивается в конце декабря (Masaki, Sakai, 1965; Горышин, Тыщенко, 1973; Саулич, 1999). Летняя факультативная диапауза возникает в том случае, если гусеницы VI возраста развиваются при длинном дне и высокой температуре (Masaki, Sakai, 1965; Goto, Hukushima, 1995; Goto et al., 2001). Аналогичные данные были получены при изучении условий возникновения летней диапаузы у хлопковой совки — *Helicoverpa armigera* (Hübner, [1809]) (Lepidoptera, Noctuidae; Liu et al., 2006).

В экофизиологии насекомых обычно используют 2 критерия для характеристики состояния диапаузы. Независимо от типа диапаузы (эмбриональная, личиночная, куколочная или имагинальная), ее формы (облигатная или факультативная) и сезонного класса (зимняя или летняя) (Мусолин, 2017; Musolin, Saulich, 2017), она характеризуется такими показателями, как *прочность*, или *продолжительность* (*diapause duration*) и *глубина*, или *интенсивность* (*diapause intensity*). Прочность диапаузы может измеряться: 1) продолжительностью этого состояния в условиях, способствующих сохранению диапаузы; 2) шириной диапазона фотопериодов и температур, способных индуцировать переход к активному развитию; 3) скоростью реактивации под действием терминирующих диапаузу условий. Под глубиной диапаузы обычно понимают степень подавления метаболизма (Заславский, 1984). В иностранной литературе чаще используются 2 термина: *интенсивность диапаузы* (*diapause intensity*) и *длительность диапаузы* (*diapause duration*) (Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Torp, 1990; Masaki, 2002).

По данным В. А. Масленниковой с сотрудниками (Масленникова и др., 1976), зимняя и летняя куколочные диапаузы у капустной совки *M. brassicae* из Белгородской обл. (50° с. ш.) различались как по продолжительности (прочности), так и по глубине (интенсивности). В частности, возникшая при 25 °С и коротком дне зимняя диапауза куколок при содержании их в 18 °С продолжалась в среднем около 8 мес., тогда как средняя длительность летней диапаузы, индуцированной при той же температуре, но в длинном дне (при тех же экспериментальных условиях ее реактивации), составила 1.5 мес. Позже было показано, что для терминации зимней диапаузы у капустной совки (популяция из г. Цуруока, Япония, 39.4° с. ш.) необходимо 4 мес., в то время как летняя прекращалась через 1 мес. в условиях, благоприятствующих этому процессу (Ding et al., 2003). Разница в прочности летней и зимней диапауз обнаружена также у хлопковой совки *Helicoverpa armigera* из Китая (Liu et al., 2006). Хотя обе диапаузы у нее проявлялись с меньшей интенсивностью, чем у капустной совки, тем не менее для терминации зимней диапаузы, которая определялась по срокам появления пигментации глазных пятен (retention of pigmented eye spots), куколкам потребовалось 37 дней, тогда как летняя диапауза завершилась через 10 дней.

Надежным индикатором глубины диапаузы у насекомых является уровень концентрации гормона линьки — экдизона. Известно, что высокий титр экдизона обеспечивает активное развитие, а состояние диапаузы определяется низкой концентрацией этого гормона или полным его отсутствием. Анализ титра экдизона у куколок капустной совки, определенного методом так называемого каллифора-теста и измеряемого в каллифора-единицах (к. е./1 г веса) (Karlson, Shaaya, 1964), показал, что при зимней диапаузе он составляет 0.7—1.0 к. е./1 г веса (Масленникова и др., 1976). При летней (менее прочной) диапаузе его концентрация держалась в пределах 2.3—3.0 к. е./1 г веса, т. е. была в 3 раза выше, чем у зимующих куколок, а у развивающихся куколок максимальный уровень концентраций достигал 8.5 к. е./1 г веса. Параллельно с титром экдизона у куколок был проанализирован уровень интенсивности метаболизма (с использованием такого индикатора, как потеря веса) при активном развитии и диапаузах обоих сезонных классов. По этому показателю летняя диапауза занимала промежуточ-

ное положение между состоянием активного развития и зимней диапаузой. Таким образом, титр экдизона при активном развитии и диапаузе у куколок капустной совки коррелирует с уровнем метаболизма — более интенсивному обмену веществ соответствует более высокий титр экдизона. Гистологическое изучение нейросекреторных клеток мозга куколок, находящихся в летней диапаузе, показало их промежуточное состояние между таковым у активных куколок и у особей, которые находятся в зимней диапаузе (Кинд, 1977). Сходные данные были позже получены и при изучении популяции капустной совки из Японии (Endo et al., 1997).

Несмотря на то что данные по физиологии и биохимии эстивации фрагментарны, по мнению большинства исследователей, изменения, предшествующие летней диапаузе и сопровождающие ее, отличаются от типичных для зимней диапаузы только степенью выраженности (Масленникова и др., 1976; Masaki, 1980; Ушатинская, 1981; Endo et al., 1997; Košťál et al., 1998; Ishikawa et al., 2000; Goto et al., 2001; Liu et al., 2006; Xiao et al., 2006).

Диапаузирующие особи, независимо от сезонного класса их диапаузы (летняя или зимняя), проявляют значительную устойчивость к низким температурам. Это свойство обычно определяют либо по температуре переохладения (холодостойкость), либо по выживаемости в условиях длительного воздействия низких температур (холодоустойчивость). По данным японских исследователей (Goto et al., 2001; Ding et al., 2003), неспецифическая холодостойкость, определенная термоэлектрическим методом, слабо различалась у куколок капустной совки, находящихся в зимней и летней диапаузах. Температура переохладения куколок в зимней диапаузе составляла -21.9°C , в летней -19.5°C . В то же время холодоустойчивость при длительном воздействии низких температур оказалась значительно выше у куколок с зимней диапаузой и заметно возрастала после акклимации в низкой температуре. Так, их выживаемость при суточной экспозиции в -15°C после акклимации в -5°C достигала 94.7 %, тогда как максимальная выживаемость куколок в летней диапаузе после акклимации в 0°C составила 76.7 % (рис. 2).

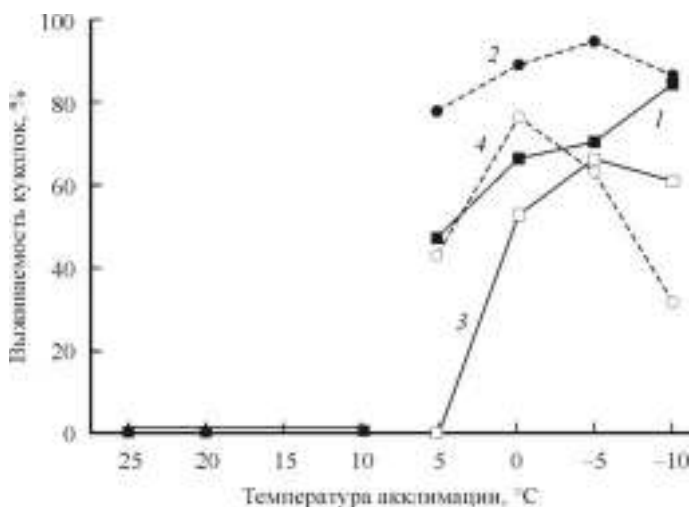


Рис. 2. Выживаемость диапаузирующих и постдиапаузных куколок капустной совки *Mamestra brassicae* (L.) с разными сезонными классами диапаузы после суточной экспозиции при температуре -15°C ; куколки были предварительно акклимированы в разных температурах. Популяция из г. Цуруока (Япония; 38° с. ш.) (по: Goto et al., 2001).

1 — куколки в зимней диапаузе, 2 — куколки после зимней диапаузы, 3 — куколки в летней диапаузе, 4 — куколки после летней диапаузы (детальное описание эксперимента см.: Goto et al., 2001).

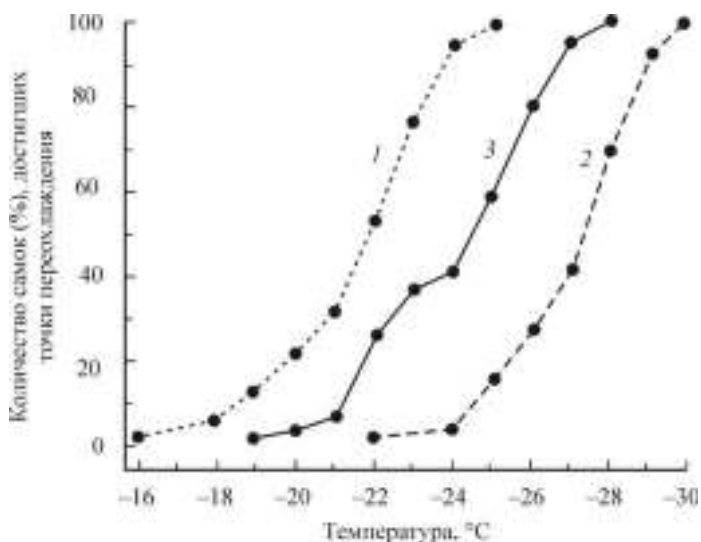


Рис. 3. Температура переохлаждения самок обыкновенного паутиного клеща *Tetranychus urticae* Koch в зависимости от их физиологического состояния (по: Гейспец, Орловская, 1971). 1 — физиологически активные самки, 2 — самки в состоянии зимней диапаузы, 3 — самки в состоянии летней диапаузы.

Особи, находящиеся в состоянии диапаузы разных сезонных классов (летней или зимней), имеют ряд общих физиологических свойств, но при этом они обладают и специфическими особенностями (подробнее см.: Саулич, Волкович, 2004). Так, в эксперименте с обыкновенным паутиным клещом *Tetranychus urticae* Koch, 1836 (Acari, Tetranychidae) сравнивали уровень потребления кислорода и степень устойчивости к высушиванию у активных самок и у особей, находящихся в состоянии летней и зимней диапаузы. Было показано, что эстивирующие самки отличались самым низким из трех групп уровнем потребления кислорода и наибольшей устойчивостью к высушиванию. Самки, находящиеся в зимней диапаузе, были наиболее выносливы в условиях низких температур, а физиологически активные (недиапаузирующие) особи оказались наименее адаптированными к указанным лимитирующим факторам (рис. 3; Гейспец, Орловская, 1971). В этом проявилась разница между летней и зимней диапаузами, что подчеркивает значение каждой из этих двух вариаций физиологического покоя.

В некоторых случаях переживание летних неблагоприятных условий требует более глубокой физиологической перестройки, чем при переживании зимы. Так, у коровки *Coccinella septempunctata brucki* Mulsant, 1866 (Coleoptera, Coccinellidae) на юге Японии именно летний покой по своим признакам (прекращение оогенеза, снижение уровня газообмена, редукция крыловой мускулатуры, падение гормональной активности прилежащих тел) более отвечает характеристикам истинной и глубокой диапаузы, тогда как для переживания зимнего периода достаточно простого оцепенения (Sakurai et al., 1986).

3. ФАКТОРЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ НАСТУПЛЕНИЕ ФАКУЛЬТАТИВНОЙ ЛЕТНЕЙ ДИАПАУЗЫ

На всех широтах умеренного климатического пояса летний покой насекомых в природных условиях приурочен к наиболее теплым месяцам сезона. Подобно зимней диапаузе летний покой может возникать как незави-

симо от внешних условий у всех или части особей в популяции, так и под действием внешних сигнальных факторов. В целом процессы индукции летней диапаузы исследованы значительно слабее, чем реакции, управляющие наступлением зимней диапаузы.

У многих видов летняя диапауза генетически закреплена в каждом поколении и обязательно наступает на определенной стадии развития, специфичной для вида. Включение в годичный цикл облигатной диапаузы обычно определяет формирование моновольтинного сезонного цикла, когда под давлением каких-то внешних условий насекомые вынуждены сокращать сезонную активность, формируя лишь одну генерацию в году. Нередко такую редукцию числа поколений можно наблюдать на протяжении всего ареала вида.

Очень часто летнюю диапаузу называют облигатной, хотя для такого толкования необходимы экспериментальная проверка и подтверждение. К числу видов, у которых независимое от внешних условий формирование летней диапаузы доказано в специальных экспериментах, относятся, например, такие чешуекрылые, как зимняя пяденица *Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758) (Geometridae; Кожанчиков, 1950а, б; Bonnemaision, 1971; Holliday, 1983), заморозковая листовертка *Exapate congelatella* (Clerck, 1739) (Tortricidae; Глиняная, 1972), парусники *Luehdorfia puziloi* (Kimura, 1975) и *L. japonica* (Ishii, Hidaka, 1982), совки *Euxoa sibirica* (Boisduval, [1837]) (Oku, 1982) и *Dichagyris flammata* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (= *Ochropleura flammata*) (Сухарева, 1999) (Noctuidae), жесткокрылые — листоед *Psylliodes chrysocephala* (Sáringer, 1984) (Chrysomelidae), разные виды жуков (Carabidae; Thiele, 1977), а также многие другие насекомые.

Примеров внешнего контроля наступления летней диапаузы гораздо больше, и в таких случаях говорят о факультативности летней диапаузы. Главными сигнальными факторами, контролирующими индукцию факультативной летней диапаузы, служат температура, фотопериод, пища и некоторые другие, т. е. практически те же внешние стимулы, что и при формировании факультативной зимней диапаузы, но роль отдельных компонентов среды проявляется по-разному.

3.1. Температура

Температура редко используется насекомыми в качестве сигнала, индуцирующего факультативную диапаузу, так как у этого фактора в природных условиях отсутствует главная необходимая для хорошего индуктора черта — упреждающий характер: сигнал обязательно должен значительно опережать фактическое ухудшение условий существования, чтобы насекомые могли физиологически подготовиться к нему. Тем не менее обнаружены виды насекомых, которые при формировании летней диапаузы реагируют главным образом именно на высокую температуру, тогда как остальные факторы приобретают подчиненное значение, лишь усиливая или ослабляя ведущее сигнальное действие температуры. К числу таких экспериментально изученных видов можно отнести, например, совка (Lepidoptera, Noctuidae) — табачную *Heliothis virescens* (Butler et al., 1985) и хлопковую *Helicoverpa armigera* (Liu et al., 2006), — у которых летняя куколочная диапауза наступает в ответ на очень высокую температуру (выше 32—33 °С), или муху *Pegomyia bicolor* (Wiedemann, 1817) (Diptera, Anthomyiidae), у которой высокая температура индуцирует летнюю куколочную диапаузу независимо от фотопериода (Xue et al., 2001). Благодаря своевременному формированию летнего покоя с характерными для него низким уровнем метаболизма и повышенной устойчивостью к действию неблагоприятных условий

насекомым удается выживать при экстремальных температурах в районах с жарким климатом.

Летняя диапауза личинок моновольтинного листоеда *Pyrrhalta humeralis* (Chen, 1942) (Coleoptera, Chrysomelidae) также индуцируется температурой и в меньшей степени — длиной дня (Ogata, Sasakawa, 1983; Nakai, Takeda, 1995). Исследования, проведенные в Японии, показали, что имаго *P. humeralis* появляются в начале июня, но питание и размножение подавляются до середины сентября. Во второй половине сентября жуки откладывают яйца в основание зимних почек вечнозеленой калины *Viburnum awabuki* (Caprifoliaceae), где они и зимуют. Яйцекладка начинается только при температуре ниже 15 °С. Экологический смысл летней диапаузы в том, чтобы отодвинуть размножение на более поздний период осени в условия, оптимальные для диапаузирующих яиц.

В естественных природных условиях трудно вычленить действие одного из целого комплекса внешних факторов. Особенно сложно это сделать в отношении температуры и длины дня, поскольку эти два фактора изменяются в природе практически параллельно. Для того чтобы выявить, какой из них более эффективен в контроле летней диапаузы, были проведены наблюдения в природе и специальные эксперименты с особями бархатницы *Minois dryas* из двух географических пунктов в Японии, различающихся климатическими условиями: с о. Хоккайдо (42° с. ш.) и южнее — из г. Киото (34° с. ш.) (Kida et al., 1997). *Minois dryas* — широко распространенный в Палеарктике вид с моновольтинным сезонным циклом. Гусеницы питаются различными злаками. На Хоккайдо самки созревают вскоре после окрыления и не проявляют признаков летней диапаузы. В качестве критериев ее наступления использовали несколько признаков: стадию созревания яиц, размер жирового тела, рисунок на крыльях, количество сперматофоров в копулятивной сумке (bursa copulatrix). У самцов летней диапаузы выявить не удалось.

В Киото самки *M. dryas* отрождаются в начале июля и сразу уходят в летнюю диапаузу, которая продолжается до середины августа (рис. 4). Яйцекладка начинается только осенью, а вылупившиеся из яиц гусеницы зимуют. В противоположность самкам с о. Хоккайдо самки *M. dryas* из Киото проявляли все признаки настоящей летней диапаузы. Таким образом, сезонный цикл двух исследованных популяций этой бархатницы (на севере и на юге) различается.

В Киото средняя температура июля и августа составляет примерно 25 °С, на Хоккайдо она не достигает и 20 °С. Вероятно, летняя диапауза у популяции из Киото, формирующаяся только у самок, повышает устойчивость *M. dryas* к условиям длинного и жаркого лета в Киото, при этом сухость воздуха не лимитирует развитие бархатниц, так как относительная влажность воздуха в Киото в июле составляет не менее 72 %, а в августе — 69 %. Следовательно, не этот фактор определяет наступление летней диапаузы у *M. dryas* в Киото, а именно высокая температура. Исследования роли фотопериода, проведенные в лабораторных экспериментах, дали отрицательный результат, что также подтверждает ведущую роль температуры в индукции летней диапаузы у этого вида (Kida et al., 1997).

3.2. Длина дня

Длина дня (фотопериод) как сигнальный фактор для индукции летней диапаузы используется многими видами насекомых значительно чаще других внешних факторов независимо от того, субоптимальное воздействие какого фактора помогает пережить летняя диапауза. Экофизиологический от-

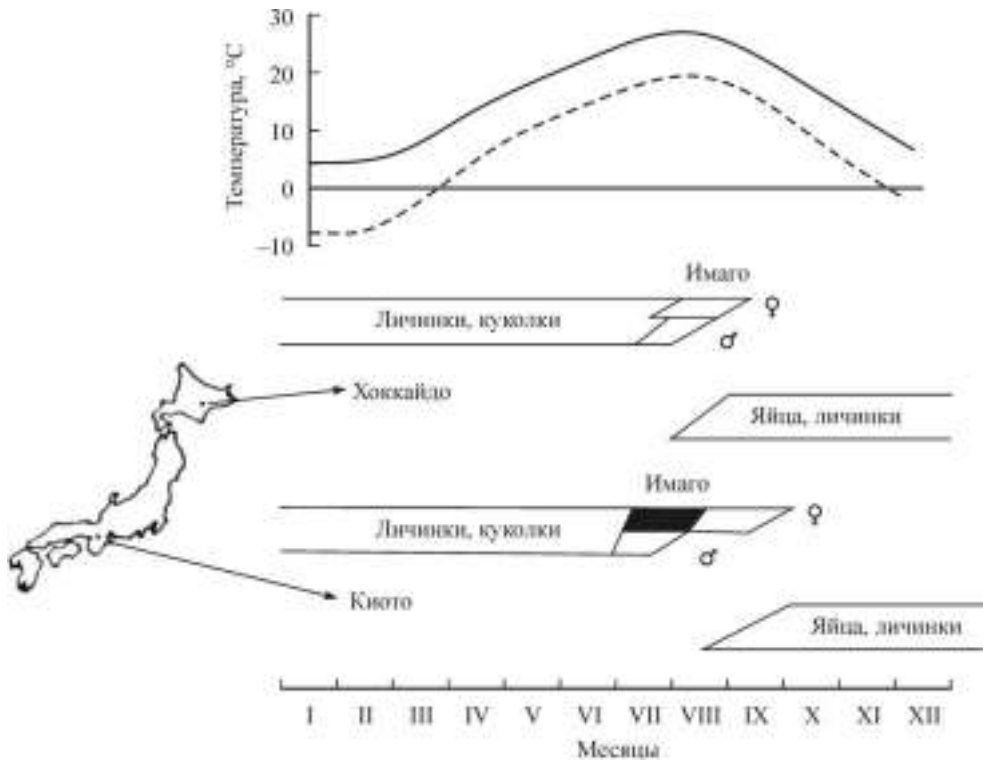


Рис. 4. Схематическое изображение сезонного цикла бархатницы *Minois dryas* Scor. в г. Киото (34° с. ш.) и на о. Хоккайдо (42° с. ш.), Япония (по: Kida et al., 1997).

Затемненное поле — период лета, когда самки эстивируют. На графике в верхней части рисунка показана сезонная динамика среднемесячной температуры воздуха: сплошная линия — в г. Киото; пунктирная — на о. Хоккайдо.

вет формируется на основе короткодневной фотопериодической реакции (ФПР), которая определяет наступление диапаузы при длинном дне (нередко в сочетании с повышенной температурой). Очень наглядно это показано на примере тысячелистникового листоеда *Galeruca tanacetii* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae) (рис. 5, 6): при коротком дне жуки проявляют репродуктивную активность, при длинном дне наступает летняя диапауза. Сезонное развитие *G. tanacetii* подробно исследовано в природных условиях в Южной Англии (Siew, 1966) и в Белгородской обл. России (Саулич, Волкович, 1996) (рис. 7).

Зимняя эмбриональная диапауза наступает у тысячелистникового листоеда независимо от внешних условий. Весной выходят личинки, а в конце июня — молодые жуки, которые формируют летнюю имагинальную диапаузу на основе короткодневной ФПР с порогом около 15 ч 30 мин у жуков из Белгородской обл. и 14 ч 30 мин — у жуков из Южной Англии (рис. 5, 6). Попадая в длиннодневные условия, все жуки формируют непродолжительную летнюю диапаузу, окончание которой также контролируется длиной дня: при уменьшении длины дня до порогового значения жуки прекращают диапаузу и самки приступают к откладке яиц. Хотя сравниваемые популяции обитают на близких географических широтах, критические пороги реакций, индуцирующих и терминирующих летнюю имагинальную диапаузу, оказались у лесостепной популяции чуть выше (примерно на 1 ч), поэтому сроки наступления и окончания летней диапаузы у нее сдвинуты к середине лета (рис. 7).

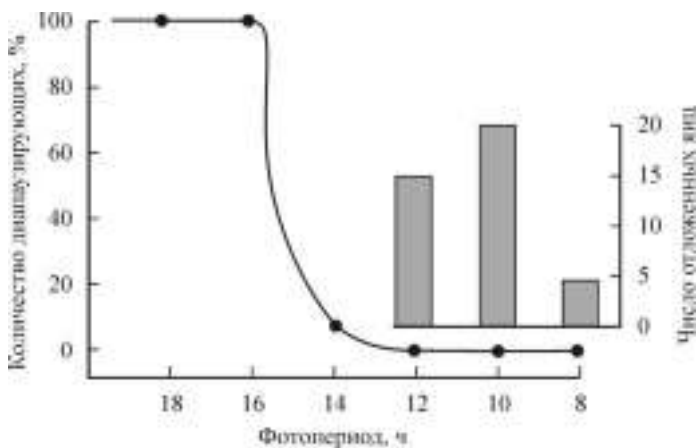


Рис. 5. Влияние длины дня на проявление летней имагинальной диапаузы у тысячелистникового листоеда *Galeruca tanacetii* (L.) (популяция из Южной Англии, Великобритания) при температуре 20 °С: фотопериодическая реакция индукции диапаузы (линия) и интенсивность репродукции (гистограмма) (по: Siew, 1966).

Экологический смысл летней имагинальной диапаузы у этого вида не вполне ясен, поскольку внешние условия умеренного климата не регламентируют развитие листоеда, но исследованные популяция *G. tanacetii* развиваются по совершенно одинаковой схеме (рис. 7). Небольшие различия в сроках наступления и прекращения диапаузы диктуются различиями в параметрах ФПР, которые, в свою очередь, адаптированы к местным климатическим условиям. Высказано предположение, что таким образом жуки уходят от неблагоприятного воздействия не физических, а биотических факторов — пресса хищников и паразитов (Siew, 1966). Однако кажется более вероятным, что летняя диапауза жуков, так же как у хищного клопа-щитника *Picromerus bidens* с подобным сезонным циклом (Musolin, Saulich, 2000), направлена на то, чтобы максимально синхронизировать сроки яйцекладки с более благоприятными для зимующих яиц температурными условиями, наступающими поздней осенью. Эмбриональная диапауза у пикромеруса очень непрочная, и в случае ранней яйцекладки при умеренных температурах отрождение личинок начинается еще осенью (Musolin, Saulich, 2000). К сожалению, особенности процесса зимней эмбриональной диапаузы *G. tanacetii* не исследованы.

Короткодневная ФПР, индуцирующая летнюю диапаузу, изучена у многих видов из разных отрядов насекомых. Она контролирует наступление летней диапаузы на разных стадиях: например, личиночную диапаузу у *Carbula humerigera* Uhler, 1860 (Heteroptera, Pentatomidae; Kiritani, 1985a, b), диапаузу на стадии эонимфы у пилильщиков *Neodiprion*

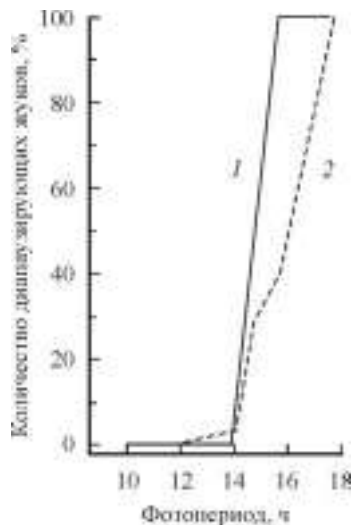


Рис. 6. Фотопериодическая реакция индукции летней имагинальной диапаузы у тысячелистникового листоеда *Galeruca tanacetii* (L.) при температуре 20 °С.

1 — популяция из Южной Англии, Великобритания (по: Siew, 1966); 2 — популяция из Белгородской обл., Россия (50° с. ш.) (по: Саулич, Волкович, 1996).

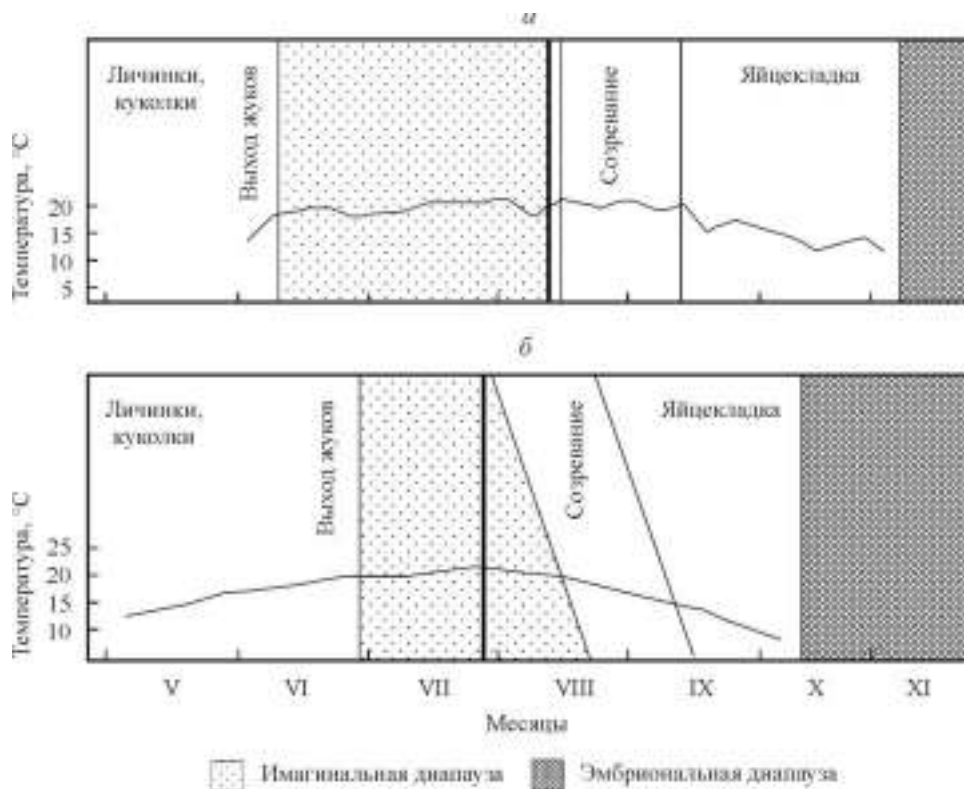


Рис. 7. Схема сезонного цикла двух популяций тысячелистникового листоеда *Galeruca tanacetii* (L.).

a — Южная Англия, Великобритания (по: Siew, 1966), *б* — лесостепная зона России (Белгородская обл.; 50° с. ш.; по: Саулич, Волкович, 1996).

sertifera (Geoffroy, 1785) (Hymenoptera, Tenthredinidae; Sullivan, Wallace, 1965, 1967) и *Neodiprion taedae linearis* Ross, 1955 (Hymenoptera, Diprionidae; Wigfield, Warren, 1972), куколочную диапаузу у многих чешуекрылых — *Pieris melete* Ménétrière, 1857 (Lepidoptera, Pieridae; Xiao et al., 2006), *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Pieridae; Spieth, 2002), *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758) (Masaki, 1956), *Helicoverpa armigera* (Hübner, [1808]) (Murray, Wilson, 1991) и других насекомых; имагинальную — у долгоносиков *Hypera postica* (Gyllenhal, 1813) (Bland, 1971; Witt, Armbrust, 1972; Schroder, Steinhauer, 1976a, b) и *Hypera brunneipennis* (Boheman, 1834) (Coleoptera, Curculionidae; Madubunyi, 1978), жуужелиц *Nebria brevicollis* (Fabricius, 1792) и *Patrobus atrorufus* (Stroem, 1768) (Coleoptera, Carabidae; Thiele, 1969), цикадки *Philaenus spumarius* (Linnaeus, 1758) (Homoptera, Cercopidae; Witsack, 1975) и щитника *Picromerus bidens* Amyot et Serville, 1843 (Heteroptera, Pentatomidae) (Musolin, Saulich, 2000).

Летняя имагинальная диапауза у некоторых чешуекрылых сопряжена с миграциями к местам эстивации. В этих случаях индукция диапаузы также контролируется короткодневной ФПП. Это было обнаружено у многих совков (Lepidoptera, Noctuidae), например *Chorizagrotis auxiliaris* Grote, 1873 в Америке (Pruess, 1967), совок рода *Noctua* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Noctuidae) в Центральной Европе (Novak, Spitzer, 1975), *Euxoa sibirica* (Boisduval, [1837]) (Oku, Kobayashi, 1978; Oku, 1982, 1983) и *Amphipyra*

corvina Motschulsky, 1866 (Tsugane, 1975) в Японии и *Amphipyra pyramidea* (Linnaeus, 1758) в Центральной Европе (Сухарева, 1999).

Некоторые виды насекомых реагируют не только на абсолютную продолжительность дня, но и на ее динамику. Так, летняя личиночная диапауза у веснянки *Capnia bifrons* (Newman, 1839) (Plecoptera, Capniidae) индуцируется при возрастающей длине дня и температуре ниже 9 °С, а предотвращается под действием постоянного фотопериода 12 ч 30 мин (Khoo, 1968). У щитника *Carbula humerigera* (Uhler, 1860) (Kiritani, 1985a) летняя имагинальная диапауза формируется под влиянием увеличивающейся в конце весны и начале лета длины дня, а яйцекладка начинается только после летнего солнцестояния, когда день начинает убывать. Летнюю задержку яйцекладки автор рассматривает как адаптивный механизм, позволяющий отодвинуть развитие личинок на более поздний период летнего сезона, когда фотопериодические условия стимулируют индукцию у них зимней личиночной диапаузы. Таким образом, у *C. humerigera* 2 факультативные диапаузы на разных онтогенетических стадиях участвуют в формировании строго моновольтинного сезонного цикла.

Как было отмечено выше, включение летней диапаузы в сезонный цикл обычно обеспечивает переход от поли- и бивольтинизма к моновольтинизму. Наряду с этим есть виды, у которых наличие летней диапаузы не ограничивает число ежегодно завершаемых поколений. Так, у клопа-черепашки *Poecilocoris lewisi* Distant, 1883 (Heteroptera, Scutelleridae) в жизненный цикл в Японии включаются 2 диапаузы, которые обе находятся под фотопериодическим контролем и имеют пороги, близкие к 14 ч 30 мин: короткий день индуцирует зимнюю диапаузу у личинок V возраста, а длинный день — непродолжительную (с задержкой развития гонад примерно на 20 дней) диапаузу имаго (Tanaka et al., 2002). Личинки *P. lewisi* питаются семенами кизила *Cornus controversa* (Cornaceae), созревающими лишь к началу июля. Поскольку окрыление перезимовавших личинок происходит в мае в условиях длинного дня, все самки формируют летнюю диапаузу и откладывают яйца только после ее завершения — в июле (рис. 8). Благодаря этому создаются предпосылки для синхронизации сроков развития личинок первого (полного) летнего поколения с созреванием семян кормового растения. Ранние личинки этого первого (полного) летнего поколения достигают V возраста в начале августа (когда день еще длинный — более 14 ч 30 мин) и, не формируя личиночной диапаузы, сразу линяют на имаго. Эти имаго вскоре созревают и откладывают яйца (на рис. 8 показано стрелкой), поскольку день уже достаточно короткий для бездиапаузной репродукции (< 14 ч 30 мин). Следовательно, несмотря на наличие летней имагинальной диапаузы, *P. lewisi* успевает дать частичное второе поколение. Несколько позже отродившиеся или медленно развивающиеся личинки первого (полного) летнего поколения достигают V возраста после середины августа на фоне уже короткого дня (< 14 ч 30 мин) и в ответ на него формируют зимнюю личиночную диапаузу. Диапаузирует на личиночной стадии и всё частичное второе поколение (рис. 8). Таким образом, у *P. lewisi* летняя диапауза имаго устраняет критическое давление пищевого фактора, отодвигая начало размножения к периоду доступности корма для потомства, и не препятствует развитию частичного второго поколения.

3.2.1. Фотопериодически контролируемая летняя диапауза как способ ухода от паразитов

Среди разнообразных сезонных адаптаций капустной белянки *Pieris brassicae* хорошо изучены зимняя куколочная диапауза как стратегия, направленная на переживание зимних неблагоприятных условий, и мигра-

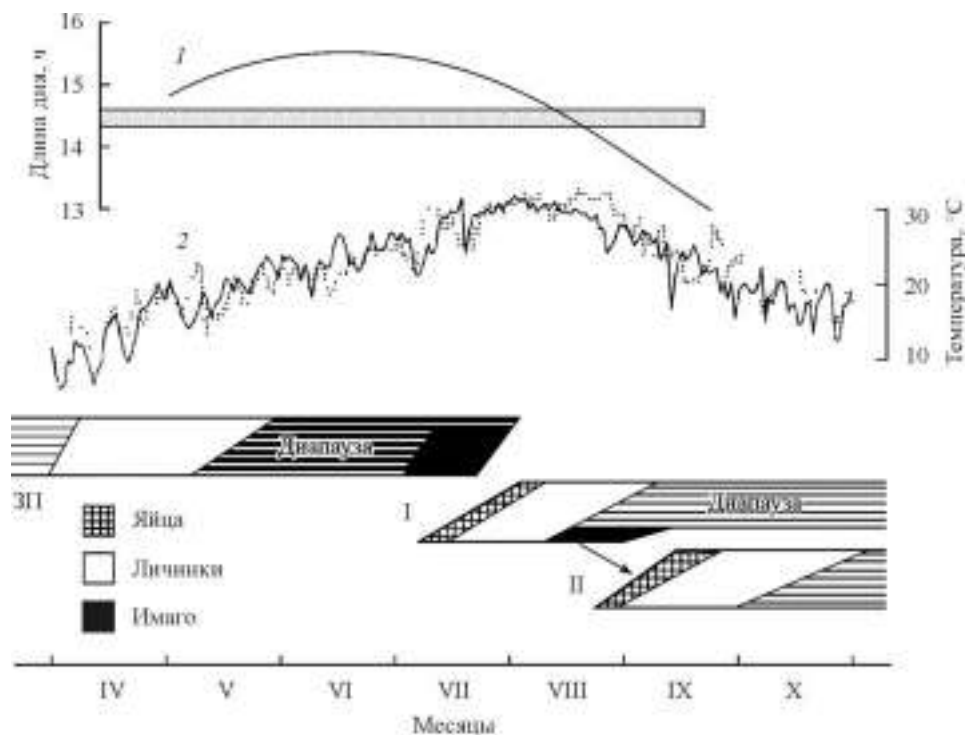


Рис. 8. Схема сезонного развития клопа-черепашки *Poecilocoris lewisi* Dist. в г. Осака, Япония (34.6° с. ш.) (по: Tanaka et al., 2002).

1 — длина дня (включая 1 ч гражданских сумерек), 2 — температура воздуха в 1995 г. (прерывистая линия) и 1996 г. (сплошная линия). Затененная горизонтальная полоса — критическая длина дня для индукции летней диапаузы имаго и зимней диапаузы личинок. Поколения: ЗП — зимующее поколение, I — первое (полное) поколение, II — второе (частичное) поколение. Горизонтальная штриховка — диапауза: белая по черному фону — имагинальная, черная по белому фону — личиночная. Стрелка показывает, что второе (частичное) поколение появилось от недиапаузирующей части первого (полного) поколения.

ции, позволяющие избегать неблагоприятных условий летнего сезона путем перемещения имаго на дальние расстояния (Roer, 1959; Данилевский, 1961; Горышин и др., 1981). Однако у капустной белянки сравнительно недавно была обнаружена еще одна удивительная особенность. Оказалось, что южные популяции этого вида кроме зимней куколочной диапаузы имеют еще и летнюю куколочную диапаузу (Spieth et al., 2011). При этом из 25 исследованных популяций (с юга Франции и Италии, а также из Израиля, Индии и с других южных территорий) только в трех (с южного побережья Пиренеев; 36.5—40° с. ш.) все 100 % особей летом формировали летнюю диапаузу и еще в трех, обитающих незначительно севернее (41—43° с. ш.), летняя диапауза была обнаружена не у всех особей, а только у части популяции. Северная граница региона, в пределах которого формируется эстивация у этого вида, проходит по южным склонам Пиренеев. Севернее этой линии куколки не эстивируют, а к югу располагается зона, в которой обитают популяции с разной степенью выраженности летней диапаузы. Ширина этой зоны составляет около 200 км, и доля эстивирующих особей в ней в разные годы непостоянна. По лабораторным наблюдениям, например, в потомстве 35 самок ее величина колебалась от 7 до 100 % (Spieth et al., 2011).

В лабораторных опытах попытались имитировать процессы, протекающие в природных условиях, и оценить степень влияния родительского поколения на выраженность летней диапаузы в потомстве. Для этого скрести-

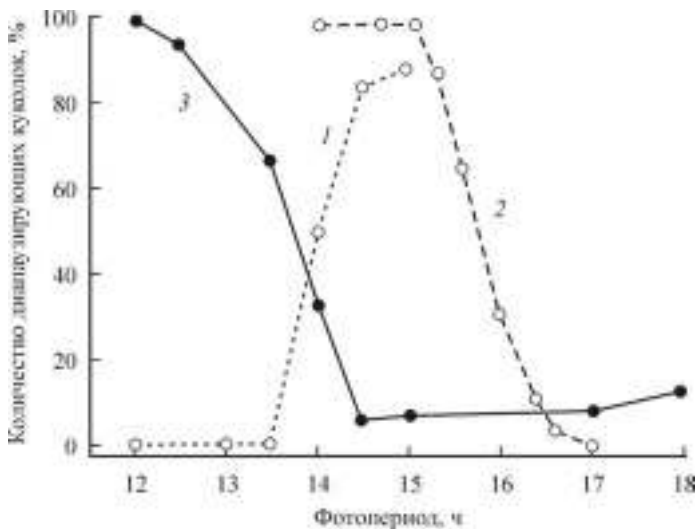


Рис. 9. Фотопериодическая реакция индукции куколочной диапаузы у разных популяций капустной белянки *Pieris brassicae* (L.) при температуре 21 °C (по: Spieth et al., 2011).

1 — Лиссабон (Португалия, 38.5° с. ш.), 2 — Хорсенс (Дания, 55.9° с. ш.), 3 — гибриды при скрещивании особей из Лиссабона и Хорсенса.

ли особей из Лиссабона (Португалия, 38.5° с. ш., рис. 9, кривая 1), не проявляющих зимней диапаузы при 21 °C, но эстивирующих при длине дня более 15 ч, с особями из Хорсенса (Дания, 55.9° с. ш., рис. 9, кривая 2), формирующими зимнюю диапаузу при длине дня менее 15 ч. В результате этого эксперимента обнаружили, что ФПР гибридов в целом аналогична реакции северных родителей, но критический фотопериод уменьшился почти на 2 ч 30 мин, и во всех длиннодневных режимах около 10 % куколок диапаузировали. Это значит, что свойства популяции из Лиссабона оказали сильное влияние на индукцию короткодневной диапаузы, которая в потомстве будет наступать значительно позже из-за меньшего значения критической длины дня ФПР гибридов (Spieth et al., 2011).

В следующем эксперименте были скрещены особи популяции из Лиссабона (эстивирующие) и из пригорода Баниэль-Сюр-Мер (42.5° с. ш.) на юго-востоке Франции, которые не эстивируют (рис. 10). В этом случае гибриды проявили реакцию со свойствами промежуточными между реакциями родительского поколения. Однако оказалось, что уже через 4 или 5 поколений приобретенная способность формировать летнюю диапаузу полностью утрачивается.

Встает вопрос, почему только популяции, обитающие на юге Пиренейского п-ова, обладают способностью формировать летнюю диапаузу? Авторы выдвинули две гипотезы, объясняющие этот феномен. Во-первых, летняя диапауза синхронизирует сезонное развитие особей в популяции (за сезон развивается 6 поколений: 3 весной и 3 осенью) и, во-вторых, она позволяет уходить от губительной деятельности паразитоидов, основным из которых является браконида *Cotesia glomerata* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Braconidae).

Капустница (хозяин котезии) эстивирует на Пиренейском п-ове в течение 3 мес. (с конца мая примерно до конца августа), причем у всех 100 % куколок формируется летняя диапауза. У котезии летняя диапауза не обнаружена (Spieth, Schwarzer, 2001; рис. 11), при этом максимальная продолжительность жизни самок паразитоида не превышает 1 мес. (Моисеева, 1960).

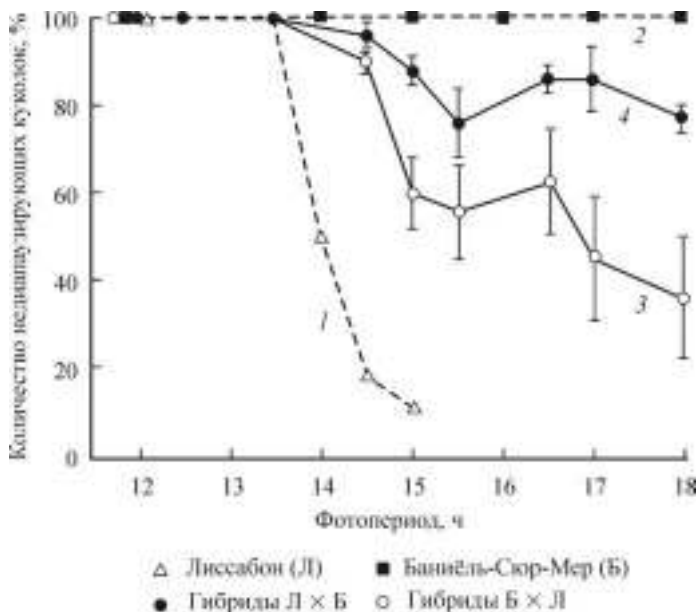


Рис. 10. Фотопериодическая реакция индукции куколочной диапаузы у популяций капустной белянки *Pieris brassicae* (L.) из Лиссабона (Португалия, 38.5° с. ш.; эстивирующая, кривая 1), Баниэль-Сюр-Мер (Франция, 42.5° с. ш.; не эстивирующая, кривая 2) и гибридов при скрещивании имаго из этих популяций: кривая 3 — гибриды при скрещивании самцов из Баниэль-Сюр-Мер и самок из Лиссабона; кривая 4 — гибриды при скрещивании самцов из Лиссабона и самок из Баниэль-Сюр-Мер (по: Spieth et al., 2011).

Температура 21 °С. Приведены средние значения ± S. E.

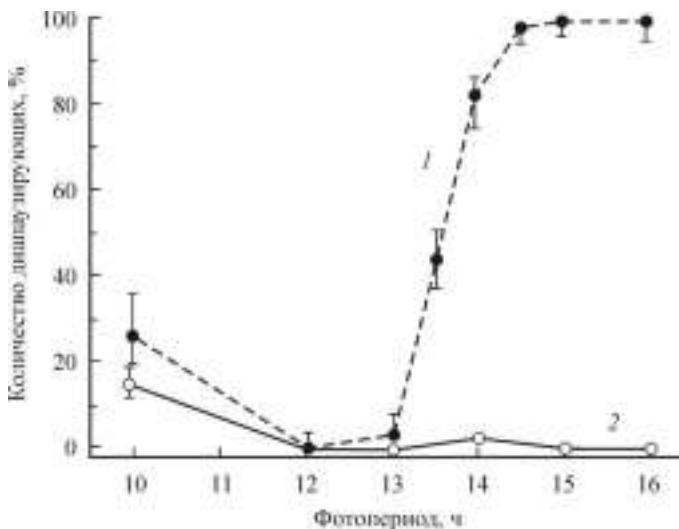


Рис. 11. Фотопериодические реакции у капустной белянки *Pieris brassicae* (L.) и ее паразитоида бракониды *Cotesia glomerata* (L.) из Лиссабона (Португалия, 38.5° с. ш.) при температуре 21 °С (по: Spieth, Schwarzer, 2001).

1 — *Pieris brassicae* (индукция летней куколочной диапаузы), 2 — *Cotesia glomerata* (летней диапаузы нет). Вертикальные штрихи — доверительный интервал (95 %).

В результате при отсутствии гусениц капустной белянки паразитоиду приходится довольствоваться другими, менее благоприятными для заражения хозяевами, например, гусеницами *Pieris rapae* Linnaeus, 1758, *P. napi* Linnaeus, 1758, *Aporia crataegi* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Pieridae), в которых развитие бракониды оказывается менее успешным (Масленникова, 1958; Brodeur et al., 1996).

3.3. Пища

Значение пищи как сигнального фактора, индуцирующего летнюю диапаузу, изучено у небольшого количества видов, хотя главной функцией летней диапаузы в целом, видимо, является приспособление жизненного цикла именно к сезонности наличия доступной пищи (причем при всех режимах питания). Более того, по мнению С. Масаки, «запасы пищи и ее доступность — априори самый главный селективный фактор в эволюции диапаузы. Другие факторы — и биотические, и абиотические — могут модифицировать характер сезонных адаптаций в рамках, ограниченных кормовой базой» (Masaki, 1980).

Роль пищи в индукции летней диапаузы экспериментально доказана как для многих хищных насекомых, например коровок (Coleoptera, Coccinellidae; Заславский, 1984; Hodčk, Honek, 1996) и златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae; Tauber, Tauber, 1982; Волкович, 2007), так и для фитофагов, например, листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae; Ogata, Sasakawa, 1983; Nakai, Takeda, 1995) и клопов-щитников (Heteroptera, Pentatomidae; Nakamura, Numata, 1997; Numata, 2004). Формирование летней диапаузы у паразитических насекомых (энтомофагов) в случае отсутствия субстрата для откладки яиц, другими словами, при отсутствии заражаемой стадии хозяина, вероятно, также можно рассматривать как реакцию на пищевой фактор.

Ярко выраженное значение пищи как экологического сигнала в индукции летней диапаузы — характерная и адаптивная черта биологии афидофагов, связанная с эфемерностью пищевых ресурсов (живых тлей). Самые убедительные примеры, иллюстрирующие сигнальную функцию пищевого фактора, мы находим именно среди питающихся тлями златоглазок (Neuroptera, Chrysopidae) и коровок (Coleoptera, Coccinellidae). Так, златоглазка *Chrysoperla mohave* (Banks, 1938) (= *Chrysoperla downesi* [Smith, 1932]) в отличие от близкого вида *Chrysoperla plorabunda* (Fitch, 1855) является хищником не только на личиночной стадии, но и во взрослом состоянии (Tauber, Tauber, 1973a, b, 1982). Ее популяция в Калифорнии имеет 2 имагинальные диапаузы — зимнюю, которая наступает осенью и вызывается коротким днем, и летнюю, триггером для которой является отсутствие жертвы на фоне высокой температуры. С появлением тлей в достаточном количестве эта трофическая (пищевая) диапауза прекращается. Если зимняя диапауза является обязательным элементом сезонного цикла *Ch. mohave*, то летняя диапауза — нет. Ее экологическое значение становится понятным, если учесть, что в Калифорнии в течение июля—сентября, когда длина дня не препятствует размножению самок, стоит жаркая и сухая погода, при которой численность тлей заметно снижается или варьирует от года к году. Более поздние исследования показали, что популяция *Ch. mohave* характеризуется полиморфной реакцией в отношении и фотопериода, и жертвы (т. е. трофических предпочтений), а сезонный цикл популяций *Ch. mohave* может быть поливольтинным, моновольтинным или смешанным (Tauber, Tauber, 1982; Волкович, 2007).

Так же как и у златоглазок, очень сильное влияние пищи на наступление летней диапаузы проявляется у коровок, и пищевой фактор при этом анало-

гично выполняет сигнальную функцию (Stewart et al., 1967; Iperti, Hodek, 1974; Hodek, Honěk, 1996). Так, на семиточечной коровке *Coccinella septempunctata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Coccinellidae) показано, что оба фактора — и пища, и длина дня — являются сильными стимулами: для бездиапаузного развития необходимо разрешающее значение их обоих, т. е. длинный день и наличие тлей. Отсутствие тлей в длинном дне при высокой температуре и наличии углеводной и белковой подкормки вызывает у жуков быстрое прекращение яйцекладки и наступление летней диапаузы. Возвращение тлей диапаузу прекращает. Так же как и у златоглазок, пищевой фактор выполняет прежде всего сигнальную функцию. Отсутствие тлей вызывает не голодание и истощение, а очень быстрое наступление диапаузы (Заславский, 1984; Заславский, Вагина, 1996; Hodek, Honěk, 1996; Hodek, 2012a, b).

Все популяции семиточечной коровки из Северной и Центральной Европы имеют зимнюю диапаузу и завершают одно поколение в год. В Южной Европе и Средиземноморье схема сезонного развития семиточечной коровки формируется за счет включения в сезонный цикл двух периодов покоя — летнего и зимнего (Hodek, Okuda, 1997). Летний покой по физиологическим характеристикам относят к настоящей диапаузе. Эстивирующие самки имеют неразвитые половые продукты, обильные жировые запасы и длительный преовипозиционный период. Зимний покой, формирующийся в ответ на понижение температуры, видимо, следует рассматривать как консекутивную форму покоя, которая прекращается сразу при возвращении благоприятных условий — повышенной температуры и обилия тлей (Hodek, Okuda, 1997). Независимо от того, каким фактором вызываются диапаузы — пищей или фотопериодом, — диапаузирующие жуки характеризуются одинаковыми свойствами: в обоих случаях возникает миграционное состояние, снижается уровень метаболизма, а после окончания миграционного состояния снижается двигательная активность и возникает тигмотаксис, проявляющийся в стремлении жуков забираться в укрытия и собираться группами (Семьянов, 2002).

Интересно, что с внедрением в Калифорнии интенсивного земледелия, в частности с вводом ирригации, которая, обеспечивая высокую влажность, косвенно поддерживает высокую численность популяции тлей в течение всего лета, эстивирующие *Chrysoperla mohave* были вытеснены из сельскохозяйственной зоны не эстивирующим видом — *Ch. plorabunda* (Neuroptera, Chrysopidae; Tauber, Tauber, 1982). Однако у коровки *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville, 1842 (Coleoptera, Coccinellidae), тоже формирующей летнюю имагинальную диапаузу при дефиците тлей, появление обильных колоний тлей вследствие ирригационных работ вызвало изменения в сезонном цикле. Летняя диапауза выпала из сезонного цикла этой коровки, поскольку исчезла причина, обуславливающая ее необходимость, — исчез период дефицита пищи (Stewart et al., 1967). Таким образом, однотипное вмешательство человека, изменившее условия увлажненности в окружающей среде, вызвало разный ответ со стороны популяций разных хищников: у златоглазок произошла замена одного вида-афидофага другим, у коровок изменилась структура сезонного цикла вследствие выпадения летнего покоя, потерявшего свою актуальность.

Летняя диапауза наездника-энциртиды *Blastothrix longipennis* также возникла как адаптация для переживания «критического» для него периода — отсутствия в природе заражаемой стадии хозяина, акациевой ложнощитовки *Parthenolecanium corni* (Bouché, 1844) (Homoptera, Coccidae), а не как приспособление к переживанию неблагоприятных климатических условий. У *B. longipennis* зимуют личинки I возраста в диапаузирующих личинках II возраста акациевой ложнощитовки. В Ленинградской обл. и на се-

вере Молдавии, где *P. corni* дает одно поколение, самки перезимовавшего поколения наездника-энциртида вылетают половозрелыми и сразу заражают молодых и яйцекладущих самок ложнощитовки, в которых происходит развитие его первого летнего поколения. Примерно через месяц появляются самки этого поколения наездника. В это время в природе имеются лишь личинки I возраста хозяина *P. corni*. Летние самки паразитоида вылетают всегда незрелыми и остаются в состоянии имагинальной диапаузы до появления в природе личинок II возраста хозяина, что происходит в конце августа или в начале сентября. Лишь с этого времени наблюдается быстрое массовое созревание самок паразитоида и происходит заражение личинок ложнощитовки. К концу сентября большинство самок паразитоида отмирает, а развитие его личинок не продвигается дальше I возраста. Следует отметить, что самцы *B. longipennis* летнего поколения в отличие от самок не имеют летней имагинальной диапаузы: они вылетают всегда половозрелыми и погибают вскоре после спаривания (Сугоняев, 1963; Данилевский, Шельдешова, 1968; Сугоняев, Войнович, 2006).

Наступление летней диапаузы самок *B. longipennis* обусловлено их короткодневной ФПР. При развитии личинок и куколок в условиях короткого дня (12 ч) самки вылетают половозрелыми, а при длинном дне (более 14 ч) — с неразвитыми гонадами. Возникшая имагинальная диапауза легко снимается под влиянием короткого дня (Сугоняев, 1963), при этом параметры ФПР, индуцирующей и терминирующей диапаузы, оказались очень близкими. На продолжительность диапаузы и физиологическое состояние самок влияют также температурные условия. Повышение температуры (до 25 или 30 °C) действует в том же направлении, что и длинный день, вызывая торможение развития гонад. Наоборот, пониженные температуры (15 и 17 °C) стимулируют развитие ооцитов. Следует обратить внимание на одну очень важную особенность паразитоида: тормозящее влияние длины дня и температуры проявляется отчетливо лишь при отсутствии заражаемой стадии хозяина и при питании самок раствором глюкозы или меда. Если диапаузирующих самок *B. confusa* содержать с личинками II возраста или молодыми самками щитовки, гемолимфой которых они питаются, то созревание наступает даже при длинном дне, т. е. действие фотопериода нейтрализуется. В местах, где *P. corni* имеет 2 поколения в год и личинки II возраста и молодые самки ложнощитовки присутствуют почти все лето, например на белой акации на юге Молдавии, летняя диапауза у наездника не формируется (Сугоняев, 1963; Данилевский, Шельдешова, 1968).

У мухи *Drosophila phalerata* Meigen, 1830 (Diptera, Drosophilidae) в лабораторных экспериментах была обнаружена двухпиковая кривая ФПР у двух исследованных популяций — из Абхазии (Сухум, 42° с. ш.) и Ленинградской обл. (60° с. ш.). Имагинальная диапауза возникала как при длинном (20 ч света в сутки), так и при коротком (8—14 ч) дне (рис. 12; Гейспец, Симоненко, 1970).

Опыты, проведенные в природных условиях Ленинградской обл. с местной и абхазской популяциями, показали, что у этого вида наряду с зимней имагинальной диапаузой, формирующейся в короткодневных условиях, проявляется задержка развития и в длинном дне. В летний период диапауза возникает не у всех самок: наибольшее количество диапаузирующих особей в этот период для ленинградской популяции составляло 39 %, для абхазской — 48 %. Сроки наступления летней диапаузы в природных условиях Ленинградской обл. также оказались разными: особи из ленинградской популяции формировали диапаузу в июле, из абхазской — в августе. Длительность летней задержки незначительна. Самки обеих популяций возобновляют развитие в августе, и уже в начале сентября самки становятся репродуктивно активными (рис. 13).

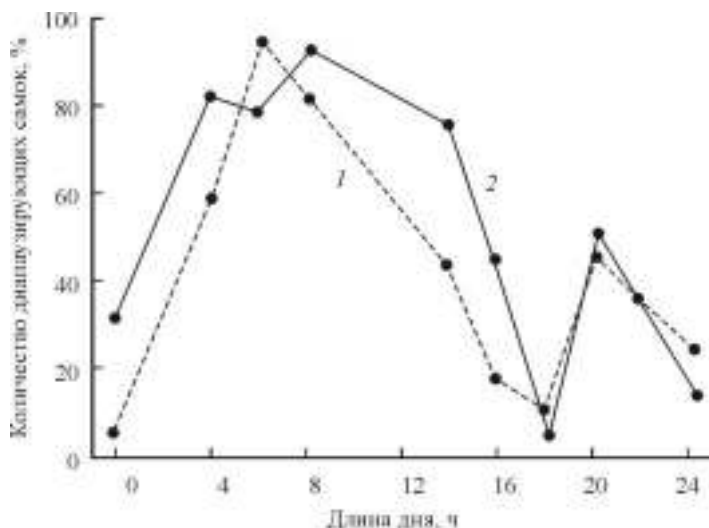


Рис. 12. Фотопериодические реакции индукции летней имагинальной диапаузы у двух географических популяций мухи *Drosophila phalerata* Meig. при температуре 18 °С (по: Гейспиц, Симоненко, 1970).

1 — Абхазия (Сухум, 42° с. ш.); 2 — Ленинградская обл. (60° с. ш.).

Оригинальную трактовку возникновения летней диапаузы и ее адаптивность у *D. phalerata* авторы связывают с дефицитом субстрата для откладки яиц (грибов), в результате чего у значительной части самок первого поколения индуцируется диапауза. Часть мух, остающихся активными, вероятно, находит субстрат для откладки яиц, из которых развивается второе поколение. Осенью, начиная с сентября, когда в большом количестве появляются грибы, самки первого поколения выходят из состояния непродолжительной летней диапаузы и приступают к откладке яиц одновременно с самками вто-

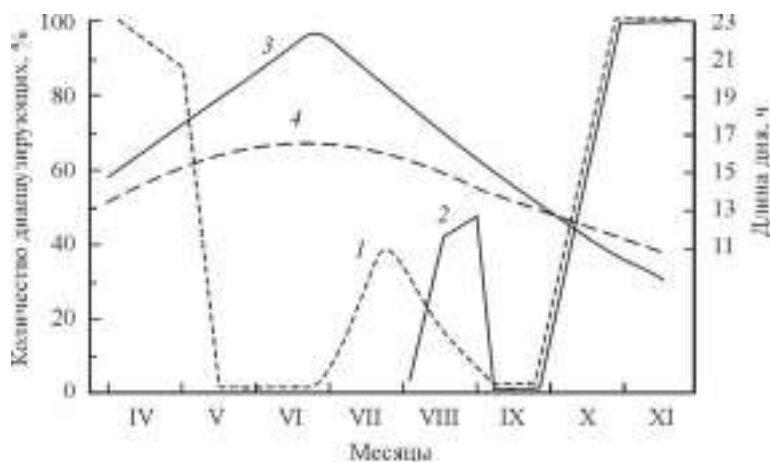


Рис. 13. Сезонная динамика формирования имагинальной диапаузы у двух популяций *Drosophila phalerata* Meig. при воспитании в природных условиях в Ленинградской обл. (60° с. ш., Россия) (по: Гейспиц, Симоненко, 1970).

1 — количество диапаузирующих самок (%) ленинградской популяции в природных условиях Ленинградской обл., 2 — то же для абхазской (сухумской) популяции при воспитании в Ленинградской обл., 3 — длина дня в Ленинградской обл., 4 — длина дня в Сухуме (Абхазия, 42° с. ш.).

рого поколения. Таким образом, в августе в одно и то же время развиваются и второе, и третье поколения. В том и другом поколениях вылетающие мухи под воздействием короткого осеннего дня формируют зимнюю диапаузу. У самок сухумской популяции и начало, и окончание летней диапаузы в соответствии с параметрами их ФПР сдвинуты на более ранние сроки. В целом годичный цикл регулируется двумя (летней и зимней) факультативными диапаузами, возникающими на имагинальной стадии. Часть популяции, формирующая летнюю диапаузу, дает в сезоне 2 поколения, а часть, развивающаяся без летней задержки, — 3 (Гейспец, Симоненко, 1970).

4. ФАКТОРЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ПРЕКРАЩЕНИЕ ЛЕТНЕЙ ДИАПАУЗЫ

В тесной взаимосвязи с факторами, индуцирующими летнюю диапаузу, обычно рассматриваются и факторы, ее терминирующие. Любопытно, что последние исследованы гораздо лучше, чем первые. Так же как и при индукции летней диапаузы, ее терминация в большинстве случаев связана с влиянием температуры и фотопериода: понижение температуры и уменьшение длины дня стимулируют возобновление активности. Эти два фактора действуют в тесном взаимодействии, и вычлнить роль каждого из них обычно очень сложно. Однако показано, что у некоторых видов насекомых температура проявляет самостоятельное влияние на прекращение летней диапаузы. Так, на севере Японии у цветочной, или летней капустой, мухи *Delia floralis* (Fallén, 1824) (= *Hylemyia floralis*) (Diptera, Anthomyiidae) диапаузирующие куколки после зимовки не возобновляют активность в ответ на высокую температуру, а остаются в состоянии летней диапаузы в течение всего лета. Морфогенез начинается только осенью в ответ на понижение температуры. Таким образом, размножение отодвигается на сентябрь (Ishitani, Sato, 1981). Подобный тип терминации летней диапаузы обнаружен у хлопковой совки *Heliothis armigera* в Судане. Постдиапаузное развитие начинается только тогда, когда температура падает с 34 до примерно 26 °C (Hackett, Gatehouse, 1982).

Роль короткого дня в терминации летней диапаузы обнаружена у многих видов, эстивирующих на разных стадиях: на эмбриональной — у комара-долгоножки *Tipula simplex* Doane, 1901 (Diptera, Tipulidae; Hartman, Hynes, 1980); на личиночной — у златоглазки *Nineta pallida* (Schneider, [1846]) (Neuroptera, Chrysopidae; Canard, 1988); на стадии эонимфы — у пилильщика *Neodiprion sertifer* (Sullivan, Wallace, 1965, 1967; Миндер, 1980); на куколичной — у совок *Diloba coeruleocephala* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Noctuidae; Tzanakakis, Koveos, 1983) и *Heliothis virescens* (Butler et al., 1983), сатурнии *Antheraea yamamai* Guérin-Méneville, 1861 (Lepidoptera, Saturniidae; Kato, Sakate, 1981), мухи *Pegomyia bicolor* (Xue et al., 2001); на имагинальной — у златоглазки *Nineta flava* (Scopoli, 1793) (Волкович, 2007), плавунца *Agabus disintegratus* (Leach, 1817) (Coleoptera, Dytiscidae; Garcia, Hagen, 1987), листоедов *Galeruca tanacetii* (Siew, 1966; Саулич, Волкович, 1996) и *Colaphellus bowringi* Baly, 1865 (Coleoptera, Chrysomelidae; Xue et al., 2002), коровок *Epilachna admirabilis* Dejean, 1835 (Coleoptera, Coccinellidae; Imai, 2004), *Hippodamia undecimnotata* (Schneider, 1792) (= *Semiadalia undecimnotata*) (Coleoptera, Coccinellidae; Katsoyannos et al., 2005), у мухи *Drosophila phalerata* (Гейспец, Симоненко, 1970) и многих других видов.

В большинстве случаев именно абсолютная длина дня, которая соотносится с фотопериодическим порогом (т. е. либо больше пороговой, либо меньше ее), играет главенствующую роль в качестве сигнального фактора. Наряду с этим, как и при индукции диапаузы, есть примеры видов, у кото-

рых постэстивационная активность индуцируется или ускоряется не константной, а убывающей длиной дня, или эстивация терминируется спонтанно. Так, личинки комара-долгоножки *Tipula pagana* остаются в диапаузе более 200 дней в длинном дне (С : Т 18 : 6; здесь и далее фотопериод представлен как свет [= фотофаза] : темнота [= скотофаза], в часах), но окукливаются примерно через 100, 54 или 48 дней в более коротких фотопериодах С : Т 16 : 8, С : Т 14 : 10 и С : Т 12 : 12 соответственно. Следовательно, чем короче день, тем менее продолжительна летняя диапауза у этого вида (Butterfield, 1976). У пестрянки *Elcysma westwoodi* Vollenhoven, 1863 (Lepidoptera, Zygaenidae) летняя пронимфальная диапауза градуально (т. е. постепенно) сокращается от 83 до 30 дней при изменении дня от типичного длинного (С : Т 16 : 8) до типично короткого (С : Т 12 : 12) (Ishii, Tsuneyoshi, 1977). У листоеда *Galeruca tanacetii* сокращающийся день был более эффективен в терминации летней диапаузы, чем постоянно короткий день (Siew, 1966).

Наряду с этим в качестве факторов, терминирующих летнюю диапаузу, иногда выступают неожиданные стимуляторы постдиапаузной активации. Так, содержание эстивирующих мух *Drosophila moriwakii* Okuda et Kurokawa, 1957 (Diptera, Drosophilidae) в садках малого объема, т. е. в тесноте, прекращало у них диапаузу (Ichijō et al., 1992). Такой же эффект достигался у диапаузирующих куколок *Antheraea yamamai* с помощью механического укола (Kato, Sakate, 1983).

5. ДЛИТЕЛЬНАЯ ЛЕТНЕ-ЗИМНЯЯ ДИАПАУЗА ИЛИ ДВЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫЕ ДИАПАУЗЫ?

Длительная диапауза, индуцируемая в разгар лета и терминируемая только весной следующего года, часто встречается у насекомых, кормовые ресурсы которых ограничены весной и началом лета (Masaki, 1980; Danks, 1987). Подобные схемы годичного цикла наблюдаются при моновольтинном сезонном цикле у видов с ранневесенней репродуктивной активностью, таких как непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Erebidae), зеленая дубовая листовертка *Tortrix viridana* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Tortricidae) и многие другие. Такой сезонный цикл изучен, например, у клопов-щитников (Heteroptera, Pentatomidae): *Dybowskyia reticulata* (Dallas, 1851) и *Eurydema rugosum* Motschulsky, 1861, питающихся рано созревающими семенами зонтичных в Японии (Nakamura, Numata, 1997; Numata, 2004). Вероятно, и многие представители других таксонов насекомых вынуждены адаптироваться к ярко выраженной сезонности и дефициту корма в середине и конце лета путем формирования ранней и длительной диапаузы. Для описания таких случаев часто используют термин «летне-зимняя диапауза». Эта диапауза протекает на одной онтогенетической стадии и идентифицируется только по своей сезонной приуроченности. В иностранной литературе такое торможение развития независимо от его формы чаще всего определяют более общим, чем диапауза, термином *покой* (*dormancy*).

Так, в природных условиях Закарпатской Украины часть популяции колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) первой генерации, развитие которой происходит в мае—июне при длинном дне и высокой температуре, на имагинальной стадии зарывается в почву и остается в ней на зиму. Следовательно, в данном случае летняя диапауза переходит в зимнюю. Более того, часть жуков остается в почве 2—3 года, т. е. их летняя диапауза после первой зимовки переходит в многолетнюю супердиапаузу (Горышин и др., 1986; Ушагинская, 1987). Точно так же в опытах в Ставропольском крае с амброзиевым полосатым листоедом

Zygotogramma suturalis (Fabricius, 1775) (Coleoptera, Chrysomelidae) половина жуков первой летней генерации формировала облигатную летне-зимнюю диапаузу (Ковалев и др., 1986; Виноградова, Богданова, 1988). Белянка *Euchloë belia* (Stoll, 1782) (Lepidoptera, Pieridae) в Средней Азии развивается в одном поколении и имеет летнюю диапаузу, переходящую в зимнюю (Щеткин, 1965). Подобным образом, вероятно, контролируются сезонные циклы у насекомых в семиаридных и аридных климатах. Летняя диапауза, переходящая в зимовку, создает возможность развития одной генерации в условиях избыточно длинного летнего сезона и синхронизирует появление питающихся стадий с относительно коротким периодом вегетации их кормовых растений. Существование диапаузы такого типа описано у многих пустынных чешуекрылых (Щеткин, 1965; Фалькович, 1979; Каплин, 1994). Если диапауза наступает летом и насекомые без видимых изменений остаются во внешне заторможенном состоянии до весны следующего года, ее рассматривают по календарной приуроченности как летне-зимнюю или летне-осенне-зимнюю.

Однако, как оказалось, такая формулировка часто является лишь следствием неизученности внешне незаметных физиологических процессов. В действительности, как предположил С. Масаки (Masaki, 1980), длительный физиологический покой подобного типа во многих случаях представляет собой последовательность двух отдельных диапауз (летней и зимней), иногда протекающих на одной и той же онтогенетической стадии, и между ними обязательно присутствует хотя бы краткий период активной жизнедеятельности. У разных видов он может проявляться по-разному и затрагивать разные процессы — от краткосрочного возобновления подвижности и питания до размножения и морфогенеза (например, линька на следующий возраст или переход на следующий этап онтогенеза).

Существует несколько критериев, позволяющих четко идентифицировать состояние настоящей летней диапаузы. Легче всего фиксировать окончание летней диапаузы по проявлению двигательной активности. Например, у вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Heteroptera, Scutelleridae) между летней и зимней диапаузами существует период активности, когда имаго перемещаются с мест летовки к местам зимовки. Облигатная летняя диапауза у вредной черепашки формируется у молодых клопов в июне—июле, т. е. к моменту уборки колосовых сельскохозяйственных культур, с которыми трофически тесно связан этот вид. После непродолжительного, но интенсивного преддиапаузного питания клопы мигрируют к местам эстивации. В равнинных ландшафтах это лесополосы, опушки леса, лесные поляны и даже парки и сады. В горах клопы поднимаются довольно высоко — до 2500—2800 м над ур. м. Летняя диапауза продолжается около 2 мес. За это время клопы теряют около 20 % пищевых резервов, накопленных в период преддиапаузного питания (Ушатинская, 1955). Осенью с ослаблением жары клопы спускаются ниже и зимуют в состоянии облигатной зимней имагинальной диапаузы. У клопов, обитающих на равнинах, также есть период активности между летней и зимней диапаузами — небольшие перелеты в лесополосы, в течение которых клопы могут подпитываться на диких злаках и других растениях. Этот период активности продолжительностью около двух недель служит четкой гранью между летней и зимней диапаузами (Арнольди, 1947; Saulich, Musolin, 2017).

Однако такую четкую грань между двумя диапаузами не удастся обнаружить, когда переход одной формы физиологического покоя в другую не сопровождается возобновлением двигательной активности — например, при эмбриональной или имагинальной диапаузах, когда обе диапаузы протекают на одной и той же онтогенетической стадии, а их смена связана только с малозаметным внешне изменением этапов эмбриогенеза или оогенеза.

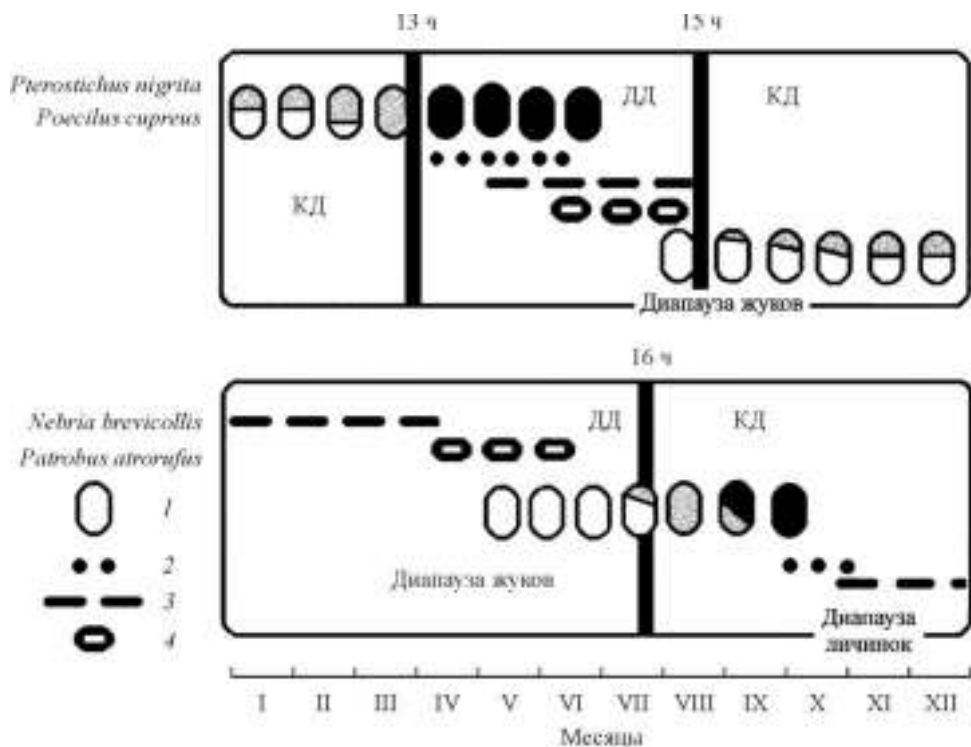


Рис. 14. Схемы сезонных циклов некоторых жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Кёльне (Германия, 51° с. ш.; по: Thiele, 1971; Ferenz, 1977).

1 — жуки (белые части овалов — репродуктивно незрелые, серые части овалов — на стадии превителлогенеза, черные части овалов — на стадии вителлогенеза), 2 — яйца, 3 — личинки, 4 — куколки. Жирные вертикальные линии показывают положение критических фотопериодов для индукции созревания гонад относительно календаря (внизу). ДД — длинный день (длина дня больше критической), КД — короткий день (длина дня меньше критической).

Последний случай рассмотрим подробнее на примере сезонных циклов жужелиц.

Как известно, в зависимости от сезонной приуроченности репродуктивного периода жужелиц делят на 2 группы: виды с весенним размножением и виды, размножающиеся осенью (Thiele, 1971; Ferenz, 1977).

Типичный вид с весенним размножением — *Pterostichus nigrita* (Paykull, 1790) (Coleoptera, Carabidae). Молодые имаго, появляющиеся в середине лета на фоне длинного дня и благоприятной температуры, не приступают к размножению, а формируют длительную диапаузу, которая заканчивается только весной следующего года. Оказалось, что задержка в развитии гонад может быть преодолена только при последовательном двухэтапном изменении длины дня от длинного к короткому и вновь к длинному. Первая ступень репродуктивного созревания — превителлогенез — контролируется короткодневной ФПР. В природе (рис. 14, сверху) короткодневное стимулирование превителлогенеза происходит осенью при длине дня менее 15 ч. На этой стадии жуки зимуют. Следовательно, под влиянием короткого дня терминируется летняя диапауза, за которой следует зимняя диапауза. Вторая ступень — вителлогенез (включение желтка в хорошо развитые ооциты) — осуществляется на основе длиннопериодной ФПР с порогом 13 ч. При весеннем переходе длины дня через этот порог в апреле начинаются созревание самок и яйцекладка. В мае—июле развиваются преимагинальные стадии,

а у окрыляющихся в середине лета молодых жуков формируется облигатная летняя диапауза (Thiele, 1971; Ferenz, 1977).

У *P. nigrita* на основе двухступенчатой реакции регулируется только созревание самок, тогда как самцы способны созревать в коротком дне и, вероятно, зимуют зрелыми. Описанный как короткодневно-длиннодневный контроль характерен для большинства исследованных видов рода *Pterostichus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae) (Thiele, 1971; Ferenz, 1977).

Вопросов, связанных с разграничением диапауз у жужелиц с осенней приуроченностью периода размножения (таких, как *Nebria brevicollis* и *Patrobus atrorufus*), не возникает. Такие виды имеют 2 диапаузы, протекающие на разных стадиях онтогенеза: летнюю имагинальную и зимнюю личиночную (рис. 14, внизу). В противоположность видам с весенним периодом размножения у размножающихся осенью жужелиц длинный день летом деблокирует превителлогенез, а короткий день осенью деблокирует вителлогенез. В результате созревание самок происходит в августе, а размножение — осенью. Зимуют личинки. Таким образом, сущность так называемого двухступенчатого контроля заключается в последовательном протекании двух элементарных реакций, контролируемых последовательные этапы онтогенеза. Пока не завершен первый этап (у видов с весенним размножением это терминация летней диапаузы), невозможен второй — формирование зимней диапаузы. У видов с осенним размножением яйцекладка невозможна до прекращения летней диапаузы (Thiele, 1969).

Аналогичные примеры, когда внешние проявления летней и зимней диапауз неразличимы, можно найти и у насекомых из других отрядов. Так, у парусника *Luehdorfia puziloi* бабочки вылетают и откладывают яйца рано весной. Гусеницы окукливаются в конце весны и в начале лета. Имагинальный морфогенез (т. е. формирование имаго в куколочной шкурке) начинается осенью при понижении температуры и почти заканчивается перед зимой, но бабочки вылетают только после зимнего охлаждения (Kimura, 1975). Следовательно, первая (летняя) диапауза протекает на стадии куколки, а вторая (зимняя) — на стадии фататного имаго. Подобное наблюдается у совка рода *Orthosia* Ochsenheimer (Lepidoptera, Noctuidae), связанных с древесной растительностью: большинство из них завершает одно поколение в год и относится к группе чешуекрылых с ранневесенней репродуктивной активностью. Лёт бабочек начинается рано весной, даже в Ленинградской обл. они появляются уже в апреле. Летняя генерация проходит быстро, и в начале лета куколки формируют диапаузу. В лабораторных экспериментах было показано, что у совки *Orthosia cerasi* Fabricius, 1775 в куколочной шкурке зимуют фататные имаго в состоянии зимней диапаузы (Саулич, Соколова, 2002).

Вероятно, очень похожие примеры дают листовертка *Barbara colfaxiana* Kearfott, 1907 (Lepidoptera, Olethreutidae; Sahota et al., 1983), сосновая совка *Panolis flammea* (Denis et Schiffermüller, 1775) (Lepidoptera, Noctuidae; Ключко, 2006; Мешкова, 2009) и другие виды с ранневесенней репродуктивной активностью и моновольтинным сезонным циклом. К этому типу можно отнести и сезонное развитие пяденицы *Cheimoptena pennigera* Danilevsky, 1969 (Lepidoptera, Geometridae), описанной А. С. Данилевским (1969). Этот обитатель поросших саксаулом барханных песков в пустынях Южного Казахстана и Туркмении, видимо, широко распространен в Средней Азии, о чем свидетельствуют его находки в двух пунктах, удаленных один от другого более чем на 1000 км. Имаго *Ch. pennigera* имеют габитус, нехарактерный для представителей данного таксона, поэтому неизвестная ранее пяденица нашла свое место в системе чешуекрылых только после тщательного исследования особенностей ее сезонного развития. Годичный цикл этого вида типичен для пядениц с ранневесенней репродуктивной активностью и

включает пролонгированную куколочную диапаузу, которая длится все лето, осень и зиму. Имаго вылетают в январе, после холодого воздействия при средней температуре в Туркмении около 0 °С и в Казахстане — около -8 °С. Бабочки активны только в дневное время, что полностью определяется интенсивностью солнечной радиации. При этом самцы летают, а самки только ползают по песку (Данилевский, 1969). Позже особенности сезонного развития этого вида были уточнены Фальковичем (1979). Оказалось, что к поздней осени в куколочной оболочке находится уже полностью сформировавшаяся бабочка. Таким образом, летняя куколочная диапауза терминируется, вероятно, в конце лета при понижении температуры, а осенью морфогенез восстанавливается. В декабре—феврале вылетают бабочки, которые в условиях очень низких температур благодаря переходу к дневной активности размножаются. Яйца, отложенные в это время, не развиваются до ранней весны вследствие действия низких температур. Гусеницы отрождаются рано весной (в марте), активно питаются на саксаулах и в середине мая окукливаются. Куколки эстивируют. Таким образом, сезонное развитие *Ch. pennigera* можно рассматривать как моновольтинное, включающее 2 диапаузы — летнюю куколочную и зимнюю диапаузу фататного имаго в куколочной шкурке. Ранневесенняя приуроченность периода активного развития гусениц адаптирована к условиям пустынь и, вероятно, характерна для многих видов чешуекрылых, образующих своеобразный комплекс зимней энтомофауны этой зоны. В подобных примерах из-за скрытого характера протекающих физиологических процессов бывает трудно заметить период активности, разделяющий летнюю и зимнюю диапаузы.

Хорошими индикаторами сезонного класса диапаузы служат индуцирующие и терминирующие ее факторы. Известно, что обычно факультативную зимнюю диапаузу индуцируют короткий день и пониженная температура, тогда как летнюю — наоборот, длинный день и высокая температура. Терминация зимней диапаузы происходит в результате длительного воздействия холода (обычно температурами ниже порога развития) и реже — короткого дня, а летняя диапауза чаще всего прекращается в условиях пониженной, но умеренной температуры (около 15 °С) и короткого дня. Длительная летне-зимняя диапауза, вероятно, состоит из двух отдельных процессов, каждый из которых требует особых терминирующих стимулов. В лабораторных условиях показано, что терминирующий эффект достигается при последовательном действии сначала короткого дня (КД), соответствующего осени и завершающего летнюю диапаузу, затем длинного дня (ДД), имитирующего весну, когда терминируется зимняя диапауза. В сумме такое последовательное действие КД и ДД привело к заключению о существовании особой категории ФПР — двухступенчатых: КД-ДД и ДД-КД (Заславский, 1984). В природных условиях главным фактором, терминирующим зимнюю диапаузу насекомых, все же остается температура ниже пороговой для активного развития.

Большие сложности возникают при идентификации нетипичных состояний, возникающих у насекомых на личиночной стадии под влиянием внешних условий. Так, обнаруженные задержки развития у гусениц садовой шерстолапки *Calliteara pudibunda* (Linnaeus, 1758) (= *Dasychira pudibunda*) (Lepidoptera, Erebidae) в условиях продолжительного летнего дня можно рассматривать как особую категорию количественных фотопериодических реакций (Тыщенко, 1983; Мусолин, Саулич, 1997), поскольку движение и питание гусениц не прекращались, а лишь частично снижалась их интенсивность. Однако есть факты, позволяющие утверждать, что эти задержки в развитии гусениц имеют много общего с летней диапаузой. Об этом говорят, в частности, приуроченность торможения развития к определенным личиночным возрастам (начиная с VI или VII), резкое снижение интенсивности

питания в период задержки развития и связанное с этим слабое наполнение кишечника, гистологическое строение жирового тела и существование географических форм, различающихся по степени проявления этой реакции, подтвержденное опытами с параллельным воспитанием северной и южной популяций садовой шерстолапки в естественных условиях Ленинградской обл. (Гейспиз, Заранкина, 1963).

Подобные проявления летней диапаузы оказались нередкими у насекомых. Так, у *Nineta pallida* в Пиренеях под влиянием короткого дня осенью происходит замедление роста личинок I возраста, которое в лабораторных экспериментах проявляется при длине дня 12 ч. Перезимовавшие личинки в апреле линяют на следующий возраст. Однако в условиях длинного дня весной и в начале лета развитие личинок II и III возрастов затягивается до июля. В результате размножение имаго происходило только в конце лета (Canard, 1988, 1990).

Темпы роста личинок североамериканской златоглазки *Ceraeochrysa placita* Banks, 1908 (Neuroptera, Chrysopidae) также регулируются длиной дня. Короткий день тормозит развитие I личиночного возраста и индуцирует диапаузу во II возрасте (Tauber et al., 1998). Аналогичные реакции свойственны почти всем видам златоглазок рода *Dichochrysa* Yang (Neuroptera, Chrysopidae), у личинок которых короткий день индуцирует лабильную (т. е. относительно непрочную) диапаузу в III возрасте и вызывает замедление развития предшествующих личиночных возрастов (I и II) (Волкович, 2007).

Такая же форма летней диапаузы (т. е. задержка развития в летний период на личиночной стадии) свойственна и гусеницам нимфалиды *Sasakia charonda* (Hewitson, 1863) (Lepidoptera, Nymphalidae; Kato, Hasegawa, 1984; Kato, 1989), личинкам акациевой ложнощитовки *Parthenolecanium corni* (Шельдешова, Стекольников, 1965) и многим другим насекомым.

При изучении сезонного развития полушаровидного щитника *Coptosoma scutellatum* (Geoffroy, 1785) (Heteroptera, Plataspidae) из лесостепной зоны России (Белгородская обл., 50° с. ш.) были получены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что в средних личиночных возрастах (III и IV) независимо от условий содержания наступает торможение развития (Мусолин, 1997; Саулич, Мусолин, 2014а). Считалось, что именно на этом этапе онтогенеза личинки этого полушаровидного щитника и зимуют. Никакие провоцирующие активное (т. е. бездиапаузное) развитие клопов лабораторные условия, в том числе разная продолжительность константных фотопериодов при двух уровнях температуры (24.5 и 28 °С) или изменяющаяся длина дня в разных комбинациях, не вызывали продолжения метаморфоза: личинки обязательно формировали диапаузу именно в средних личиночных возрастах. Личиночный метаморфоз заканчивался лишь весной следующего года: личинки проходили IV и V возрасты и линяли на имаго (Мусолин, 1997; Саулич, Мусолин, 2014а).

Адаптивный смысл изложенной сезонной стратегии *C. scutellatum* в лесостепной зоне не ясен. Раннее (в середине июля) формирование диапаузы личинками экологически нецелесообразно: вегетационный сезон использован лишь частично, а диапаузирующие личинки (обычно менее, чем имаго, защищенные от неблагоприятных внешних биотических и абиотических воздействий) оказываются в условиях самого жаркого периода лета. Было сделано предположение, что это раннее формирование покоя складывается из двух последовательных личиночных диапауз — летней и зимней. Обоснованность такого предположения косвенно подтверждается наблюдениями в природе и лаборатории. Так, в природных условиях Украины развитие первых двух личиночных возрастов завершается за 25—30 дней, а развитие III возраста длится около месяца (Пучков, 1961). По данными лабораторных опытов (Мусолин, 1997), при температуре 24.5 °С и фотопериодическом ре-

жиме С : Т 18 : 6 ч, соответствующем максимальной длине дня в регионе проведения исследований, личинки III возраста росли вдвое дольше, чем в более коротком дне С : Т 15 : 9 ч. В таком случае действительно можно ожидать, что в сезонном цикле *C. scutellatum* будут обнаружены 2 диапаузы — летняя у личинок III возраста и зимняя — у личинок IV возраста, а промежуток между ними заметить трудно. Внешне это проявляется как длительная летне-зимняя диапауза личинок III и IV возрастов, что описано для многих видов, когда длительную диапаузу, сформированную в начале или середине лета, рассматривают лишь по календарной приуроченности.

Каждый подобный факт наличия ясно выраженной задержки на той или иной стадии развития личинок конкретного вида требует специального экспериментального изучения для того, чтобы однозначно отнести его к определенной категории сезонных адаптаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Насекомые поясов с умеренным климатом включают летнюю диапаузу в сезонный цикл для решения разнообразных проблем, возникающих при адаптации к неблагоприятным периодам года. В отличие от зимней летняя диапауза наступает летом и терминируется осенью, когда восстанавливаются активное питание, развитие и/или размножение. Обычно высокая температура и длинный день способствуют ее наступлению и поддержанию, тогда как короткий день и низкая температура предотвращают ее индукцию или терминируют диапаузу. Синдром летней диапаузы в основном подобен тому, который наблюдается при зимней диапаузе, и включает заблаговременную гипертрофию жирового тела, снижение уровня метаболизма, возрастание устойчивости к неблагоприятным условиям абиотической и биотической природы и т. д. Торможение морфогенеза и гаметогенеза находится под контролем эндокринной системы. Наступление летней диапаузы часто сопровождается миграциями на разные, иногда значительные, расстояния к местам эстивации.

Селективные факторы, ответственные за эволюцию летней диапаузы, различаются у разных видов. Вероятно, основными из них, стимулирующими возникновение летней диапаузы, являются климатические, определяющие доступность и обилие пищевых запасов, пресс хищников и паразитов. Длительная диапауза, формирующаяся весной или в начале лета и прекращающаяся лишь после зимовки, во многих случаях представляет собой последовательность двух самостоятельных диапауз — летней и зимней, смена которых происходит без видимых внешних проявлений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование частично поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований (№ 17-04-01486) и благотворительного «Фонда Инессы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд К. В. 1947. Вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*) в дикой природе Средней Азии в связи с экологическими и биоценологическими моментами ее биологии. В кн.: Д. М. Федотов (ред.). Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. М.: Издательство АН СССР. Т. 1. 136—269.
- Белозеров В. Н. 2007. Распределение стадий покоя в циклах развития клещей (Chelicerata: Arachnida: Acari) в сравнении с мандибулатными членистоно-

- гими — насекомыми (Insecta) и ракообразными (Crustacea). В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 193—233. (Труды Биологического НИИ СПбГУ. 53).
- Белозеров В. Н. 2009. Новые аспекты исследований диапаузы и недиапаузных форм покоя у насекомых и других членистоногих. Энтомологическое обозрение. 88 (1): 3—15.
- Белозеров В. Н. 2012. Стадии биологического покоя и их участие в упорядочении и регуляции жизненных циклов сенокосцев (Arachnida, Opiliones). Энтомологическое обозрение. 91 (1): 180—216.
- Виноградова Е. Б. 1984. Мясная муха *Calliphora vicina* — модельный объект физиологических и экологических исследований. Труды Зоологического института АН СССР. 118. 272 с.
- Виноградова Е. Б. 1991. Диапауза мух и ее регуляция. Труды Зоологического института АН СССР. 214. 254 с.
- Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. 1988. Особенности репродукции и формирования диапаузы у полосатого амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. в Ставрополье. Энтомологическое обозрение. 67 (3): 468—478.
- Волкович Т. А. 2007. Диапауза в жизненных циклах златоглазок (Neuroptera: Chrysopidae). В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 234—304. (Труды Биологического НИИ СПбГУ. 53).
- Гейспец К. Ф., Заранкина А. И. 1963. Особенности фотопериодической реакции шерстолапки плодовой *Dasychira pudibunda* L. (Lepidoptera, Orgyidae). Энтомологическое обозрение. 42 (1): 29—38.
- Гейспец К. Ф., Орловская Э. Э. 1971. Физиологические особенности двух типов диапаузы обыкновенного паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae). Холодостойкость насекомых и клещей. Материалы симпозиума. Тарту. 16—20.
- Гейспец К. Ф., Симоненко Н. П. 1970. Экспериментальный анализ сезонных изменений фотопериодической реакции *Drosophila phalerata* Meig. (Diptera, Drosophilidae). Энтомологическое обозрение. 49 (1): 83—96.
- Глиняная Е. И. 1972. Роль фотопериодических условий в процессах реактивации при зимней и летней диапаузе. В кн.: Н. И. Горышин (ред.). Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета. 88—102.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Шахова Н. Н. 1986. Экспериментальный анализ сезонного развития колорадского жука в лесостепной зоне. II. Полевые опыты и фенологические наблюдения. Зоологический журнал. 65 (4): 528—535.
- Горышин Н. И., Саулич А. Х., Волкович Т. А. 1981. Исследование экологической роли фотопериодической реакции у трех видов чешуекрылых. В кн.: В. П. Тыщенко, Н. И. Горышин (ред.). Фотопериодическая регуляция сезонных явлений у членистоногих и растений. 60—81. (Труды Биологического НИИ ЛГУ. 31).
- Горышин Н. И., Тыщенко Г. Ф. 1973. О накоплении фотопериодической информации у капустной совки *Varathra brassicae* (Lepidoptera, Noctuidae) при индукции диапаузы. Энтомологическое обозрение. 52 (2): 249—255.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета. 243 с.
- Данилевский А. С. 1969. Два новых замечательных вида зимних бабочек из пустынь Средней Азии — *Dasyethmia hiemalis*, gen. et sp. n. (Lepidoptera, Ethmiidae) и *Cheimoptena pennigera*, gen. et sp. n. (Lepidoptera, Geometridae). Энтомологическое обозрение. 48 (1): 179—189.
- Данилевский А. С., Шельдешова Г. Г. 1968. Приспособительное значение фотопериодической и холодной реактивации. В кн.: А. С. Данилевский (ред.). Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Издательство Ленинградского университета. 80—99.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 180 с. (Труды Зоологического института АН СССР. 120).

- Заславский В. А., Вагина Н. П. 1996. Совместное и раздельное действие пищевой и фотопериодической реакций, вызывающих диапаузу у *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). Зоологический журнал. 75 (10): 1474—1482.
- Каплин В. Г. 1994. Сезонные ритмы развития открытоживущих насекомых семенных растений Каракумов. Журнал общей биологии. 55 (6): 716—736.
- Кинд Т. В. 1977. Динамика эндокринной активности мозга при реактивации диапаузирующих куколок капустной совки *Barathra brassicae* и последующем имагинальном развитии. Зоологический журнал. 54 (6): 884—893.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. 2007. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности. В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 107—192. (Труды Биологического НИИ СПбГУ. 53).
- Ключко З. Ф. 2006. Совки Украины. Київ: Видавництво Раєвського. 248 с.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Виноградова Е. Б. 1986. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* в биологической борьбе с амброзиями полыннолистной и многолетней. Л.: Наука. 28 с.
- Кожанчиков И. В. 1950а. Цикл развития и географическое распространение зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.). Энтомологическое обозрение. 31 (1—2): 178—197.
- Кожанчиков И. В. 1950б. Волнянки (Orgyidae). Насекомые чешуекрылые. М.; Л.: Наука. 581 с. (Фауна СССР. Новая серия. 42 (12)).
- Масленникова В. А. 1958. Об условиях, определяющих диапаузу паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) и *Pteromalus puparum* (Hymenoptera, Chalcididae). Энтомологическое обозрение. 37 (3): 538—545.
- Масленникова В. А., Абдель Наби А. А., Черныш С. И. 1976. Титр экдизона при индукции летней и зимней диапаузы капустной совки *Barathra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae). Энтомологическое обозрение. 55 (4): 768—776.
- Мешкова В. Л. 2009. Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса. Харьков: Издательство «Новое слово». 395 с.
- Миндер И. 1980. Фотопериодическая реактивация эонимф *Neodiprion sertifer* Geoffr. (Hymenoptera: Diprionidae). Доклады АН СССР. 248: 1075—1077.
- Моисеева Т. С. 1960. Специализация *Apanteles glomeratus* L. и его роль в редукции численности белянок рода *Pieris*. Труды Всесоюзного института защиты растений. 14: 51—56.
- Мусолин Д. Л. 1997. Сезонные циклы полужесткокрылых (Heteroptera): разнообразие и экологическая регуляция. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: СПбГУ. 168 с.
- Мусолин Д. Л. 2017. Щитники (Heteroptera: Pentatomoidea): разнообразие сезонных адаптаций, механизмов контроля сезонного развития и реакций на изменение климата. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: СПбГЛТУ. 435 с.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. 1997. Фотопериодическая регуляция роста личинок полужесткокрылых (Heteroptera). Зоологический журнал. 76 (5): 530—542.
- Пучков В. Г. 1961. Фауна Украины. 21. Щитники. Вып. 1. Киев: Издательство АН УССР. 338 с.
- Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета. 248 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 1996. Моновольтизм и его регуляция у насекомых. Энтомологическое обозрение. 75 (2): 244—258.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета. 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате. В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. 25—106. (Труды Биологического НИИ СПбГУ. 53).

- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2014а. Сезонное развитие полушаровидных щитников (Heteroptera: Pentatomoidea: Plataspidae). Вестник Московского государственного университета леса — Лесной вестник. 18 (6): 193—201.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2014б. Сезонные циклы щитников (Heteroptera, Pentatomidae) умеренного пояса: разнообразие и регуляция. Энтомологическое обозрение. 93 (2): 263—302.
- Саулич А. Х., Соколова И. В. 2002. Сезонные адаптации совок (Lepidoptera, Noctuidae). Энтомологическое обозрение. 81 (3): 529—546.
- Семьянов В. П. 2002. Облигатная и факультативная диапаузы у кокцинеллид-афидофагов (Coleoptera, Coccinellidae): сходство и различие. XII Съезд Русского энтомологического общества, С.-Петербург, 19—24 августа 2002 г. Тезисы докладов. СПб. 313—314.
- Сугоняев Е. С. 1963. О сезонно-циклических адаптациях паразита *Blastothrix confusa* Erd. (Hymenoptera, Chalcidoidea) к своему хозяину — акациевой ложнощитовке (*Parthenolecanium corni* Bouche). Зоологический журнал. 42 (11): 1732—1735.
- Сугоняев Е. С., Войнович Н. Д. 2006. Адаптации хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) к паразитированию на ложнощитовках (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccidae) в условиях различных широт. М.: Товарищество научных изданий КМК. 263 с.
- Сухарева И. Л. 1999. Сем. Noctuidae — совки. В кн.: В. И. Кузнецов (ред.). Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Т. III. Чешуекрылые. Ч. 2. СПб.: Наука. 332—376.
- Тыщенко В. П. 1983. Эволюция сезонных адаптаций у насекомых. Журнал общей биологии. 44 (1): 10—22.
- Ушатинская Р. С. 1955. Физиологические особенности вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в период покоя при зимовке в горах и на равнине. В кн.: Д. М. Федотов (ред.). Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. Т. 3. М.: Издательство АН СССР. 134—170.
- Ушатинская Р. С. (ред.). 1981. Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука. 375 с.
- Ушатинская Р. С. 1987. Летний покой (эстивация) у насекомых. В кн.: Р. С. Ушатинская (ред.). Вопросы экологической физиологии насекомых. М.: Наука. 140—173.
- Фалькович М. И. 1979. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ. Энтомологическое обозрение. 58 (2): 260—281.
- Шельдешова Г. Г., Стекольников А. А. 1965. О смене типов фотопериодической реакции при развитии акациевой ложнощитовки — *Parthenolecanium corni* Bouche (Homoptera, Coccidae). Труды Зоологического института АН СССР. 36: 26—30.
- Щеткин Ю. Л. 1965. Высшие чешуекрылые песков Вахшской долины. Душанбе: Издательство АН Таджикской ССР. 194 с.
- Bale J. S. 2002. Insect and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biological Sciences. 357 (1423): 849—862.
- Bland R. G. 1971. Photoperiod—diapause relationship in the alfalfa weevil *Hypera postica*. Annals of the Entomological Society of America. 64: 1163—1166.
- Bonnemaison L. 1971. Particularites de la croissance embryonnaire et de la diapause nymphale chez le chematobie (*Operophtera brumata* L.) (Lepidoptera, Geometridae). Bulletin de la Société Entomologique de France. 76 (5—6): 123—130.
- Brodeur J., Geervliet J. B. F., Vet L. E. M. 1996. The role of host species, age and defensive behaviour on ovipositional decisions in a solitary specialist and a gregarious generalist parasitoid (*Cotesia* species). Entomologia Experimentalis et Applicata. 81: 125—132.
- Butler G. D. Jr., Henneberry T. J., Bartlett A. C. 1983. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): Termination of summer diapause. Journal of Economic Entomology. 78 (6): 1287—1292.
- Butler G. D. Jr., Wilson L. T., Henneberry T. J. 1985. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): Initiation of summer diapause. Journal of Economic Entomology. 78: 320—324.

- Butterfield J. 1976. Effect of photoperiod on a winter and on a summer diapause in two species of crane fly (Tipulidae). *Journal of Insect Physiology*. 22: 1443—1446.
- Canard M. 1988. Seasonal change in photoperiodic response of the larvae of the lacewing *Nineta pallida*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 47: 153—159.
- Canard M. 1990. Effect of photoperiod on the first-instar development in the lacewing *Nineta pallida*. *Physiological Entomology*. 15: 137—140.
- Danks H. V. 1987. *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Ottawa (Canada): Biological Survey of Canada. 440 p. (Monograph Ser. N 1).
- Denlinger D. L. 1981. The physiology of pupal diapause in flesh flies. In: G. Bhaskaran et al. (eds). *Current Topics in Insect Endocrinology and Nutrition*. New York: Plenum. 131—160.
- Denlinger D. L. 1986. Dormancy in tropical insects. *Annual Review of Entomology*. 31: 239—264.
- Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. *Annual Review of Entomology*. 47: 93—122.
- Denlinger D. L., Lee R. E., Jr. (eds). 2010. *Low Temperature Biology of Insects*. New York: Cambridge University Press. xiv + 390 p.
- Ding L., Li Y., Goto M. 2003. Physiological and biochemical changes in summer and winter diapause and non-diapause pupae of the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae* L. during long-term cold acclimation. *Journal of Insect Physiology*. 49: 1153—1159.
- Endo K., Fujimoto Y., Kondo M., Yamanaka A., Watanabe M., Weihua K., Kumagai K. 1997. Stage-dependent changes of the prothoracicotropic hormone (PTTH) activity of brain extracts and of the PTTH sensitivity of the prothoracic glands in the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae*, before and during winter and aestival pupal diapause. *Zoological Science*. 14: 127—133.
- Ferenz H. J. 1977. Two-step photoperiodic and hormonal control of reproduction in the female beetle, *Pterostichus nigrita*. *Journal of Insect Physiology*. 23: 671—676.
- Garcia R., Hagen K. S. 1987. Summer dormancy in adult *Agabus disintegratus* (Crotch) (Coleoptera: Dytiscidae) in dried ponds in California. *Annals of the Entomological Society of America*. 80 (2): 267—271.
- Goto M., Hukushima H. 1995. Factors affecting the induction of summer and winter diapause and diapause sensitive larval stage of cabbage-armyworm moth *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Yamagata Agriculture and Forestry Society*. 52: 17—24.
- Goto M., Li Y.-P., Kayaba S., Outani S., Suzuki K. 2001. Cold hardiness in summer and winter diapause and post-diapause pupae of the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae* L. under temperature acclimation. *Journal of Insect Physiology*. 47: 709—714.
- Goto S. G., Numata H. 2014. Insect photoperiodism. In: K. H. Hoffmann (ed.). *Insect Molecular Biology and Ecology*. Boca Raton: CRC Press. 211—238.
- Hackett D. S., Gatehouse A. G. 1982. Diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. fletcheri* (Hardwick) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Sudan Gezira. *Bulletin of Entomological Research*. 72: 409—422.
- Hartman M. J., Hynes C. D. 1980. Embryonic diapause in *Tipula simplex* and the action of photoperiod in its termination (Diptera: Tipulidae). *Pan-Pacific Entomology*. 56 (3): 207—212.
- Hodek I. 2012a. Adult diapause in Coleoptera. *Psyche*. Article ID 249081 (<http://dx.doi.org/10.1155/2012/249081>).
- Hodek I. 2012b. Diapause/Dormancy. In: I. Hodek, H. F. van Emden, and A. Honěk (eds): *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. Chichester: Blackwell. 275—342.
- Hodek I., Honěk A. (with contributions from P. Ceryngier and I. Kovár). 1996. *Ecology of Coccinellidae*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 464 p.
- Hodek I., Okuda T. 1997. Regulation of adult diapause in *Coccinella septempunctata* and *C. septempunctata brucki* from two regions of Japan (a minireview). *Entomophaga*. 42: 139—144.
- Hodková M., Hodek I. 2004. Photoperiod, diapause and cold-hardiness. *European Journal of Entomology*. 101: 445—458.

- Holliday N. J. 1983. Effects of temperature on winter moth pupae, *Operophtera brumata* (Lepidoptera, Geometridae). *The Canadian Entomologist*. 115 (3): 243—249.
- Ichijō N., Beppu K., Kimura M. T. 1992. Aestivo-hibernal reproductive diapause in *Drosophila moriwakii*: flight as a controlling factor. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 62: 23—28.
- Imai C. 2004. Photoperiodic induction and termination of summer diapause in adult *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae) from a warm temperature region. *European Journal of Entomology*. 101: 523—529.
- Iperiti G., Hodek I. 1974. Induction alimentaire de la dormance imaginaire chez *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Coleoptera: Coccinellidae) pour aider à la conservation des Coccinelles élevées au laboratoire avant une utilisation ultérieure. *Annales de Zoologie, Écologie Animale*. 6 (1): 45—51.
- Ishii M., Hidaka T. 1979. Influence of photoperiod on the adult differentiation in the pupae of the univoltine papilionid *Luehdorfia japonica*. *Applied Entomology and Zoology*. 14: 360—361.
- Ishii M., Hidaka T. 1982. Characteristics of pupal diapause in the univoltine papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera, Papilionidae). *Kontyū* (Tokyo). 50 (4): 610—620.
- Ishii M., Hidaka T. 1983. The second pupal diapause in the univoltine papilionid *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae) and its terminating factor. *Applied Entomology and Zoology*. 18: 456—463.
- Ishii M., Tsuneyoshi Y. 1977. Termination of prepupal diapause in *Elcysma westwoodi*. *Tyo to Ga*. 28: 170. (In Japanese).
- Ishikawa Y., Yamashita T., Nomura M. 2000. Characteristics of summer diapause in the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Insect Physiology*. 46: 161—167.
- Ishitani M., Sato N. 1981. The life cycle and a method of its control of the turnip maggot *Hylemyia floralis* Fallén (Diptera: Anthomyiidae) in Aomori Prefecture. *Bulletin of the Aomori Field Crops and Horticultural Experiment Station*. 4: 1—16.
- Karlson P., Shaaya S. 1964. Der Ecdysontiter während der Insectenentwicklung. I. Eine Methode zur Bestimmung des Ecdysongehalts. *Journal of Insect Physiology*. 10: 797—804.
- Kato Y. 1989. Role of photoperiod in larval growth of *Sasakia charonda* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Japanese Journal of Entomology*. 57 (1): 221—230.
- Kato Y., Hasegawa Y. 1984. Photoperiodic regulation of larval diapause and development in the nymphalid butterfly *Sasakia charonda* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Kontyū* (Tokyo). 52 (3): 363—369.
- Kato Y., Sakate S. 1983. Early termination of summer diapause by mechanical shaking in pupae of *Antheraea yamamai* (Lepidoptera: Saturniidae). *Applied Entomology and Zoology*. 18: 441—443.
- Katsoyannos P., Kontodimas D., Stathas G. 2005. Summer diapause and winter quiescence of *Hippodamia (Semiadalia) undecimnotata* (Coleoptera: Coccinellidae) in central Greece. *European Journal of Entomology*. 102: 453—457.
- Khoo S. G. 1968. Experimental studies on diapause in stoneflies. I. Nymphs of *Capnia bifrons* (Newman). *Proceedings of the Royal Society of London. Series A. General Entomology*. 43: 40—48.
- Kida Y., Numata H., Fujii H. 1997. Summer diapause in females of *Minois dryas* (Lepidoptera: Satyridae). *Environmental Entomology*. 26 (2): 201—206.
- Kimura T. 1975. *Luehdorfia* butterflies waiting for emergence in spring. *Insectarium*. 12: 76—79. (In Japanese).
- Kiritani Y. 1985a. Timing of oviposition and nymphal diapause under the natural daylength in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae). *Applied Entomology and Zoology*. 20: 252—256.
- Kiritani Y. 1985b. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae). *Applied Entomology and Zoology*. 20: 257—263.
- Košťál V. 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*. 52: 113—127.

- Košťál V., Šula J., Šimek P. 1998. Physiology of drought tolerance and cold hardiness of the Mediterranean tiger moth *Cymbalophora pudica* during summer diapause. *Journal of Insect Physiology*. 44: 165—173.
- Li L. X., Xue F. S. 1991. The life history and diapause of *Spilarctia obliqua* (Walker). *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*. 13 (3): 264—267.
- Liu Zh., Gong P., Wu K., Sun J., Li D. 2006. A true summer diapause induced by high temperatures in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*. 52: 1012—1020.
- Loomis S. H. 2010. Diapause and aestivation in sponges. *Progress in Molecular and Subcellular Biology*. 49: 231—243.
- Madubunyi L. C. 1978. External environmental factors regulating imaginal diapause in *Hypera brunneipennis*. *Annals of the Entomological Society of America*. 71: 37—39.
- Masaki S. 1956. The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, *Barathra brassicae* Linnaeus, with particular reference to the aestival diapause (Lepidoptera, Noctuidae). *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Mie University*. 13: 29—46.
- Masaki S. 1957. Ecological significance of diapause in the seasonal cycle of *Abraxas miranda* Butler. *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Mie University*. 15: 15—24.
- Masaki S. 1958. The response of a «short-day» insect to certain external factors: the induction of diapause in *Abraxas miranda* Butler. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. 2 (4): 285—294.
- Masaki S. 1977. Life cycle programming. In: T. Hidaka (ed.). *Adaptation and Speciation in the Fall Webworm*. Tokyo: Kodansha Ltd. 31—60.
- Masaki S. 1980. Summer diapause. *Annual Review of Entomology*. 18: 1—25.
- Masaki S. 2002. Ecophysiological consequences of variability in diapause intensity. *European Journal of Entomology*. 99: 143—154.
- Masaki S., Sakai T. 1965. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* Linne (Lepidoptera: Noctuidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. 9 (3): 191—205.
- Murray D. A. H., Wilson A. G. L. 1991. Methods for studying diapause. In: M. P. Zalucki (ed.). *Heliothis: Research Methods and Prospects*. New York: Springer. 102—108 (Springer Series in Experimental Entomology).
- Musolin D. L., Saulich A. H. 2000. Summer dormancy ensures univoltinism in the predatory bug *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 95: 259—267.
- Musolin D. L., Saulich A. H. 2017. Diapause in Pentatomoidea In: J. E. McPherson (ed.). *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. Boca Raton: CRC Press. 497—564.
- Nakai T., Takeda M. 1995. Temperature and photoperiodic regulation of summer diapause and reproduction in *Pyrrhalta humeralis* (Chen) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Applied Entomology and Zoology*. 30 (2): 295—301.
- Nakamura K., Numata H. 1997. Effects of environmental factors on diapause development and postdiapause oviposition in a phytophagous insect, *Dybowskyia reticulata*. *Zoological Science* 14: 1021—1026.
- Novak I., Spitzer K. 1975. Adult dormancy in some species of the genus *Noctua* (Lepidoptera, Noctuidae) in central Europe. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*. 72 (5): 215—221.
- Numata H. 2004. Environmental factors that determine the seasonal onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan. *Applied Entomology and Zoology*. 39: 565—573.
- Ogata T., Sasakawa M. 1983. Effect of the aestivation on the feeding and reproductive activities of the viburnum leaf beetle *Pyrrhalta humeralis* Chen (Coleoptera: Chrysomelidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. 27 (4): 276—279.
- Oku T. 1982. Overwintering of eggs in the Siberian cutworm, *Euxoa sibirica* Boisduval (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*. 17 (2): 244—252.
- Oku T. 1983. Aestivation and migration in noctuid moths. In: M. Brown, I. Hodek (eds). *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects*. The Hague: Junk. 219—231. (Series Entomologica. 23).

- Oku T., Kobayashi T. 1978. Migratory behaviour and life cycle of noctuid moths (Insecta, Lepidoptera), with notes on the recent status of migrant species in northern Japan. Bulletin of Tohoku National Agricultural Experimental Station (Morioka). 58: 97—209. (In Japanese).
- Pruess K. P. 1967. Migration of the army cutworm *Chorizagrotis auxillaris*. I. Evidence for migration. Annals of the Entomological Society of America. 60 (5): 910—920.
- Ring R. A. 1971. Variation in the photoperiodic reaction controlling diapause induction in *Licillia caesar* L. (Diptera, Calliphoridae). Canadian Journal of Zoology. 49 (2): 137—142.
- Roer H. 1959. Über die Flug- und Wandergewohnheiten von *Pieris brassicae*. Zeitschrift für Angewandte Zoologia. 44: 272—309.
- Rogers S. M. 2015. Mechanisms of polyphenism in insects. In: H. Hoffmann (Ed.). Insect Molecular Biology and Ecology. Boca Raton: CRC Press. 1—38.
- Sahota T. S., Farris S. H., Ibaraki A. 1983. Timing of initiation of pharate adult development in *Barbara colfaxiana* (Kft.) (Lepidoptera, Olethreutidae). Canadian Journal of Zoology. 61 (10): 2305—2306.
- Sakurai H., Hirano T., Takeda S. 1986. Physiological distinction between aestivation and hibernation in the lady beetle *Coccinella septempunctata brucki* (Coleoptera: Coccinellidae). Applied Entomology and Zoology. 21: 424—429.
- Sáringer Gy. 1984. Summer diapause in cabbage stem flea beetle *Psylliodes chrysocephala* L. (Coleoptera, Chrysomelidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 98 (1): 50—54.
- Sauer K. P., Grüner C. 1988. Aestival dormancy in the cabbage moth *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae). 2. Geographical variation in two traits: day length thresholds triggering aestival dormancy and duration of aestival dormancy. Oecologia. 76: 89—96.
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. 1996. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera). European Journal of Entomology. 93 (3): 507—518.
- Saulich A. Kh., Musolin D. L. 2017. Seasonal cycles of Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (Ed.). Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management. Boca Raton: CRC Press. 565—607.
- Schroder R. F. W., Steinhauer A. L. 1976a. Effects of photoperiod and temperature regimens on the biology of European and United States alfalfa weevil populations. Annals of the Entomological Society of America. 69: 701—706.
- Schroder R. F. W., Steinhauer A. L. 1976b. Studies of cross-mating strains of the alfalfa weevil from the United States and Western Europe. Proceedings of the Entomological Society of Washington. 78: 1—5.
- Siew Y. C. 1966. Some physiological aspects of adult reproductive diapause in *Galeruca tanaceti* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). Transactions of the Entomological Society of London. 118: 359—374.
- Spieth H. R. 2002. Estivation and hibernation of *Pieris brassicae* (L.) in southern Spain: synchronization of two complex behavioral patterns. Population Ecology. 44: 273—280.
- Spieth H. R., Pörschmann U., Teiwes C. 2011. The occurrence of summer diapause in the large white butterfly *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae): a geographical perspective. European Journal of Entomology. 108: 377—384.
- Spieth H. R., Schwarzer E. 2001. Aestivation in *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae): implications for parasitism. European Journal of Entomology. 98: 171—176.
- Stewart J. W., Whitcomb W. H., Bell K. O. 1967. Aestivation studies of the convergent lady beetle in Arkansas. Journal of Economic Entomology. 60: 1730—1735.
- Storey K. B., Storey J. M. 2015. Insects in winter: metabolism and regulation of cold hardiness. In: K. H. Hoffmann (ed.). Insect Molecular Biology and Ecology. Boca Raton: CRC Press. 245—270.
- Sullivan C. R., Wallace D. R. 1965. Photoperiodism in the development of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (Geoff.). Canadian Journal of Zoology. 43 (2): 233—245.

- Sullivan C. R., Wallace D. R. 1967. Interaction of temperature and photoperiod in the induction of prolonged diapause in *Neodiprion sertifer*. The Canadian Entomologist. 99 (8): 834—850.
- Tanaka S. I., Imai C., Numata H. 2002. Ecological significance of adult summer diapause after nymphal winter diapause in *Poecilocoris lewisi* (Distant) (Heteroptera: Scutelleridae). Applied Entomology and Zoology. 37 (3): 469—475.
- Tauber C. A., de León T., López-Arroyo J. I., Tauber M. J. 1998. *Ceraeochrysa placita* (Neuroptera: Chrysopidae): generic characteristics of larvae, larval descriptions, and life cycle. Annals of the Entomological Society of America. 91: 608—618.
- Tauber C. A., Tauber M. J. 1973a. Diversification and secondary intergradation of two *Chrysopa carnea* strains. The Canadian Entomologist. 105: 153—167.
- Tauber C. A., Tauber M. J. 1982. Evolution of seasonal adaptations and life history traits in *Chrysopa*: response to diverse selective pressures. In: H. Dingle, J. P. Hegmann (eds). Evolution and Genetic of Life Histories. New York: Springer. 51—72.
- Tauber M. J., Tauber C. A. 1973b. Nutritional and photoperiodic control of the seasonal reproductive cycle in *Chrysopa mohave* (Neuroptera). Journal of Insect Physiology. 19 (4): 729—736.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. Seasonal adaptations of insects. New York: Oxford University Press. 411 p.
- Teraoka T., Numata H. 1995. Induction of adult diapause in a parasitoid wasp, *Ooencyrtus nezarae* under natural conditions. Entomologia Experimentalis et Applicata. 76: 329—332.
- Thiele H.-U. 1969. The control of larval hibernation and adult aestivation in the carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* Stroem. Oecologia (Berlin). 2: 347—361.
- Thiele H.-U. 1971. Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. Zoologische Jahrbücher Systematik. 98 (3): 341—371.
- Thiele H.-U. 1977. Measurement of daylength as a basis for photoperiodism and annual periodicity in the carabid beetle *Pterostichus nigrita* F. Oecologia (Berlin). 30 (4): 331—348.
- Topp W. 1990. Selection for the optimal monovoltine life cycle in an unpredictable environment. Studies on the beetle *Catops nigricans* Spence (Coleoptera: Catopidae). Oecologia (Berlin). 84: 134—140.
- Topp W. 2003. Phenotypic plasticity and development of cold-season insects (Coleoptera: Leiodidae) and their response to climatic change. European Journal of Entomology. 100: 233—243.
- Tzanakakis M. E., Koveos D. S. 1983. Duration of aestival diapause of *Diloba coeruleocephala* L. under various photoperiods and temperatures. Entomologia Experimentalis et Applicata. 34 (3): 343—346.
- Tzugane R. 1975. The life cycle of *Amphipyra livida corvina* Motschulsky with special reference to the termination of aestivation in the adult stage. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. 19: 169—175.
- Wigfield M., Warren L. O. 1972. The effect of photoperiod on development of the sawfly *Neodiprion taedae linearis*. Journal of the Kansas Entomological Society. 45: 1—6.
- Witsack W. 1975. Experimentell-ökologische Untersuchungen über Dormanz-Formen von Zikaden 2. Zur Ovarial-Parapaus und obligatorischen Embryonal-Diapause von *Philaenus spumarius* (L.). Zoologische Jahrbücher Systematik. 100: 517—562.
- Witt J. R., Armbrust E. J. 1972. Photoperiodic sensitivity of the alfalfa weevil during larval development. Journal of Economic Entomology. 65: 1289—1292.
- Wu S.-H., Yang D., Lai X.-T., Xue F. S. 2006. Induction and termination of prepupal summer diapause in *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae). Journal of Insect Physiology. 52: 1095—1104.
- Xiao H.-J., Yang D., Xue F.-S. 2006. Effect of photoperiod on the duration of summer and winter diapause in the cabbage butterfly, *Pieris melete* (Lepidoptera: Pieridae). European Journal of Entomology. 103 (3): 537—540.
- Xue F. S., Spieth H. R., Li A. Q., Hua A. 2002. The role of photoperiod and temperature in determination of summer and winter diapause in the cabbage beetle

- Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of Insect Physiology. 48: 279—286.
- Xue F. S., Zhu X. F., Shao Z. Y. 2001. Control summer and winter diapause in the leaf-mine fly *Pegomyia bicolor* Wiedemann (Diptera, Anthomyiidae). Journal of Applied Entomology. 125: 181—187.
- Yamamura S., Ikarashi M., Sasaki M. 2008. Dual photoperiodic regulation to enable univoltine life cycle in alpine silver-Y moth, *Syngrapha ottolenguii* (Noctuidae: Plusiinae) without obligatory diapause. Applied Entomology and Zoology. 43 (1): 105—112.

SUMMER DIAPAUSE AS A SPECIAL SEASONAL ADAPTATION
IN INSECTS: DIVERSITY OF FORMS, CONTROL MECHANISMS
AND ECOLOGICAL IMPORTANCE

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin

Key words: aestivation, diapause, dormancy, migration, photoperiodic response, photoperiodism, seasonal cycles, seasonal development, seasonal dormancy, summer, summer diapause.

SUMMARY

Insects living in the temperate climate include summer diapause, or aestivation, in their seasonal cycle to solve various problems related to adaptation to unfavorable seasons. Unlike winter diapause, summer diapause occurs in the summer and is usually terminated in the autumn, when active feeding, development and/or reproduction is restored. Typically, high temperature and long day induce summer diapause and then maintain it, whereas short day and low temperature prevent induction of the diapause or terminate it. The summer diapause syndrome is basically similar to that of winter diapause, and includes beforehand development of large fat body, decreased level of metabolism, increased general resistance to unfavorable abiotic and biotic conditions, etc. The inhibition of morphogenesis and gametogenesis is under the control of the endocrine system. The onset of summer diapause is often accompanied by migrations to different, sometimes significant, distances to the sites of aestivation. The selective factors responsible for evolution of the summer diapause differ between insect species. Climatic factors and, consequently, availability and abundance of food, as well as pressure of predators and parasites are likely the main factors that stimulate its occurrence. In some species, prolonged diapause begins in the spring or early summer and ceases only after overwintering. When studied in detail, such prolonged diapause often turns out to be a sequence of two independent diapauses — summer and winter ones — with succession which proceeds without external detectable changes.