



Саулич Аида Хаматовна — доктор биологических наук, профессор кафедры энтомологии биолого-почвенного факультета, ведущий научный сотрудник лаб. энтомологии Биологического института Санкт-Петербургского государственного университета. Автор и соавтор более 80 научных публикаций и 6 монографий, в их числе «Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения», «Экология фотопериодизма насекомых». Читает два оригинальных курса «Экология насекомых» и «Сезонные циклы насекомых». Область научных интересов — экофизиология насекомых, фотопериодизм и сезонное развитие насекомых.



Мусолин Дмитрий Леонидович родился в Ленинграде в 1971 г. Окончил курс каф. зоологии Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии им. С.М. Кирова (1993), магистерский курс Центрально-Европейского университета в Будапеште, Венгрия (M.Sc., Environmental Sciences and Policy, 1998) и аспирантуру по каф. энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета (1997). Кандидат биологических наук по специальности «Энтомология». Занимался научно-исследовательской и преподавательской работой в Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии и Биологическом научно-исследовательском институте Санкт-Петербургского государственного университета. С 1998 г. работает в Японии: в Университете г. Осака (1998–2000), Национальном сельскохозяйственном научно-исследовательском центре в г. Саппоро (2001–2005), в Киотском университете (с 2005 г.). Автор более 20 оригинальных и обзорных статей в отечественных и международных журналах. Научные интересы: фотопериодизм и экология сезонного развития наземных и водных настоящих полужесткокрылых насекомых, разнообразие сезонных адаптаций, реакция насекомых на потепление климата.
Эл. почта: musolin@gmail.com

А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (HETEROPTERA)



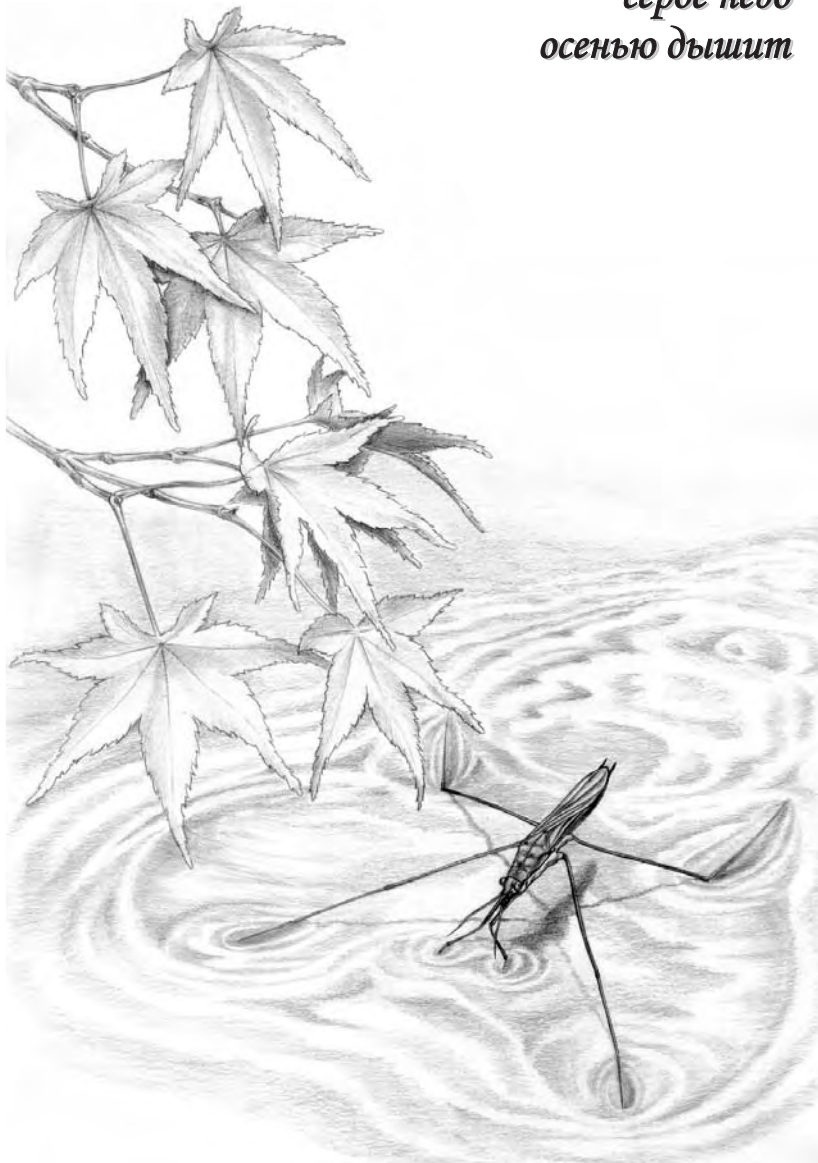
9 785288 043321

ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

*Будущим поколениям исследователей
экологии насекомых
А. С.*

*Памяти Олега Александровича Катаева,
открывшего для меня Энтомологию;
моим родителям и друзьям
Д. М.*

*в ногах водомерки
серое небо
осенью дышит*



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А. Х. САУЛИЧ
Д. Л. МУСОЛИН

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ
ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ
ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ
НАСЕКОМЫХ (НЕТЕРОПТЕРА)**



ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2007

УДК 595.7
ББК 28.080.1
С21

Рецензенты: д-р биол. наук *Е. Б. Виноградова* (Зоологический институт РАН),
д-р биол. наук *В. Б. Голуб* (Воронежский государственный университет)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
биолого-почвенного факультета
С.-Петербургского государственного университета*

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л.

С21 Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. — 203 с.
ISBN 978-5-288-04332-1

В монографии впервые обобщаются данные о сезонном развитии водных и околоводных полужесткокрылых насекомых мировой фауны (5 инфраотрядов Heteroptera). Дана общая характеристика связанных с водой видов и рассматриваются основные элементы их сезонных циклов (активное развитие, диапауза, миграции, сезонный полиморфизм по степени развития крыльев, крыловой мускулатуры и окраски). Для каждого семейства приводятся типичные примеры видов и описаны их сезонные циклы.

Книга предназначена научным работникам — зоологам, энтомологам, экологам, гидробиологам, а также аспирантам и магистрам биологических факультетов университетов в качестве учебного пособия.

ББК 28.080.1

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

В оформлении обложки использован рисунок М. С. Мериан (M. S. Merian, 1705)

© А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин, 2007
© Издательство С.-Петербургского университета, 2007

ISBN 978-5-288-04332-1

ПРЕДИСЛОВИЕ

*грозовые облака
в пруду приводят в движение
водомерка
Н. Raab [1998]*

Изучение сезонного развития насекомых является, вероятно, одним из старейших направлений энтомологии, поскольку находится на пересечении любительского натурализма и серьезных научных дисциплин — фенологии и экологии насекомых. Мощный импульс эти исследования получили в 50-е годы XX века с развитием концепции экологического фотопериодизма и осознанием центральной роли фотопериодических реакций в контроле сезонного развития насекомых, в первую очередь сезонного покоя (диапаузы). Однако на начальных этапах исследований основное внимание было уделено чешуекрылым (Lepidoptera), двукрылым (Diptera) и равнокрылым хоботным (Homoptera). Так, в первом крупном обобщении по экологии фотопериодизма [Данилевский, 1961] нет ни одного указания на представителей отряда настоящих полужесткокрылых, или клопов (Hemiptera: Heteroptera), несмотря на то, что это один из крупнейших таксонов насекомых, объединяющий по современным представлениям 85 семейств и более 38 000 описанных видов [Schuh, Slatter, 1995; Henry, 1997].

В дальнейшем интерес к контролю сезонного развития полужесткокрылых резко возрос, и к настоящему времени накоплен огромный материал, включающий как фенологические наблюдения в природе, так и экспериментальный анализ лежащих в его основе регуляторных механизмов. К сожалению, этот ценный материал разбросан в многочисленных, порой труднодоступных публикациях, тогда как специализированных обобщений по сезонным адаптациям полужесткокрылых пока нет.

Обобщить всё, что известно о сезонном развитии огромного отряда насекомых в пределах одной публикации вряд ли представляется возможным. Данная книга открывает серию работ, которая,

по планам авторов, должна выполнить эту задачу и восполнить существующий пробел. Первая книга этой серии целиком посвящена сезонному развитию водных и околоводных видов полужесткокрылых (последних иногда в русскоязычной литературе называют полуводными). Это достаточно целостная группа насекомых, объединённых сходством условий обитания, что, в свою очередь, сформировало общие черты как в экологии, так и в системе их сезонных адаптаций.

Перед авторами не стояла задача описать сезонные циклы всех изученных к настоящему времени видов. Это просто невозможно. Но на основе описанных в литературе примеров сделана попытка выявить типичные для каждого семейства сезонные адаптации и показать, чем различается сезонное развитие представителей разных семейств водных и околоводных полужесткокрылых.

В двух первых главах книги кратко представлены все инфраотряды полужесткокрылых, связанные с водными и околоводными местообитаниями, рассмотрены основные элементы жизненного цикла представителей отряда и основные черты их сезонного развития. Главы следующего далее систематического обзора последовательно обобщают имеющиеся сведения о сезонном развитии представителей каждого инфраотряда и семейства. Главы этой части различаются по объёму, что отражает как неравноценность семейств по количеству описанных видов (от одного или нескольких в одних семействах до сотен — в других), так и разную степень исследованности экологии, физиологии и сезонности представителей разных семейств.

Авторы благодарят П. Дж. Перес Гудвина (P. J. Perez Goodwin; Kyoto University, Japan) и Ш. Брук (S. E. Brooke, Aquatic Heteroptera Recording Scheme, U.K.) за консультации, Т. Хаксли (T. Huxley; Scotland, U.K.) за любезно предоставленный оригинал рисунка (рис. 1.1) и Е. Б. Виноградову за внимательное прочтение рукописи и конструктивные комментарии. Мы очень признательны А. Айвазяну за предоставленный рисунок водомерки, Д. Евдокимову, Н. Седенковой (S. Mirukami) и Л. Турбиной (Tokeda) за специально написанные хайку о водомерках и С. Виноградовой за помощь в работе над текстом.

В оформлении обложки использована гравюра известнейшей голландской художницы и натуралиста Марии Сибиллы Мериан (Maria Sibylla Merian, 1647–1717). Она провела в Суринаме почти два года и, вернувшись в Европу, издала в 1705 г. в Амстердаме

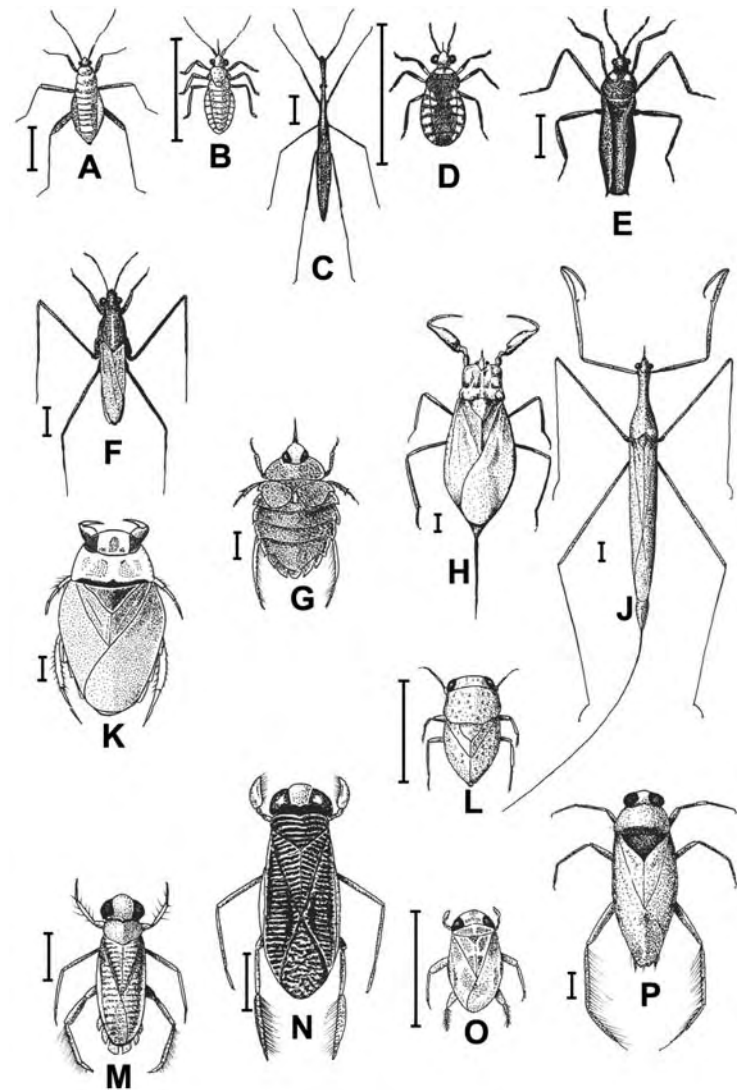


Рис. 1.1. Водные и околоводные полужесткокрылые — типичные представители европейских водоёмов [по: Huxley, 2003].

A — Mesoveliidae; **B** — Hebridae; **C** — Hydrometridae; **D** — Veliidae (*Microvelia* sp.); **E** — Veliidae (*Velia* sp.); **F** — Gerridae; **G** — Aphelocheiridae; **H** — Nepidae (*Nepa cinerea*); **J** — Nepidae (*Ranatra linearis*); **K** — Naucoridae (*Ilyocoris cimicoides*); **L** — Pleidae (*Plea minutissima*); **M** — Corixidae (*Cymatitia bonzdorffi*); **N** — Corixidae (*Sigara* sp.); **O** — Corixidae (*Micronecta* sp.); **P** — Notonectidae.

Вертикальные шкалы (слева) соответствуют 2 мм.

главную книгу своей жизни — большой том «*Метаморфозы суринамских насекомых, нарисованные с натуры и в натуральную величину и описанные Марией Сибиллой Мериан*» [Лукина, 1980]. На одной из 60 гравюр книги изображён жизненный цикл хищного насекомого, названного в книге «водяным скорпионом», в окружении водного гиацинта и разных стадий развития лягушки (потенциальной жертвы хищника). Изображённое М. С. Мериан насекомое является белостомой рода *Lethocerus* и, вероятно, самым крупным клопом мировой фауны *Lethocerus maximus*, достигающим в длину 11 см.

Хочется надеяться, что публикация нашей книги о водных и околоводных полужесткокрылых привлечёт внимание профессиональных энтомологов и просто любителей насекомых к обсуждаемым в книге явлениям и будет стимулировать как научный, так и натуралистический интерес к представителям этой группы.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Глава 1

ВОДНЫЕ И ОКОЛОВОДНЫЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

*скользит
по отражению жизни
водомерка
Tokeda [2006]*

*Так мало известно относительно
биологии этого вида, что кто-нибудь
должен исследовать его экспериментально...
H. Hungerford [1919]*

Насекомые в целом — наземные организмы: менее чем 3% их видов проводят часть жизненного цикла в воде [Daly, 1984; Ward, 1992]. Это справедливо и для отряда полужесткокрылых (Hemiptera: Heteroptera), хотя среди них немало видов, в большей или меньшей степени связанных с водной средой. Из восьми известных инфраотрядов полужесткокрылых представители пяти — Dipsosoromorpha, Ceratocombomorpha, Gerromorpha, Neromorpha и Leptorodomorpha — хотя бы часть своего жизненного цикла обязательно проводят в различных водоёмах и околоводных местообитаниях.

Наиболее тесно связаны с водной средой полужесткокрылые из инфраотрядов Gerromorpha и Neromorpha. Эти клопы — типичные представители водной энтомофауны, и вся их жизнь или её большая часть проходит в водоёмах или на их берегах (см. рис. 1.1). В мировой фауне Gerromorpha (околоводные клопы, водомерки) объединяет 8 семейств и примерно 1940 видов [Andersen, Weir, 2004], а Neromorpha (собственно водные клопы) — 11 семейств и более 2050 видов [Schuh, Slater, 1995; Рапáчек, 2001]. Другие инфраотряды не так богаты видами (в общей сложности это 9 семейств и примерно 500 видов в мировой фауне; табл. 1.1), и с водоёмами связаны не все входящие в них виды.

Таблица 1.1. Общее количество видов в водных и околотоводных таксонах в мировой фауне, Палеарктике, Европе и России (по разным источникам)^a

Таксоны	Регионы (и источники информации)			
	Весь мир	Палеарктика	Европа	Россия
	Schuh, Slater, 1995 и др. ^b	Aukema, Rieger, 1995	Aukema, 2005	Канюкова, 2006 ^c
DIPSOCOROMORPHA	31	14	10	3
Dipsocoridae	30	14	7	3
Stemmocryptidae	1	—	—	—
CERATOCOMBOMORPHA	173	20	3	2
Ceratocombidae	50	11	3	2
Hypsipterygidae	3	—	—	—
Schizopteridae	120	9	—	—
GERROMORPHA	1 940	210	51	44
Mesoveliidae	46	7	3	5
Hebridae	184	24	8	5
Paraphrynoveleidae	2	—	—	—
Macroveliidae	3	—	—	—
Hydrometridae	125	14	2	2
Hermatobatidae	8	—	—	—
Veliidae	876	64	22	7
Gerridae	696	99	16	25
NEPOMORPHA	2 054	274	95	86
Nepidae	231	21	5	5
Belostomatidae	146	14	1	2
Corixidae	556	143	69	63
Ochteridae	55	3	1	1
Gelastocoridae	100	4	—	—
Naucoridae	395	9	2	1
Aphelocheiridae	60	18	3	5
Potamocoridae	8	—	—	—
Notonectidae	343	50	13	7
Helotrephidae	120	6	—	—
Pleidae	40	6	1	2
LEPTOPODOMORPHA	307	113	52	31
Saldidae	265	99	47	30
Aepophilidae	1	1	1	—
Omaniidae	4	2	—	—
Leptopodidae	37	11	4	1
ВСЕГО	4 505	631	211	166

^a для многих таксонов указано примерное количество видов;

^b количество видов мировой фауны в инфраотряде Dipsocoromorpha приведено по: Štys [1995b, 1995e]; Ceratocombomorpha — по: Štys [1995a, 1995c, 1995d]; Gerromorpha — по: Andersen, Weir [2004] и Paráček [2001]; Nepomorpha — по: Schuh, Slater [1995] и Paráček [2001]; Leptopodomorpha — по: Schuh, Slater [1995];

^c количество видов в инфраотрядах Dipsocoromorpha, Ceratocombomorpha и Leptopodomorpha фауны России приведено по данным для Европейской части б. СССР [Кержнер, Ячевский, 1964].

Как это характерно и для всего отряда Heteroptera [Кириченко, 1951], водные и околотоводные полужесткокрылые наиболее разнообразны в тропических и субтропических регионах, а зоны умеренного и приполярного климата не очень богаты видами. Так в Палеарктике известно всего около 14% мировой фауны пяти рассматриваемых инфраотрядов, а в Европе — менее 5% (см. табл. 1.1). Европейская фауна двух наиболее крупных инфраотрядов (Gerromorpha и Nepomorpha) включает только 51 и 95 видов, что также составляет менее 5% от мирового состава соответствующих таксонов [Aukema, 2005]. При продвижении на север фауна становится ещё более бедной. Так из Северной Европы (Фенноскандии) известен только 21 вид представителей Gerromorpha и 51 вид представителей Nepomorpha [Andersen, 1996; Jansson, 1996], а из Великобритании — всего 20 и 43 вида, соответственно [Dolling, 1991]. По имеющимся оценкам, однако, палеарктическая фауна Leptopodomorpha представляет более трети, а Dipsocoromorpha — почти половину мировой фауны (см. табл. 1.1), хотя данные по этим малоизученным группам требуют уточнения.

Фауна околотоводных и водных полужесткокрылых России небогата. Gerromorpha и Nepomorpha вместе представлены только 130 зарегистрированными видами, что составляет менее 3,3% мировой фауны этих таксонов. Три другие инфраотряды добавляют только примерно 36 видов, давая в сумме 166 видов, или менее 3,7% мировой фауны (см. табл. 1.1) [Кержнер, Ячевский, 1964; Канюкова, 2006]. Дополнительные фаунистические исследования, особенно в северных труднодоступных и дальневосточных приморских регионах, несомненно, выявят новые для России виды.

Полужесткокрылые играют важную роль в экосистемах водоёмов. Определить точно насколько широко клопы представлены в водной энтомофауне трудно. Имеющиеся оценки показывают, что на долю отряда приходится около 7% видового разнообразия в мировой энтомофауне водоёмов (рис. 1.2), причём этот показатель значительно ниже в Европе (1,8%) и в Северной Америке (3,8%), чем в более тёплых регионах мира [Hutchinson, 1993]. Биомасса водных клопов (например, гребляков — сем. Corixidae) может быть очень большой, особенно в солёных озерах, где нет хищных насекомых и рыб, которые ограничивали бы численность популяций [Кириченко, 1951; Канюкова, 1973б]. Синхронное окрыление и лёт имаго на свет может носить массовый характер. Известен случай в Якутии, когда за августовскую ночь к одному электрическому фо-

нару прилетело около 500 кг гребляков *Paracorixa concinna* Fieber (Corixidae) [Винокуров, Канюкова, 1995].

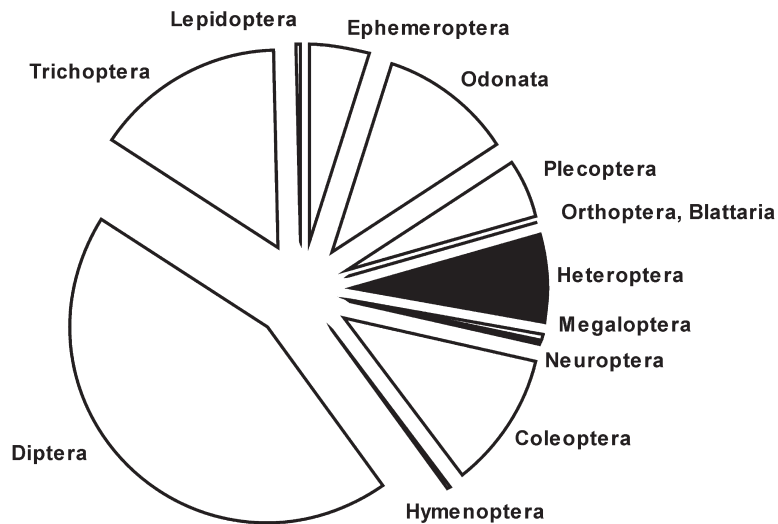


Рис. 1.2. Мировая энтомофауна водоёмов [по: Hutchinson, 1993].

Для некоторых отрядов точное количество связанных с водой видов неизвестно и в рисунке использованы оценочные данные. Общее количество видов — около 45 000, из них полужесткокрылых — примерно 3 200 (7,1%). Околоводные виды, вероятно, учтены лишь частично.

Филогенетические связи между семействами рассматриваемых инфраотрядов представлены на дендрограмме (рис. 1.3).

Интересно, что отдельные связанные с водой виды известны и в инфраотрядах, которые традиционно считают сухопутными — Cimicomorpha и Pentatomomorpha. Так, *Nabis gagneorum* Polhemus (Nabidae) с Гавайских островов встречается строго в пределах узкой прибрежной зоны вдоль быстрых ручьёв. Взрослые насекомые (имаго) и личинки живут на прилегающих к ручьям или торчащих из воды постоянно влажных и иногда покрытых мхами камнях. Присутствие личинок на камнях указывает на то, что эти камни служат и местом размножения *N. gagneorum* [Polhemus, 1999].

В семействе Lygaeidae практически все виды обитают в наземных сообществах, и большинство питается семенами растений [Schuh, Slater, 1995]. Однако *Lipostemmata humeralis* Berg и *Lipostemmata major* Ashlock, исследованные в Тринидаде и Арген-

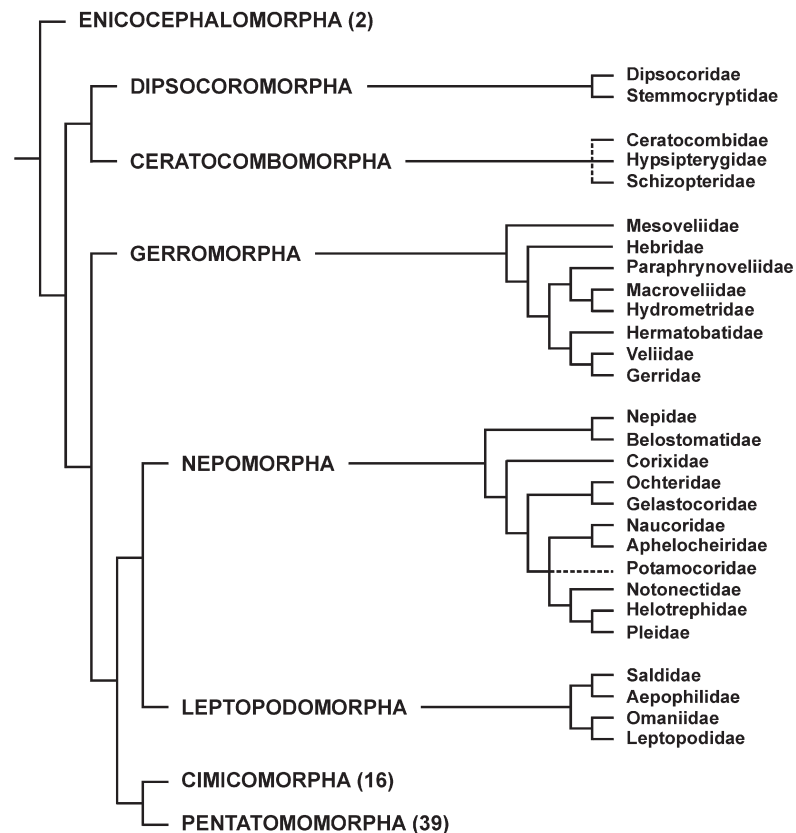


Рис. 1.3. Упрощённая дендрограмма, отражающая филогенетические связи семейств, связанных с водными местообитаниями, в инфраотрядах Heteroptera [по: Schuh, Polhemus, 1980; Andersen, 1982; Mahner, 1993; Wheeler et al., 1993; Schuh, Slater, 1995; Henry, 1997; Štys, 2002].

Цифры в скобках — количество семейств в остальных инфраотрядах [по: Schuh, Slater, 1995; Henry, 1997]. Пунктирная линия соответствует таксонам с неясным положением.

тине, заселяют очень необычное местообитание — плотные плавающие маты, образованные скоплениями водных растений *Azolla filiculoides* (Azollaceae), *Wolffia* sp. (Lemnaceae) или *Salvinia auriculata* (Salviniaceae). Оба вида клопов, вероятно, вообще не выходят на землю, а всю жизнь проводят на плавающих растениях-хозяевах

[Baranowski, Bennett, 1979; Estevez et al., 1987]. Самки откладывают яйца на поверхность листьев. Личинки и имаго сосут соки корневых растений, причём в Тринидаде из всех доступных водных растений оба вида могут успешно питаться только на *S. auriculata* [Baranowski, Bennett, 1979]. Потревоженные личинки и имаго прячутся на подводной стороне листьев и могут оставаться под водой несколько минут — поведение, очень необычное для наземных полужесткокрылых.

Большинство водных и околоводных клопов — обитатели пресных вод, но есть и типично морские формы. Представители *Dipsocoromorpha* и *Ceratocombomorpha* заселяют в основном влажные местообитания на суше (рис. 1.4). Водомерки (инфраотряд *Gerromorpha*) живут на поверхностной плёнке воды или на влажных берегах водоёмов. Представители большинства семейств *Nepomorpha* обитают в толще воды или на дне, но при этом дышат атмосферным воздухом, пополняя его запасы у поверхности, для чего время от времени всплывают. Некоторые виды (например, в сем. *Arhelecheiridae*) имеют специальные приспособления, позволяющие им дышать кислородом, растворённым в воде, поэтому не испытывают необходимости всплывать на поверхность. Клопы-прибрежники из инфраотряда *Leptopodomorpha* связаны с водой не так жестко. Как правило, они держатся на суше около пресных водоёмов или в приливно-отливной зоне морей, но могут встречаться и вдали от воды. Предпочитаемые представителями разных таксонов биотопы часто перекрываются (см. рис. 1.4), но в целом биотопическое распределение видов может претерпевать значительные изменения в связи с климатическими условиями их обитания как по географической широте, так и по долготе.

Очень многие водные и околоводные полужесткокрылые — хищники (часто генералисты), питающиеся мелкими беспозвоночными или их останками. Как и в любых других экосистемах, сообщества водоёмов структурированы по пищевым цепям [Hutchinson, 1993]. Четыре основные пищевые цепи в водоёмах начинаются от:

- фитопланктона;
- фитобентоса, растущего или хотя бы укоренённого под водой;
- наземной (околоводной) растительности, вегетативные или генеративные части которой попадают в воду;
- попадающей в водоёмы животной органики (живые или мёртвые членистоногие и другие организмы).

Из всех связанных с водой полужесткокрылых наиболее деталь-

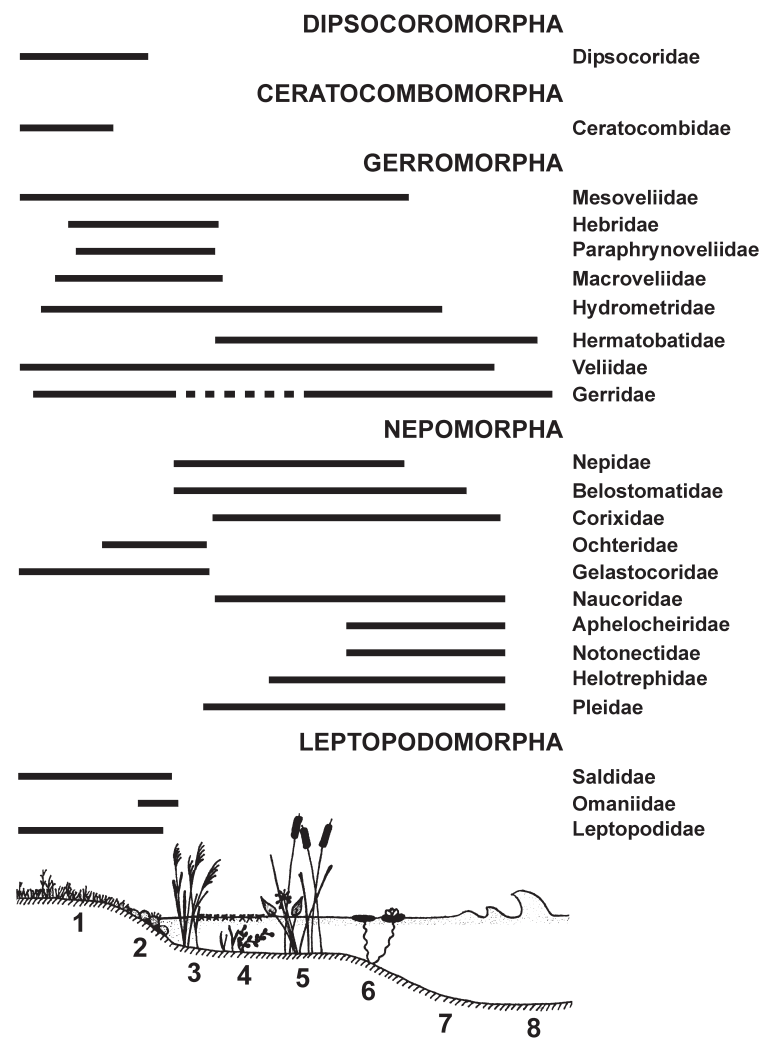


Рис. 1.4. Предпочитаемые местообитания активных стадий представителей основных семейств водных и околоводных полужесткокрылых [по: Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995; Papáček, 2001].

1 — влажные местообитания на суше; 2 — пограничная литоральная зона; 3–6 — водная поверхность, частично или полностью покрытая растительностью; 7–8 — открытая водная поверхность (ручьи, пруды, озёра, реки, океаны и пр.).

но изучены, вероятно, околотовные клопы инфраотряда Gerromorpha. Совокупность морфологических, таксономических, зоогеографических, экологических и других данных позволила реконструировать вероятную эволюционную историю этого инфраотряда и предположить, как эти насекомые смогли успешно заселить такие своеобразные и нетипичные для насекомых биотопы [China, 1955; Andersen, 1982].

Предполагается, что предки современных водомерок (в широком толковании — как представителей инфраотряда) заселяли влажные местообитания на суше, такие, как подстилка на влажных почвах, влаголюбивые мхи, постоянно увлажнённые камни. Это были мелкие формы (возможно мельче 4 мм), имели простые гидрофобные волоски на теле и состоящие из небольшого количества фасеток глаза. Имаго были полнокрылыми (или некоторые короткокрылыми) и вели индивидуальный (не гregarный) образ жизни. Самки откладывали немного относительно крупных яиц на влажный субстрат. Предковые формы, вероятно, были активными хищниками или питались останками беспозвоночных.

Поскольку многие влажные местообитания непостоянны и могут периодически пересыхать, то высокая частота встречаемости длиннокрылых и таким образом способных летать особей давала таким видам явные эволюционные преимущества. С другой стороны, бескрылость или короткокрылость могли быть достаточно безопасными стратегиями в более постоянных местообитаниях, и в то же время они позволяли направлять большую долю энергетических ресурсов на размножение.

Освоение новых местообитаний — водоёмов и в первую очередь водной поверхности — было бы невозможно без появления и развития новых морфологических, физиологических и сезонных адаптаций. Необходимость и потенциальная привлекательность передвижения по прибрежным растениям и открытой водной поверхности способствовали значительным видоизменениям двигательного аппарата и механики движения. Так, например, в некоторых группах средняя пара ног стала превышать по длине две другие пары, а движения стали более синхронизированы в каждой паре, что уже позволяло отчасти «грести» при передвижении по водной глади (например, у *Velia* spp.). Водомерки (*Gerris* spp.) стали скользить по поверхности воды. Использование нового метода движения, возможно, позволило водомеркам увеличить размер тела без значительного снижения эффективности передвижения, что,

в свою очередь, способствовало диверсификации размеров и разделению экологических ниш (например, в результате заселения разных микростадий и охоты на разную по размеру добычу). У самок более крупных видов одновременно может созревать и больше яиц, что сказывается на скорости и эффективности репродукции. Откладка яиц под воду обеспечивала надёжную защиту от паразитов.

Изменилось и поведение: энергоёмкую стратегию активного поиска сменила стратегия ожидания, когда попавшая в воду и барахтающаяся в ней жертва сама разоблачает своё присутствие, а хищник, улавливая колебания поверхностной плёнки воды, стремительно направляется к жертве. Коллективное (gregarное) поведение (и в том числе охота) тоже нередко оказывается более эффективным, чем индивидуальное.

Заселение водоёмов, для поверхности которых характерно волнение, требовало новых адаптаций — например, так появились веерообразные выросты на ногах у представителей сем. Veliidae.

Более 100 видов из четырёх семейств Gerromorpha заселяют в настоящее время морскую гладь и приливно-отливную зону морей [Andersen, 1995b]. Эти виды не только адаптированы к солёной воде, но и могут выдерживать регулярные погружения под воду и сильное волнение. Специальный плотный покров из волосков препятствует намоканию, а утолщённая кутикула на дорзальной стороне тела предохраняет от губительного воздействия ультрафиолетового излучения [Cheng et al., 1978]. Морские водомерки всегда бескрылые, что, по всей видимости, связано с сезонным постоянством морской среды.

Н. М. Андерсен [Andersen, 1982, 1995a] развил применительно к Gerromorpha идею об адаптивных зонах (*adaptive zones*) как не просто типичных местообитаниях таксонов, а комплексе взаимоотношений между видами и их средой [Simpson, 1953], и выделил три такие зоны, освоенные водомерками:

— *гигропетрическая зона (hygropetric zone)* — зона обитания видов, адаптированных к жизни на разного рода твердых субстратах, покрытых водяной плёнкой (Macroveliidae, Paraphrynoveliidae);

— *промежуточная зона, или зона пересечения (intersection zone)* — зона обитания видов, адаптированных к жизни на гетерогенном субстрате, таком как покрытая растениями водная поверхность или берега водоёмов (Mesoveliidae, Hebridae, Hydrometriidae);

— *поверхностная зона (pleustonic zone)* — зона обитания видов, адаптированных к жизни на открытой поверхности разных водоёмов (Gerridae, Veliidae, Hermatobatidae).

Предполагается, что гигропетрическая зона была ранее других освоена примитивными Gerromorpha (сем. Mesoveliidae, Hebridae, Paraphrynoveliidae, Macroveliidae и Hydrometridae), а заселение поверхностной зоны стало важнейшим этапом адаптивной эволюции инфраотряда [Andersen, 1982, 1995a]. Была ли промежуточная зона переходом из гигропетрической в поверхностную зону остаётся под вопросом [Andersen, 1995a].

Остальные группы связанных с водной средой полужесткокрылых, их адаптации и эволюция изучены пока значительно меньше. Можно предположить, что собственно водные клопы (Neromorpha) в некотором смысле эволюционно пошли дальше, чем Gerromorpha, и освоили не только поверхность водоёмов, но и толщу воды, хотя их местообитания и ограничены внутренними водоёмами (с пресной, солоноватой или щелочной водой) и они не заселяют океаны, как некоторые водомерки. Dipsocoromorpha, Ceratocombomorpha и Leptopodomorpha освоили только гигропетрическую и промежуточную зоны.

Глава 2

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ

*короткие дни
беззвучно скользят последние
водомерки
S. Mirukami [2006]*

2.1. Сезонное развитие и сезонные адаптации

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

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

— *моновольтинизм* (одно поколение в год; такой цикл имеют все виды с облигатной диапаузой и многие популяции видов с факультативной диапаузой, особенно в северной части ареала или в горах);

— *бивольтинизм* (два поколения в год; виды с факультативной диапаузой);

— *поливольтинизм* (более двух поколений в год; виды с факультативной диапаузой);

— *семивольтинизм, или многолетний цикл* (развитие одного поколения занимает больше одного календарного года; некоторые клопы-подкорники, хищницы).

В отдельных случаях рано окрылившиеся имаго 1-го поколения не уходят в диапаузу, а успевают дать 2-е поколение, тогда как

окрылившиеся позже имаго того же 1-го поколения сразу формируют диапаузу, не приступив к репродукции. В этом случае считается, что популяция имеет частичное 2-е поколение. У одной и той же популяции количество поколений может варьировать и в разные годы.

В пределах естественного ареала каждая популяция насекомых хорошо адаптирована к местным условиям среды и среди прочего — к сезонности климатических условий и пищевых ресурсов.

Термин «сезонные адаптации» очень широко используется в энтомологической и экофизиологической литературе. По смыслу он очень понятен, но нигде в литературе не даётся его чёткое определение. Под *сезонными адаптациями* мы будем подразумевать *физиологические, биохимические, морфологические и поведенческие особенности, повышающие способность организмов выживать, максимально эффективно использовать ресурсы среды и формировать специфический тип годичного цикла в условиях выраженной сезонности климата* [Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007].

Среди сезонных адаптаций обычно рассматривают 4 основные категории явлений и обеспечивающих их физиологических реакций:

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

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

2.2. Активное развитие и вольтинизм

Активное развитие полужесткокрылых, как и всех живых организмов, особенно пойкилотермных, находится под сильным влиянием температуры окружающей среды. Полужесткокрылые в основ-

ном теплолюбивые насекомые. Проанализировав средние значения температурного порога развития (T_0 — температура, ниже которой рост и активное развитие не происходят) для нескольких отрядов насекомых, К. Киритани [Kiritani, 1997] установил, что T_0 полужесткокрылых ($+12, 2 \pm 2, 3^\circ\text{C}$) превышает T_0 всех прочих включённых в анализ отрядов, например двукрылых ($+7, 8 \pm 3, 0^\circ\text{C}$), перепончатокрылых ($+9, 2 \pm 3, 0^\circ\text{C}$), чешуекрылых ($+10, 4 \pm 2, 4^\circ\text{C}$) и жесткокрылых ($+10, 4 \pm 3, 0^\circ\text{C}$). Следует иметь в виду, что при расчётах учтены преимущественно T_0 наземных видов насекомых. Однако и среди клопов есть виды с достаточно низким температурным порогом развития. Так, T_0 личиночного развития слепняка *Calocoris norvegicus* составляет всего $+6, 4^\circ\text{C}$ [Purcell, Welter, 1990]. T_0 может различаться у особей разных популяций, между полами в пределах одной популяции и у разных стадий развития. Например, экспериментально установлено [Мусолин, Саулич, 1995], что у щитника *Graphosoma lineatum* T_0 яиц ($+14, 9^\circ\text{C}$) была ниже, чем T_0 личинок ($+17, 3^\circ\text{C}$, все возрасты) и T_0 созревания самок ($+23, 4^\circ\text{C}$).

Некоторые клопы достаточно устойчивы к экстремальным условиям. Так, среди гребляков есть виды, заселяющие горячие источники с температурой воды до $+35^\circ\text{C}$, тогда как другие представители этого же семейства могут активно плавать под 45-сантиметровым льдом при температуре воздуха -38°C в субарктической Аляске [Sailer, 1948, 1952].

Многие виды полужесткокрылых развиваются довольно медленно и должны накопить достаточно большую сумму эффективных температур (СЭТ). В среднем для отряда СЭТ составляет $414, 6 \pm 198, 0$ гр.-дн. Для сравнения, СЭТ двукрылых равна $290, 8 \pm 111, 8$ гр.-дн., перепончатокрылых — $213, 7 \pm 91, 5$ гр.-дн., чешуекрылых $463, 3 \pm 153, 5$ гр.-дн. и жесткокрылых — $540, 8 \pm 461, 6$ гр.-дн. [Kiritani, 1997] при том, что эти насекомые в своем развитии обязательно проходят еще стадию куколки.

Полный жизненный цикл клопов включает три стадии: эмбриональную, личиночную и имагинальную. У большинства видов почти всех семейств личинки (нимфы) до превращения в имаго проходят 5 возрастов, хотя у некоторых видов число личиночных возрастов редуцировано до 4 или 3. Продолжительность полного цикла зависит от многих факторов и в первую очередь от температуры и наличия (или отсутствия) обязательного периода покоя (диапаузы). Среди полужесткокрылых относительно короткие жизненные циклы характерны для слепняков (Miridae). Так, *Calocoris angustatus*

на юге Индии может давать за год 16 поколений с жизненным циклом продолжительностью от 19,3 дн. летом до 30,1 дн. зимой [Hiremath, Viraktamath, 1992]. В то же время жизненные циклы многих хищнецов (Reduviidae) затягиваются на 2 года и более. Например, только личиночное развитие бразильского клопа *Triatoma pseudo-maculata* в лабораторных условиях (температура +19...+23°C) занимало от 12 до 22 месяцев, а полный жизненный цикл составлял около двух лет [Heitzmann-Fontenelle, 1972].

Очень длинные жизненные циклы характерны и для некоторых водных клопов, особенно на севере. Так, *Aphelocheirus aestivalis* (Aphelocheiridae) в Норвегии требуется 2 года для завершения личиночного развития и ещё год для полового созревания имаго [Saettem, 1986]. Развитие близкого к нему *Aphelocheirus vittatus* в Японии продолжается один или два года [Ishida, Yoshiyasu, 2004]. Соответственно, у таких видов велика и необходимая для развития СЭТ. Например, у *A. vittatus* с момента откладки яиц до окрыления имаго она составила 1 789 гр.-дн. при $T_0 + 10, 2^\circ\text{C}$ [Ishida, Yoshiyasu, 2004].

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

2.3. Зимняя диапауза (гибернация)

Большинство регионов, где обитают полужесткокрылые, характеризуются чётко выраженной сменой сезонов года, поэтому температурные условия, пища, влажность и другие окружающие условия благоприятны для развития только в ограниченный период года. Очевидно, что выживание пойкилотермных организмов в этих условиях возможно лишь при наличии специальных сезонных адаптаций, и в первую очередь при чередовании периодов активного развития и покоя. Включение большого количества таких адаптаций в годовые циклы создаёт огромное биологическое разнообразие сезонных схем у полужесткокрылых и позволяет им эффективно использовать ресурсы среды обитания при выраженной сезонности климата.

Большинство насекомых умеренной зоны переживают зиму в состоянии покоя разной глубины. Наиболее изученным и, видимо,

самым распространенным типом покоя у насекомых является *диапауза* [Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Danks, 1987]. Подготовка к диапаузе начинается заблаговременно, иногда за несколько недель до похолодания, а в некоторых случаях и раньше, когда условия внешней среды еще достаточно комфортны для активной жизнедеятельности. В это время идёт интенсивное питание и накопление резервных веществ; в организме на разных уровнях происходят постепенные изменения, обязательные при переходе в состояние физиологического покоя.

Диапауза у полужесткокрылых может наступать на разных стадиях развития от яйца до имаго, в связи с чем она может быть эмбриональной, личиночной или имагинальной (= репродуктивной). При эмбриональной диапаузе происходит приостановка (или значительное замедление) эмбриогенеза. При личиночной диапаузе личинки не линяют на следующий возраст или имаго, могут прекратить питание и проявляют специфические поведенческие реакции. Имагинальная диапауза характеризуется отсутствием (или прекращением) репродукции и нередко питания, а у некоторых видов — и проявлением миграционного синдрома.

Для большинства видов характерна чёткая приуроченность диапаузы к определенному этапу развития даже в пределах одной онтогенетической стадии. Эта привязка может различаться даже у близких в систематическом отношении видов. Например, у гладышей *Notonecta lutea* и *Notonecta reuteri* есть эмбриональная диапауза, но у первого вида она наступает на более ранней стадии эмбриогенеза, чем у второго [Cobben, 1968].

Каждый вид, как правило, диапаузирует и, соответственно, зимует один раз и на строго определенной стадии. Зимовка на другой (недиапаузирующей) стадии обычно оказывается малоуспешной и в зоне с резко выраженной сезонностью климата приводит к гибели насекомого. Это особенно характерно для наземных видов. В литературе есть лишь немного указаний на возможность одновременной зимовки на разных стадиях жизненного цикла наземных насекомых из одной популяции (например, *Ischnodemus sabuleti*, Lygaeidae) [Tischler, 1960]. Как будет видно из последующих глав, немало видов водных и околводных клопов оказываются исключением из этого правила.

Некоторые виды клопов имеют многолетние циклы развития, поэтому зимуют более одного раза и обычно на разных стадиях жизненного цикла (например, Aphelocheiridae и Reduviidae).

У полужесткокрылых подавляющее большинство изученных видов (69,9%) зимует на стадии имаго. Значительно меньше видов (19,0%) зимует на стадии яйца, и лишь 4,3% — на стадии личинки. Совсем невелики доли видов, способных перезимовывать на разных стадиях жизненного цикла (3,7%) или имеющих длительные циклы (3,1%) и, соответственно, зимующих дважды [Саулич, Мусолин, 2007].

Диapaуза у насекомых может быть *облигатной*, когда её наступление наследственно закреплено, и она формируется в каждом поколении независимо от внешних условий, или *факультативной*, когда её наступление контролируется внешними факторами, и, таким образом, она может проявляться не в каждом поколении. У полужесткокрылых широко представлены оба типа диapaузы.

Тип диapaузы (облигатная или факультативная) обычно является видовым признаком. Однако в некоторых случаях, когда исследовались несколько географических популяций одного вида, были обнаружены примеры внутривидовой широтной изменчивости механизма контроля вольтинизма и типа диapaузы. В частности, в пределах одного вида у северных популяций склонность к формированию диapaузы может быть выражена наиболее сильно, и нередко северные популяции целиком состоят из особей с облигатной диapaузой. Южнее обитают гетерогенные популяции, проявляющие и факультативную и облигатную диapaузы. На юге обычно преобладают популяции с факультативной диapaузой или с резко выраженной тенденцией к бездиapaузному развитию.

В качестве внешних сигналов, индуцирующих наступление факультативной диapaузы, могут выступать различные факторы абиотической и биотической природы. Длина дня как основной сигнал приближающихся изменений условий окружающей среды используется для регуляции сезонного развития большинством насекомых. Роль этого фактора особенно ярко прослеживается у видов, завершающих за сезон более двух–трех поколений [Данилевский, 1961].

Наступление зимней диapaузы обычно контролируется длиннодневной *фотопериодической реакцией* (ФПР) с определённым порогом (=критическим фотопериодом). Суть её заключается в том, что при продолжительности световой фазы суточного цикла (фотофазы) больше пороговой насекомые активно развиваются и беспрепятственно дают начало следующему поколению. Если световая фаза короче порогового значения, то формируется диapaуза. Ины-

ми словами, длинный световой день, характерный для летнего периода, благоприятствует росту и размножению большинства видов в умеренной зоне, тогда как короткий световой день является сигналом приближения осени и необходимости формировать диapaузу [Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004]. В лабораторном эксперименте с водомеркой *Aquarius paludum* при температуре +20°C в вариантах с длиной дня от 9 ч 30 мин до 12 ч 30 мин все самки сформировали диapaузу, в варианте с длиной дня 13 ч только 50% самок диapaузироваили, а в вариантах с длиной дня от 13 ч 30 мин до 15 ч 30 мин все самки были репродуктивно активны (рис. 2.1) [Harada, Numata, 1993]. В этом случае длина дня 13 ч считается критическим фотопериодом именно при +20°C. В последующих главах используемый в лабораторных экспериментах фотопериод обозначается как соотношение светлой (фотофазы) и темной фазы (скотофазы) в 24-часовом цикле. Например, длина дня 13 ч света в сутки обозначается как 13С:11Т.

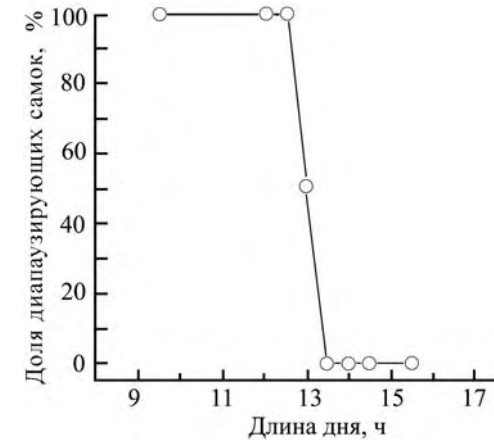


Рис. 2.1. Фотопериодическая реакция индукции репродуктивной диapaузы у самок водомерки *Aquarius paludum* (Gerridae) при +20°C (Япония) [по: Harada, Numata, 1993].

Восприятие фотопериодических сигналов осуществляется на определенной для вида *чувствительной стадии*, обычно непосредственно предшествующей той, на которой эта информация реализуется (т. е. на которой формируется диapaуза). К настоящему времени показано, что у разных видов полужесткокрылых чувствитель-

ность к длине дня может проявляться на любой стадии от яйца до имаго или охватывать несколько стадий [Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007].

Наступление эмбриональной диапаузы, как правило, контролируется условиями содержания материнского поколения, при этом ответственными за её формирование могут быть и взрослые особи, и личинки разных возрастов (рис. 2.2). При личиночной диапаузе

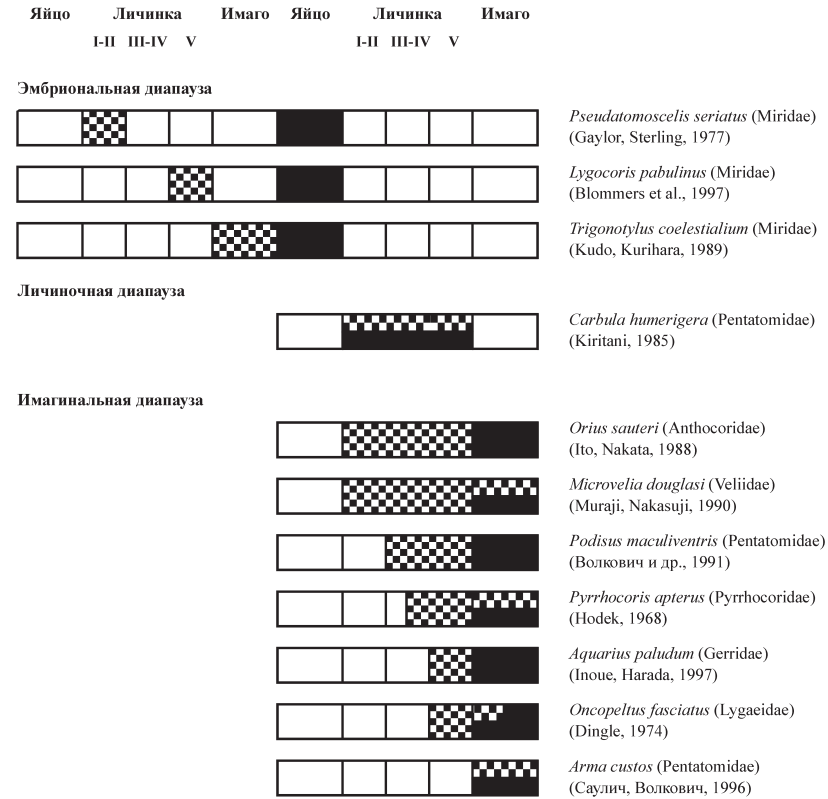


Рис. 2.2. Соотношение чувствительной и диапаузирующей стадий у полужесткокрылых с контролируемой длиной дня зимней репродуктивной диапаузой.

В примерах с эмбриональной диапаузой показаны диапаузирующее и предыдущее поколения. I–V — личиночные возрасты. Штриховкой выделены чувствительные стадии, чёрной заливкой — диапаузирующие (реагирующие) стадии.

длину дня воспринимают сами личинки, но обычно в предшествующих диапаузе возрастах. Наибольшее разнообразие в приуроченности чувствительной стадии обнаружено в случае имагинальной диапаузы. Так, фотопериодическую информацию у одних видов могут воспринимать личинки всех возрастов или личинки только старших возрастов, у других чувствительность сохраняется и на имагинальной стадии, а в некоторых случаях эта способность свойственна исключительно имаго. Таким образом, даже при одинаковом типе диапаузы (например, эмбриональная или имагинальная), чувствительная стадия может быть приурочена к разным этапам онтогенеза и иметь разную продолжительность.

Чувствительная стадия является обязательным компонентом ФПР. В этот период ежедневная информация о фотопериодических сигналах накапливается, образуя так называемый *пакет фотопериодической информации* (required day number) [Saunders, 1976]. Этот параметр показывает, сколько дней необходимо для завершения фотопериодической индукции диапаузы или активного состояния у всех особей после наступления альтернативной длины дня. Число фотопериодических циклов, вызывающее диапаузу или активное развитие только у 50% особей, получило название *критического пакета фотопериодической информации* [Горышин, Тыщенко, 1972].

Процесс накопления фотопериодических сигналов изучен лишь у немногих видов полужесткокрылых, но во всех случаях определенное состояние, будь то диапауза или активное развитие, однозначно достигается только при заполнении соответствующего короткодневного (КД) или длиннодневного (ДД) пакета фотопериодической информации. Как показано экспериментально, у большинства исследованных видов величина пакета остается постоянной при разных температурах. В редких случаях она изменяется, при этом с повышением температуры количество КД фотопериодических циклов, необходимое для индукции диапаузы, увеличивается. Географическая изменчивость величины пакета проявляется в том, что для формирования диапаузы у южных популяций требуется большее число КД-сигналов [более подробно см.: Саулич, Волкович, 2004; Саулич, Мусолин, 2007].

У подавляющего большинства полужесткокрылых активное развитие или диапауза формируются в ответ на константные значения длины дня. Однако для некоторых видов важна динамика длины дня. Впервые роль фактора постепенности в детерминации

состояния диапаузы была выявлена при исследовании сезонного развития водомерок рода *Gerris* [Vepsäläinen, 1971]. Позже реакция на изменение длины дня была подробно исследована и у японских водомерок [Harada, Numata, 1993]. Роль этого фактора в регуляции сезонного развития будет рассмотрена ниже.

Диапауза может индуцироваться не только длиной дня, но и другими факторами, например температурой. Роль температуры как главного фактора в индукции диапаузы показана для немногих видов насекомых. Она отчетливо проявляется, например, у тропических мух [Denlinger, 1986]. Для насекомых умеренных широт, вероятно, большее значение имеет модифицирующее влияние температуры на параметры ФПР. Несомненно, что все факторы внешней среды оказывают большее или меньшее воздействие на ФПР, но наиболее сильный эффект у большинства видов вызывает именно температура. Низкая температура обычно усиливает тенденцию к формированию зимней диапаузы. У одних видов это проявляется в области порога, у других — в условиях короткого и длинного дня. Крайне высокие температуры могут подавлять реакцию на длину дня и в некоторых случаях полностью предотвращать наступление диапаузы.

Таким образом, температура играет важную роль в индукции диапаузы. Однако не всегда удается отделить сигнальную функцию температуры от витальной, когда происходит прямое подавление процессов жизнедеятельности вследствие её низкого уровня. Во многих случаях, особенно у видов, зимующих на стадии имаго, отсутствие яйцекладки связано не с наступлением репродуктивной диапаузы, а с прямым торможением созревания и/или яйцекладки низкой температурой окружающей среды.

Ослабление роли длины дня в индукции зимовочного состояния и уменьшение значения самой диапаузы как формы проспективного покоя, вероятно, характерно в целом для южных популяций полужесткокрылых.

Взаимодействие фотопериода и температуры создает надежный экологический механизм, регулирующий своевременное наступление диапаузы в сезоне. Однако обнаружены примеры, когда в этот тандем включаются и другие факторы внешней среды. Так, фенологическая фаза кормового растения и качество пищи в начале сезона (например, листва кормового растения) могут стимулировать размножение, а в конце сезона (например, зрелые семена) — наступление диапаузы [Numata, Yamamoto, 1990; Numata, 2004].

Физиология протекания самой диапаузы и её окончание изучены менее, чем механизмы индукции диапаузы [Hodek, 1996, 2002; Košťál, 2006]. Глубина (или интенсивность) диапаузы во время зимовки постепенно снижается, и с завершением диапаузы уровень метаболизма возвращается к исходному, свойственному активным насекомым. Ранее считалось, что для прекращения диапаузы обязательно требуется длительное влияние холода, однако к настоящему времени известно уже много видов, у которых диапауза может завершаться спонтанно и без влияния низких температур [Hodek, 1996; Саулич, Волкович, 2004; Musolin et al., 2007]. Завершение диапаузного развития обычно сопровождается потерей фотопериодической чувствительности. Однако у некоторых видов диапауза, вероятно, поддерживается до весны длиной дня. Так, было показано, что не низкая температура, а короткий день предотвращает начало репродукции в течение зимы у водного клопа *Lethocerus deyrolli* (Belostomatidae) [Hasizume, Numata, 1997].

С состоянием диапаузы связана и холодостойкость — физиологическая способность переживать длительное переохлаждение [Bale, 1993, 1996; Leather et al., 1993; Hodkova, Hodek, 2004 и др.].

2.4. Летняя диапауза (эстивация)

Как отмечалось выше, большинство полужесткокрылых летом активны, однако небольшая часть видов умеренных широт и значительная часть обитателей тропиков и субтропиков проводят жаркий и сухой или дождливый сезон в состоянии покоя. Свойства летней диапаузы у полужесткокрылых исследованы чрезвычайно мало. Известно, что в южных широтах некоторые белостоматиды имеют особые формы летнего покоя и при летнем пересыхании водоёмов в Аргентине имаго *Belostoma oxyurum*, а так же имаго и личинки старших возрастов *Belostoma elegans* могут зарываться в донные отложения растительного происхождения и находиться там до заполнения водоёма дождевой водой [Perez Goodwyn, 2001].

Летняя и зимняя диапаузы являются важнейшими элементами сезонного цикла насекомых. Они не только позволяют подавляющему большинству видов пережить периоды экстремальных температур, неблагоприятных для активного развития и размножения, но и синхронизируют последующее сезонное развитие каждой популяции. К сожалению, диапауза полужесткокрылых, связанных с водной средой, остаётся пока практически не изученной.

2.5. Полиморфизм и полифенизм

Внешний вид насекомых одного вида на одной и той же стадии развития иногда претерпевает значительные сезонные изменения, которые могут происходить как на протяжении индивидуального развития конкретной особи, так и проявляться у особей, относящихся к разным поколениям. Случаи подобных изменений с трудом поддаются классификации, отчасти потому, что пока остаются нераскрытыми генетические и физиологические механизмы их контроля.

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

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

Примерами генетического полиморфизма могут служить регулируемые исключительно генетически несколько цветовых морф у щитника *Nezara viridula* (Pentatomidae) [Ohno, Alam, 1992], длиннокрылые и короткокрылые морфы у многих водных клопов (например, Hydrometridae), все случаи полового диморфизма.

Под приведённое определение полифенизма подпадают случаи внешнего контроля проявления фенотипов, например фотопериодический контроль длины крыльев или индукции диапаузы [Walker, 1986].

Частный случай полифенизма — *сезонный полифенизм* (иногда называемый *сезонным полиморфизмом*), под которым понимают ежегодно повторяющуюся смену (частот) фенотипов под влиянием сезонных экологических факторов [Shapiro, 1976; Tauber et al., 1986]. Примерами могут служить как только что упомянутые случаи фотопериодически контролируемых изменений длины крыла или индукции диапаузы, так и чередование цветовых форм в течение сезона.

Проявления полиморфизма, как и некоторые проявления полифенизма, необратимы. Так, длина крыльев, даже экологически (а не генетически) детерминированная, уже не изменится после има-

гинальной линьки. В других случаях проявления полифенизма обратимы и даже иногда цикличны — диапауза и сезонные изменения цвета могут быть индуцированы повторно, по крайней мере у некоторых видов.

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

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

В отряде полужесткокрылых, особенно среди водных и околоводных видов, как ни в каких других отрядах, широко распространён крыловой полиморфизм, когда один и тот же вид представлен двумя или более крыловыми морфами (рис. 2.3). Сезонный крыловой полифенизм является важной адаптацией, позволяющей многим видам пережить неблагоприятные сезоны года, расселиться и эффективно использовать доступные ресурсы.

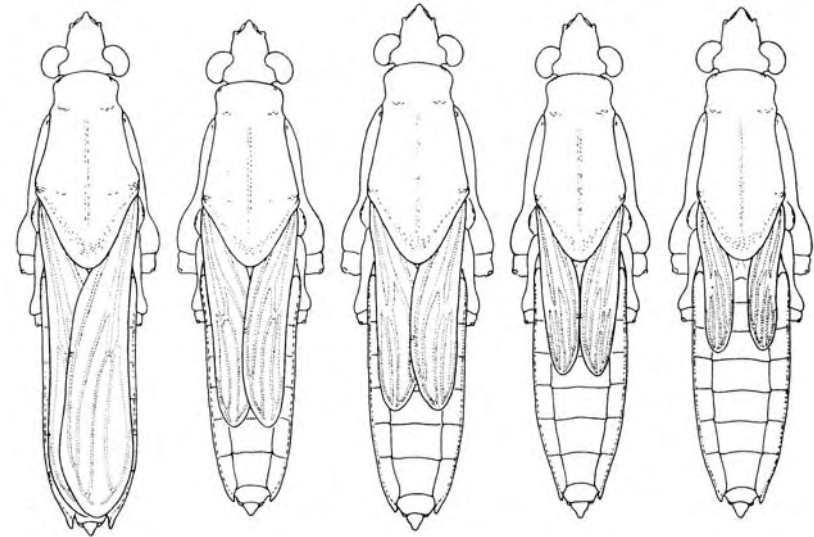


Рис. 2.3. Крыловой полиморфизм у водомерки *Gerris lacustris* (Gerridae) [по: Andersen, 1982].

Пять морф самок расположены по степени развития крыльев: слева — длиннокрылая (*macropterous*), справа — четыре короткокрылые (*brachypterous*) морфы.

Единой общепринятой классификации, охватывающей всё разнообразие крыловых форм у моно- и полиморфных видов полужесткокрылых, пока нет, и это привносит путаницу и разночтения в описание полиморфизма. Обычно у полиморфных видов клопов по степени развития передней пары крыльев выделяют такие морфы, как:

- бескрылая,
- короткокрылая,
- длиннокрылая, или полнокрылая.

Более подробная классификация включает следующие морфы (в скобках приводятся синонимы) [Slater, 1975; Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995; *A Dictionary of Entomology*, 2001]:

— *apterous* (*apterus*, бескрылая, аптера, wingless, apter, aptery, Apt) — передние (и иногда задние) крылья полностью отсутствуют;

— *micropterous* (*micropterus*, короткокрылая, микроптера, short-winged, microptery, Mic) — передние крылья редуцированы до миниатюрных зачатков, достигающих, самое большее, только основания брюшка; задние крылья миниатюрные или полностью отсутствуют;

— *staphylinoid* (стафилиноидная, staphylinoidy) — передние крылья покрывают не более, чем половину брюшка; клавус и кориум сливаются; мембрана, если и есть, то только в виде узкого ободка; дистальные концы срезаны; задние крылья миниатюрные (как клапаны) или полностью отсутствуют;

— *brachypterous* (короткокрылая, брахиптера, short-winged, brachypter, brachyptery, Bra) — передние крылья редуцированы и не достигают 6-го и 7-го тергитов брюшка; клавус и кориум могут сливаться, но они различимы; задние крылья редуцированы (см. рис. 2.3);

— *coleopteroid* (колеоптероидная, coleoptery) — передние крылья в виде надкрылий жуков; клавус и кориум удлинены, обычно сливаются и соединяются по центральной линии; мембрана редуцирована; задние крылья полностью отсутствуют или миниатюрные (как клапаны);

— *submacropterous* (субмакроптера, submacropter, submacroptery) — клавус и кориум чётко различимы и обычно не редуцированы; мембрана редуцирована и оставляет последние тергиты открытыми; задние крылья немного редуцированы или удлинены;

— *macropterous* (длиннокрылая, полнокрылая, макроптера, winged, long-winged, macropter, macroptery, Mac) — клавус и кориум

чётко различимы; мембрана хорошо развита; задние крылья удлинены (см. рис. 2.3).

Кроме этих морф иногда отдельно выделяется *subapterous* (редуцированные крылья, не способные к полёту) [*A Dictionary of Entomology*, 2001], *intermediate* (промежуточную) [Galbreath, 1975] и *meiopterous* (общий термин для всех короткокрылых морф) [Andersen, 1982]. В случаях, когда у вида представлены не 2–3 явные морфы, а длина крыльев варьирует в широких пределах, для описания полиморфизма используют индексы длины крыла, определённые как количество покрытых брюшных тергитов (рис. 2.4) [Harada, 1993, 1998].

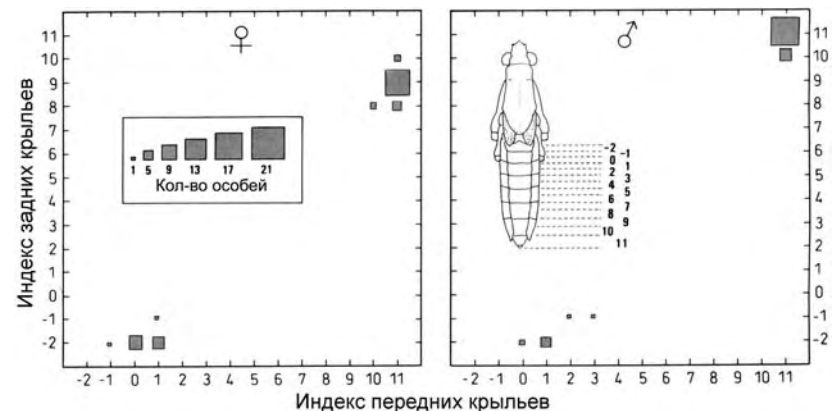


Рис. 2.4. Крыловой полиморфизм у водомерки *Aquarius paludum amamiensis* (Gerridae) на юге Японии [по: Harada, 1998].

Для описания морф использованы индексы длины крыльев, учитывающие до каких тергитов брюшка доходят передняя и задняя пары крыльев (см. врезку в правом рисунке). Частотное распределение морф в популяции показывает, что размеры передних и задних крыльев достаточно строго коррелированы и что самцы обычно имеют пропорционально более длинные крылья, чем самки.

У водных клопов чаще укорачиваются только нижние крылья (вторая, или задняя пара крыльев), а надкрылья (первая, или передняя пара крыльев) сохраняются полностью (исключение род *Aphelocheirus*). У водомерок (Gerromorpha) укорочению, иногда очень сильному, подвергаются как крылья, так и надкрылья [Кержнер, 1977].

Ярким примером полиморфного вида по признаку длины крыльев является водомерка *Gerris lacustris*. У этого вида можно вы-

делить 5 морф, различающихся по степени развития крыльев (см. рис. 2.3) [Andersen, 1982], хотя ранее этот вид считался диморфным. Высказано предположение, что, по крайней мере, отчасти сезонная динамика появления морф определяется у этого вида внешними факторами [Andersen, 1973].

Как будет подробно рассмотрено ниже, у водомерок рода *Gerris* часто встречаются короткокрылые и длиннокрылые формы [Vepsäläinen, 1971, 1974b, 1978]. Перезимовавшее поколение почти полностью состоит из длиннокрылых особей. Их потомство диморфно: короткокрылые имаго отрождаются до середины июля, позднее появляются преимущественно длиннокрылые имаго. Эти длиннокрылые особи перелетают в места зимовки и зимуют там в состоянии репродуктивной диапаузы.

В специальных экспериментах, направленных на выявление факторов, регулирующих крыловую полифенизм у водомерки *Gerris odontogaster*, было обнаружено, что возрастающая длина дня на стадии личинок младших возрастов вызывает появление короткокрылых имаго, которые вскоре после окрыления приступают к размножению. В режимах с сокращающейся длиной дня все имаго были полнокрылыми и диапаузирующими [Vepsäläinen, 1971]. Позднее было показано, что не только длина дня, но и наследственные факторы участвуют в детерминации длины крыльев и диапаузы. Подробнее этот вопрос рассмотрен в разделе 5.8.

Восприятие длины дня при фотопериодической детерминации крыловых форм, так же как в случае фотопериодического контроля характера развития (активность/диапауза), осуществляется на определенной онтогенетической стадии. Как правило, она предшествует той стадии, на которой происходит морфологическая дифференциация крыловых зачатков. У большинства исследованных видов такая чувствительность приурочена к младшим и средним личиночным возрастам [Zera, Tiebel, 1991; Inoue, Harada, 1997].

Сложные связи температуры, фотопериода, плотности популяции и доступности пищи в регуляции крылового дифенизма (обычно называемого диморфизмом) обнаружены у японской велии *Microvelia douglasi*. В природе встречаются как полнокрылые, так и бескрылые морфы. Соотношение морф зависит от сезона и степени стабильности водоёма. В Японии в постоянных водоёмах перезимовавшие короткокрылые имаго появляются рано весной и размножаются в течение всего лета, давая за этот период 3–4 поколения. Диапаузирующие имаго зимуют на суше вблизи постоянных водоёмов,

и зимующая популяция представлена исключительно бескрылой морфой. В лабораторных условиях показано, что основным детерминантом увеличения доли полнокрылых особей является плотность популяции, но температура, фотопериод и количество доступной пищи модифицируют реакцию на плотность популяции [Muraji et al., 1989b; подробнее — см. раздел 5.7].

Как особый феномен рассматривают полиморфизм крыловой мускулатуры у полнокрылых особей, например у гребляков (Corixidae). Он заключается в том, что все имаго окрыляются с длинными крыльями, но недоразвитой крыловой мускулатурой непрямого действия. У летающей морфы сразу происходит её дальнейшее развитие, и имаго приобретают способность летать. У нелетающей морфы эти мышцы не развиваются, по крайней мере, до зимовки, и до этого момента имаго не способны к полёту [Young, 1965a, 1965c; Scudder, 1971].

Отдельным, скорее поведенческим явлением, связанным с крыловым полиморфизмом, является аутоотомия (autotomy) крыльев — обламывание полнокрылыми имаго своих крыльев (надкрылий или обеих пар; практически полностью или только вершин). Это, вероятно, происходит после расселения или миграции. Такое поведение отмечено у представителей семейств Mesoveliidae, Veliidae и Gerridae [Andersen, 1982; Dolling, 1991]. Считается, что за аутоотомией следует гистолиз крыловой мускулатуры, что позволяет перенаправить высвободившиеся метаболические ресурсы на репродукцию [Dolling, 1991].

2.6. Миграции

Миграции относятся к распространенным явлениям в отряде полужесткокрылых. Под термином *миграция* у насекомых понимают активное перемещение в пространстве, при котором индивидуумы покидают своё предыдущее местообитание и в процессе миграции остаются нечувствительными ко многим стимулам, привлекающим их в обычных условиях [Dingle, 1996]. Миграция отличается от расселения и других типов локального перемещения в пространстве, связанных с поиском комфортных местообитаний, благоприятных условий питания, оптимальных мест для откладки яиц и т. д., и происходящих эпизодически. В настоящее время достаточно чётко сложились представления о миграционном состоянии насекомых как проявлении особого поведенческого и физиологического синдрома

[Johnson, 1969; Dingle, 1996]. Мигрирующие особи характеризуются повышенной двигательной активностью и торможением других функций, особенно размножения и питания. У большинства видов миграции совершаются в состоянии репродуктивной диапаузы.

Дистанции, покрываемые полужесткокрылыми при сезонных миграциях, могут различаться в десятки раз. Так, у *Lygaeus equestris* (Lygaeidae) самые дальние подтверждённые осенние миграции составляли 4,1 км [Solbreck, 1971], а дальность миграций вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Scutelleridae) оценивают в 150–200 км [Арнольди, 1947].

У многих водных полужесткокрылых (например, у водомерок) и в первую очередь у видов, проявляющих сезонный крыловой полиморфизм, известны ежегодные локальные осенние миграции к местам зимовки на суше и весенние миграции обратно к водоёмам [Fairbairn, Butler, 1990; Spence, 2000].

Выше были кратко рассмотрены только основные сезонные адаптации, известные для полужесткокрылых. Более подробно сезонные циклы и адаптации представителей всех связанных с водой инфраотрядов и семейств Heteroptera будут рассмотрены в следующих главах.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Глава 3

ИНФРАОТРЯД DIPSOCOROMORPHA

Самый маленький по числу видов инфраотряд связанных с водой полужесткокрылых, объединяющий в мировой фауне два семейства и около 30 описанных видов [Štys, 1995b, 1995e]. Представители известны из всех зоогеографических зон, кроме Новой Зеландии. В Палеарктике — одно семейство и 14 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — одно семейство и три вида [Кержнер, Ячевский, 1964]. Мелкие по размеру (1,0–3,0 мм длиной) виды. Заселяют влажную зону вдоль берегов различных водоёмов (см. рис. 1.3) [Kerzhner, 1995]. Вероятно, хищники-генералисты, питающиеся мелкими членистоногими или их останками. Биология и сезонное развитие практически не изучены.

3.1. Семейство Dipsocoridae

Маленькое семейство мелких (1,0–3,0 мм) клопов. Мировая фауна включает 30 описанных и, вероятно, множество пока не описанных видов [Štys, 1995b]. Представители известны из всех зоогеографических зон, кроме Новой Зеландии. В Палеарктике — 14 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — три вида [Кержнер, Ячевский, 1964]. Дипсокориды заселяют хорошо увлажнённую зону песка и гальки вдоль берегов ручьёв, рек, иногда прудов и болот, некоторые виды — обитатели влажных мхов, особенно сфагнума [Štys, 1990; Kerzhner, 1995]. Хорошо бегают, но обычно прячутся под камнями, проявляя отрицательный фототаксис [Štys, 1990, 1995b]. Ве-

роятно, легко переносят длительное погружение под воду в периоды затопления местообитаний. Изменение уровня воды вызывает и вертикальные миграции [Štys, 1990]. Хищники-генералисты, питающиеся мелкими членистоногими или их останками. Некоторые виды летят на свет. В целом их биология и сезонное развитие практически не изучены, но есть указание, что в Уэльсе зимуют имаго [Howe, 2004].

Имаго *Cryptostemma waltli* (Fieber) на Британских островах встречаются с февраля до июня и с конца июля до ноября. Возможно, имаго зимуют, созревают в начале лета и образуют летнее поколение в июле–августе. Обычно короткокрылые (*brachypteros*); полнокрылые (*macropteros*) встречаются редко [Southwood, Leston, 1959: приведён как *Pachycoleus rufescens* Sahlberg; Dolling, 1991]. В Германии достаточно часто встречаются и полнокрылые особи [Linnavuori, 1951].

Имаго *Cryptostemma alienum* Herrich-Schaeffer находили в природе с марта по октябрь. В это время встречались также личинки разного возраста (Британия) [Butler, 1923]. Столь продолжительный период активности имаго и личинок в природе свидетельствует либо об отсутствии выраженной зимующей стадии, либо об очень раннем (и нехарактерном для клопов) весеннем возобновлении развития. По другим данным [Southwood, Leston, 1959; Dolling, 1991], зимуют взрослые клопы, которые созревают и размножаются весной. Первые имаго нового поколения появляются в начале июля и, возможно, дают начало второму поколению. Не исключено, однако, что могут зимовать и личинки. Особи этого вида всегда полнокрылы [Dolling, 1991].

У центрально-европейских видов рода *Cryptostemma* имаго и личинки всех возрастов активны, по крайней мере, с начала мая по начало ноября. Эти виды, по мнению П. Штыса [Štys, 1990], способны переживать зиму на любой стадии — от яйца до имаго.

3.2. Семейство Stemmocryptidae

Семейство мелких (2,0–2,4 мм) клопов включает единственный вид *Stemmocrypta antennata* Štys, описанный из Папуа Новой Гвинеи (Štys, 1995e). Хищники, всегда полнокрылые, хорошо летят на свет. Биология не изучена, данных по сезонному развитию нет.

Глава 4

ИНФРАОТРЯД CERATOCOMBOMORPHA

Небольшой по числу видов инфраотряд мелких по размеру (0,8–3,0 мм длиной) околотовных полужесткокрылых. Объединяет в мировой фауне три семейства, около 45 родов и более 170 описанных видов [Štys, 1995a, 1995c, 1995d, 2002]. Распространены в умеренной зоне и тропиках, где видовое разнообразие должно быть выше. В Палеарктике — два семейства и 20 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — одно семейство и два вида [Кержнер, Ячевский, 1964]. Заселяют влажную зону вдоль берегов различных водоёмов, растительный покров болот, лесную подстилку (см. рис. 1.3). Известно, что некоторые виды — хищники-генералисты, питающиеся мелкими членистоногими. Биология и сезонное развитие практически не изучены.

4.1. Семейство Ceratocombidae

Небольшое семейство мелких (1,5–3,0 мм) и нежных клопов включает в мировой фауне 50 видов из 8 родов [Štys, 1995a]. Разнообразие видов в тропиках, вероятно, выше, чем в умеренной зоне, хотя семейство и его распространение изучены слабо. В Палеарктике — 11 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — два вида [Кержнер, Ячевский, 1964]. Живут в различных влажных местах, по берегам водоёмов, в низинах, по болотам, во мху и под опавшей листвой, на разлагающейся древесине [Štys, 1990, Kerzhner, 1995; Lattin, 2000]. Хищники-генералисты, питающиеся мелкими членистоногими. Взрослые клопы встречаются обычно в конце лета и, вероят-

но, зимуют, хотя для палеарктических видов типичной считается зимовка на стадии яйца [Kerzhner, 1995]. Сведения по биологии и сезонному развитию крайне отрывочны.

Некоторые виды — длинокрылые, некоторые — короткокрылые, но есть и виды с выраженным крыловым полиморфизмом [Štys, 1990, 1995a].

Ceratocombus coleoptratus (Zetterstedt) — транспалеарктический вид. Сведения о его сезонном развитии противоречивы. На Британских о-вах *C. coleoptratus* распространён широко, но из-за малых размеров и скрытого образа жизни попадает в природе чрезвычайно редко. Живёт во влажных, но не затопляемых местах, иногда поселяется в муравейниках. Имаго ловили в марте, июне и августе–сентябре. Это дало основание предположить, что имаго зимуют и размножаются весной, хотя прямыми наблюдениями это не подтверждено [Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959; Dolling, 1991].

В Восточной Европе этот вид заселяет лесную и лесостепную зоны, где обитает в сырых местах в подстилке и среди мхов в лесах, редко на лугах. Учёты в природе показали, что в конце лета и осенью имаго количественно доминируют над личинками последнего возраста (табл. 4.1). На основании этого было высказано предположение, что в лесостепной зоне *C. coleoptratus* так же имеет одно поколение и зимует на стадии имаго [Голуб, Цуриков, 1992]. Однако эти фенологические данные не исключают возможность зимовки *C. coleoptratus* на стадии яйца.

Таблица 4.1. Изменение соотношения количества личинок последнего возраста и имаго *Ceratocombus coleoptratus* (Ceratocombidae) в сборах июля–сентября 1991 г. в Воронежской обл. [по: Голуб, Цуриков, 1992]

Сроки учётов	Личинки V возраста		Имаго	
	Число особей	Доля в сборах, %	Число особей	Доля в сборах, %
31.VII — 09.VIII	38	30,9	85	69,1
10.VIII — 19.VIII	19	14,2	115	85,7
20.VIII — 29.VIII	0	0,0	11	100,0
30.VIII — 08.IX	0	0,0	11	100,0
09.IX — 18.IX	0	0,0	7	100,0
19.IX — 29.IX	0	0,0	5	100,0

Действительно, по более ранним сведениям [Пучков, 1960], *C. coleoptratus* в лесостепной зоне России и на юге Украины попадает довольно часто, иногда достигая плотности популяции до 2–10

особей/дм², и зимует в фазе яйца. Личинки появляются в первой половине июня и встречаются до начала сентября. Молодые имаго окрыляются с начала июля и присутствуют в природе до начала октября. В июле–августе самки откладывают яйца, размещая их по одному в гнилые остатки растений. Вид имеет одно поколение в год. Засушливая погода в начале лета угнетает жизнедеятельность клопов, а обильное выпадение осадков в мае–июне способствует синхронному вылуплению личинок, их успешному развитию и повышенной плодовитости самок. Личинки высасывают гифы грибов, соки мхов, трупы насекомых, хотя в старших личиночных возрастах, как и имаго, охотятся и за мелкими беспозвоночными.

Похожую сезонную модель — моновольтинный цикл с зимовкой на стадии яйца — предполагает П. Штыс для *C. coleoptratus* и ещё одного неидентифицированного вида *Ceratocombus* sp. в западной Палеарктике [Štys, 1990].

Более определенные сведения в отношении сезонного развития *C. coleoptratus* и близкого к нему *Ceratocombus brevipennis* Poppius получены по наблюдениям в Германии, где эти виды завершают только одно поколение и зимуют на стадии яйца (рис. 4.1) [Melber, Köhler, 1992]. Указания на зимовку в состоянии эмбриональной диапаузы известны и из Нидерландов [Cobben, 1968].

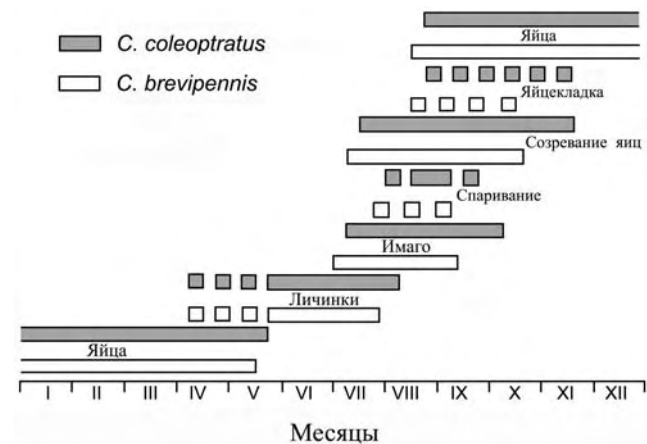


Рис. 4.1. Фенология *Ceratocombus coleoptratus* и *Ceratocombus brevipennis* (Ceratocombidae) в Германии [по: Melber, Köhler, 1992].
 □ (■) — сборы в природе; □ (■) — данные, полученные косвенным путем.

Из неарктических видов весьма отрывочные сведения приводят-ся только для *Ceratocombus vagans* McAtee et Malloch, кото-рый распространён от Канады в Северной Америке до Панамы в Центральной Америке [Lattin, 2000]. Обычно встречается во влаж-ной подстилке леса, под опавшей листвой, под корой упавших де-ревьев, вдоль водоёмов. На севере Мичигана (~ 47° с. ш.) молодые имаго появляются в конце июля и встречаются, по крайней мере, до середины августа. В конце августа обнаруживаются яйца. Види-мо, они остаются зимовать, так как в начале лета (в июне) первыми в сезоне удавалось обнаружить личинок I возраста. Южнее, в Ил-линойсе, зимуют предположительно личинки старших возрастов. Этот вывод был сделан на основании наблюдений в природе. Ли-чинки не попадались только в мае, июне и июле, а с мая до октября всегда присутствовали имаго.

В условиях лаборатории продолжительность развития *C. vagans* от яйца до имаго занимала 2 месяца.

4.2. Семейство Hysipterygidae

Семейство мелких (2,0–3,0 мм) клопов, напоминающих по фор-ме кружевниц. Включает единственный род *Hysipteryx* с несколь-кими видами, описанными из Африки и Азии [Štys, 1995c]. Встре-чаются полнокрылые и короткокрылые формы. Собирали в под-стилке и разлагающейся древесине. Биология не изучена.

4.3. Семейство Schizopteridae

Мелкие (0,8–2,0 мм) клопы, напоминающие по форме жуков или клопов-оманиид. В мировой фауне описано не менее 35 родов и 120 видов [Štys, 1995d]. Распространены на всех континентах, но наиболее широко представлены в тропиках и субтропиках [Emsley, 1969]. В Палеарктике — 9 видов [Aukema, Rieger, 1995]. Фауна Рос-сии не изучена. Известны разнообразные крыловые формы. Живут преимущественно на почве и в подстилке среди мхов и травы во влажных лесах и на болотах, вдоль ручьёв. Вероятно, у самок еди-новремененно может созреть только одно или два яйца, которые занимают почти всё брюшко; откладывают по одному яйцу, при-клеивая его к объектам на почве [Emsley, 1969; Štys, 1995d]. Пять личиночных возрастов.

Наблюдения в Тринидаде (~ 10° с. ш.; Центральная Америка)

показали, что во время засушливого периода клопы концентриру-ются под камнями на влажном гумусе по дну пересыхающих ру-чьёв, где и происходит размножение. Диапаузы, вероятно, нет [Em-sley, 1969].

В остальном биология изучена слабо, и дополнительных данных по сезонному развитию практически нет.

ИНФРАОТРЯД GERROMORPHA — ОКОЛОВОДНЫЕ КЛОПЫ

Крупный инфраотряд околотоводных полужесткокрылых, объединяющий в мировой фауне 8 семейств и около 1 940 видов [Andersen, Weir, 2004]. Большинство семейств распространено всесветно, но максимально разнообразны в тропиках и субтропиках. В Палеарктике — пять семейств и около 210 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — пять семейств и 44 вида [Кержнер, Ячевский, 1964]. Размеры имаго варьируют примерно от 1,0 мм (некоторые Veliidae) до 36,0 мм (*Gigantometra gigas*, Gerridae) [Schuh, Slater, 1995; Канюкова, 2006]. Представители разных семейств заселяют практически весь спектр водных и околотоводных местообитаний — от открытой поверхности океана до влажной лесной подстилки (см. рис. 1.3). Более 100 видов экологически связаны с морями и океанами [Andersen, 1995b]. Большинство видов способно передвигаться по водной поверхности, и многие водомерки (Gerridae, Veliidae) проводят на воде практически всё время. Все виды Gerromorpha — хищники-полифаги, питающиеся мелкими насекомыми и другими беспозвоночными или их останками [Andersen, 1995b]. Для очень многих характерен крыловой полиморфизм, причём он может быть генетически закреплённым и/или сезонным. Весь цикл развития связан с водой.

5.1. Семейство Mesoveliidae — Мезовелии, верховодки

Мелкие (1,0–4,2 мм) водомерки, чаще бескрылые (*apterous*) [Schuh, Slater, 1995; Канюкова, 2006]. В мировой фауне известно 46 видов из 12 родов [Andersen, Weir, 2004]. Распространены всесветно [Andersen, 1995b]. В Палеарктике — семь видов [Aukema, Rieger,

1995], в России — пять видов [Канюкова, 2006]. Освоили самые разные водоёмы, но предпочитают спокойную воду, обильно покрытую водной растительностью. Держатся на поверхности воды, на плавающих растениях или на суше вдоль берега. Некоторые виды встречаются во влажной подстилке тропических лесов далеко от открытых водоёмов. Есть верховодки, предпочитающие солоноватую воду и заселяющие влажные биотопы вблизи каменистого морского побережья [Andersen, 1982]. Некоторые виды живут в пещерах, влажные стены которых покрыты слизневыми грибами — миксомицетами. Плотноядные. Питаются главным образом мелкими или ослабленными насекомыми и ракообразными, находящимися на поверхности воды. Яйца откладывают в ткани растений выше уровня воды.

Для семейства характерен крыловой полиморфизм. По крайней мере для двух видов мезовелий — *Mesovelia furcata* и *Mesovelia mulsanti* — характерен феномен аутопомии крыльев, при котором полнокрылые имаго, вероятно, после расселения или миграции, обламывают себе обе пары крыльев [Hungerford, 1919; Andersen, 1982; Dolling, 1991]. Считается, что за этим следует гистолиз крыловой мускулатуры, что позволяет направить высвободившиеся метаболические ресурсы на репродукцию [Dolling, 1991].

Самый крупный род *Mesovelia Mulsant et Rey* объединяет 25 видов, распространённых по всему свету. Наиболее подробно исследованы два вида: палеарктический *M. furcata* и неарктический *M. mulsanti*.

Mesovelia furcata Mulsant et Rey — транспалеаркт с дизъюнкцией в Западной Сибири [Прокин, Голуб, 2004]. Обычно заселяет пруды, заросшие кувшинками, часто держится стайками на листьях плавающих растений [Savage, 1989]. Обычно бескрылые (*apterous*), но иногда встречаются и полнокрылые (*macropterous*) особи [Dolling, 1991]. Личинки имеют только 4 возраста [Zimmermann, 1984].

Сезонное развитие *M. furcata* было исследовано в Швейцарии (~ 47° с. ш.; 7° в. д.) [Zimmermann, 1984]. Первые личинки 1-го поколения появляются в мае, а имаго этого поколения окрыляются в июне. Взрослые клопы встречаются непродолжительное время, примерно 2 недели. Самки откладывают яйца в стебли и листья плавающих растений. Личинки 2-го поколения появляются в конце июня, а через 2–3 недели окрыляются имаго. В конце июля появляются личинки, и в середине августа — имаго 3-го поколения.

Во второй половине сентября (иногда в большом количестве) снова появляются личинки младших возрастов, что свидетельствует о возможности развития частичного 4-го поколения. В начале сентября самки откладывают диапаузирующие яйца. Таким образом, в Швейцарии завершается 3 полных и частичное 4-е поколение.

При содержании в лабораторных условиях самки, собранные в природе в разные сроки с середины июня по конец августа и относившиеся соответственно к трём разным поколениям, откладывали различающиеся по физиологическому состоянию яйца. Все яйца, отложенные самками 1-й генерации, развивались без диапаузы, и из них вскоре вылуплялись личинки. В потомстве самок 2-й генерации половина яиц были диапаузирующими. Самки 3-й генерации отложили только диапаузирующие яйца. Сделано предположение, что индукция эмбриональной диапаузы происходит под влиянием условий, в которых развиваются самки родительского поколения [Zimmermann, 1984]. Однако экспериментально это доказано не было.

Эмбриональная диапауза терминировалась под воздействием низкой температуры (+4°C) в течение 6 недель [Zimmermann, 1984].

Севернее вид имеет меньшее число генераций: одну в Швеции [Ekblom, 1930] и не более двух в Британии [Southwood, Leston, 1959; Dolling, 1991].

Mesovelia thermalis Horváth исследована Е. В. Каныковой [2002] в Приморском крае Дальнего Востока России, где эти мелкие и почти всегда бескрылые водомерки заселяют озёра и небольшие постоянные пруды, густо заросшие водной растительностью. Обычно завершается 2–3 поколения за лето. Зимуют диапаузирующие яйца, отложенные в стебли растущих у берега растений. Личинки в своем развитии проходят 4 возраста. Личинки 1-го поколения появляются с конца мая по начало июня. В середине июля появляются имаго 1-го, а в начале августа — 2-го поколения. Часть самок 2-го поколения, видимо, откладывает недиапаузирующие яйца, так как, по наблюдениям автора, иногда в начале сентября встречаются личинки младших возрастов 3-го поколения. Имаго живут до первых ночных заморозков. Полнокрылые особи появлялись чрезвычайно редко и только в конце августа.

Mesovelia mulsanti White встречается от Ньюфаундленда до Аргентины [Taylor, McPherson, 2000]. Ареал вида очень широк и охватывает как умеренную, так и тропическую зону. Во Флориде *M. mulsanti* физиологически активна круглый год, севернее за вегетационный сезон даёт разное число поколений. В ранних рабо-

тах [Hungerford, 1919] предполагалась зимовка имаго, что оказалось неверным.

Подробно исследованы популяции из южного Иллинойса (37° с. ш.) [Galbreath, 1969, 1973, 1976; McPherson, 1988; Taylor, McPherson, 2000]. Весной, с конца апреля по начало мая, из перезимовавших яиц отрождаются личинки. Взрослые клопы 1-го поколения окрыляются в конце мая. Самки откладывают яйца в ткани растений у кромки воды. За сезон развивается 4–5 поколений, которые в значительной степени перекрываются. В начале лета самки откладывают только недиапаузирующие яйца. В конце лета среди самок появляется небольшая часть особей, откладывающих диапаузирующие яйца. Эмбриональная диапауза формируется на стадии, когда зародышевая полоска (germ band) приобретает S-образную форму. Ближе к осени число таких самок постепенно возрастает (рис. 5.1). Примечательно, что одна и та же самка в один день может откладывать и недиапаузирующие, и диапаузирующие яйца [Galbreath, 1973].

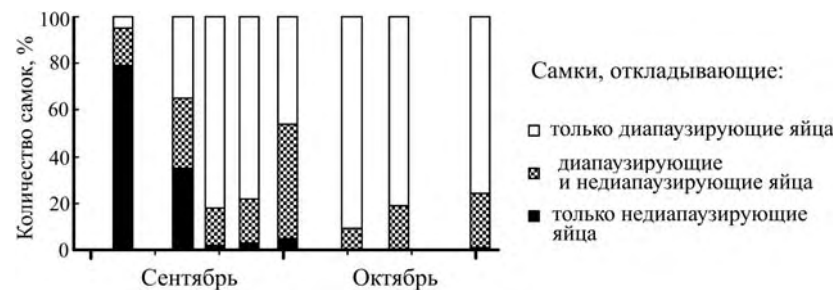


Рис. 5.1. Сезонное изменение количества самок *Mesovelia mulsanti* (Mesoveliidae), откладывающих недиапаузирующие, диапаузирующие или и те, и другие яйца в Иллинойсе, США [по: Galbreath, 1973].

Самок (19–69 особей в каждой пробе) собирали в природе, переносили в лабораторию и определяли физиологический статус яиц, откладываемых самками в течение первых нескольких дней.

Переключение на откладку диапаузирующих яиц происходит у самок в начале сентября, когда длина дня уменьшается от 13 ч до 12 ч 24 мин при средней температуре воздуха в сентябре +21,3°C. Предполагается, что физиологический статус яиц опре-

деляется условиями, действующими на самок родительского поколения: уменьшение продолжительности дня и понижение температуры стимулирует откладку диапаузирующих яиц [Galbreath, 1973]. Обнаружено также, что самки с возрастом начинают откладывать больше диапаузирующих яиц [Galbreath, 1976].

Эмбриональная диапауза у *M. mulsanti* может завершиться при высокой температуре, но вылупление личинок в таких условиях происходит не синхронно. Для полноценной терминации эмбриональной диапаузы требуется охлаждение яиц до +4°C в течение по крайней мере 7 недель; в этом случае диапауза завершается у 90% яиц, и из них дружно вылупляются личинки [Galbreath, 1973].

Так же, как для многих водных полужесткокрылых, для *M. mulsanti* характерен крыловой полиморфизм. По строению груди и наличию крыльев у этого вида было выделено три морфы: полнокрылая (*winged*); бескрылая (*wingless*) и промежуточная (*intermediate*) [Galbreath, 1975], что, вероятно, соответствует морфам *macropteros*, *apterous* и *brachypteros* [см.: Polhemus, Charman, 1979c], выделяемым у многих водных и околородных полужесткокрылых. Бескрылых особей можно распознать уже в IV личиночном возрасте по отсутствию крыловых зачатков (рис. 5.2). Остальные две морфы различаются с V возраста. Полнокрылые особи происходят от личинок с удлинёнными крыловыми зачатками. Дифференциация крыловых форм определяется температурой и, вероятно, ещё каким-то внешним фактором, но, видимо, не длиной дня [Galbreath, 1975]. Полнокрылые особи встречались в основном при температуре воздуха выше +21, 5°C. По наблюдениям в южном Иллинойсе, в природе доминируют бескрылые особи, количество которых в разных водоёмах составляет 55–100% [Galbreath, 1975].

Эксперименты по скрещиванию разных морф не выявили отчётливой связи степени развития крыльев у родительского и дочернего поколений [Galbreath, 1975].

По наблюдениям в Гренаде, среди половозрелых имаго *M. mulsanti* встречались особи с обломанными крыльями. Вероятно, аутономия крыльев следует за расселением, но предшествует размножению [Andersen, 1982].

Североамериканская *Mesovelia cryptophila* Hungerford изучена слабо, однако указывается, что вид имеет 4 личиночных возраста и, вероятно, зимует на стадии яйца. Известна только бескрылая форма (*apterous*) [Taylor, McPherson, 1998a].

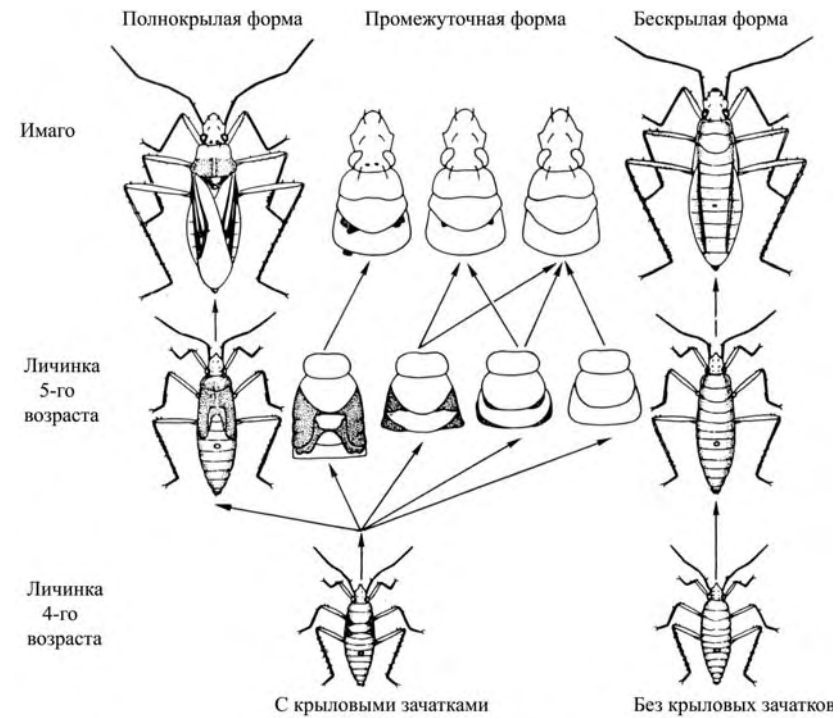


Рис. 5.2. Диаграмма, иллюстрирующая возникновение крыловых морф у *Mesovelia mulsanti* (Mesoveliidae) в Иллинойсе, США [по: Galbreath, 1975].

* * *

К настоящему времени сезонные циклы исследованы лишь у нескольких видов верховодок. Эти данные, однако, дают основание предположить, что для семейства свойственна зимовка на стадии яйца в состоянии факультативной диапаузы, индукция которой контролируется условиями развития родительского поколения (вероятно, длиной дня). У некоторых видов яйца зимуют, возможно, прямо в воде [Galbreath, 1975, Zimmermann, 1984]. Крыловой полиморфизм известен у нескольких видов, но механизм его контроля не ясен. Количество генераций в течение года варьирует от 1 до 4–5 в зависимости от вида и климатической зоны.

5.2. Семейство Hebridae — Гебриды, моховики

Небольшое семейство мелких (1,3–3,7 мм) клопов включает 9 родов и 184 вида, широко распространенных по всему свету [Andersen, Weir, 2004]. В Палеарктике — 24 вида [Aukema, Rieger, 1995], в России — пять видов [Канюкова, 2006]. Живут на влажных берегах водоёмов, на зарослях ряски, на болотах, во влажных мхах, особенно на торфяниках [Andersen, 1995b]. Хищники, питающиеся мелкими беспозвоночными. Легко переживают погружение в воду. Гебрид нередко находят на нижней поверхности листьев плавающих растений или среди их корней [Hungerford, 1919]. Среди гебрид Старого Света наиболее изучены *Hebrus rufipes* и *Hebrus pusillus*.

***Hebrus (Hebrusella) ruficeps* Thomson** — транспалеарктический вид. Известен из сфагновых болот, где клопы выходят на поверхность воды между сфагновыми подушками. Зимуют имаго на суше. Яйца откладывают в пазухи листьев мха или водных растений [Канюкова, 2006]. В Воронежской обл. с помощью оригинальной миграционной ловушки, поставленной на границе леса и заболоченного луга с торфянистой почвой, наблюдали пешие миграции вида. Весной взрослые клопы шли преимущественно из леса к заболоченному лугу с участками открытой воды, а осенью большая часть клопов мигрировала с луга в сторону леса на возвышенный участок на зимовку [Голуб и др., 1994]. На Британских о-вах даёт одно поколение в год [Dolling, 1991]. Взрослые клопы этого вида были обнаружены во время зимовки под снегом и вмёрзшими в лёд в сфагнуме [Kuhlgatz, 1911 — цит. по: Hungerford, 1919; Schuh, Slater, 1995]. Чаше встречаются короткокрылые (*micropteros*) формы [Кержнер, 1977], полнокрылые (*macropteros*) редки [Dolling, 1991].

***Hebrus (Hebrus) pusillus* (Fallén)** — широко распространённый транспалеарктический вид. Исследован на Британских о-вах. Здесь клопы завершают одно поколение в год. Презимовавшие самки в середине мая откладывают яйца. Преимагинальное развитие продолжается около двух месяцев, в течение которых личинки проходят 5 возрастов [Southwood, Leston, 1959]. В отличие от *H. ruficeps* для *H. pusillus* известны только полнокрылые формы [Кержнер, 1977; Andersen, 1982; Dolling, 1991].

H. ruficeps и *H. pusillus* исследованы также в Голландии (52° с. ш.; 5° в. д.) [Heming-van Battum, Heming, 1986, 1989]. По наблюдениям в лабораторных и природных условиях, *H. pusillus* и

H. ruficeps ведут сходный образ жизни и имеют похожие сезонные циклы. Спаривание происходит с конца марта по июнь. Личинки развиваются в июне–июле, а имаго живут с июля по ноябрь следующего года. В год завершается одно поколение. Самки зимуют неполовозрелыми. Самцы созревают осенью, но не копулируют до зимовки. Перед зимовкой семенники у самцов обоих видов дегенерируют, а зрелая сперма сохраняется в семенном пузырьке. Весной с наступлением теплой погоды происходит копуляция. При этом у самцов *H. ruficeps* семенники остаются неактивными, а используется только сперма, хранившаяся всю зиму в семенных пузырьках. У *H. pusillus* семенники реактивируются, и образуется дополнительная порция сперматозоидов, что даёт возможность самцам этого вида быть репродуктивно активными на протяжении нескольких месяцев [Heming-van Battum, Heming, 1986, 1989]. Эмбриональное развитие и вылупление *H. ruficeps* может успешно проходить, даже если яйца постоянно находятся под водой [Cobben, 1968].

Для семейства типичное количество личиночных возрастов — 5 [Polhemus, Chapman, 1979a; Andersen, 1995b; Andersen, Weir, 2004]. Указание на 6 возрастов у популяций *H. ruficeps* и *H. pusillus* из Голландии [Heming-van Battum, Heming, 1986], вероятно, следует понимать как 5 личиночных возрастов и имаго.

***Hebrus pilosellus* Kanyukova** описан из Приморского края России [Канюкова, 2002]. По предварительным наблюдениям имеет моновольтинный сезонный цикл с зимовкой на стадии имаго, так как в конце лета преобладают личинки старших возрастов и взрослые клопы.

***Merragata brunnea* Drake** исследована в южном Иллинойсе (США) [Taylor, McPherson, 1998b]. Зимуют имаго. Клопы активизируются в начале марта. В отдельные годы активные особи появлялись уже в середине февраля во время оттепелей, но яйцеклада начинается позже — с конца апреля. Личинки отрождаются в середине мая, и с этого момента личинки разных возрастов встречаются до конца октября. Имаго встречаются в течение всего вегетационного сезона — с начала марта до середины ноября. За сезон завершается 2 или 3 поколения. Третье поколение вычленить трудно, поскольку в течение лета находили все стадии, но по пикам появления одновозрастных личинок предполагается, что и это последнее поколение завершается успешно.

Подавляющее большинство особей *M. brunnea* короткокрылые. Среди собранных в природе в южном Иллинойсе имаго 99,6% сам-

пов и 98,9% самок были короткокрылыми (*micropterous*). Полнокрылые (*macropterous*) особи (всего 6 экз.) были собраны в апреле, июле и августе, и никаких сезонных закономерностей в сроках появления полнокрылых особей обнаружено не было.

Сезонное развитие остальных видов гебрид практически не изучено.

* * *

Для семейства вероятно зимовка на стадии имаго [Andersen, 1995b; Канюкова, 2006]. У изученных видов имаго зимуют недалеко от воды в траве, листьях, мхе, подстилке [Bobb, 1974; Polhemus, Chapman, 1979a; Hilsenhoff, 1986]. В семействе известны разные крыловые формы [Andersen, 1995b; Andersen, Weir, 2004]. Для многих видов характерен крыловой полиморфизм: у одних видов преобладает полнокрылая форма, у других — короткокрылая или бескрылая [Polhemus, Chapman, 1979a], однако механизм контроля крылового полиморфизма и его сезонность не ясны. Известны виды как с моновольтинным, так и с поливольтинным сезонным циклом.

5.3. Семейство Paraphrynoveliidae

Это семейство включает всего 2 вида очень мелких (1,7–2,4 мм) клопов, выделенных из сем. Mesoveliidae. Обитают в Южной Африке, где заселяют в водоёмах переходную зону между сушей и водой [Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995]. Бескрылые. Данных по сезонному развитию нет.

5.4. Семейство Macroveliidae

Маленькое семейство околводных клопов, внешне напоминающих некоторых вельев. Известно всего 3 вида, относящихся к 3 родам: *Chepuvelia usingeri* China (2,5–2,8 мм) из Чили, *Macrovelia hornii* Uhler (4,0–4,5 мм) с запада США (Сьерра-Невада) и *Oravelia pege* Drake et Chapman (5,2–5,6 мм) из США (Калифорния) [Schuh, Slater, 1995].

Живут в подстилке и во мху вблизи небольших речек и ручьёв в холмистой местности и в предгорьях. Встречаются и плавающие на поверхности воды, но предпочитают держаться под защитой водной растительности. Хищники, питающиеся живыми и мертвыми членистоногими, в основном насекомыми.

Экспериментально исследована *Macrovelia hornii* Uhler в центральной части штата Колорадо (~ 39° с. ш.; 106° з. д.; США), где вид завершает одно поколение [McPherson et al., 2005]. Имаго после зимовки активизируются уже в конце января. С середины февраля находили яйца, прикрепленные к листьям и стеблям мхов вблизи ручьёв. Личинки в течение летнего сезона проходят полное развитие (только 4 возраста), и к середине октября все они линяют на имаго. Молодые имаго постепенно концентрируются в местах зимовки — в расщелинах между камнями или под ними. Имаго в теплые годы бывали активными и среди зимы, иногда даже спаривались [Anderson, 1963 — цит. по: McPherson et al., 2005; Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995]. Из 210 имаго *M. hornii*, пойманных в районе наблюдений, все особи были короткокрылыми: большинство брахиптера (*brachypterous*), и только одна самка была бескрылой (*micropterous*).

В лабораторных условиях при температуре $+18.3 \pm 1.5^\circ\text{C}$ и длине дня 14 ч света в сутки развитие от яйца до имаго занимало около 55 дней [McPherson et al., 2005].

Сезонное развитие остальных видов не изучено, что не позволяет говорить о характерных особенностях сезонного развития представителей семейства. У *M. hornii* известны три крыловые морфы с доминированием короткокрылых особей в популяциях [Slater, Baranowski, 1978; Andersen, 1982; McPherson et al., 2005]. У двух других видов семейства известны только бескрылые особи [Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995].

5.5. Семейство Hydrometridae — Палочковидные (или длинноголовые) водомерки, водоходки

Сравнительно крупное семейство, насчитывающее в мировой фауне около 125 видов из 7 родов, в основном тропические и субтропические виды [Andersen, Weir, 2004]. В Палеарктике — 14 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — два вида [Канюкова, 2006]. Размеры тела представителей семейства варьируют от 2,7 до 22,0 мм [Schuh, Slater, 1995]. Большинство видов относится к роду *Hydrometra* Latreille, имеющему всеветное распространение. Палочковидные водомерки живут на поверхности стоячих и медленно текущих водоёмов, часто спокойно сидят на листьях плавающих водных растений. Передвигаются, медленно шагая, но при опасности быстро убегают. Встречаются также по берегам, на почве или

мхах. Два вида, непосредственно не связанные с водой, описаны из дождевого леса Мадагаскара [Polhemus, Polhemus, 1987]. Плотоядные, питающиеся в основном мёртвыми или ослабленными беспозвоночными на поверхности воды [Andersen, 1995b].

Hydrometra stagnorum (L.) — палеарктический вид. Зимуют имаго. Весной, с мая по начало июня, перезимовавшие самки начинают размножаться. Они прикрепляют одиночные яйца к камням или стеблям растений над поверхностью воды. Предполагается, что на Британских о-вах за год вид завершает одно [Butler, 1923] или два поколения [Southwood, Leston, 1959]; в Швеции — одно [Ekblom, 1926]. Популяции обычно полиморфны, и большая часть клопов короткокрылые (*micropterous*, реже *brachypterous*), хотя в некоторых популяциях доминирует и полнокрылая морфа (*macropterous*) [Dolling, 1991].

Hydrometra martini Kirkaldy широко распространен в Неарктике. Так же как у предыдущего вида, зимуют имаго. Личинки встречаются весной и летом. В Массачусетсе (~ 42° с. ш.; 73° з. д.; США) в конце сентября популяции представлены личинками V возраста и неполовозрелыми имаго, которые остаются зимовать. При осеннем понижении температуры до +15°C начинается миграция к местам зимовки [Sprague, 1956].

Зимовка протекает на суше среди гниющих остатков растений или между их корнями [Hungerford, 1919]. Весеннее оживление происходит при повышении температуры на поверхности воды до +15°C. В Мичигане и Массачусетсе (США) завершает 3 полных и 4-е частичное поколение. Продолжительность полной летней генерации составляет в природе около месяца. Имаго 1-го поколения окрыляются в конце июня, имаго 2-го появляются в начале августа и откладывают яйца до конца лета. Часть особей 3-го поколения тоже репродуктивно активны и дают начало 4-му поколению. Но большая часть взрослых клопов 3-го поколения остается зимовать. Отмечаются случаи спаривания осенью, но яйца самки откладывают только весной следующего года [Sprague, 1956].

Южнее продолжительность генерации сокращается, и их количество за сезон может достигать 5 и более [Hungerford, 1919; Polhemus, Chapman, 1979b].

Популяции *H. martini* диморфны и состоят из бескрылых (*apterous*) и полнокрылых (*macropterous*) форм [Sprague, 1956; Hilsenhoff, 1986]. Например, по наблюдениям в Мичигане и Массачусетсе (США) большая часть популяции представлена бескрылыми особями,

а полнокрылые составляют не более 1–3%; причём обе крыловые формы встречаются на протяжении всего года [Sprague, 1956]. В Висконсине (США) полнокрылые особи встречаются чаще, но и там их только около 13% [Hilsenhoff, 1986]. Вместе с тем у этого вида известны три крыловые формы и доминирует короткокрылая (*micropterous*) форма [Polhemus, Chapman, 1979b].

Крыловой полиморфизм, возможно, контролируется генетически и отчасти зависит от морфы, к которой принадлежат родители. В лабораторных условиях при скрещивании бескрылых родителей потомство всегда было бескрылое. В потомстве обоих полнокрылых родителей доля полнокрылых особей была небольшой; и не было ни одного полнокрылого потомка, если хотя бы один из родителей был бескрылым [Sprague, 1956].

В лабораторных условиях бескрылые самки жили дольше и откладывали больше яиц, чем полнокрылые самки [Sprague, 1956].

Hydrometra hungerfordi Torre-Bueno широко распространена в Северной Америке. Обитает обычно в холодных, чистых ручьях с медленным течением и речках с небольшим количеством водной растительности. Исследованы популяции из южного Иллинойса, где вид даёт два поколения в год и зимует на стадии имаго. Яйцекладка начинается после зимовки, в мае. В благоприятных лабораторных условиях (+28°C и длинный день) преимагинальное развитие занимало 25,6 дня [Wood, McPherson, 1995].

* * *

В целом для семейства характерна зимовка на стадии имаго [Andersen, 1995b], обычно на суше, в прикорневой зоне растений, под опавшей листвой. Крыловой полиморфизм находится, скорее, под генетическим, чем внешним контролем, но полнокрылых особей всегда мало. Число генераций (от 1 до, вероятно, 5 и более) у видов умеренной зоны ограничено температурными условиями.

5.6. Семейство Hermatobatidae

Маленькое семейство (всего 8 видов из одного рода) мелких (2,7–4,0 мм) клопов, обитающих в Тихом и Индийском океанах [Cheng, Frank, 1993; Schuh, Slater, 1995]. Легко скользят по поверхности воды и хорошо прыгают. Обитают вблизи коралловых рифов и на побережье. Во время прилива прячутся в трещинах внутри пузырьков воздуха. Специальные волоски на поверхности тела удерживают пузырьки воздуха, что позволяет клопам находиться под

водой на протяжении нескольких часов. Обитание некоторых видов ограничено лишь узким 20-сантиметровым поясом в литоральной зоне, вне которого они не могут выжить [Foster, 1989]. Вероятно, все виды — хищники, питающиеся мелкими членистоногими [Andersen, 1995b]. Личинки имеют только 4 возраста. Известна только бескрылая морфа [Andersen, 1982, 1995b; Andersen, Weir, 2000]. Сезонное развитие совершенно не изучено.

5.7. Семейство Veliidae — Велии

Семейство включает 57 родов и 876 описанных видов, широко распространённых по всему свету [Andersen, Weir, 2004]. В Палеарктике — 64 вида [Aukema, Rieger, 1995], в России — 7 видов [Канюкова, 2006]. Велии — мелкие и средних размеров (1,0–10,0 мм) клопы, заселяющие самые разнообразные местообитания, от небольших канав до поверхности океанов, и являющиеся наравне с водомерками ярким примером приспособленности к жизни на поверхности водоёмов. Однако, в отличие от водомерок, велии в целом не проявляют строгой привязанности к открытой воде. Многие виды живут на берегах водоёмов, на влажной почве, камнях, мхах и ведут полуназемный образ жизни. Все велии — хищники, питающиеся мелкими членистоногими [Hungerford, 1919; Andersen, 1995b]. Для семейства, вероятно, характерен крыловой диморфизм (а в отдельных случаях и полиморфизм). В природе у многих видов обычно доминирует бескрылая форма, но у других видов достаточно частой может быть и полнокрылая форма [Dolling, 1991].

Velia (Plesiovelia) caprai Tamanini распространена в Западной Европе. Живёт на поверхности воды, заселяя любые водоёмы со спокойным течением и чистой водой. Охотится на мелких плавающих членистоногих в тихих заводях среди прибрежной растительности. Гregarное поведение способствует успешной охоте и облегчает возможность избежать нападения хищников. Клопы охотно выходят на сушу, где проводят большую часть (до 70%) времени [Erlandsson et al., 1988]. Яйца откладывают на мох и прибрежную растительность, не прикрепляя их к субстрату.

В Южной Швеции и на Британских о-вах яйцекладка начинается в конце мая или в начале июня [Southwood, Leston, 1959; Brönmark et al., 1985; Murray, Giller, 1991]. Преимагинальное развитие продолжается около 7 недель, и в конце июля или начале августа окрыляются имаго нового поколения. Обычно вид за-

вершает одно поколение в год [Brinkhurst, 1959b], в теплые годы возможно частичное 2-е поколение, что также указано для этого вида из Польши [Mielewicz, 1980] и Чехии [Papaček, Jandova, 2003].

Для вида характерен крыловой диморфизм. Основная масса клопов представлена бескрылой формой (*apterous*), а полнокрылые (*macropterous*) особи встречаются крайне редко и только в водоёмах с высокой плотностью популяции; обычно таких особей менее 1% [Brinkhurst, 1959a; Murray, Giller, 1991; Papaček, Jandova, 2003], хотя на юге Швеции их было отмечено до 16% [Brönmark et al., 1985].

Соотношение полов в популяции на юге Ирландии и на юге Швеции, вблизи северной границы ареала, в летние месяцы близко к 1:1. В осенне-зимний период оно резко изменяется в сторону доминирования самок и остается в таком состоянии до появления имаго нового поколения в следующем году [Brönmark et al., 1985; Murray, Giller, 1991; Erlandsson, 1993]. Высказано предположение, что высокая смертность самцов (по сравнению с самками) в период между имагинальной линькой и диапаузой обусловлена тем, что самки обычно крупнее самцов и успешнее конкурируют при добыче пищи, что позволяет им и успешнее накапливать жировые запасы при подготовке к зимовке [Erlandsson, 1993].

Подробные наблюдения, проведённые в течение двух лет на юге Ирландии (~ 52° с. ш.; 8° з. д.), показали, что структура популяций *V. caprai* сильно различается в разные по погодным условиям годы [Murray, Giller, 1991]. Так, в более прохладном 1986 г. имаго летнего поколения появились лишь в начале сентября, что однозначно свидетельствует о завершении только одного поколения в год (рис. 5.3). В более теплом 1987 г. окрыление имаго летнего поколения началось уже в конце июля, а в августе–сентябре появились личинки I возраста, которые определенно относились ко 2-му поколению.

Зимующие особи прячутся во мху, под камнями по берегам ручьёв [Wesenberg-Lund, 1913; Brinkhurst, 1959b].

Взрослые клопы попадают практически в течение всех зимних месяцев. Результаты вскрытия самок в октябре–декабре показали, что около 82% из них содержали зрелые яйца и были активными, и лишь 18% самок имели большой жировой запас и неразвитые гонады, что свидетельствует об их диапаузном состоянии [Murray, Giller, 1991]. Успешно перезимовывают и личинки V возраста, количество которых достигает 2,3% от числа всех особей, пойманных с ноября по март [Murray, Giller, 1991]. Таким образом, в перезимо-

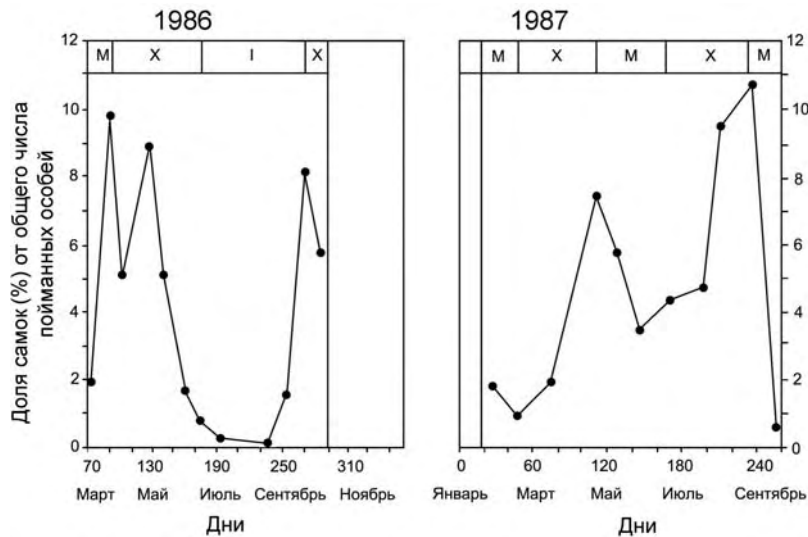


Рис. 5.3. Встречаемость самок *Velia caprai* (Veliidae) разного физиологического состояния в Ирландии в разные годы [по: Murray, Giller, 1991]. М — только зрелые самки; I — только незрелые самки; X — зрелые и незрелые самки.

вавшей популяции ранней весной присутствуют, по крайней мере, три различающиеся по возрасту и физиологическому состоянию группы особей: самки в состоянии диапаузы; самки, содержащие зрелые яйца; и личинки V возраста, которые окрыляются весной. Что определяет физиологическое состояние на уровне каждой особи, остается неясным. По мнению авторов, отчетливая внутрипопуляционная разнокачественность самок по времени достижения зрелости позволяет расширить сезон размножения вида и служит гарантией сохранения популяции в случае неожиданных неблагоприятных изменений условий местообитания или погоды поздней осенью или весной [Murray, Giller, 1991].

Наблюдения в Нидерландах показали, что там молодые личинки встречаются в природе в течение зимы и ранней весны, и, следовательно, хотя бы некоторые самки созревают и откладывают яйца ещё осенью или в периоды потепления зимой [Cobben, 1968].

В целом результаты исследований в разных европейских регионах свидетельствуют о достаточно редком для полужесткокрылых

состоянии — чрезвычайно сильной изменчивости жизненного цикла в популяциях *V. caprai*.

Североамериканский вид *Rhagovelia obesa* Uhler — интересный пример велии, зимующей на стадии яйца. Регулярные сборы по берегам ручья в Канаде (43, 5° с. ш.; 80, 5° з. д.) показали, что осенью в природе присутствуют только взрослые насекомые, многие из которых спариваются вплоть до конца октября, и самки содержат зрелые яйца [Cheng, Fernando, 1971]. В собранном осенью и просеянном илу удалось обнаружить яйца велий, не проявляющие каких-либо признаков эмбрионального развития. Для поимки возвращающихся весной к воде имаго вдоль ручья были выставлены специальные ловушки, однако взрослых насекомых поймать весной не удалось. Тем не менее в июне на поверхности воды появились личинки I возраста. Эти наблюдения дали основание предположить, что вид зимует на стадии яйца [Cheng, Fernando, 1971], что было подтверждено и наблюдениями в США [Bobb, 1974]. Личинки имеют 4 [Cheng, Fernando, 1971] или 5 возрастов [Bobb, 1974]. Вид, вероятно, даёт одно поколение в год.

Виды рода *Microvelia* Westwood — хищные околотовидные клопы, широко распространённые по всему миру. Некоторые из них могут использоваться для биологического подавления численности листоблошек на рисовых полях и комаров.

Microvelia reticulata (Burmeister) даёт три поколения на юге Британии [Dolling, 1991].

Наиболее детально исследованы три близких вида этого рода с Японских о-вов — *Microvelia douglasi*, *M. horvathi* и *M. kyushuensis*.

Microvelia douglasi Scott — наиболее обычный среди видов этого рода, обитает на поверхности разнообразных постоянных и временных водоёмов, включая рисовые чеки. На юго-западе Японии (35° с. ш., 133° в. д.; окрестности г. Мацуэ) взрослые клопы зимуют на суше вблизи постоянных водоёмов. На поверхности воды они появляются в апреле и встречаются в течение всего лета и осенью до середины октября, давая за этот период 3–4 поколения [Muraaji et al., 1989b]. Количество самок со зрелыми яйцами возрастает со второй половины апреля и уменьшается с начала сентября (рис. 5.4).

Экспериментально показано, что зимняя репродуктивная диапауза контролируется длиннодневной фотопериодической реакцией с порогом около 12 ч 30 мин при +24°C (рис. 5.5).

В опытах с изменением фотопериодического режима на проти-

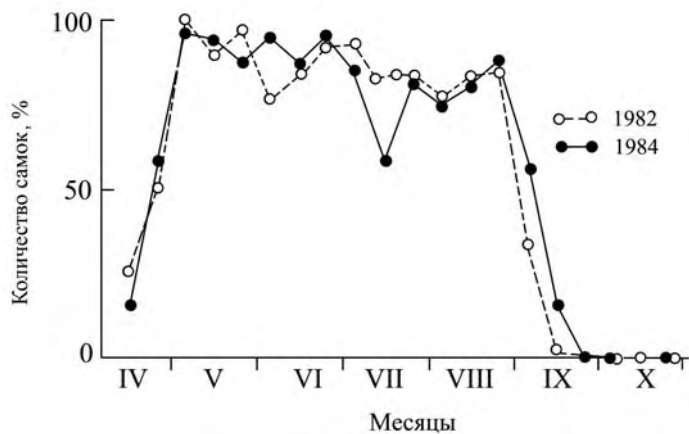


Рис. 5.4. Сезонное изменение доли самок *Microvelia douglasi* (Veliidae) со зрелыми яйцами на юго-западе Японии [по: Muraji et al., 1989a].

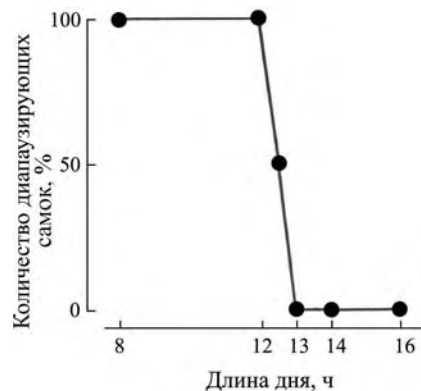


Рис. 5.5. Фотопериодическая реакция *Microvelia douglasi* (Veliidae) при +24°C на юго-западе Японии [по: Muraji et al., 1989a].

воположный было установлено, что чувствительность к длине дня проявляется и на личиночной, и на имагинальной стадиях [Muraji, Nakasujii, 1990]. В том случае, когда клопов в течение всей жизни с момента отрождения личинок постоянно содержали в длиннодневных условиях, все самки приступали к откладке яиц в среднем через 3,2 дня после окрыления, и яйцекладка продолжалась в течение

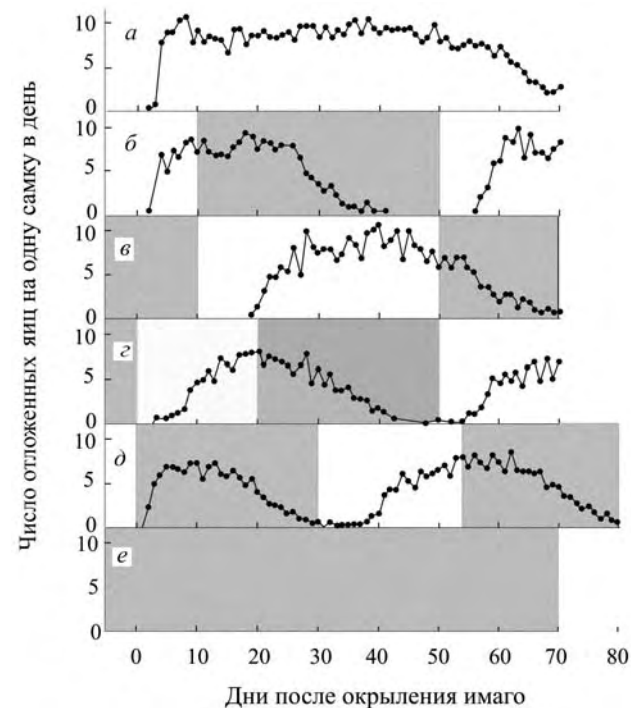


Рис. 5.6. Динамика яйцекладки у бескрылых самок *Microvelia douglasi* (Veliidae) в различных фотопериодических условиях. Температура +24°C (Япония) [по: Muraji, Nakasujii, 1990].

Светлые поля — период, в течение которого клопов содержали в длинном дне 16 ч света в сутки; темные — то же в коротком дне 8 ч.

70 дней (рис. 5.6, а). В условиях короткого дня самки не откладывали яиц в течение более чем 2-месячного периода наблюдений (рис. 5.6, е). При изменении фотопериодических условий с коротко- на длиннодневные в день окрыления имаго (рис. 5.6, з), превивозиционный период возрастал втрое по сравнению с вариантом, где клопов постоянно содержали в длиннодневных условиях, начиная с личиночной стадии (см. рис. 5.6, а). В противоположном варианте опыта при изменении условий с длинно- на короткодневные в день окрыления имаго (рис. 5.6, д) самки начинали откладывать яйца без заметной задержки, но через 25,5 дня яйцекладка прекращалась. В тех случаях, когда изменение режима производили

на имагинальной стадии, короткий день всегда подавлял откладку яиц, а длинный день стимулировал её независимо от возраста самок (рис. 5.6, б–д).

Полученные данные свидетельствуют о возможности многократно индуцировать и терминировать диапаузу на протяжении жизни одних и тех же особей путем переноса их из одних фотопериодических условий в альтернативные. В природной обстановке это свойство, вероятно, позволяет самкам, размножившимся осенью, прекратить яйцекладку, сформировать диапаузу и участвовать в размножении весной следующего года наравне с не размножившимися осенью самками.

Зимняя диапауза у самок *M. douglasi* продолжается, вероятно, всю зиму и завершается лишь к началу весны. Это дольше, чем у многих других исследованных видов полужесткокрылых [Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007]. В специальных экспериментах было показано, что самки, перенесённые из мест зимовки в лабораторные условия в январе–феврале, начинали откладку яиц под воздействием высокой температуры (+24°C) независимо от длины дня. Однако в короткодневных условиях 50–100% из них прекращали её уже через 30 дней [Muraji et al., 1989a]. Возобновление яйцекладки после возвращения самок в длиннодневные условия свидетельствует о сохранении чувствительности к фотопериоду, что, в свою очередь, свидетельствует либо о незавершенности процессов диапаузного развития, либо о принадлежности *M. douglasi* к группе видов, способных восстанавливать фотопериодическую чувствительность после её потери в течение зимовки. По терминологии, предложенной И. Ходеком [Hodek, 1971], это виды, проявляющие циклический (recurrent) фотопериодический ответ.

У *M. douglasi*, подобно многим другим водным полужесткокрылым, ярко выражен крыловой диморфизм. В природе встречаются как полнокрылые (*macropterous*), так и бескрылые (*apterous*) формы. Соотношение морф в природных популяциях зависит от сезона и степени стабильности водоёма и может изменяться в разные годы [Muraji et al., 1989b].

В лабораторных условиях показано, что основным фактором, определяющим увеличение доли полнокрылых особей, является плотность популяции на личиночной стадии, но температура, фотопериод и количество доступной пищи модифицируют реакцию на плотность популяции. Максимальное число полнокрылых особей отмечено в варианте опыта с максимальной скученностью личинок

(рис. 5.7), однако отчетливо проявилось влияние и других факторов. Так, доля полнокрылых клопов была обычно выше в длинном дне, чем в коротком. Такие условия характерны для начала лета, и именно в этот период в природных популяциях находили максимальное количество полнокрылых особей. Перед зимовкой в популяции доминируют бескрылые имаго.

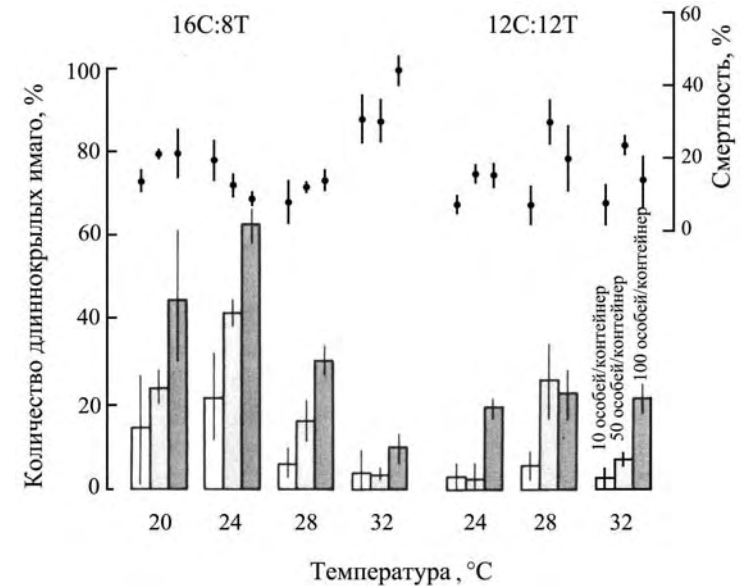


Рис. 5.7. Влияние плотности популяции на личиночной стадии, температуры и фотопериода на долю полнокрылых имаго (гистограммы) и смертность личинок (средние значения \pm SE) *Microvelia douglasi* (Veliidae) в Японии [по: Muraji et al., 1989b].

На западе Японии перезимовавшие на суше бескрылые имаго *M. douglasi* появляются в постоянных водоёмах рано весной (в апреле). Размножение происходит в течение всего летнего сезона. Зимующая популяция представлена исключительно бескрылой формой (что является редкостью для полужесткокрылых), поэтому осенние и весенние миграции у этого вида отсутствуют.

Во временных водоёмах взрослые клопы появляются позже, чем в постоянных водоёмах — это происходит не раньше начала лета. Например, на юге Японии взрослые клопы появляются только в

июле [Van, Kiritani, 1980]. Вероятно, временные водоёмы ежегодно колонизируются заново полнокрылыми иммигрантами из новых, недиапаузирующих поколений, прилетающими из постоянных местообитаний. Замечено, что чувствительность к переуплотнению сильнее выражена у обитателей временных водоёмов [Muraji et al., 1989b].

Связь диапаузы и крылового диморфизма у *M. douglasi* обеспечивает накопление зимующих имаго вблизи мест размножения (около постоянных водоёмов). Эта связь понижает риск того, что перезимовавшие клопы не смогут найти благоприятные места для репродукции, и обеспечивает раннюю колонизацию постоянных водоёмов. Мелкие и временные водоёмы наполняются водой только в июне–июле, когда на западе Японии наступает сезон дождей. С этого времени полнокрылые особи новых (летних) поколений получают большое преимущество, имея возможность колонизировать нестабильные водоёмы [Muraji et al., 1989b].

Microvelia horvathi Lundblad, так же, как *M. douglasi*, относится к числу наиболее обычных видов рода *Microvelia* и также заселяет разнообразные как временные, так и постоянные водоёмы. Имаго после зимовки появляются во 2-й половине апреля, личинки встречаются в течение всего лета до конца сентября. Экспериментально установлено, что репродуктивная зимняя диапауза индуцируется длиннодневной фотопериодической реакцией с порогом около 12 ч 30 мин при температуре +24°C (рис. 5.8) [Muraji et al., 1990]. В природных условиях самки формируют диапаузу в сентябре [Muraji et al., 1991].

Microvelia kyushuensis Esaki et Miyamoto заселяет постоянные водоёмы (озёра и пруды в долинах) и демонстрирует фенологическую схему, близкую к таковым двух предыдущих видов, но встречается реже, поскольку уступает им по многим репродуктивным показателям [Muraji, Nakasuji, 1988].

Параметры фотопериодической реакции, индуцирующей диапаузу у самок этого вида, исследованные при +24°C, резко отличались от таковых у *M. douglasi* и *M. horvathi* [Muraji et al., 1990]. Количество диапаузирующих особей не превышало 10% даже в самых короткодневных фотопериодах от 8 до 12 ч света в сутки, которые, предположительно, должны индуцировать зимнюю диапаузу (рис. 5.9). Полученные результаты несколько неожиданны, поскольку по наблюдениям в природных условиях динамика формирования диапаузы у *M. kyushuensis*, *M. douglasi* и *M. horvathi* не различается

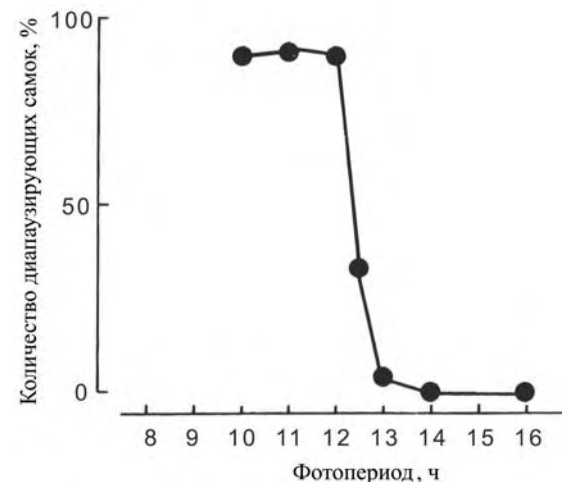


Рис. 5.8. Фотопериодическая реакция *Microvelia horvathi* (Veliidae) при температуре +24°C (Япония) [по: Muraji et al., 1990].

по срокам: репродуктивно активные самки не отмечаются в пробах у всех трёх видов уже в конце сентября (см. рис. 5.4 и 5.10) [Muraji et al., 1991]. В чем причина такого несоответствия лабораторных и полевых данных у одного из трёх близких видов пока не известно. Вероятно, вид обладает какими-то специфическими особенностями, обеспечивающими своевременное формирование диапаузы у *M. kyushuensis* в естественных условиях.

Особого внимания заслуживают данные, полученные при сравнительном изучении крылового диморфизма у этих близких видов [Muraji, Nakasuji, 1988]. Оказалось, что доля полнокрылых особей зависит от типа заселяемого водоёма: обитатели временных водоёмов более чувствительны к плотности популяции, чем обитатели более постоянных водоёмов. Временные водоёмы часто пересыхают, и заселяющие их клопы должны колонизировать новые местообитания. Так, *M. kyushuensis*, живущая в постоянных водоёмах, образует полнокрылую форму только при достижении популяцией очень высокой скученности, в то время как два других вида образуют полнокрылую форму и при более низкой плотности популяции (рис. 5.11).

Существуют значительные различия и по репродуктивным по-

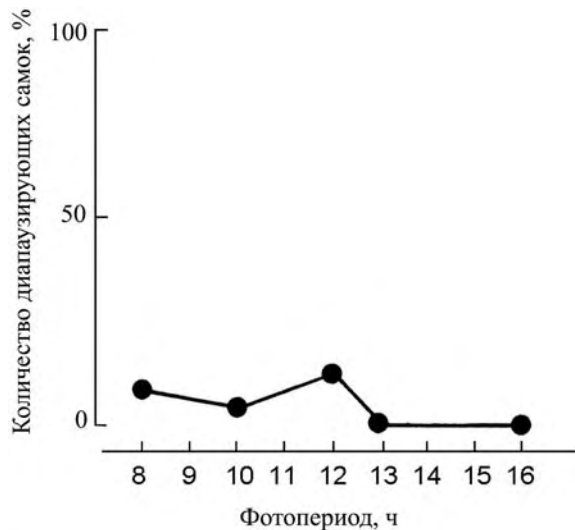


Рис. 5.9. Фотопериодическая реакция *Microvelia kyushuensis* (Veliidae) при температуре +24°C (Японии) [по: Muraji et al., 1990].

казателям между особями двух крыловых форм. Так, бескрылые самки всех трех видов в среднем откладывали больше яиц, чем полнокрылые самки, причём и в целом за жизнь, и в пересчёте на один день периода яйцекладки. Кроме того, бескрылые самки приступали к яйцекладке раньше полнокрылых [Muraji, Nakasuji, 1988].

Microvelia pulchella Westwood широко распространена от Ньюфаундленда до Южной Америки. Заселяет самые разнообразные водоёмы — пруды, озёра, реки, ручьи и т. д. В южном Иллинойсе (37° с. ш.; США) *M. pulchella* зимует на стадии яйца. Хотя в природе найти зимующие яйца не удалось, такая сезонная схема косвенно подтверждается тем, что весной первыми активными особями, появляющимися на поверхности водоёмов, были личинки [Taylor, McPherson, 1999]. Личинки разных возрастов встречаются с середины апреля до середины ноября, имаго — с начала мая до начала ноября. Точно определить число поколений затруднительно, но последовательные пики появления личинок и имаго говорят о том, что вид имеет 4–5 поколений в год. Череда поколений завершается осенью, в октябре–ноябре, появлением имаго, которые откладывают зимующие яйца. Имаго обычно бескрылые (*apterous*). Доля

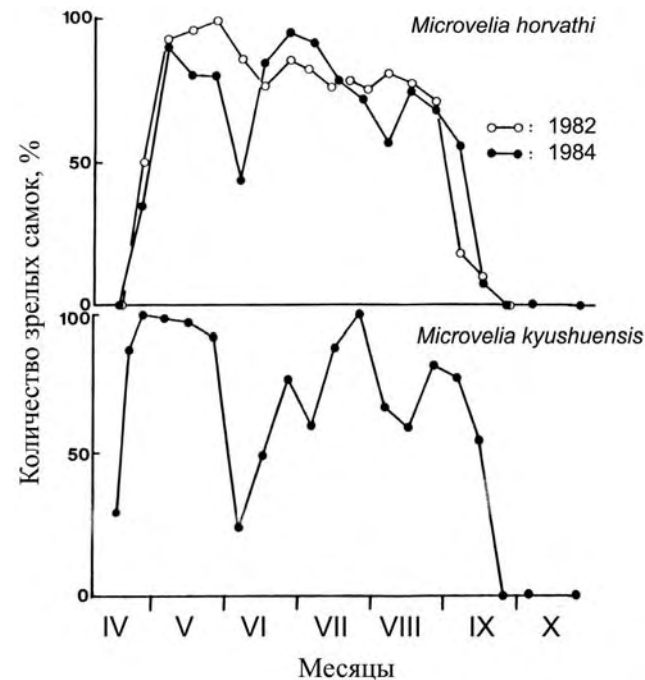


Рис. 5.10. Сезонное изменение доли самок со зрелыми яйцами у двух видов *Microvelia* (Veliidae) на юго-западе Японии [по: Muraji et al., 1991].

крылатых особей в популяции не превышает 0,1–0,3%. Экологический механизм регуляции сезонного цикла у *M. pulchella* не исследован. Разведение личинок в лаборатории показало, что в отличие от многих других клопов, *M. pulchella* имеет только 4 личиночных возраста. Длительность развития от яйца до имаго при +23,3°C и длине дня 14 ч света в сутки составила в среднем 34,1 дня [Taylor, McPherson, 1999].

Исследования, проведённые южнее — в районе Панамского канала (9° с. ш.; 80° з. д.; Панама) — показали, что только в период с апреля (сухой сезон) по август (влажный сезон) вид даёт 4 поколения [Frick, 1949]. Скорее всего, количество поколений в течение всего года значительно больше.

Указания некоторых авторов на изменчивость количества личиночных возрастов у этого вида (4 или 5), вероятно, является след-

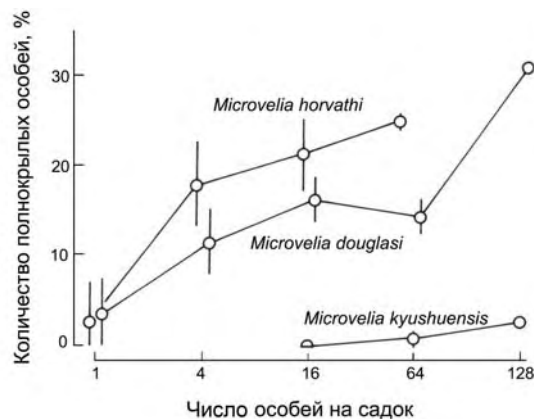


Рис. 5.11. Влияние плотности популяции на личиночной стадии на долю полнокрылых особей у трех видов *Microvelia* spp. (Veliidae) при +25°C и фотопериоде 16 ч света в сутки (средние значения ± SE) в Японии [по: Muraji, Nakasuji, 1988].

ствием либо ошибочного определения вида, либо изучения смешанных видов, поскольку *M. pulchella* (имеющая 4 личиночных возраста) и *M. hinei* (с 5-ю личиночными возрастами) в природе обычно обитают совместно.

***Microvelia hinei* Drake** встречается по всей Северной Америке в самых разнообразных водоёмах. Зимуют имаго в детрите, под опавшей листвой по берегам водоёмов. Перезимовавшие клопы активизируются в конце апреля. Личинки имеют 5 возрастов. В южном Иллинойсе (37° с. ш.; США) в течение вегетационного сезона развиваются, по крайней мере, два поколения. Диапаузирующие имаго появляются в конце сентября [Taylor, McPherson, 2003].

В лаборатории при +26,7°C и длине дня 14 ч света в сутки длительность развития от яйца до имаго составила в среднем 25,0 дней [Taylor, McPherson, 2003].

Новозеландский эндемик ***Microvelia macgregori* Kirkaldy** зимует в Дунедине (46° ю. ш.; 170,5° в. д.) среди прибрежной растительности на стадии имаго [Don, 1967]. Активные взрослые насекомые были отмечены на поверхности пруда, даже когда лёд всё ещё покрывал часть прибрежной зоны. Вид демонстрирует крыловой диморфизм. Личинки имеют 4 возраста.

Широко распространённый в Индо-Тихоокеанском регионе ***Microvelia diluta* Distant** проявляет, скорее, крыловой полимор-

физм, чем диморфизм: у него отмечены как бескрылые (*apterous*) особи, так и особи с крыльями трех групп длины (*micropterous*, *brachypterous* и *macropterous*). Личинки имеют 5 возрастов [Miyamoto, 1953].

* * *

В целом для велий характерна зимовка на стадии имаго по берегам водоёмов, в корневой зоне прибрежной растительности или под камнями, нередко с образованием колоний [Hungerford, 1919; Hilsenhoff, 1986; Dolling, 1991; Andersen, 1995b]. Некоторые виды (*Rhagovelia obesa*, *Microvelia pulchella*) зимуют на стадии яйца, вероятно, под водой в илу. Необычно пластичная стратегия зимовки *Velia caprai*, у которого в природных местообитаниях в течение зимы могут быть найдены как диапаузирующие и зрелые самки, так и личинки, — редкое исключение для полужесткокрылых умеренного климата. Многие велии имеют поливольтинный сезонный цикл, что свидетельствует о факультативном характере их диапаузы. Некоторые виды *Microvelia* и *Velia* умеренной зоны активны в периоды потеплений зимой, но впадают в оцепенение при похолоданиях [Polhemus, Chapman, 1979e]. Для семейства характерен крыловой диморфизм (а в отдельных случаях и полиморфизм), и в природе у многих видов доминирует бескрылая форма, хотя у других видов и полнокрылая форма может быть достаточно частой [Dolling, 1991]. Как показано на примере японских видов *Microvelia*, такой диморфизм может контролироваться комплексом внешних факторов. У некоторых велий отмечали аутотомию крыльев [Andersen, 1982]. Нетипичным для полужесткокрылых является и наличие только 4-х личиночных возрастов, известное для некоторых велий.

5.8. Семейство Gerridae — Водомерки

Большое семейство включает около 700 в основном тропических видов [Andersen, Weir, 2004]. В Палеарктике — около 100 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — 25 видов [Канюкова, 2006]. Водомерки заселяют самые разные пресные и солоноватые, искусственные и естественные, постоянные и временные, стоячие и проточные водоёмы. Размеры имаго варьируют от 1,6 до 36,0 мм, а длина ног *Gigantometra gigas* (China) достигает 120,0 мм [Andersen, 1995a; Канюкова, 2006]. Представители семейства больше чем любые другие полужесткокрылые приспособлены к жизни на поверх-

ности воды. К этому семейству относятся и единственные среди насекомых виды, обитающие исключительно на просторах морей и океанов. Некоторые виды освоили так называемую гигропетрическую зону — каменистые уступы, хорошо увлажнённые скатывающейся водой или покрытые водяной плёнкой (см. Гл. 1). Во многих водоёмах водомерки демонстрируют зональность: более мелкие виды держатся вдоль берега среди водной растительности, тогда как более крупные виды предпочитают открытые участки в центральной части водоёма [Andersen, 1982]. Водомерки быстро скользят по воде, опираясь на поверхностную плёнку средними и задними ногами и используя передние для захвата добычи — плавающих по поверхности водоёмов или падающих в воду насекомых.

В семействе широко представлен крыловой полиморфизм. Полнокрылые особи хорошо летают, быстро заселяя временные водоёмы. Однако, исключительно морские виды всегда бескрылы [Andersen, Polhemus, 1976]. У некоторых видов отмечали аутогамию (обламывание) крыльев, которая, вероятно, происходит после расселения или миграции. Считается, что за этим может следовать гистолиз крыловой мускулатуры, позволяющий перенаправить высвободившиеся метаболические ресурсы на репродукцию [Andersen, 1982].

Первые сведения о факторах, регулирующих два самостоятельных явления — имагинальную диапаузу и крыловой полиморфизм у водомерок, связаны с экспериментальными исследованиями известного финского энтомолога К. Вепсалайна [Vepsäläinen, 1971, 1974a, 1978]. Работая с несколькими европейскими видами геррид, он показал, что в детерминации длины крыльев и диапаузы принимают участие как внешние: длина дня, температура, плотность популяции (скученность личинок), степень увлажнённости местобитания, так и наследственные факторы.

На сезонное развитие вида сильное влияние может оказывать окружающий водоём ландшафт. Так, в пределах одной местности в Баварии (~ 49° с. ш.) популяции водомерки *Gerris lacustris* (L.) бивольтинны в открытых прудах, окружённых полями, но моновольтинны в затемнённых лесных прудах. Более низкая температура в лесу сдвигает развитие водомерки на более поздние сроки, когда длина дня определяет наступление диапаузы [Pfenning, Poethke, 2006].

Как будет видно ниже, сезонные схемы различаются даже у родственных северных видов (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Стратегии сезонного развития некоторых европейских видов водомерок родов *Aquarius* и *Gerris* (Gerridae) [по: Vepsäläinen, 1978]

Стратегия	Биотоп	Сезонный цикл	Экологические особенности	Примеры и примечание
I. Короткокрылый (бескрылый) мономорфизм	Стабильный; изолированный	Моновольтинный	Узкая экологическая ниша	<i>A. najas</i> в Финляндии ^a
II. Генетически обусловленный диморфизм	Стабильный; в разной степени изолированный	Моновольтинный	Сравнительно узкая экологическая ниша; успешно конкурирующий вид	<i>G. lateralis</i> в Финляндии; в популяции постоянно присутствуют обе морфы
III. Экологически регулируемый диморфизм	Нестабильный; существуют экологические сигналы, предсказывающие состояние биотопа; неизолированный	Моновольтинный или бивольтинный	Широкая экологическая ниша; слабый конкурент; <i>r</i> -стратег; мигрирующий вид	<i>G. odontogaster</i> ; в бивольтинной популяции сезонная смена морф
II + III. Смешанная стратегия	Гетерогенный во времени и пространстве	Бивольтинный	Широкая экологическая ниша; вид-генералист	<i>G. lacustris</i> в центральной Европе; в популяции постоянно присутствуют обе морфы, их соотношение варьирует
IV. Длиннокрылый мономорфизм	Непредсказуемый во времени	Поливольтинный	Узкая экологическая ниша; репродукция чередуется с расселением, понижая риск гибели потомства при пересыхании водоёмов	<i>G. thoracicus</i> в центральной Европе ^b

^a в Центральной Европе (Польше) *G. najas* диморфный;

^b в Финляндии *G. thoracicus* диморфный (экологически регулируемый диморфизм).

Диапаузирующие особи часто окрашены темнее, чем репродуктивно-активные [Vepsäläinen, 1978; Andersen, 1982], и имеют гранулированные выделения на хитиновом покрове (diapause coat), роль которых не вполне ясна, но, вероятно, связана с защитными функциями во время зимовки [Hauser, 1985].

Важное место в сезонных циклах водомерок занимают перелёты и миграции. По крайней мере, у некоторых видов самки способны летать даже с большим количеством зрелых яиц [Spence, 2000]. Это говорит о том, что размножение и миграции не взаимно исключаются у представителей этого семейства. Дж. Спенс [Spence, 2000] выделяет 4 категории перелётов:

- перелёты к местам зимовки имаго на суше и обратно (связанные с диапаузой);
- перелёты репродуктивно-активных имаго перезимовавшего поколения (между прудами);
- перелёты репродуктивно-активных имаго летнего поколения между прудами (колонизация временных водоёмов);
- осенние перелёты неразмножающихся особей между прудами в поисках акваторий, благоприятных для преддиапаузного питания.

Gerris odontogaster (Zetterstedt) — широко распространённый палеарктический вид. Заселяет все реки, пресные озёра и временные водоёмы. Первым из водомерок этот вид появляется и на больших лужах, образовавшихся после дождя.

У *G. odontogaster* полнокрылость имаго достаточно строго скоррелирована с диапаузой. Короткокрылые (*micropteros*) репродуктивные имаго у этого вида появляются только, если личинки IV возраста росли при удлинняющемся фотопериоде, превосходящем 18 ч света в сутки. Кроме того, необходимо, чтобы и на более ранних личиночных стадиях световой день удлиннялся (а не укорачивался или оставался постоянным; рис. 5.12). Изменение длины дня в течение только V возраста не влияет на формирование крыловых форм. Если фотопериод не удлинняется (остаётся постоянным, будь то короче или длиннее 18 ч) или длина дня не достигает 18 ч к началу IV возраста, имаго появляются полнокрылыми (*macropteros*) и диапаузирующими [Vepsäläinen, 1971, 1974a, 1978].

На севере Европы (например, в Финляндии) водомерки этого вида завершают только одно поколение, к которому в тёплые годы может добавляться частичное 2-е поколение. В средней и центральной Европе обычно дают 2 поколения [Vepsäläinen, 1974b]. Как пра-

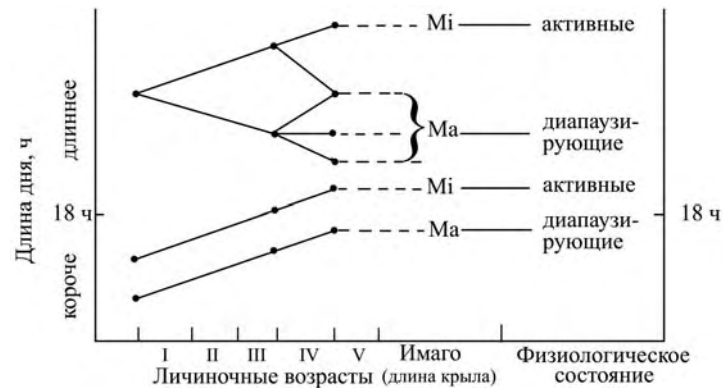


Рис. 5.12. Схема детерминации крыловых форм и индукции диапаузы у *Gerris odontogaster* (Gerridae) в Финляндии [по: Vepsäläinen, 1971, 1974a].

Mi — короткокрылые, Ma — длиннокрылые формы. Сплошные линии показывают изменение длины дня в период личиночного развития. Физиологическое состояние определяли у самок.

вило, зимуют длиннокрылые особи, потомство которых диморфно: в первую половину лета (до середины июля) большинство окрылившихся особей короткокрылые, во вторую половину лета преобладают длиннокрылые клопы (рис. 5.13). Они перелетают к местам зимовок на суше, где и диапаузируют [Vepsäläinen, 1971].

Специальные обследования в течение зимы вокруг пруда на одном из небольших островов Финского залива (59, 8° с. ш.; 23, 2° в. д.) показали, что длиннокрылые имаго *G. odontogaster* зимуют поодиночке в подстилке в непосредственной близости от пруда. Их находили на расстоянии до 10 м от водоёма, а максимум плотности зимующей популяции отмечали на удалении в 1 м от линии воды [Nummelin, Vepsäläinen, 1982].

Сходный сезонный цикл наблюдается и у популяций *G. odontogaster*, обитающих на юге Западной Сибири [Канюкова, 1973б]. Перезимовавшие имаго спариваются и начинают откладывать яйца весной. В первых числах июня появляются личинки I, а к середине июня — II возраста. Спаривание, откладка яиц и отрождение личинок происходит в течение всего лета, поэтому последующую смену возрастов проследить трудно. Появление взрослых насекомых 1-го поколения, отличающихся короткокрылостью многих особей, было отмечено в середине июля. Зимуют особи 2-го (полнокрылого) по-

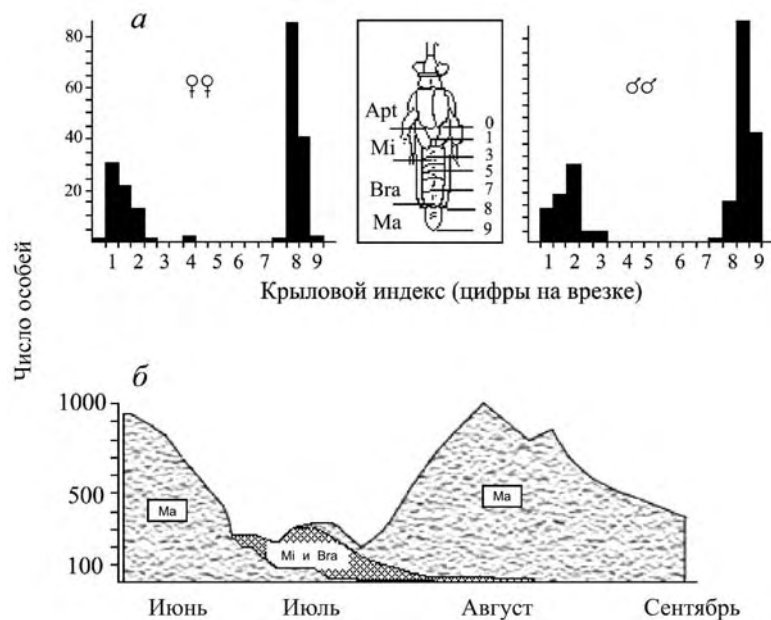


Рис. 5.13. Крыловой диморфизм у *Gerris odontogaster* (Gerridae) на юге Финляндии [по: Vepsäläinen, 1971].

a — распределение особей по длине крыльев (данные по совокупности трёх популяций, 28.07–12.08 1967 г.); на врезке — схема принятых градаций крылового индекса: Apt — бескрылые (*apterous*), Mi — короткокрылые (*micropteros*), Bra — короткокрылые (*brachypteros*), Ma — полнокрылые (*macropteros*); *b* — динамика соотношения длиннокрылых (Ma) и короткокрылых (Bra и Mi) особей в течение сезона.

коления, которые обычно появляются в начале сентября. В течение сентября в ясные дни часто наблюдали перелёты водомерок на зимовку, и к концу месяца численность их на поверхности водоёмов значительно уменьшается. В конце сентября имаго были обнаружены в 1 км от водоёма — в лесной подстилке березового колка, где они, очевидно, и зимуют [Канюкова, 1973б].

По наблюдениям в горах в западной части Австрии (Тироль, ~ 47,5° с. ш.), у *G. odontogaster* изменения в вольтинизме связаны и с высотой местообитания. Популяции, обитающие в водоёмах на небольшой высоте над уровнем моря, обычно, так же, как и на равнине, бивольтинны и диморфны (с короткокрылой летней генерацией и полнокрылой зимней), а на высоте 1300 м — моновольтинны и мономорфны (полнокрылы) [Nieser, 1981].

Однако эта четкая схема взаимосвязи крыловых форм и диапаузы не всегда проявляется у других видов рода *Gerris*. Так, по наблюдениям в Дании, в отличие от *G. odontogaster*, диапаузирующие особи которого почти всегда полнокрылые, у *Gerris lacustris* (L.) зимующая популяция диморфна: 20–50% особей бывают короткокрылыми в результате появления короткокрылых имаго снова в конце лета (рис. 5.14). Примечателен тот факт, что короткокрылые размножающиеся светлоокрашенные самки обоих видов появляются в сезоне почти одновременно (в июне–июле). Количественные соотношения короткокрылых и полнокрылых особей различаются в разных популяциях [Andersen, 1973].

Gerris argenticollis Parshley — североамериканский вид, распространённый в США от Новой Англии до Флориды. В отличие от большинства водомерок этого континента, имеющих бивольтинный цикл [Hilsenhoff, 1986], *G. argenticollis* даже на юге ареала завершает только одно поколение. Исследования популяции из южного Иллинойса (~ 37° с. ш.) показали, что у этого вида зимуют имаго [Korch, McPherson, 1987]. Весной, уже в начале марта, имаго *G. argenticollis* первыми среди водомерок рода появляются на водной глади. Температура воды в это время поднимается до +12... +13°С. С середины апреля до середины мая встречаются личинки I и II возрастов, а с начала мая появляются личинки даже V возраста. Первые молодые имаго отмечаются в сезоне очень рано: с конца мая или начала июня, а последние — в середине июня. После этого особи *G. argenticollis* не встречаются на поверхности водоёмов — они все улетают на зимовку. Продолжительность развития личинок в лабораторных условиях (при температуре +21°С и длине дня 10 ч света в сутки) составила 58,3 дня [Korch, McPherson, 1987].

Gerris buenoi Kirkaldy, *Gerris comatus* Drake et Hottes и *Gerris pingreensis* Drake et Hottes экспериментально исследованы в Альберте (~ 54° с. ш.; Канада). Все они потенциально бивольтинны и зимуют на стадии имаго [Spence, 1989]. Но модель, предложенная для объяснения сезонного развития европейских видов этого рода [Vepsäläinen, 1971], оправдывается лишь в отношении *G. buenoi*. Все самки этого вида, достигшие стадии имаго или личинок V возраста, а также более половины самок, достигших IV или III возраста до летнего солнцестояния (20 или 21 июня; дата меняется в зависимости от года), начинают размножаться в текущем сезоне. Имаго, окрылившись из личинок, не достигших III возраста к моменту солнцестояния, уходят осенью в диапаузу и

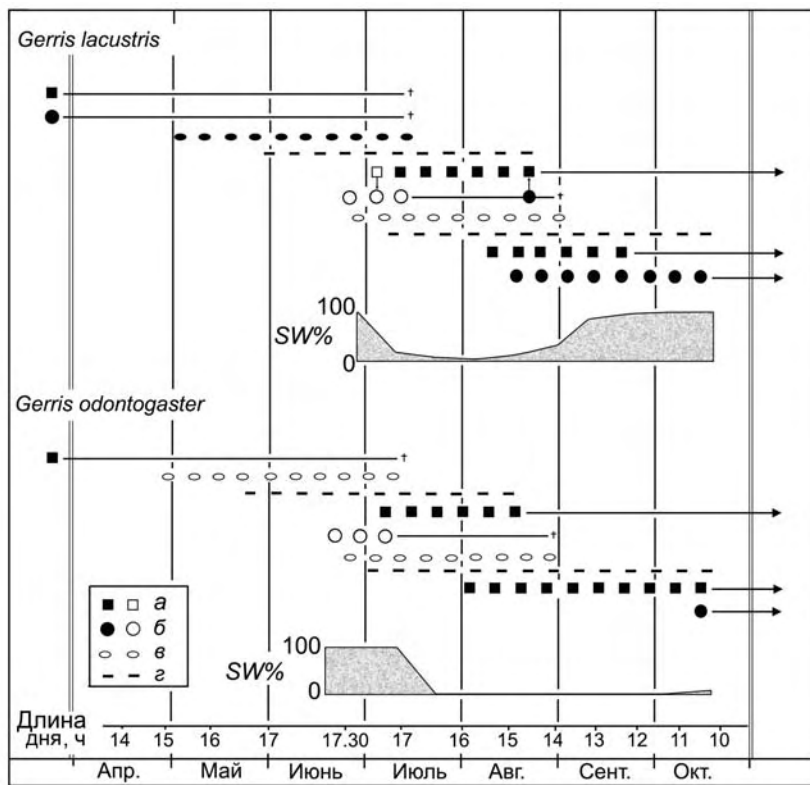


Рис. 5.14. Фенология бивольтинных популяций *Gerris lacustris* и *Gerris odontotarsus* (Gerridae) в Дании [по: Andersen, 1973].

a — период отрождения полнокрылых особей; *б* — то же для короткокрылых особей; *в* — период яйцекладки; *г* — развитие личинок. Темные символы — темноокрашенные самки, светлые — светлоокрашенные (со слабой пигментацией покровов). Сплошные линии со знаком † на конце — период жизни имаго и их гибель; то же со стрелкой на конце — уход имаго на зимовку. *SW%* — доля короткокрылых среди открывающихся особей.

размножаются только весной следующего года (рис. 5.15, б). Все клопы, которые достигают имагинальной стадии при возрастающей длине дня, становятся бескрылыми. При более поздних сроках развития личинок доля полнокрылых особей возрастает, и чем младше личинки в период солнцестояния, тем больше полнокрылых имаго выходит из них (рис. 5.15, а).

У *G. buenoi* полнокрылость не всегда связана с диапаузой. От-

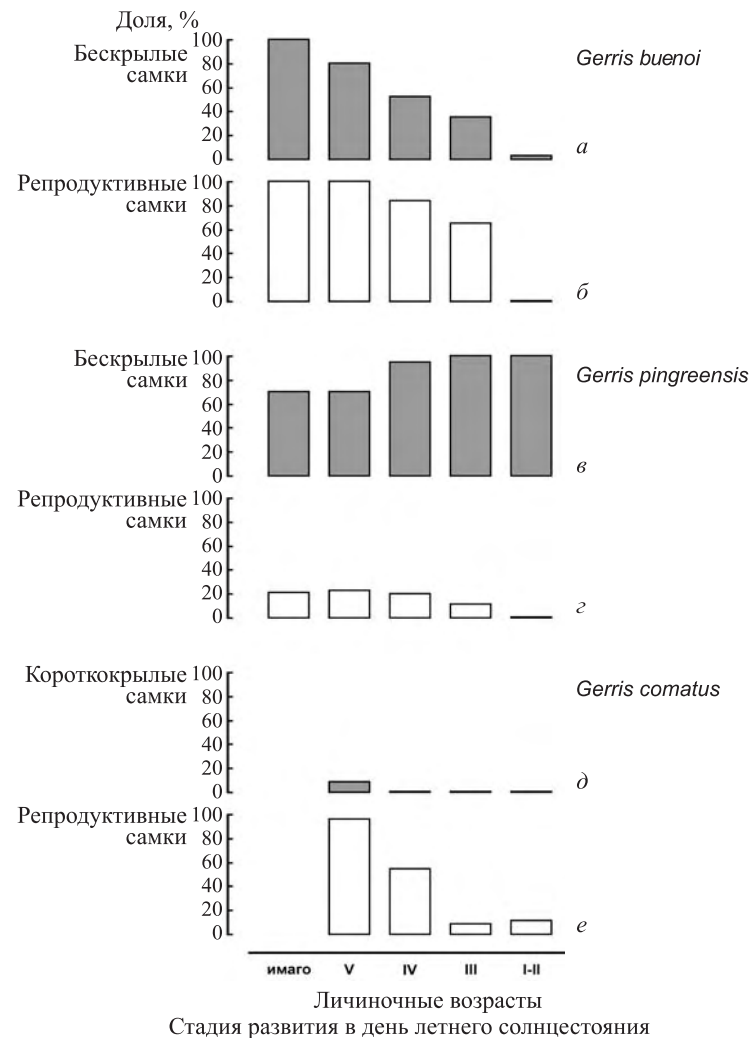


Рис. 5.15. Крыловые формы и доля репродуктивных самок у трёх видов рода *Gerris* (Gerridae) в зависимости от стадии развития в период летнего солнцестояния в Альберте, Канада [по: Spence, 1989].

a, в, д — доля бескрылых (у *Gerris buenoi* и *Gerris pingreensis*) или короткокрылых (у *Gerris comatus*) самок; *б, г, е* — доля репродуктивных самок. *n* 14–106.

мечались случаи размножения и полнокрылых самок в год их отрождения. В то же время среди зимующих клопов иногда встречаются бескрылые особи, хотя их доля ничтожно мала — менее 0,1% от общего количества диапаузирующих клопов. Изменяющаяся длина дня не имеет существенного значения для детерминации физиологического состояния имаго [Spence, 1989].

У двух других видов значительная часть особей впадает в диапаузу независимо от внешних условий. Около 20% самок *G. pingreensis*, достигших к моменту солнцестояния IV возраста, и около 10%, достигших к этому моменту III возраста, начинают размножаться в год окрыления (рис. 5.15, в–г). Большая часть популяции представлена бескрылыми особями независимо от сроков развития личинок. Только среди самых ранних имаго появляются полнокрылые особи, далее в сезоне встречаются исключительно бескрылые особи [Spence, 1989].

У *G. comatus* проявляется такая же закономерность, как у *G. pingreensis*: чем моложе личинки в момент солнцестояния, тем меньше самок размножается в текущем году, но, в отличие от предыдущего вида, подавляющее большинство особей полнокрылые. Только 3 самки из 38, достигших V возраста к моменту солнцестояния, оказались короткокрылыми; они были активными и участвовали в размножении (рис. 5.15, д–е).

Aquarius najas (De Geer) — широко распространённый по всей Европе вид, известный также из Северной Африки [Andersen, 1995a]. Предпочитает затенённые водоёмы с быстрым течением. Зимуют взрослые клопы под камнями и опавшей листвой вблизи водоёмов. В Дании их размножение начинается уже в апреле, однако самки со зрелыми яйцами встречаются до июля [Damgaard, Andersen, 1996]. Самки откладывают яйца на камни, затонувшие брёвна или другие подводные предметы. Личинки отрождаются в середине июня, и с этого времени личинки разных возрастов встречаются вплоть до сентября. Взрослые клопы окрыляются в конце августа.

В северной и центральной Европе развивается, вероятно, одно поколение, однако на юге Ирландии в конце лета иногда встречаются личинки I возраста [Murray, Giller, 1990], что позволяет предположить возможность развития частичного 2-го поколения в этом регионе. В Испании (~ 40° с. ш.) этот вид даёт до 4-х поколений за сезон [Lopez et al., 1998].

Особи *A. najas* обычно бескрылы, а полнокрылые чрезвычайно

редки. Например, на юге Ирландии они составляют менее 0,5% от общего количества особей в популяциях [Murray, Giller, 1990]. Однако на юге Франции и в Португалии, где развивается более одного поколения за сезон, полнокрылые имаго встречаются значительно чаще [Nieser, 1983].

Aquarius paludum (F.) — широко распространённый палеарктический вид. В Европе встречается повсюду, но довольно редок. Ареал простирается далеко на восток — через Сибирь до Китая и Японии. Северная граница распространения вида проходит в Европе по югу Скандинавии, в Азии — по югу Сибири [Damgaard, Andersen, 1996]. Заселяет разнообразные постоянные и временные водоёмы.

По наблюдениям в Дании, размножение начинается весной, но ещё в июле встречаются самки со зрелыми яйцами. Яйца откладываются на разные предметы под водой. Период яйцекладки перезимовавших самок довольно продолжительный, поэтому личинки встречаются и поздней осенью. За год развивается одно полное и частичное 2-е поколение [Damgaard, Andersen, 1996].

Популяции *A. paludum* диморфны. Наряду с полнокрылыми встречаются и короткокрылые особи. Особенно много их в августе — до 80%. Короткокрылые особи попадают с июня по сентябрь, но отсутствуют в апреле–мае. Зимой популяция состоит только из полнокрылых особей, а летом включает хотя бы немного и короткокрылых особей [Damgaard, Andersen, 1996].

На юге Финляндии [Vepsäläinen, 1974b] и на юге Британских о-вов [Southwood, Leston, 1959] также отмечается частичное 2-е поколение.

На западе Австрии (~ 48° с. ш.; Тироль) *A. paludum* обычно заселяет водоёмы, расположенные на небольшой высоте, и имеет также бивольтинный сезонный цикл [Nieser, 1981]. Полнокрылые особи встречаются с середины лета до весны. К началу зимовки у имаго хорошо развита крыловая мускулатура непрямого действия, и они, не приступая к размножению, впадают в диапаузу. Весной у перезимовавших полнокрылых имаго происходит редукция (гистоллиз) крыловой мускулатуры, и у самок начинается формирование яиц. Летнее поколение очень немногочисленно и представлено короткокрылыми размножающимися особями.

На юге ареала число ежегодных поколений возрастает. Например, в Японии, на границе теплой умеренной и субтропической зон, где фенология *A. paludum* исследована очень подробно [Haga-

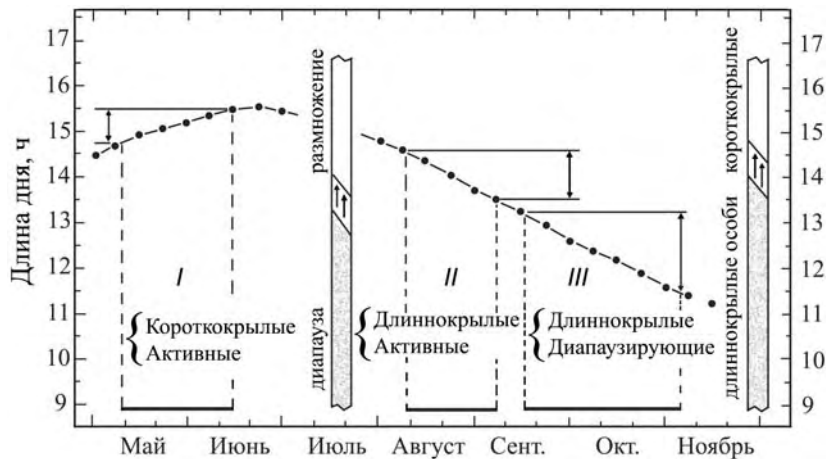


Рис. 5.16. Схема жизненного цикла *Aquarius paludum* (Gerridae) в Японии [по: Harada, Numata, 1993].

Горизонтальные отрезки внизу — сроки развития клопов трех последовательных поколений (I–III). Кривая — длина дня с гражданскими сумерками [по: Beck, 1980]. Вертикальные столбцы показывают критические фотопериоды для индукции диапаузы (в центре) и индукции крыловых форм (справа); стрелки на них показывают насколько критический фотопериод может сдвигаться, если личинки растут при сокращающейся длине дня (подробнее — см. в тексте).

da, 2003b], завершается три поколения (рис. 5.16), при этом в 1-м из них преобладают короткокрылые особи (до 60%), а во 2-м и 3-м свыше 90% особей длиннокрылые [Harada, Numata, 1993].

В лабораторных условиях была исследована роль постоянной и сокращающейся длины дня в детерминации физиологического состояния и крыловой формы. При постоянной длине дня значение порога фотопериодической реакции, индуцирующей диапаузу, оказалось на 45 мин меньше, чем порога, определяющего появление длиннокрылых особей (рис. 5.17). Сокращающаяся длина дня усиливала тенденцию и к диапаузе, и к доминированию длиннокрылой морфы (рис. 5.18), хотя эффект её проявился лишь вблизи пороговой зоны. Каково экологическое значение обнаруженного феномена?

Личинки *A. paludum* 1-го поколения развиваются с мая по начало июня, когда природная длина дня больше критической и для индукции диапаузы, и для появления длиннокрылых имаго, поэтому большинство отрождающихся клопов короткокрылые и детер-

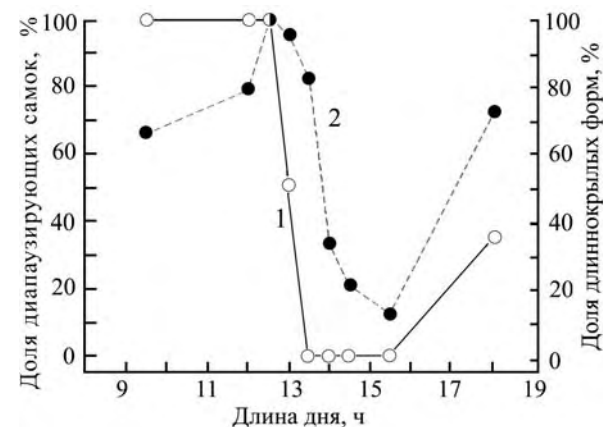


Рис. 5.17. Фотопериодические реакции индукции диапаузы (1) и детерминации крыловых форм (2) у *Aquarius paludum* (Gerridae) при температуре +20°C в Японии [по: Harada, Numata, 1993].

минированы на размножение. Личинки 3-го поколения развиваются в сентябре и октябре, когда природная длина дня короче, чем фотопериодические пороги, регулирующие обсуждаемые явления, и происходит её сокращение, поэтому окрыляющиеся имаго длиннокрылые и диапаузируют.

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

Таким образом, в природе 1-е поколение *A. paludum* представлено короткокрылыми размножающимися имаго, 2-е — длиннокры-

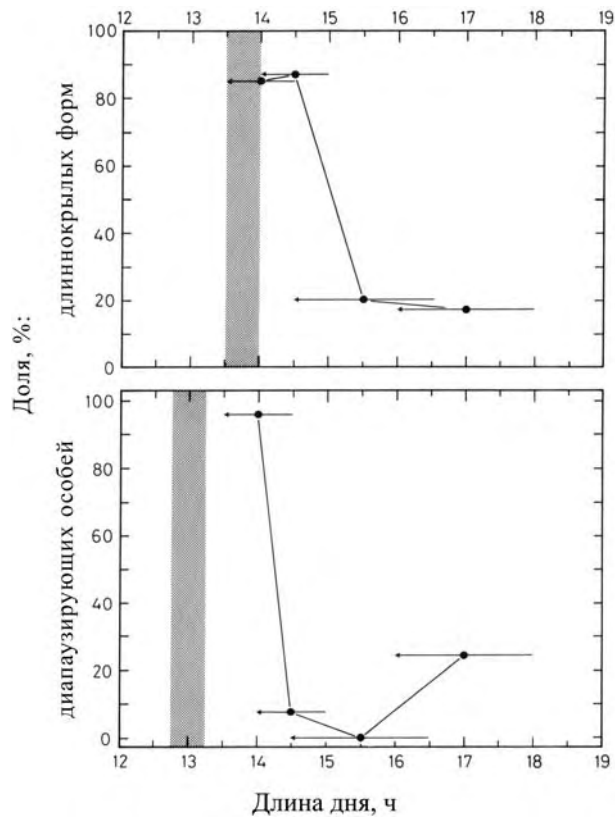


Рис. 5.18. Влияние сокращающейся длины дня на индукцию диапаузы и детерминацию крыловых форм у *Aquarius paludum* (Gerridae) при температуре +20°C в Японии [по: Harada, Numata, 1993].

Заштрихованная зона — критическая длина дня в постоянных фотопериодах; стрелки показывают зону изменения длины дня в течение эксперимента.

лыми размножающимися клопами и, наконец, в 3-м поколении появляются длиннокрылые диапаузирующие имаго (см. рис. 5.16). Появление длиннокрылых размножающихся особей во 2-м поколении имеет большое значение, так как позволяет водомеркам осваивать новые водоёмы уже в текущем сезоне, до зимовки, и создает возможность образования новых популяций.

В целом сложная фенологическая стратегия вида определяется различием фотопериодических порогов, индуцирующих два самостоятельных феномена — диапаузу и детерминацию крыловых

форм. Зимующий запас образуется за счет 3-го поколения и части особей 2-го поколения, формирующих диапаузу в октябре.

Зимующие клопы *A. paludum*, особенно северных популяций, обладают значительной холодостойкостью. Так, температура переохлаждения клопов из Саппоро (43° с. ш.; Япония) сразу после окрыления составляет –18°C, а из Чешских Будеёвиц (49° с. ш.; Чехия) –15°C. На 35–40-й день устойчивость к холоду понижалась, и температура переохлаждения составляла –11,9°C и –13,5°C, соответственно [Harada, 2003a].

На юге Японии, где живут несколько видов водомерок, разным видам присущи разные сезонные схемы — от моновольтинизма с облигатной 10-месячной диапаузой (как у *Gerris gracilicornis* Horváth) до тривольтинизма с регулируемой фотопериодом 3-месячной диапаузой (как у *Gerris nepalensis* Distant). Виды различаются и по длине крыльев: если *Gerris latiabdominis* Miyamoto всегда длиннокрылая, то у *A. paludum* две крыловые формы чередуются в сезоне, а у *G. nepalensis* они обе присутствуют постоянно [Harada, 2003b].

Таким образом, имеющиеся в настоящее время материалы свидетельствуют о существенных различиях в процессах, управляющих детерминацией физиологического состояния и определяющих формирование крыловых форм у разных видов даже в пределах одного рода или близких родов.

Limnoporus rufoscutellatus (Latreille) широко распространён в Палеарктике [Southwood, Leston, 1959]. Есть сведения о нахождении этого вида и на северо-западе Северной Америки [Andersen, Spence, 1992]. Зимуют имаго. В центральной и северной Европе взрослые клопы встречаются обычно в течение всего сезона, с конца марта до конца сентября. Размножение перезимовавших клопов начинается с конца мая. Яйца откладывают на листья различных плавающих растений. От Финляндии до Австрии завершают лишь одно поколение в году [Vepsäläinen, 1974b; Damgaard, Andersen, 1996], но осенью встречаются отдельные самки, откладывающие яйца. Имаго *L. rufoscutellatus* всегда полнокрылые. Благодаря этому в период размножения водомерки способны к перелётам, однако самки часто утрачивают способность к полёту из-за редукции крыловой мускулатуры [Kaitala, Huldén, 1990].

На юге Западной Сибири (~ 54° с. ш.) *L. rufoscutellatus* даёт одно поколение [Канюкова, 1973б]. Взрослые особи появляются на поверхности водоёмов в начале июня. Опыты с мечением показав-

ли, что водомерки мигрируют из водоёмов ночью стайками по 5–17 особей. Миграции довольно часты. Заселив новый водоём, водомерки спариваются, и самки откладывают яйца в стебли плавающих водных растений. Личинки развиваются в течение июня–июля, а в начале августа появляются первые имаго, которые вскоре покидают водоёмы, перелетая к местам зимовки.

Сезонный цикл североамериканской водомерки *Limnoporus canaliculatus* (Say) в целом похож на таковой исследованных европейских водомерок [Zera, Tiebel, 1991]. На востоке США (~ 42° с. ш.; Коннектикут) *L. canaliculatus* даёт два поколения и зимует исключительно на стадии диапаузирующего имаго. Вероятнее всего, индукция диапаузы регулируется длиннодневной фотопериодической реакцией. Популяции вида состоят в основном из полнокрылых и бескрылых имаго, промежуточные (короткокрылые) формы встречаются крайне редко. Летние размножающиеся клопы — бескрылые, а осенние диапаузирующие — в подавляющем большинстве полнокрылые.

Основной фактор, регулирующий крыловой полиморфизм, — длина дня; генетические факторы имеют второстепенное значение. Примечательно, что появление полнокрылой морфы осеннего поколения определяется условиями, действовавшими на яйца и личинок только двух младших возрастов. В условиях эксперимента при однократном изменении фотопериода на альтернативный при вылуплении личинок доля полнокрылых имаго возрастала (табл. 5.2). Изменение фотопериода на более поздних стадиях (после II личиночного возраста) не оказывало заметного влияния на частоту встречаемости длиннокрылой морфы. В этом заключается основное отличие экологической регуляции полиморфизма у североамериканского *L. canaliculatus* от такового европейской водомерки *G. odontogaster*, требующей для появления короткокрылых имаго увеличения длины дня в течение четырёх личиночных возрастов.

В тропиках, где сезонность климата выражена слабее, чем в умеренных широтах, водомерки изучены недостаточно, но известно, что некоторые виды репродуктивно активны в течение всего года. Так, *Metrocoris tenuicornis* Esaki в Сингапуре (~ 1,5° с. ш.; ~ 104° в. д.) не имеет ярко выраженного сезона размножения; и личинок, и имаго можно наблюдать в природе круглогодично. Несмотря на тёплый климат, развитие полной генерации занимает около 60 дней. Предполагается, что вид за год может давать 5–6 поколений [Cheng, 1966].

Таблица 5.2. Частота встречаемости длиннокрылой формы у *Limnoporus canaliculatus* (Gerridae) из Коннектикута, США, в постоянных фотопериодах и при альтернативном их изменении при +22°С [по: Zera, Tiebel, 1991]

Вариант	Фотопериод на стадии		Частота встречаемости	Число особей
	яйца	личинки		
1	16C:8T		0,24	62
2	16C:8T	12C:12T	0,83	67
3	12C:12T	16C:8T	0,31	66
4	12C:12T		0,60	119

У некоторых тропических видов сезонный покой всё же есть, но приурочен он к засушливому сезону [Spence, Andersen, 1994]. Например, у обитающей в болотах тропических мангровых лесов на Барбадосе (13° с. ш.; Центральная Америка) диморфной водомерки *Limnogonus franciscanus* Stål доля размножающихся самок имела пик во время сезона дождей и в течение года никогда не снижалась до 0% [Nummelin, 1997]. Доля крылатых особей обоих полов в популяции варьировала в течение года от 0 до 16%, демонстрируя пик с конца дождливого до начала засушливого сезона (рис. 5.19).

Как показывают рассмотренные выше примеры, для водомерок характерна зимовка на стадии имаго. Однако есть и отклонения от этой сезонной модели. Например, наблюдения в природе и лабораторные эксперименты позволили предположить, что заселяющая горные ручьи в Японии (35° с. ш.) водомерка *Metrocoris histrio* White зимует на стадии яйца [Ban et al., 1988]. В природных условиях этот вид отсутствовал на поверхности воды до конца апреля или начала мая, когда появлялись сразу личинки I возраста. В течение года было отмечено 2 поколения (рис. 5.20). Спаривание в природе удалось зарегистрировать только один раз — в декабре. Собранные в природе в июле–августе и перенесённые в лабораторные условия водомерки откладывали яйца, из которых в короткие сроки отрождались личинки. Однако когда клопов собирали и переносили в лабораторию в ноябре, из отложенных под воду яиц личинки не отрождались более двух месяцев, что даёт основание предположить наличие эмбриональной диапаузы и объясняет отсутствие имаго весной.

Экспериментальное исследование популяций из Кочи (33° с. ш.) показало, что из яиц, отложенных самками в длинном дне при температуре +20°С, отродились личинки в среднем через 18–23 дня. У 87,1% яиц, отложенных в коротком дне, сформировалась диапауза, которая продолжалась в среднем 78–88 дней. Из остальных

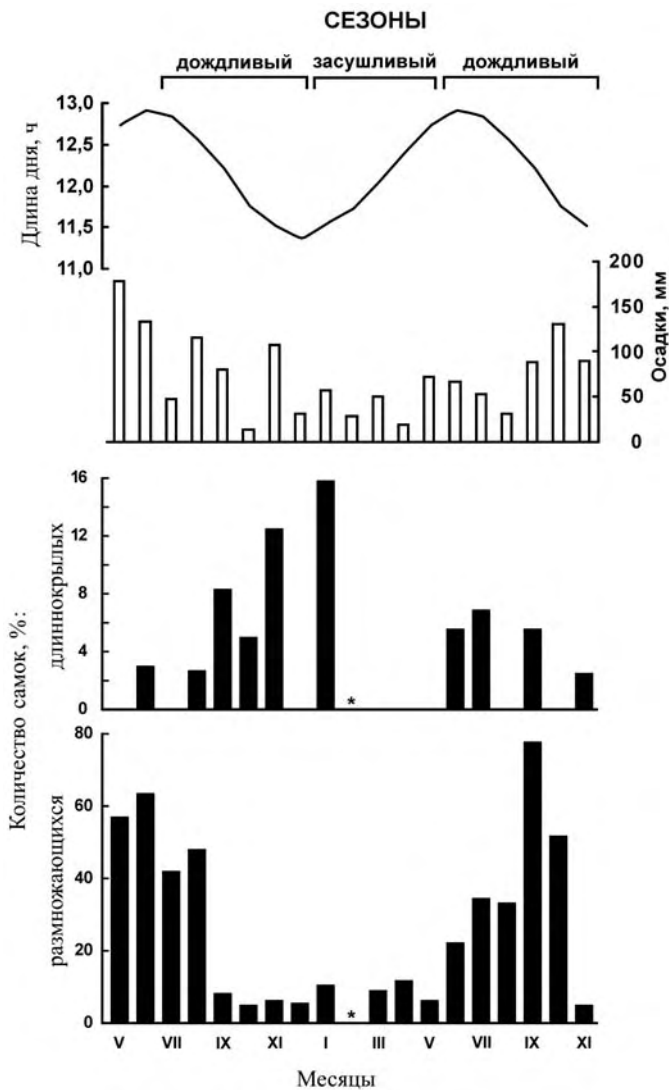


Рис. 5.19. Изменение доли длиннокрылых и размножающихся самок в течение года в популяции водомерки *Limnogonus franciscanus* (Gerridae) на Барбадосе [по: Nummelin, 1997].

В феврале (отмечен звездочкой) обследование не проводили.

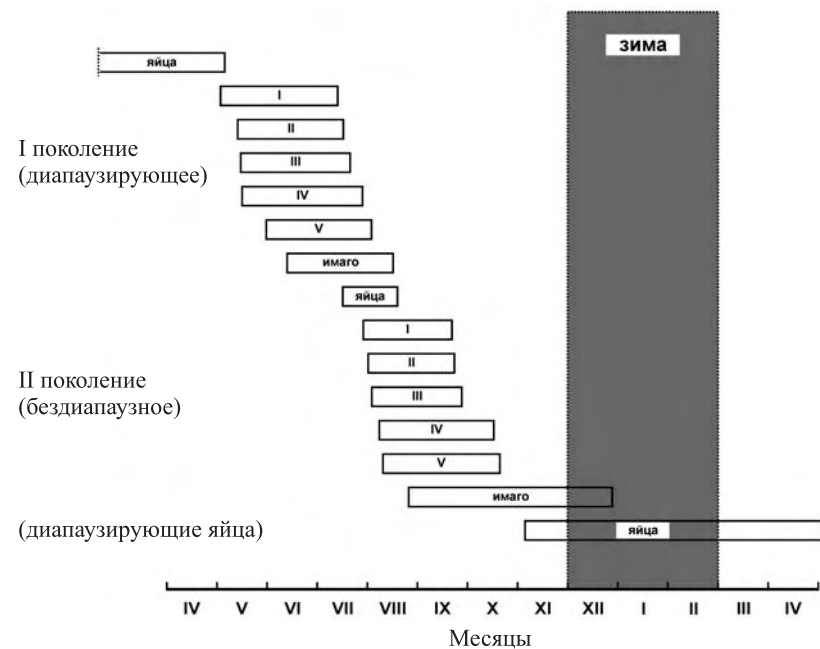


Рис. 5.20. Сезонное развитие *Metrocoris histrio* (Gerridae) в центральной Японии [по: Van et al., 1988].

12,9% яиц через 18–23 дня вылупились личинки (т.е. так же, как и из бездиапаузных яиц, отложенных в длинном дне). Наступление эмбриональной диапаузы, видимо, определяется длиной дня, при которой содержались самки, так как фотопериодические условия во время эмбрионального развития не оказывали влияния на сроки вылупления личинок [Harada, Wada, 2000].

Neogerris hesione (Kirkaldy) — ещё один вид водомерок, зимующий на стадии яйца [Hungerford, 1919; Taylor, McPherson, 1998c]. В южном Иллинойсе (~ 37° с. ш.; США) личинки этого вида отрождаются с конца апреля по начало мая. С этого момента и до конца сентября в природе встречаются все личиночные возрасты, а позже (до середины ноября) — только имаго. Обычно на этой широте вид даёт три поколения. Имаго 1-го поколения окрыляются с конца мая до середины июня, 2-го — во второй половине июля, имаго 3-го — в конце августа или начале сентября. Самки 3-го (наиболее многочисленного) поколения откладывают зимующие яйца.

Большинство особей во всех поколениях бескрылы, и из пойманных в природе только три самца (0,5%) были полнокрылыми. К сожалению, механизм экологической регуляции сезонного развития *N. hesione* не изучен, но можно предположить, что переход самок к откладке диапаузирующих яиц контролируется длиной дня.

Зимовка на стадии яйца предполагается также у североамериканских *Metrobates Uhler*, *Rheumatobates Bergroth*, *Trepobates Uhler*, поскольку взрослые клопы этих видов встречаются только с июля по октябрь и не попадают весной [Hilsenhoff, 1986], хотя это нуждается в проверке.

Особняком стоят представители рода *Halobates Eschscholtz*, включающего 45 видов [Cheng, 1989]. Это морские водомерки, из которых пять видов являются настоящими обитателями морских просторов тропической и субтропической зоны примерно между 40° с. ш. и 40° ю. ш., где температура воды в течение года не опускается ниже +15°C. Остальные виды обитают в основном в прибрежной зоне, но могут заселять и почти пресные водоёмы в верховьях рек, далеко от их устья [Polhemus, 1982; Cheng, 1985; Spence, Andersen, 1994].

Распространение морских видов ограничено температурой морской поверхности и течений, хотя, вероятно, и другие факторы тоже вносят свой вклад [Cheng, Schulz-Baldes, 1981; Cheng, 1989]. Показано, что северная граница распространения *Halobates micans Eschscholtz* в Восточной Атлантике лимитирована средней температурой воды +22°C. Из-за сезонного колебания температуры осенняя и весенняя границы распространения вида различаются на 500–1000 морских миль (около 900–1800 км), но даже летом северная граница ареала не заходит за 39° с. ш. [Cheng et al., 1986].

У морских видов специальный плотный покров из волосков (микротрихий) препятствует намоканию, а утолщённая кутикула на дорзальной стороне тела предохраняет от губительного воздействия ультрафиолетового излучения, укрыться от которого в открытом море негде. Так, абсорбирующий ультрафиолет слой кутикулы у *Halobates sericeus Eschscholtz* почти в четыре раза толще, чем у обитающего на мелких материковых пресноводных водоёмах *Gerris remigis* Say, и пропускает только 0,0002% ультрафиолета против 50% у *G. remigis* [Cheng et al., 1978].

Большинство прибрежных видов предпочитает защищённую от ветра и волн зону и часто заселяет водную поверхность между деревьями в мангровых зарослях. Здесь их численность может дости-

гать более 100 экз./м². Самки откладывают яйца по одному или кластерами на морские водоросли или плавающие вблизи берега предметы. Океанические виды прикрепляют яйца к любым плавающим на поверхности морей и океанов субстратам, иногда в сотнях и тысячах километров от берега. Редкий случай наблюдала Л. Ченг в Атлантическом океане: яйца *H. micans* были отложены на дорзальную поверхность двух личинок IV возраста этого же вида [Cheng, 1985].

Эмбриональное развитие у *Halobates flaviventris Eschscholtz* при +29...+30°C продолжается около 17 дней. У *Halobates sobrinus White* сроки развития яиц в природе примерно такие же, но в экспериментальных условиях при +20°C отрождение личинок затягивалось почти на месяц. Отродившиеся личинки не превышают в длину 1 мм, очень нежные и уязвимые. Но уже через 30 мин, как только расправятся их конечности и затвердеет кутикула, личинки становятся активными. Они внешне похожи на взрослых водомеров, отличаясь лишь размерами и пропорциями частей тела. В своем развитии личинки проходят 5 возрастов, что занимает около двух месяцев [Herring, 1961; Cheng, 1985].

Морские водомерки — хищники. Диета их очень разнообразна. Прибрежные виды питаются в основном насекомыми, падающими в воду; океанические — планктоном и всем, что могут найти на поверхности воды: от разнообразных водорослей до яиц и мальков рыб. Отмечаются случаи каннибализма, но жертвами становятся только личинки.

Для видов *Halobates*, так же, как многих других водомеров, характерно агрегационное поведение — они образуют большие скопления (флотилии) из копулирующих пар и личинок старших возрастов.

В связи с обитанием на открытых океанических пространствах эти водомерки приобрели ряд специфических свойств: большую подвижность (скорость передвижения до 50–100 см/с и способность к прыжкам в высоту до 10–12 см), способность длительное время оставаться под водой без заметных негативных последствий (до 16 ч при +23°C) и выдерживать большие колебания солёности воды, сохраняя при этом стабильное внутреннее осмотическое давление и т. д. [Cheng, 1985].

Даже в тропиках морские водомерки проявляют сезонность. Так, в Индонезии *Halobates germanus White*, вероятно, размножается в течение всего года, но плотность популяции максимальна

в периоды, когда концентрация хлорофилла в верхнем слое морской воды понижена [Cheng et al., 1990].

Исследования популяции *H. micans* в тропической и субтропической зонах (между 23,5° с. ш. и 23,5° ю. ш.) выявили наличие определённой сезонности: периоды встречаемости имаго и личинок не совпадают [Ченг, 1973]. Дальнейшие сборы в Мексиканском заливе дали основание предположить, что этот вид зимует на эмбриональной стадии (яйца, отложенные на плавающие по поверхности воды предметы) и даёт с марта по ноябрь 2–3 поколения [Cheng, Wormuth, 1992].

Имаго и личинок *Halobates sericeus* Eschscholtz ловили и исследовали в Восточно-Китайском море [Harada, 2005]. Предварительные данные показали, что у этого вида нет имагинальной диапаузы: в лабораторных условиях имаго спаривались и самки откладывали яйца как при коротком, так и при длинном дне. Однако клопы формировали флотилии чаще и оставались в них дольше в короткодневных вариантах, чем в длиннодневных [Harada, 2005].

* * *

В целом для водомерок умеренного климата, как правило, характерны развитие одного или двух поколений в год и зимовка на суше (под листвой, в пнях, под корнями) на стадии имаго в состоянии диапаузы. Диапаузирующие особи часто окрашены темнее, чем репродуктивно-активные, и имеют гранулированные выделения на хитиновом покрове, роль которых, вероятно, связана с защитными функциями во время зимовки [Hauser, 1985]. В семействе часто встречается и обычно ярко выражен сезонный крыловой полиморфизм, регулируемый генетическими и/или внешними факторами: в течение сезона в одной и той же популяции могут сменять друг друга или присутствовать одновременно особи с разной длиной крыла — от практически бескрылых до полнокрылых. Крыловой полиморфизм определяет возможность участия в миграциях только полнокрылых особей. Нередко полнокрылость коррелирована с индукцией диапаузы. У некоторых видов крыловой полиморфизм может быть сопряжён с изменениями окраски имаго, состава кутикулы и с редукцией (гистолизом) крыловой мускулатуры после зимовки и миграции перед началом размножения. Исключительно морские виды всегда бескрылы [Andersen, Polhemus, 1976]. В тропиках период покоя может быть приурочен к засушливому сезону или вообще отсутствовать. Диапауза на стадии яйца встречается у водомерок редко.

Глава 6

ИНФРАОТРЯД НЕРОМОРФНА — ВОДНЫЕ КЛОПЫ

Самый крупный инфраотряд связанных с водой полужесткокрылых, объединяющий в мировой фауне 11 семейств, более 130 родов и 2 000 описанных видов [Schuh, Slater, 1995]. В Палеарктике — 10 семейств и около 270 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — 8 семейств и 86 видов [Канюкова, 2006]. Входящие в инфраотряд виды очень различны по размерам — от мелких (1,0–4,0 мм длиной) представителей Helothrephidae и водоблошек (Pleidae) до водяных скорпионов (Nepidae) длиной 45,0 мм и самого крупного клопа в мировой фауне — неотропической белостомы *Lethocerus maximus* De-Carlo, достигающей в длину 110,0 мм [Schuh, Slater, 1995; Pařáček, 2001]. Разные семейства заселяют различные участки водных и околоводных местообитаний — Ochteridae и Gelastocoridae встречаются большей частью на влажных берегах прудов и ручьёв, тогда как остальные семейства живут именно в воде (в прибрежной растительности и на более открытых частях внутренних водоёмов; см. рис. 1.3). Некоторые виды хорошо летают, почти все очень хорошо плавают. Длиннохоботные плавты (Aphelocheiridae) могут жить на большой глубине [до 10 м; Polhemus, Polhemus, 1988]. Они дышат растворённым в воде кислородом и не испытывают необходимости подниматься на поверхность. Практически все виды и семейства являются хищниками (иногда очень активными), нападающими на насекомых и других беспозвоночных разных размеров. Крупные белостомы нередко охотятся на мальков рыб, что представляет определённую экономическую проблему для рыбоводства. Известны случаи нападений на других позвоночных (плавающих змей и

птиц). По пищевой специализации исключение составляют, вероятно, только гребляки (Corixidae), большинство из которых плотоядны, но могут питаться недавно умершими беспозвоночными, водорослями и другой растительной пищей [Jansson, 1986]. Для многих видов характерен крыловой полиморфизм. Большинство семейств распространено всесветно, но видовое разнообразие достигает максимума в тропиках и субтропиках [Polhemus et al., 1995].

6.1. Семейство Nepidae — Водяные скорпионы

Довольно крупные (15,0–55,0 мм) насекомые [Канюкова, 2006]. Распространены всесветно, но наиболее широко представлены в тропиках. В мировой фауне насчитывается более 250 видов из 14 родов [Винокуров, Канюкова, 1995]. В Палеарктике — 21 вид [Aukema, Rieger, 1995], в России — пять видов [Канюкова, 2006]. Заселяют преимущественно довольно глубокие водоёмы со стоячей или слабо проточной водой. Живут в толще воды. Плохо плавают, поэтому обычно ходят по дну или водным растениям. Дышат атмосферным воздухом через дыхательную трубку, выставив её из воды. Большинство видов рода *Nepa* L. имеют редуцированную крыловую мускулатуру и не летают, в то время как некоторые виды этого рода и многие другие водяные скорпионы летают хорошо, хотя наблюдать это удается редко [Menke, 1979c; Polhemus, 1995a]. Вероятно, все виды — хищники, охотящиеся на мелких беспозвоночных, рыб и любую, иногда достаточно крупную, добычу, которую они смогут осилить [Polhemus, 1995a]. Яйца откладывают на границе воздушной и водной сред, а наличие пластрона обеспечивает как атмосферное дыхание, так и поглощение кислорода, растворенного в воде. Большинство изученных видов имеет 5 личиночных возрастов, хотя американские виды рода *Nepa* — только 4 [Polhemus, 1995a].

Nepa cinerea L. — широко распространенный палеарктический вид. Подробно исследован на Британских о-вах [Southwood, Leston, 1959]. Зимуют в основном имаго, но могут зимовать и личинки V возраста, закопавшись в ил на дне водоёма [Канюкова, 2006]. Спаривание отмечали практически круглый год, за исключением августа–сентября [Paráček, 1989]. Весной уже с начала апреля самки начинают откладывать яйца. Период яйцекладки обычно растягивается до сентября. Эмбриональное развитие происходит довольно медленно и занимает до 4-х недель. В конце апреля появля-

ются первые личинки. Личиночное развитие продолжается около 2-х месяцев. За это время личинки проходят 5 возрастов. Личинки встречаются в водоёмах вплоть до ноября, и некоторые из них, как указано выше, остаются зимовать. На всём ареале завершает только одно поколение [Southwood, Leston, 1959; Paráček, 1989; Dolling, 1991].

Nepa apiculata Uhler — неарктический вид, широко распространённый по всей Северной Америке. В южном Иллинойсе (~ 37° с. ш.; США) клопы живут в тине на мелководье, под камнями [McPherson, Packauskas, 1987]. Попадают и в ручьях, и в стоячей воде. Имаго и личинки держатся вдоль береговой линии. Сезонный цикл моновольтинный. Зимуют имаго под водой, в илу, тине, детрите около берега, вероятно, в состоянии облигатной диапаузы. Активизируются в конце марта. Яйцекладка продолжается до середины июня. Самки откладывают яйца в тину. Личинки в своем развитии проходят 4 возраста. Последние в сезоне имаго встречаются в середине октября. В лабораторных условиях (+26,7°C, 16 ч света в сутки) преимагинальное развитие *N. apiculata* заняло 59,8 дня [McPherson, Packauskas, 1987].

Ranatra linearis (L.) — палеарктический вид. Обычно встречается вместе с *N. cinerea*. В центральной Европе (~ 50° с. ш.) даёт одно поколение в год [Paráček, 1989; Dolling, 1991]. У перезимовавших имаго *R. linearis* спаривание начинается в апреле и продолжается до июля. Личинки развиваются с мая по август. Имаго в октябре уходят на зимовку. Есть указание о завершении двух поколений в Казахстане [Дубицкий, 1978].

Плавающих имаго *Ranatra* sp. наблюдали под 3-сантиметровым льдом [Wessenberg-Lund, 1910–1911 — цит. по: Hungerford, 1919].

Ranatra chinensis Mayr исследована на юге Приморского края России (42° с. ш.; Хасан) [Канюкова, 2002], где заселяет стоячие и слабо проточные водоёмы. Зимуют имаго в крупных стоячих водоёмах. Спаривание, яйцекладка и развитие личинок сильно растянуты во времени и продолжаются в течение всего лета. Личинки разных возрастов могут встречаться даже во второй половине августа, когда появляются имаго нового поколения. По наблюдениям Е. В. Канюковой [2006], в августе у имаго нового поколения после ливневых дождей (тайфунов) проявляется повышенная миграционная активность, и клопы заселяют разнообразные временные водоёмы. В сентябре–октябре наблюдаются массовые миграции взрослых клопов к местам зимовки.

Ranatra fusca Palisot de Beauvois в южном Иллинойсе (~ 37° с. ш.; США) завершает, вероятно, два поколения [Packauskas, McPherson, 1986]. Зимуют имаго под водой в прибрежной полосе, среди упавшей на дно листы. После зимовки активизируются с конца апреля по начало мая. Самки откладывают яйца под воду, во влажную тину около берега, главным образом в зону, свободную от водной растительности. Перезимовавшие имаго живут долго — до сентября. Яйца имеют по две специальные дыхательные трубки, через которые они получают кислород. В мае появляются личинки I возраста. Позже личинки разных возрастов встречаются в течение всего летнего сезона. Личиночное развитие включает 5 возрастов. Последние перед уходом на зимовку имаго встречаются в ноябре. В лабораторных условиях (+26,7°C, 16 ч света в сутки) преимагинальное развитие *R. fusca* заняло 47 дней [Packauskas, McPherson, 1986].

Ranatra montezuma Polhemus — эндемик уникального водоёма — источника Монтезума в Аризоне (~ 35° с. ш.; США). Расположенный на высоте 1 100 м над уровнем моря в пустыне Соноран источник имеет диаметр 110 м и глубину 17 м. Температура воды в нём практически постоянна в течение всего года (+21 ± 4°C), тем не менее, развитие *R. montezuma* в водоёме сезонное, а не гомодинамное.

Имаго зимуют среди корней погружённой в воду береговой растительности. Перезимовавшие самки откладывают яйца в мягкие стебли плавающих водных растений. Развитие яиц возможно только во влажной среде при свободном доступе воздуха. Благодаря специфическому строению оболочки яиц, запасается необходимая порция кислорода воздуха, после чего яйца благополучно развиваются, даже будучи погруженными в воду на несколько часов. С февраля по декабрь наблюдается три пика встречаемости всех стадий развития *R. montezuma*, что свидетельствует о тривольтинизме этого вида в источнике Монтезума [Blinn, Runck, 1989; Runck, Blinn, 1990].

Несмотря на то, что температура в этом водоёме остается высокой и практически постоянной в течение всего года, имаго 3-го поколения не приступают к размножению в середине ноября, а впадают в диапаузу. При вскрытии зимующих группами самок зрелые яйца у них обнаружены не были, что свидетельствует о наступлении репродуктивной диапаузы. Она продолжается до середины января. Высказано предположение, что лимитирующим фак-

тором среды, обуславливающим необходимость диапаузы, является не температура воды, а температура воздуха — с ноября по январь она ниже +10°C, т.е. слишком низкая для яйцекладки и развития яиц на поверхности воды. Хотя механизм, регулирующий наступление и прекращение диапаузы у *R. montezuma*, специально не исследовался, авторы предполагают, что ключевым фактором, контролирующим сезонный цикл вида, является длина дня [Runck, Blinn, 1990].

Ranatra unicolor Scott моновольтинна в центральной Японии (~ 30° с. ш.) и зимует на стадии имаго на дне водоёмов. Личинки встречаются в природе с июня по конец сентября [Ban, 1981].

Ranatra vicina Signoret исследована в Египте (~ 30° с. ш.), где вид развивается в 3-х поколениях [Tawfik, Awadallah, 1975]. Активная жизнедеятельность клопов продолжается с середины апреля до конца октября или начала ноября. Имаго 3-го поколения не приступают к размножению, а уходят на зимовку (рис. 6.1). Физиологический покой (скорее всего — репродуктивная диапауза, наступающая под действием внешних факторов) продолжается до апреля следующего года, когда клопы активизируются и начинают откладку яиц.

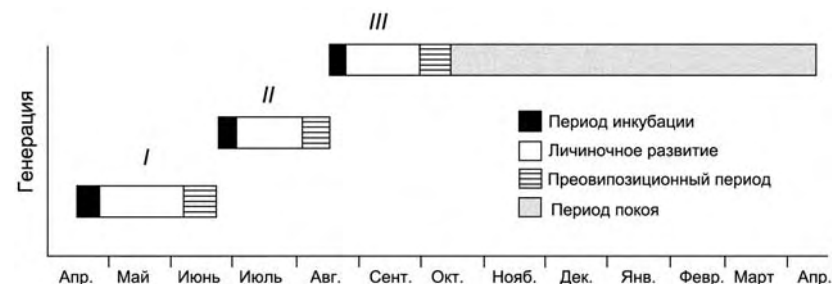


Рис. 6.1. Сезонный цикл *Ranatra vicina* (Nepidae) в Египте [по: Tawfik, Awadallah, 1975].

* * *

Сезонное развитие водных скорпионов изучено слабо, а физиологические механизмы, контролирующие смену репродукции и сезонного покоя, не известны совершенно. Виды, над которыми проводились наблюдения в природе, зимуют на стадии имаго под водой в тине и детрите и дают от одного до 3-х поколений в год.

6.2. Семейство Belostomatidae — Белостомы

Крупное семейство (9 родов, 146 видов в мировой фауне) очень разных по размеру водных клопов: мелкие белостомы имеют длину только 9,0 мм, тогда как *Lethocerus maximus* DeCarlo достигает 110,0 мм [Schuh, Slater, 1995; Perez Goodwyn, 2006]. Широко распространены, особенно в тропиках и субтропиках, но обычно малочисленны. В Палеарктике — 14 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — только два вида [Канюкова, 2006]. Заселяют стоячие или слабо проточные пресные водоёмы. Иногда живут вдоль морских берегов, куда, вероятно, попадают из дельт рек или близлежащих озёр [Канюкова, 2006]. Хищники, едят всё, что могут поймать, включая улиток, мелких рыб и земноводных [см.: Hungerford, 1919; Menke, 1979a; Polhemus, 1995b].

Среди белостом много видов, у которых самцы проявляют активную заботу о потомстве. Так, самки рода *Lethocerus* Mayr откладывают яйца на стебли погруженных в воду или растущих растений [Rao, 1962], а самцы оберегают кладки от хищников и смачивают их водой [Macías-Ordóñez, 2003]. У остальных 6 родов самки откладывают яйца непосредственно на спину самцов, и самцы «вынашивают» кладки до вылупления личинок, время от времени пытаясь от них освободиться, но безуспешно [Cullen, 1969; Smith, 1997].

По наблюдениям в Японии, самки некоторых видов — например, *Appasus major* (Esaki) — во время яйцекладки проявляют интенсивную конкуренцию за обладание спинной стороной самца. Отмечены случаи, когда самки откладывали яйца на спину самца, копулирующего с другой самкой. Самцы за летний сезон могут последовательно вынашивать 3–4 партии яиц [Ichikawa, 1989]. Иногда при отсутствии свободных самцов самки *Abedus indentatus* (Haldeman) откладывают яйца на спины других самок, но личинки в этом случае не вылупляются [Kraus, 1985]. Без активной заботы самца (смачивание яиц и аэрация) эмбрионы погибают.

Имаго многих видов белостом хорошо летают. У некоторых представителей семейства выявлены лунные циклы лётной активности, и расселение интенсивно проходит в полнолуние, при этом на юге лётная активность выше во влажные сезоны, чем в засушливые. Так, 99,6% имаго африканского вида *Sphaerodema severinii* Melichar были пойманы в Гане (6,7° с.ш.) в период полной луны ± 6 дней в сезон дождей (рис. 6.2). Высказано предположение,

что отражённый от водной поверхности свет Луны облегчает летящим имаго поиск подходящих для размножения водоёмов [Bowden, 1964]. Похожие циклы лётной активности обнаружены и у *Appasus nepoides* (F.) (= *Diplonychus nepoides* (F.)) в Кот-д'Ивуар ($\sim 8^\circ$ с. ш.; $\sim 5^\circ$ з. д.) [Duviard, 1974].

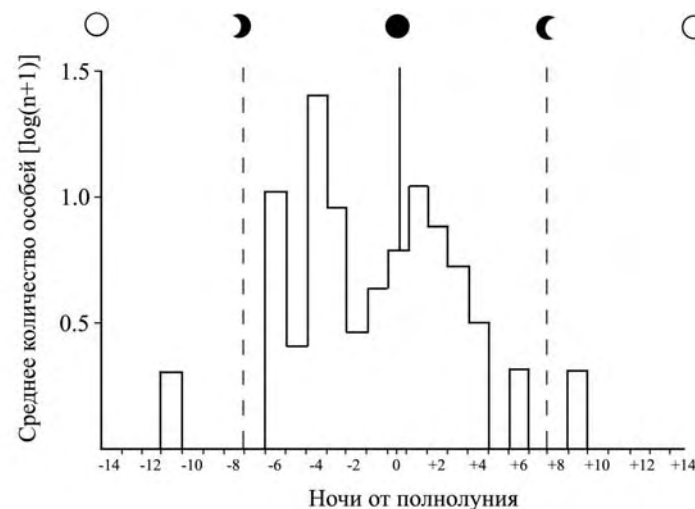


Рис. 6.2. Среднее количество пойманных в течение одной лунной ночи особей *Sphaerodema severinii* (Belostomatidae) в Гане [по: Bowden, 1964].

У представителей *Diplonychus rusticus* (F.) (= *Sphaerodema rusticum* (F.)) известен крыловой диморфизм и описаны 2 крыловые морфы: полнокрылая (*macropterous*) и короткокрылая с укороченными передними и задними крыльями (*brachypterous*). У последней морфы дегенерирована и мускулатура непрямого действия [Presswalla, George, 1935]. У некоторых других диморфных видов нелетающая морфа является субмакроптерной (*submacropterous*) с редуцированной задней парой крыльев [Polhemus, 1995b].

У некоторых белостом обнаружен полиморфизм крыловой мускулатуры (flight muscle polymorphism) — необычный тип сезонного полиморфизма (или, скорее, полифенизма), проявляющийся в разной степени развития (или дегенерации, регрессии) крыловых мышц при внешне полностью развитых крыльях [Perez Goodwyn, 2001]. Только имаго с развитой мускулатурой способны хорошо ле-

тать. Вероятно, сразу после имагинальной линьки крыловые мышцы неразвиты. Их дальнейший рост видоспецифичен и определяется внешними условиями (например, стабильностью местообитания). Имаго некоторых видов во временных водоёмах наращивают крыловую мускулатуру и мигрируют. Только после миграции и обнаружения подходящего водоёма они приступают к размножению, во время которого может происходить дегенерация крыловой мускулатуры. Так, в среднем 95,3% пойманных на протяжении двух лет самок и самцов *Belostoma oxyurum* Dufour из Южной Америки (34,8° ю. ш.; Аргентина) имели дегенерированные крыловые мышцы и не могли летать [Perez Goodwyn, 2001]. У центрально-американской *Belostoma malkini* Lauck с о. Тринидад (10,5° с. ш.) среди самок с дегенерированными мышцами 92,6% содержали развитые яйца, тогда как среди самок с нормально развитой крыловой мускулатурой только 42,1% содержали такие яйца [Cullen, 1969]. Дегенерация крыловой мускулатуры, вероятно, позволяет использовать высвобождающиеся энергетические ресурсы на развитие яиц [Cullen, 1969]. Однако у других видов (например, *Belostoma elegans* Mayr из Аргентины; 34,8° ю. ш.) регрессия мышц происходит очень редко в любых местообитаниях; при ухудшении состояния водоёма имаго могут покинуть его. У этого вида яйцекладка не требует обязательной дегенерации мышц: 93,1% самок, имеющих яйца, имели и хорошо развитую мускулатуру [Perez Goodwyn, 2001].

Жизненные циклы белостом исследованы слабо. Известно, что *Belostoma lutarium* (Stål) в южном Иллинойсе (~ 37° с. ш.; США) даёт два поколения в год, и имаго зимуют в подстилке около водоёмов или в детрите в мелководной прибрежной зоне. Сезонная активность возобновляется в марте, и самки откладывают яйца на спины самцов с апреля по август. Личинки развиваются медленно: в лаборатории при температуре +26,5°C личиночное развитие занимало около 50 дней [McPherson, Packauskas, 1986].

Зимующих имаго *Belostoma bakeri* Montandon в Калифорнии (~ 37,5° с. ш.; западное побережье США) находили рядом с прудом, под влажной древесиной или под подстилкой в состоянии покоя [Irwin, 1962]. Аналогично описывается зимовка имаго *Belostoma flumineum* Say [Hungerford, 1919].

Необычные для полужесткокрылых черты сезонного развития проявляет североамериканский *Lethocerus americanus* (Leidy). Этот вид заселяет стоячие водоёмы, однако нередко мигрирует в плывь или по воздуху к рекам и ручьям, на дне или возле которых

и зимует. Зимующих имаго *L. americanus* в Миннесоте (45° с. ш.; США) находили на глубине 6–15 см в грунте под водой ручья [Hoffman, 1924]. Круглогодичные учёты на реках в Висконсине (46,5° с. ш.; США) показали, что у этого вида существует сезонность миграционного дрейфа (drift): количество плывущих имаго резко увеличивается с октября по март с явно выраженным пиком в январе–феврале, когда на реках стоит лёд (рис. 6.3). Более 85% имаго были пойманы при температуре воды ниже +4°C. Высказано предположение, что дрейф является стратегией расселения во избежание перенаселённости в стоячих водоёмах, а его приуроченность к зиме снижает риск гибели от хищников [DuBois, Gobin, 2001].

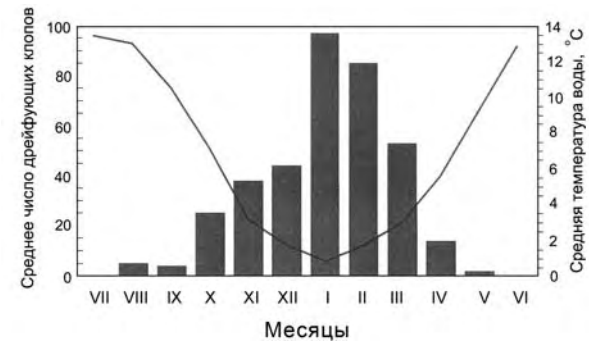


Рис. 6.3. Среднее количество дрейфующих особей *Lethocerus americanus* (Belostomatidae) (гистограммы) и средняя температура воды в водоёме (кривая) в Висконсине, США [по: DuBois, Gobin, 2001].

Обитающий в горных ручьях в Аризоне (31,7° с. ш.; США) *Abedus herberti* Hidalgo репродуктивно активен в течение всего года, и в любом месяце в ручьях находятся все стадии жизненного цикла вида [Smith, 1974]. Однако жизнь в тёплой Аризоне не безоблачна: серьёзную опасность в сезон муссонных дождей представляют внезапные ливневые паводки (flash floods), способные погубить более 90% населяющих ручьи членистоногих [Lytle, 1999]. Этот вид выработал особую поведенческую адаптацию: через несколько минут после начала проливного дождя (причины и предвестника паводка) многие имаго и личинки этого вида начинают покидать ручей и двигаются к укрытиям, расположенным на берегу, на расстоянии нескольких метров от русла ручья (в эксперименте — до 23,5 м). После схода воды клопы возвращаются в ручей в течение

24 ч. Такая поведенческая реакция позволяет снизить вероятность гибели с 90 до 15%.

Японский вид *Appasus japonicus* Vuillefroy (= *Diplonychus japonicus* (Vuillefroy)) обитает в тёплых водоёмах и даёт в центральной Японии (34,5° с.ш.) 1–2 поколения в год, а близкий к нему *Appasus major* (Esaki) (= *Diplonychus major* Esaki) предпочитает водоёмы с более прохладной водой и даёт в том же регионе только одно поколение в сезон. У обоих видов зимуют имаго [Okada, Nakasujii, 1993].

Распространённый южнее (25° с.ш.; о. Тайвань) *Diplonychus rusticus* (F.) (= *Sphaerodema rustica* F.) даёт 3–4 поколения в год, и имаго зимуют в состоянии покоя во влажных рисовых полях с октября до весны [Su, Yang, 1992].

Обитающий в Индии (13° с.ш.) вид *Diplonychus annulatus* (F.) (= *Sphaerodema annulatum* F.) репродуктивно активен подавляющую часть года, но особенно много яиц откладывает в сезон дождей в ноябре–декабре [Rao, 1962]. В течение всего года присутствовал в водоёме в Индии (13° с.ш.) и *Diplonychus indicus* Venkatesan et Rao; при этом температура воздуха в течение года была в пределах +24,7...+41,3°C [Jeyanthi, Venkatesan, 1997].

Аналогичная слабо выраженная сезонность развития отмечена и для ещё более южного вида — *B. malkini* с о. Тринидад, у которого нет определённой сезонной приуроченности периода размножения, т. е. откладка яиц происходит весь год [Cullen, 1969].

В южном полушарии некоторые белостомы проявляют особые формы летнего покоя. Так, известно, что при летнем пересыхании водоёмов в Аргентине (~ 34° ю.ш.) имаго *B. oxyurum* и имаго и личинки старших возрастов *B. elegans* могут зарываться в донные отложения растительного происхождения, дожидаясь там наполнения водоёма дождевой водой [Perez Goodwyn, 2001].

Исследованные в Египте (~ 30° с.ш.) два вида белостом *Limnogeton fieberi* Mayr и *Appasus urinator urinator* (Dufour) (= *Sphaerodema urinator* Dufour) [Tawfik et al., 1978a, b] заселяют густо заросшее водной растительностью мелководье пресных и солоноватых водоёмов, каналы и рисовые чеки. Оба вида имеют поливольтинный сезонный цикл.

Активный период жизненного цикла *L. fieberi* длится с июня по октябрь, после чего наступает зимний покой, продолжающийся до июня следующего года. В течение летнего периода развивается одно или два поколения (рис. 6.4). «Ранние» имаго 1-го поколения

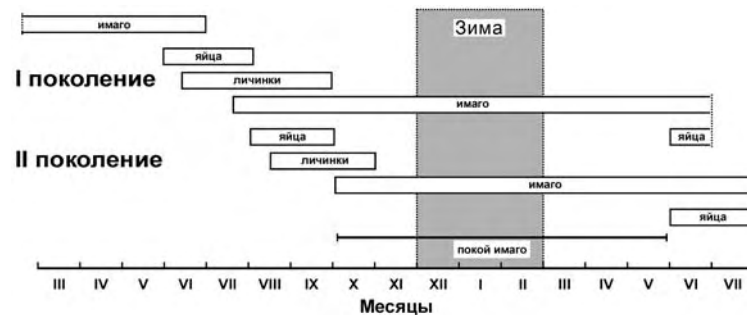


Рис. 6.4. Сезонное развитие *Limnogeton fieberi* (Belostomatidae) в Египте [по: Tawfik et al., 1978a].

ния появляются с конца июля и откладывают яйца, давая начало 2-му поколению. Самки, отрождающиеся позже (в конце сентября–октябре), могут отложить часть яиц в текущем году, а часть яиц — весной следующего года. Имаго 2-го поколения встречаются с октября до середины сентября следующего года.

Активная жизнедеятельность *A. urinator* продолжительнее, она занимает период с середины мая до ноября (рис. 6.5). За это время завершается 2 или 3 поколения. Сроки развития разных поколений перекрываются, но с наступлением ноября, независимо от принад-

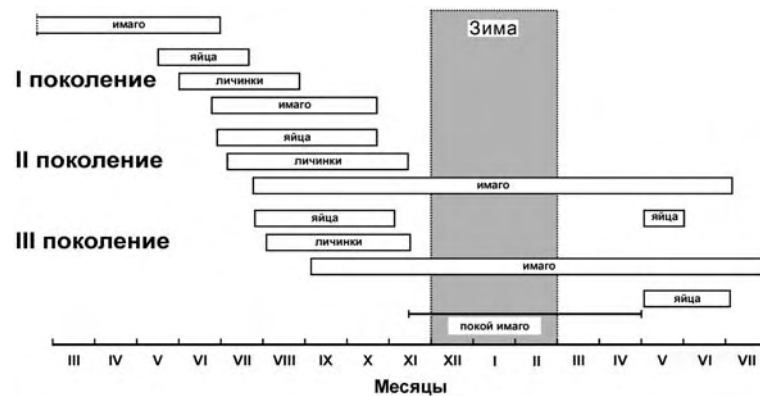


Рис. 6.5. Сезонное развитие *Appasus urinator urinator* (= *Sphaerodema urinator*) (Belostomatidae) в Египте [по: Tawfik et al., 1978b].

лежности самок к тому или иному поколению, они прекращают размножение и в состоянии покоя переживают зимний период. Весной размножение в популяции возобновляется.

Сезонные циклы *L. fieberi* и *A. urinator* очень схожи. Разница заключается лишь в числе поколений. В то же время продолжительная жизнь имаго, возможность развития 2-х и даже 3-х поколений, а также отчетливо выраженный репродуктивный период позволяют предположить, что они имеют циклы с факультативной имагинальной диапаузой. Способность самок обоих видов прекращать яйцекладку осенью и возобновлять её весной предполагает чувствительность имаго к факторам, контролирующим наступление диапаузы. К сожалению, механизм индукции состояния репродуктивного покоя у этих двух видов пока не изучен.

Реакции, регулирующие сезонное развитие, экспериментально исследованы лишь у одного вида белостом — *Lethocerus deyrolli* (Vuillefroy) из Японии [Hasizume, Numata, 1997].

Lethocerus deyrolli — крупный хищник, длина его тела достигает 65,0 мм. Имаго зимуют не в водоёмах, а в подстилке бамбуковых зарослей [Hidaka, 2000]. В районе исследований (34,5° с. ш.; Осака) период размножения после зимовки продолжается с конца мая до начала августа. Имаго нового поколения окрыляются с начала июля до начала сентября, живут 2–3 года и размножаются в течение нескольких летних сезонов.

Главным фактором, определяющим начало размножения после зимовки, является летнее повышение температуры воды. В экспериментах было показано, что весной независимо от фотопериодических условий при температуре воды в бассейне +28°C самки начинали откладывать яйца в апреле, что на 2,5–3 месяца раньше, чем при температуре, свойственной в этот период открытым водоёмам, где яйцекладка начиналась в июне (рис. 6.6). Роль длины дня отчётливо проявилась в индукции и поддержании диапаузы как у самок, уже принимавших участие в размножении в предыдущем сезоне, так и у молодых, ещё не размножавшихся самок текущего года (табл. 6.1). В длинном дне они были репродуктивно активны, а при естественной осенней или зимней длине дня даже при высокой температуре у самок не созревали яйца, и они формировали диапаузу. Перенос диапаузирующих самок из короткого осеннего (около 11 ч) в длинный день (15 ч) вызывал прекращение диапаузы и начало откладки яиц уже на 24–38-й день после переноса. Таким образом, показано, что у долгоживущего и размножающегося в течение

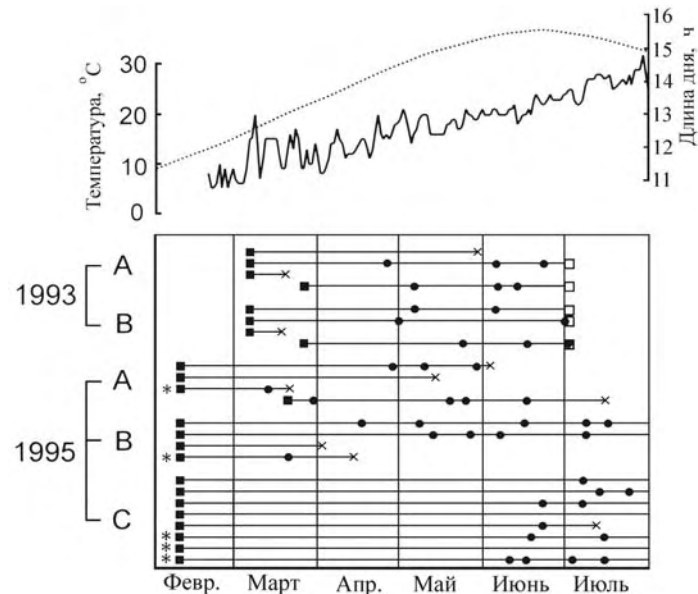


Рис. 6.6. Влияние длины дня и температуры на индукцию яйцекладки у *Lethocerus deyrolli* (Belostomatidae) в центральной Японии [по: Hasizume, Numata, 1997].

Вверху: сплошная линия — средняя температура воды (°C; эксперимент 1995 г.); пунктирная — длина дня с гражданскими сумерками [по: Beck, 1980]. Внизу: условия экспериментов в контейнерах: А — длинный день, +28°C; В — природная длина дня, +28°C; С — природные длина дня и температура воды. Каждый горизонтальный отрезок — данные для отдельной самки; черные квадраты — начало опыта; кружки — яйцекладка, крестики — гибель самки; светлые квадраты — завершение эксперимента. В опытах использованы самки, окрылившиеся в предыдущий сезон и не начавшие яйцекладку за исключением отмеченных звездочкой самок, которые начали яйцекладку в предшествующем сезоне.

более чем один сезон *L. deyrolli* длина дня контролирует индукцию диапаузы при 1-й и последующей зимовке (или последующих зимовках) и поддержание диапаузы в течение зимы, а температура — начало репродуктивного сезона весной после зимовки.

* * *

Для белостом характерна зимовка на стадии имаго [Scudder, 1987], и в литературе нет указаний на то, что какие-то виды в умеренной зоне отклоняются от этой нормы. Зимую имаго переживают, видимо, в состоянии репродуктивной диапаузы, одни виды — зарывшись в грунт на дне водоёмов, другие — перелетев и зарыв-

Таблица 6.1. Влияние температуры и длины дня на репродуктивную активность самок *Lethocerus deyrolli* (Belostomatidae) в центральной Японии [по: Hasizume, Numata, 1997]^a

Температура	Фотопериод	Число самок: со зрелыми яйцами / всего	Количество зрелых яиц / самка ^b (ср. ± ст. откл.)
+28°C	16С:8Т	6/6	81, 7 ± 16, 1
+28°C	Природный ^c	0/6	—
Природная ^c	— ” —	0/6	—

^a самки были выращены в природных условиях и не откладывали яиц до эксперимента;

^b количество зрелых яиц в яичнике после вскрытия на 30-й день;

^c зима — с начала января по начало февраля.

пись в подстилку в древостоях. За год белостомы дают от одного до 3-х поколений в умеренной зоне. Чередование сезонных миграций и репродукции могут быть сопряжены с полиморфизмом крыловой мускулатуры. Некоторые крупные виды могут жить больше года и использовать длину дня для контроля сезонного развития.

6.3. Семейство Corixidae — Гребляки

Самое крупное семейство водных клопов (Neromorpha): мировая фауна включает 34 рода с 556 видами. Широко распространены и в умеренном климате, и в тропиках, хотя только один род (*Sigara*) имеет всесветное распространение [Papaček, 2001]. В Палеарктике — более 140 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — 63 вида [Канюкова, 2006]. Один вид — *Callicorixa producta* (Reuter) известен с арктического о. Долгий (69° с. ш.) [Макарова, Макаров, 2006]. Размеры варьируют от 1,5 до 15,0 мм [Schuh, Slater, 1995; Канюкова, 2006]. Гребляки заселяют разнообразные водоёмы, включая солёные и щелочные озёра и торфяники, морские побережья, но большинство видов предпочитает хорошо прогреваемые пресные озёра и пруды. Видовое разнообразие достигает максимума в небольших водоёмах, незаселённых рыбой [Jansson, 1995]. Иногда очень многочисленны и часто превосходят все другие семейства клопов по количеству особей в водоёмах, являясь важнейшим элементом водных экосистем [Hutchinson, 1993]. По биомассе клопов солёные водоёмы, где нет хищников, могут многократно превосходить пресные. В Сибири берега таких водоёмов летом могут быть

покрыты слоем выброшенных водой клопов [Канюкова, 19736]. Будут настоящий водный образ жизни, плавая в толще воды и используя запасаемый под надкрыльями атмосферный воздух, который функционирует наподобие жабр, абсорбируя растворённый в воде кислород [Lauck, 1979]. Однако многие виды, возможно, не способны глубоко погружаться в толщу воды. Так, особи *Sigara (Pseudovermicorixa) nigrolineata nigrolineata* (Fieber), содержащиеся в аквариуме глубиной 15 см, не могли доставать пищу с его дна [Прокин, Голуб, 2004].

Очень устойчивы к экстремальным условиям: некоторые виды заселяют солёные водоёмы и горячие источники с температурой воды до +35°C [Sailer, 1948]. Активных гребляков *Glaenocorixa propinqua cavifrons* (Thomson) (= *Glaenocorixa quadrata*) ловили в субарктической Аляске и под 45-сантиметровым льдом при температуре воздуха -38°C [Sailer, 1952].

Широко распространённое мнение о фито- и детритофагии гребляков пересмотрено А. Янссоном [Jansson, 1986, 1995, 1996], экспериментально доказавшим хищничество многих видов, хотя и ранее отмечалось, что рацион некоторых видов может включать даже личинок насекомых [Lauck, 1979]. Питаются многие гребляки и мертвой органикой животного происхождения. Известны и виды, явно предпочитающие растительную пищу (водоросли) и совмещающие её с мелкими обитателями донного ила. Характер питания гребляков подсемейства *Micronectinae Jaczewski* до сих пор неизвестен [Jansson, 1986, 1996].

У гребляков описано 2 типа полиморфизма, связанного со способностью к полёту — полиморфизм крыльев и полиморфизм крыловой мускулатуры у полнокрылых особей [Young, 1965a, 1965b; Hutchinson, 1993]. В крыловом полиморфизме известны 3 морфы имаго — полнокрылая (*macropterous*), короткокрылая (*brachypterous*) и, вероятно, более редкая бескрылая (*apterous*), — хотя этот тип полиморфизма не так широко распространён у гребляков, как в некоторых других семействах водных клопов [Young, 1965b; Lauck, 1979; Hutchinson, 1993]. Данные по нескольким видам гребляков из Польши свидетельствуют о том, что у некоторых видов рода *Micronecta Kirkaldy* полнокрылые особи могут встречаться в сотни раз реже, чем короткокрылые [Wróblewski, 1958]. В. Доллинг полагает, что это типично для двух подсемейств — *Micronectinae* и *Sumatinae* [Dolling, 1991]. Полиморфизм крыловой мускулатуры заключается в том, что имаго окрыляются с недоразвитой крыловой

мускулатурой непрямого действия, но у одних особей сразу происходит её дальнейшее развитие, и имаго вскоре приобретают способность летать. У других эти мышцы не развиваются, по крайней мере, до зимовки, и до этого момента имаго не способны к полёту [Young, 1965a, 1965b; Scudder, 1971].

Кроме того, у гребляков проявляется полиморфизм по окраске: окрыляющиеся в начале лета имаго светлоокрашенные, а окрыляющиеся в конце лета и осенью — окрашены темнее. Таким образом, полнокрылые имаго могут быть 4-х морф: светлоокрашенные летающие, светлоокрашенные нелетающие, тёмноокрашенные летающие, тёмноокрашенные нелетающие. Все они могут встречаться в одной зимующей популяции [Young, 1965b].

Многие гребляки хорошо летают [Scudder, 1976]. У них различают 2 типа сезонных миграций [Young, 1966]. Обязательные весенние миграции происходят до созревания самок, но участвуют в них оба пола. Факультативные миграции совершаются в остальные сезоны в ответ на ухудшение условий обитания, например снижение аэрации воды и повышение её температуры при пересыхании водоёмов [Porham, Lansbury, 1960; Lauck, 1979]. Лёт гребляков в тропиках связан с циклами лунной активности и состоянием атмосферы [Richard-Vindard, 1967; Scudder, 1976].

Сезонные циклы гребляков подробно исследованы в Великобритании. Так, *Sigara (Subsigara) falleni* (Fieber) даёт в Беркшире (~ 51, 5° с. ш.) одно полное и 2-е частичное, малочисленное поколение [Young, 1965a]. У перезимовавших самок яйца начинают созревать в марте, и яйцекладка продолжается с конца марта по июль (рис. 6.7). Первые имаго нового поколения окрыляются в июне. Они представляют собой в основном нелетающую морфу и все светлоокрашены. Эти имаго быстро созревают и начинают откладку яиц, которая продолжается до конца августа. В дальнейшем у них происходит дегенерация яичников. Примечательно, что часть этих особей способна перезимовать и участвовать в размножении весной следующего года. Имаго, окрылившись позже середины июля, не приступают к яйцекладке до зимовки. Они тёмноокрашены и представляют 2 морфы — малочисленную нелетающую и многочисленную летающую.

Сезонное развитие *Sigara (Sigara) dorsalis* (Leach) и *Sigara (Subsigara) scotti* (Douglas et Scott) очень похоже на описанное выше для *S. falleni*. Однако у *S. scotti* сезонный цикл различался у особей, обитающих в двух близко расположенных водоёмах: в пруду

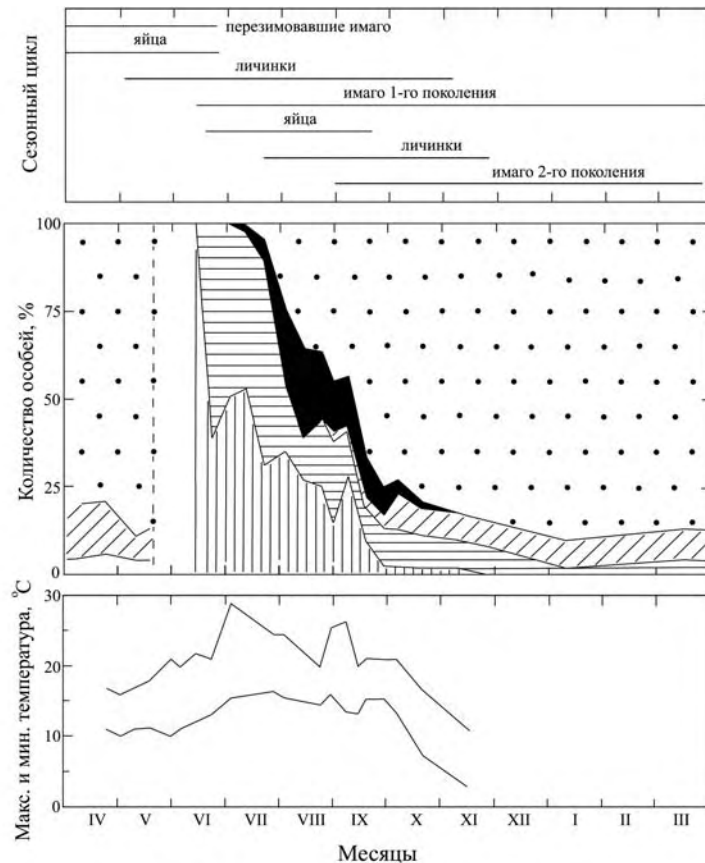


Рис. 6.7. Сезонное развитие *Sigara (Subsigara) falleni* (Corixidae) в естественных условиях на юге Англии в 1961/1962 гг. [по: Young, 1965a].

Верхняя панель — сезонный цикл. Средняя панель — сезонная динамика пропорций разных морф: недавно окрылившиеся имаго (вертикальная штриховка); светлоокрашенная нелетающая морфа (горизонтальная штриховка); светлоокрашенная летающая морфа (чёрная заливка); тёмноокрашенная нелетающая морфа (диагональная штриховка); тёмноокрашенная летающая морфа (чёрные точки по белому фону). Нижняя панель — максимальная и минимальная температура воды.

весенняя яйцекладка началась на месяц раньше, чем в озере, и в результате в пруду появилось частичное 2-е поколение, тогда как в озере было только одно поколение [Young, 1965a].

В отличие от рассмотренных видов, у *Sigara (Vermicorixa) lateralis* (Leach) рано окрылившиеся нелетающие светлоокрашен-

ные имаго к началу осени могут развить нормальную крыловую мускулатуру с последующим уплотнением и потемнением кутикулы и, таким образом, фактически становятся летающими тёмноокрашенными имаго [Young, 1965a]. Взрослые особи, окрылившиеся в августе и позже, сразу приобретают и темную окраску, и способность к полёту.

Arctocorisa germari (Fieber) (= *Corixa germari* (Fieber)) в Дербшире (~ 53° с.ш.; Англия) зимует на стадии имаго и даёт только одно поколение [Crisp, 1962].

Обобщая данные по нескольким британским видам гребляков, Янг [Young, 1965a] отмечает, что большинство видов дают одно основное и частичное 2-е поколение; *Corixa punctata* (Illiger) и *Hesperocorixa castanea* (Thomson), — вероятно, только одно поколение, и ни один вид в Англии не даёт две полные генерации в сезон. Имаго обоих поколений зимуют и откладывают яйца весной и, таким образом, некоторые особи первого поколения имеют два репродуктивных сезона.

Созревание самок крупных видов гребляков происходит очень рано в сезоне при температуре воды от 0 до +4°C, нередко когда вода ещё скована льдом. У *C. punctata* созревание начинается уже в январе, а яйцекладка начинается с февраля—марта. У всех остальных видов созревание начинается позже, но ещё до того как температура достигает даже +8°C. При этом существует связь между началом питания имаго после зимовки и началом созревания: чем раньше вид начинает питаться, тем раньше начинается и яйцекладка. *Corixa punctata* и некоторые другие крупные виды могут питаться и зимой [Young, 1965a]. Эксперименты показали, что при переносе в условия с достаточно высокой температурой и длинным днём имаго начинают созревать в любом сезоне [Young, 1965a]. Таким образом, диапауза гребляков, вероятно, является факультативной и легко терминируется при изменении внешних условий.

Самцы гребляков созревают летом и осенью, и зрелая сперма сохраняется зимой в семенных пузырьках. Весной семенники неактивны [Young, 1965a].

Среди британских гребляков полиморфизм крыловой мускулатуры распространён шире, чем полиморфизм по длине крыльев [Young, 1965b]. Обобщённая картина сезонности появления морф по степени развития мускулатуры выглядит так: в начале лета в основном окрыляются светлоокрашенные нелетающие имаго, далее, в середине лета — в основном тёмноокрашенные летающие имаго, и в

конце сезона — тёмноокрашенные летающие и/или тёмноокрашенные нелетающие. Продолжительность и выраженность этих периодов варьирует от вида к виду и между годами. Предполагается, что появление морф контролируется (несколькими) внешними факторами, в том числе температурой, которая может быть значительно выше в мелких пересыхающих водоёмах, и обилием пищи. Так, воздействием умеренной или высокой температурой на личинок и молодых имаго можно было индуцировать развитие нормальной крыловой мускулатуры у нелетающей морфы [Young, 1965a].

Arctocorisa carinata (Sahlberg) и *Callicorixa producta* (Reuter) заселяют на юге Финляндии (~ 59,8° с.ш.) мелкие временные каменистые пруды и заводи, наполняемые дождевой водой. Как и британские гребляки, эти виды дают обычно одно полное и 2-е частичное поколение [Rajunen, Jansson, 1969, Rajunen, 1970]. У обоих видов зимует имаго на дне прудов с глубиной более 1 м, не промерзающих зимой до самого дна. Весной они перелетают в более мелкие пруды. Созревание самок завершается весной, и в благоприятные годы уже в конце июня появляются первые молодые имаго нового поколения. Они быстро созревают (рис. 6.8) и дают начало частичному 2-му поколению. Размножающиеся самки, веро-

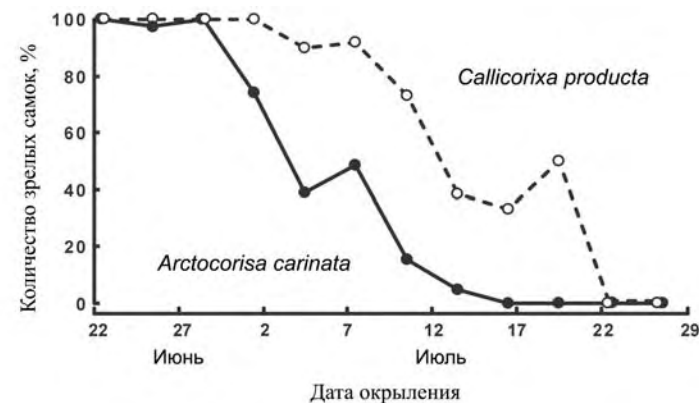


Рис. 6.8. Индукция диапаузы у самок *Arctocorisa carinata* и *Callicorixa producta* (Corixidae) в естественных условиях на юге Финляндии [по: Rajunen, 1970].

Состояние гонад у самок определяли через 10–14 дн. после окрыления; самок содержали в природных условиях. *n* 11–66 (*A. carinata*) и 2–25 (*C. producta*). Длина дня с 22 июня по 25 июля сократилась на 1 ч 30 мин с 18 ч 52 мин до 17 ч 22 мин [Beck, 1980].

ятно, постоянно перемежаются яйцекладку с расселением [Rajunen, 1970], тем самым демонстрируя отклонение от «синдрома чередования полового созревания и миграции» (oogenesis-flight syndrome), при котором эти явления рассматриваются как альтернативные и не совпадающие во времени [Johnson, 1969; Dingle 1996]. Самки, окрылившиеся в июле и позже, не приступают к размножению, а формируют диапаузу, хотя у окрылившихся ранее самок яйцекладка продолжается до августа. Наступление диапаузы уже в начале июля (см. рис. 6.8), вероятно, контролируется фотопериодической реакцией [Rajunen, 1970]. Поскольку самки способны прерывать яйцекладку, впадать в диапаузу, а затем успешно зимовать, можно предположить, что сезонное ограничение появления 2-го поколения направлено не столько на выживаемость самок при зимовке, сколько на недопущение ситуаций, когда личинки не завершат развития осенью либо из-за пониженной температуры, либо в результате недостатка пищи при истощении ограниченных пищевых ресурсов вследствие перенаселенности водоёма [Rajunen, 1970, 1971]. Важность пищевого фактора подтверждается и тем, что сезонный недостаток пищи вызывает личиночный каннибализм и поедание самками своих собственных отложенных яиц. Потери яиц могут расти от 0% в июне до 20–50% в конце июля [Rajunen, 1971].

Три вида гребляков, заселяющих солёные озера на юге Западной Сибири (~ 54° с. ш.) — *Paracorixa concinna* (Fieber) (= *Sigara concinna* Fieber), *Sigara (Sigara) assimilis* (Fieber) и *Sigara (Antisigara) sibirica* Jaczewski — за лето дают, вероятно, 2–3 поколения, и в сентябре, когда озёра сильно высыхают и солёность в них резко повышается по сравнению с началом лета, имаго покидают водоёмы [Канюкова, 19736].

Исследованный в Чехии (49° с. ш.) гребляк *Corixa punctata* (Illiger) даёт одно поколение и зимует большими скоплениями на стадии имаго в илу на дне замерзающих водоёмов [Papaček, Vohoněk, 1989]. Самцы созревают осенью и в октябре–ноябре имаго спариваются, но самки яиц не откладывают. Рост ооцитов у самок начинается ещё в августе до зимовки, но практически не продвигается в ноябре–декабре. Однако появляющиеся в марте после зимовки самки уже имеют полноценно развитые гонады. Весной с марта по апрель происходит повторное спаривание, и яйцекладка продолжается с апреля по май. Личинки присутствуют в природе с апреля по август, а первые имаго окрыляются с конца июня.

При спаривании имаго *C. punctata* издаёт специфический звук.

Специальные акустические исследования подтвердили, что клоны спариваются в основном осенью, но это может происходить и зимой, и весной; в то же время сезон спаривания близкого к нему вида — *Corixa dentipes* Thomson — ограничен только весной [Theiss, 1983].

Ещё один исследованный в Чехии вид — *Cymatia coleoprata* (F.) так же зимует на стадии имаго и даёт в зависимости от температуры и географической высоты местообитания одно полное и 2-е либо полное, либо частичное поколение. Самцы 2-го поколения созревают до или после зимовки, а самки — только после зимовки в марте–апреле. Во время зимовки состояние гонад у самок не меняется. Полнокрылые особи (до 11,4%) встречались лишь среди клопов 1-го поколения, короткокрылые присутствовали в обоих поколениях [Papaček, Tříska, 1992].

В Испании (40,5° с. ш.) *Parasigara infuscata* (Rey) и *Sigara (Sigara) janssoni* Lucas Castro зимуют на стадии имаго, но если первый вид даёт только одно поколение в год, то второй может развиваться и в 2-х поколениях; на вольтинизм этого вида оказывают влияние температура воды и концентрация кислорода в ней [López et al., 1995, 1996].

В Северной Америке изучено несколько видов гребляков. В Британской Колумбии (50–52° с. ш.; Канада) *Cenocorixa anderssoni* Hungerford и *Cenocorixa blaisdelli* (Hungerford) дают по два поколения в год, *Cenocorixa bifida hungerfordi* Landsbury может иметь частичное 2-е поколение, *Cenocorixa expleta* (Uhler) — два полных и даже частичное 3-е поколение [Jansson, Scudder, 1974]. Все эти виды зимуют на стадии имаго. Зимующие самки созревают в марте–апреле вскоре после таяния льда. Развитие гонад останавливается у них на ранних стадиях перед зимовкой. Большинство самцов последнего в сезоне поколения осенью (в октябре–ноябре) ещё незрелые, но достигают половой зрелости уже к середине зимы. Спаривание особей этого поколения происходит весной.

Сезонная приуроченность прекращения репродукции различается у обитателей разных водоёмов даже в одном регионе, и эти различия не могут быть обусловлены исключительно влиянием длины дня. Высказано предположение, что сезонность развития в большей степени зависит от продуктивности водоёмов и, следовательно, от наличия кормовой базы гребляков: в низкопродуктивных озерах репродукция прекращалась в начале июля, тогда как в высо-

копродуктивных она продолжалась до августа [Jansson, Scudder, 1974].

У североамериканских видов обнаружен и полиморфизм крыловой мускулатуры. У *C. bifida* и *C. expleta* особи, относящиеся к летающей морфе, окрыляются в конце весны и летом, тогда как нелетающие особи — только в конце осени [Scudder, Meredith, 1972]. Как и у европейских видов (см. выше), у нелетающей морфы развитие мускулатуры непрямого действия останавливается сразу после окрыления имаго. Такое состояние мускулатуры сохраняется в течение всех 6-ти месяцев зимовки, а в лаборатории при температуре +5°C оно может быть продлено до года и более [Scudder, 1971]. Однако краткого теплового импульса (1,5–3 дня, +15°C) достаточно для того, чтобы стимулировать быстрое развитие крыловой мускулатуры. Развитие мышц достигало нормального, обеспечивающего полёт состояния в течение 2-х недель даже в том случае, когда имаго после теплового импульса снова переносили в холод (+5°C) [Scudder, Meredith, 1972]. В природе развитие мускулатуры у перезимовавших клопов, видимо, стимулируется весенним потеплением.

Сезонное развитие североамериканского гребляка *Cymatia americana* Hussey не изучено, но есть данные о его зимовке в Миннесоте (~ 45° с. ш.; США). В ноябре имаго плавали под 5-сантиметровым льдом, но уже в декабре взрослых гребляков находили группами по 10–15 особей, вмёрзшими в пустоты в толще льда [Hussey, 1921]. При перенесении в тепло клопы оживали через несколько минут.

Trichocorixa reticulata Guérin-Ménéville — неотропический вид, заселяющий тёплые солёные лагуны, топи и мелкие прибрежные водоёмы. В Калифорнии (~ 37,7° с. ш.; США) критическим периодом для этого вида является середина лета, когда испарение воды интенсивно, дождей мало, и даже высокая волна приливов не пополняет водоёмы. В течение года мелкие водоёмы часто пересыхают, солёность варьирует от 0 до 160‰, а температура — от +5 до +40°C [Balling, Resh, 1984]. В таких суровых условиях *T. reticulata* даёт полные весеннее (1-е) и летнее (2-е) поколения. Примерно половина имаго летнего поколения формируют диапаузу, другая часть особей размножается и образует частичное осеннее (3-е) поколение, хотя не исключено, что и эти имаго имеют какой-то период покоя перед началом репродукции, так как с августа по октябрь самки практически не откладывают яиц. Зимующая по-

пуляция вида состоит из 2-х когорт — личинок осеннего поколения и диапаузирующих имаго летнего поколения. Весной перезимовавшие личинки окрыляются, и молодые имаго участвуют в размножении наряду с перезимовавшими особями, давая начало весеннему поколению. Таким образом, сезонное развитие *T. reticulata* в Калифорнии имеет черты, характерные для обитателей как тропиков (отсутствие фиксированной зимующей стадии), так и умеренного климата (диапауза имаго).

Все упомянутые выше виды гребляков (кроме последнего — *T. reticulata*) зимуют на стадии имаго. Однако это не единственная зимующая стадия в этом семействе. Для представителей обитающего в Старом Свете подсемейства **Micronectinae** **Jaczewski** характерна зимовка на личиночной стадии в водоёмах, причём она может быть приурочена у разных видов и/или в разных зонах к разным возрастам [Wróblewski, 1958; Hutchinson, 1993]. В Англии *Micronecta (Dichaetonecta) scholtzi* (Fieber) (= *Micronecta meridionalis* (Costa)) зимует на стадии личинки II–III возрастов, *Micronecta (Micronecta) poweri* (Douglas et Scott) — в основном III возраста, *Micronecta (Micronecta) minutissima* (L.) — III–IV возрастов [Southwood, Leston, 1959; Dolling, 1991].

Пять представителей этого подсемейства подробно исследованы в Польше. Все виды — это только что упомянутые *M. scholtzi*, *M. minutissima*, *M. poweri*, а также *Micronecta (Micronecta) griseola* Horváth и *Micronecta (Micronecta) carpatica* Wróblewski — зимуют на стадии личинки IV возраста или изредка III возраста [Wróblewski, 1958]. Весной развитие возобновляется, когда температура воды достигает примерно +8°C, и личинки, зимовавшие в III возрасте, линяют на IV возраст. Личинки V возраста не появляются пока вода не достигнет температуры около +15°C. Сроки появления первых имаго зависят от вида гребляков и типа водоёма (в глубоких и холодных водоёмах фенология задерживается). *Micronecta poweri* окрыляется обычно первым, а *M. scholtzi* — последним из польских видов, примерно через две недели. За летний сезон обычно завершается два поколения — летнее (недиапаузирующее) и осеннее (уходящее на зимовку обычно в IV личиночном возрасте). Третье поколение маловероятно, но возможно при чрезвычайно благоприятных условиях. *Micronecta poweri* развивается дольше, и в связи с этим, вид чаще даёт только одно поколение. Имаго разных видов перестают попадаться в природе после 2-й декады августа или сентября.

Вольтинизм различается и у географических популяций. Так, у *M. minutissima* на севере (Швеция) обычно завершается одно поколение, южнее (Германия, юг Англии, Польша) возможны два поколения [Southwood, Leston, 1959].

Интересно, что у всех польских видов, кроме *M. scholtzi*, представители летнего поколения имеют более мелкие размеры по сравнению с особями диапаузирующего (осенне-весеннего) поколения. Так, например, средний размер собранных в мае–июне самцов *M. minutissima* составил 2,12 мм, а собранных в июле–сентябре — 1,95 мм (разница составляет 8,5%). Такая адаптация нередко встречается у насекомых и связана с тем, что экологически важнее раньше завершить развитие и приступить к репродукции, чем расти медленнее и достичь большего размера. С другой стороны, это может свидетельствовать о том, что зиму способны пережить только более крупные особи.

Физиология зимовки *Micronecta* не изучена, но считается, что личинки находятся в состоянии диапаузы. При выращивании личинок в неглубоком (и, видимо, хорошо прогреваемом) искусственном водоёме удалось получить полное поколение — личинки дошли до V возраста и перелиняли на имаго, но в естественных условиях развитие всегда приостанавливается по достижении личинками IV возраста [Wróblewski, 1958]. Это говорит о факультативном характере диапаузы. Предполагается, что для завершения диапаузы и линьки на V личиночный возраст необходимо воздействие холода [Wróblewski, 1958]. Вероятно, с этим связано и то, что личинки перемещаются на зимовку на большую глубину (0,5–1,0 м или глубже — до 5,0–10,0 м), где вода холоднее [Berg, 1938; Wróblewski, 1958; Kurzatkowska, 2003]. Высказано предположение, что гребляки могут находиться в состоянии покоя и в какой-то период летом, когда особи временно предпочитают прохладную воду на глубине [Wróblewski, 1958].

Хотя для многих **Micronectinae** характерна зимовка на личиночной стадии, как это только что было описано, *Micronecta (Basilionecta) sahlbergii* (Jakovlev) зимует на юге Приморского края России (42° с. ш.; Хасан) на стадии имаго: в конце мая самки содержали яйца разной степени зрелости [Канюкова, 2002].

В подсемействе **Corixinae Enderlein** в Новом Свете на личиночной стадии зимует *Palmacorixa buenoi* Abbott. Происходит это в IV возрасте. В штате Нью-Йорк (~ 42,5° с. ш.) имаго окрыляются с начала июня и откладывают яйца во второй половине

июня. Имаго нового (незимующего) поколения появляются в августе и дают начало поколению, которое останется зимовать, достигнув IV личиночного возраста. Таким образом, *P. buenoi* даёт два поколения за год [Hungerford, 1919].

Некоторые виды гребляков зимуют и на эмбриональной стадии. Например, это характерно для гребляка *Trichocorixa verticalis interiores* Sailer, имеющего одно поколение в солёных озёрах и прудах Северной Америки (~ 52° с. ш.). Личинки I возраста появляются в начале июня, а имаго — в конце июля [Tones, 1977]. Самки откладывают яйца на находящиеся в воде предметы или растения в августе, но эмбриональное развитие приостанавливается до начала бластокинеза. Двухмесячная диапауза яиц препятствует вылуплению личинок в августе–сентябре, когда вода ещё достаточно тёплая. В октябре диапауза спонтанно терминируется, но уже низкая температура воды (+7°C в октябре и до -2°C зимой) отодвигает возобновление эмбриогенеза до весны. Низкая температура не является обязательным условием терминации диапаузы: в экспериментах через 1,5 месяца личинки вылуплялись и при температуре +18°C.

Подвид *Trichocorixa verticalis sellaris* (Abbot) заселяет мелкие водоёмы в приливно-отливной прибрежной зоне Атлантического побережья США (43° с. ш.), испытывающей значительные суточные и сезонные колебания уровня воды, её солёности (1–160‰) и температуры (от -1 до +40°C) [Kelts, 1979]. Количество генераций точно не указано, но приводятся данные, свидетельствующие о том, что самки откладывают яйца осенью. Эти яйца зимуют, видимо, в состоянии диапаузы, так как при перенесении в комнатную температуру личинки отрождались только через 3–4 месяца. Однако иногда яйцекладка отмечалась и летом; при этом яйца не диапаузируют, и личинки вылупляются быстро. Зимующие (осенние) и незимующие (летние) яйца имеют разную устойчивость к неблагоприятным факторам среды: личинки из зимующих яиц отрождаются при солёности 0–30‰ (при +20°C) и 0–20‰ (при +10°C), тогда как из летних яиц — при солёности 0–55‰ (при температуре, колеблющейся от +20 до +36°C). Личинки и имаго летнего поколения, так же как и яйца, более устойчивы к высокой температуре и солёности воды по сравнению с личинками и имаго зимовавшего поколения. Однако зимующие яйца способны пережить образование льда на водоёмах. Вылупление личинок несинхронное, что, вероятно, позволяет хотя бы некоторым индивидуумам пере-

жить периоды неблагоприятных условий, в том числе пересыхание водоёмов.

Для тропических видов гребляков характерно практически круглогодичное размножение (гомодинамное развитие) [Scudder, 1976]. В частности, это отмечено в Мексике (19,3° с.ш.) для *Krizousacorixa femorata* Guérin-Menéville и *Trichocorixella mexicana* (Hungerford) [Peters, Spurgeon, 1971; Peters, Ulbrich, 1973] и в Кении (0,8° ю.ш.) для *Micronecta scutellaris* Stål [Clark, 1992]. При длительности жизненного цикла *M. scutellaris* около 52 дней вид может давать до 7 поколений в год. Предполагается, что некоторые виды могут давать до 6 или даже 10 поколений в год [Hutchinson, 1993].

Несколько видов гребляков были обнаружены на высоте до 4580 м над у.м. в Гималаях [см.: Hutchinson, 1993]. Вероятно, выше они не поднимаются не из-за отсутствия водоёмов, а из-за того, что последние стоят безо льда слишком короткий период в сезоне, недостаточный для развития даже одного поколения.

Наблюдения в Скалистых Горах (Колорадо, США) показали, что *Callicorixa audeni* Hungerford и *Cenocorixa bifida* Hungerford встречаются на высотах от 2800 до 3400 м над у.м., причём дают два или три поколения на высоте до 3100 м и только по одному поколению выше. Третий вид — *Arctocorixa lawsoni* Hungerford встречается только выше уровня 3100 м и даёт только одно поколение. Колорадо — самая южная часть ареала рода *Arctocorixa* Wallengren, имеющего бореальное распространение, и на юге для входящих в него видов подходят только горные (наиболее прохладные) местообитания [Dodson, 1975].

* * *

В целом для гребляков характерна чрезвычайная устойчивость к неблагоприятным факторам среды. Многие виды (особенно в Старом Свете) зимуют на стадии имаго (на дне водоёмов или в пустотах льда), хотя известны виды, зимующие на эмбриональной или личиночной стадиях, и последнее типично для подсемейства *Micronectinae* [Hungerford, 1948; Wróblewski, 1958; Papáček, Bohoněk, 1989; Hutchinson, 1993]. Имаго некоторых видов активно плавают подо льдом, особенно в начале зимы. Многие гребляки хорошо летают. Крыловой полиморфизм известен у немногих видов, тогда как широко распространены полиморфизм крыловой мускулатуры и полиморфизм имаго по окраске, что делает популяционную

структуру видов очень сложной. Гребляки дают обычно 1–2 поколения в умеренной зоне (нередко последнее поколение неполное), но в тропиках развитие может быть практически гомодинамным. Самцы некоторых видов умеренной зоны иногда созревают ещё до зимовки, и тогда наблюдается два периода спаривания — осенью и весной. У некоторых видов самки могут начать яйцекладку, затем прекратить её, сформировать диапаузу и успешно перезимовать, а весной снова откладывать яйца, имея, таким образом, два репродуктивных сезона. В сезонном контроле репродукции и полиморфизма, вероятно, участвуют несколько факторов внешней среды, в том числе обилие пищи.

6.4. Семейство Ochteridae — Охтериды

Небольшое семейство некрупных (4,5–9,0 мм) околводных клопов. Мировая фауна включает всего 3 рода с 55 видами [Schuh, Slater, 1995]. Встречаются всеветно, но наиболее обычны в тропиках. В Палеарктике — три вида [Aukema, Rieger, 1995], в России — только один вид [Канюкова, 2006]. Живут вдоль берегов прудов и ручьёв среди камней или водной растительности, часто на песчаных отмелях. Несколько видов известны с морских побережий [Polhemus, 1976]. Агрессивные хищники, питающиеся мелкими насекомыми и ракообразными. Нападают на жертву, многократно превосходящую их по размерам. Некоторые виды диморфны по степени развития крыльев, и нелетающая морфа является субмакроптерной (*submacropterosus*) с редуцированной задней парой крыльев [Polhemus, 1995d].

Североамериканский вид *Ochterus banksi* Barber исследован в Вирджинии (~ 37,5° с.ш.; США) [Bobb, 1951, 1974]. Имаго появляются в конце мая или начале июня. Яйца откладывают по одному на растения. Каждая самка откладывает не более 30 яиц. Перед линькой на следующий возраст личинки строят колыбельку из влажного песка, где и проходит линька. Зимуют личинки IV возраста под опавшими листьями, среди мха или другой растительности на берегу водоёмов. Личинки не развиваются дальше даже в том случае, когда они перелиняли на IV возраст в июле или начале августа. Для продолжения развития и линьки на V возраст необходимо воздействие пониженной температуры (около +7°C или ниже), по крайней мере, в течение 2-х недель. Это даёт основание предположить, что зимовка происходит в состоянии облигатной диапаузы.

После зимовки личинки линяют на V возраст. В мае–июне появляются молодые имаго.

В лабораторных условиях при +24°C развитие яиц продолжалось 17–22 дня, личинок каждого из младших возрастов — 8–41 день, IV возраста — 181–226 дней, V возраста — 18–28 дней. Всё преимагинальное развитие занимало 288–328 дней (Bobb, 1951).

Данные о палеарктическом виде *Ochterus (Ochterus) marginatus* (Latreille) противоречивы. М. Папачек [Papaček, 2001] сообщает, что этот вид всегда даёт одно поколение в год и зимует на стадии личинки IV–V возрастов, тогда как, по данным с о. Тайвань, имаго подвида *Ochterus (Ochterus) marginatus formosanus* (Matsumura) встречаются в природе круглый год [Takahashi, 1923].

Е. Каныюкова [2006] отмечает, что зимуют личинки и имаго.

6.5. Семейство Gelastocoridae

Небольшое семейство некрупных (7,0–15,0 мм) околотовных клопов. Мировая фауна включает всего 3 рода со 100 видами [Papaček, 2001]. Встречаются всесветно, но наиболее обычны в тропиках и субтропиках [Polhemus, 1995c]. В Палеарктике — только четыре вида [Aukema, Rieger, 1995], в России — не отмечены [Каныюкова, 2006]. Заселяют каменистые берега и литораль разнообразных водоёмов (ручьёв, прудов, болот, морей), хотя иногда представителей семейства находили и вдали от воды [Polhemus, 1976; Menke, 1979b; Papaček, 2001]. Хищники, питающиеся мелкими насекомыми [Polhemus, 1995c].

Сезонное развитие изучено только у *Gelastocoris oculatus* (F.) в Северной Америке. Количество генераций у этого вида варьирует от одной на севере до нескольких на юге. Зимовка происходит на стадии имаго [Hungerford, 1922; Todd, 1955; Brooks, Kelton, 1967], хотя в ранних работах указывалось, что в Индиане (~ 40° с. ш.; США) зимовать наравне с имаго могут и личинки старших возрастов [Blatchley, 1926]. На зимовку имаго зарываются в прибрежный песок [Hungerford, 1919] или в слой органики и мусора, выброшенного течением ручья на берег [Froeschner, 1962].

В Вирджинии (~ 37,5° с. ш.; США) яйцекладка начинается с начала мая и продолжается несколько месяцев. Личинок находили в природе до сентября. За сезон завершается одно поколение. Зимуют имаго вдоль берега ручьёв и прудов [Bobb, 1974].

Более детальные полевые наблюдения с исследованием степени развития гонад самок были проведены в Теннесси (~ 36,5° с. ш.; США) [Mackey, 1972]. Там также развивается только одно поколение в сезоне, и зимуют только имаго (рис. 6.9). Перезимовавшие клопы появляются в конце марта или в начале апреля. Они спариваются, самки откладывают яйца и отмирают к началу июля. В природе наблюдали значительное перекрывание сроков развития личинок разных возрастов, но в конце лета доминировали личинки IV и V возрастов. Имаго нового поколения окрыляются, вероятно, уже в июле. Тогда же происходит и спаривание, и уже в сентябре большинство самок содержит сперму в сперматеках (см. рис. 6.9). Начальный рост ооцитов и накопление желтка происходит тоже осенью, но яйца не созревают до зимы. В марте все появляющиеся после зимовки самки содержат зрелые яйца, но весной в природе наблюдали второй период спаривания.

У представителей семейства встречается полиморфизм крыльев (редукция мембраны или задней пары крыльев) [Todd, 1955; Polhemus, 1995c] или крыловой мускулатуры при нормально развитых крыльях [Parsons, 1960]. Вероятно, эти явления не носят сезонный характер.

Предполагается, что зимовка на имагинальной стадии является типичной для семейства [Polhemus, 1995c].

6.6. Семейство Naucoridae — Плавты

Большое семейство, включающее 40 родов с 395 видами, широко распространенными по всему свету. Наиболее богата фауна тропиков [Schuh, Slater, 1995; Каныюкова, 2006]. В Палеарктике — 9 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — только один вид [Каныюкова, 2006]. Размеры варьируют от 2,0 до 20,0 мм. Наиболее богата фауна тропиков [Schuh, Slater, 1995; Каныюкова, 2006]. Высоко специализированные хищники, питающиеся различными беспозвоночными. Живут в разнообразных водоёмах: в умеренной зоне преимущественно со стоячей водой, а в тропиках — с проточной [Polhemus, 1995e]. Дышат атмосферным воздухом, набирая его под надкрылья, для чего периодически поднимаются к поверхности воды. У некоторых видов описан крыловой полиморфизм (диморфизм) [Stout, 1982; Polhemus, 1995e] и полиморфизм крыловой мускулатуры у полнокрылых особей [Larsen, 1970].

Ilyocoris cimicoides (L.) — палеарктический вид, обитающий

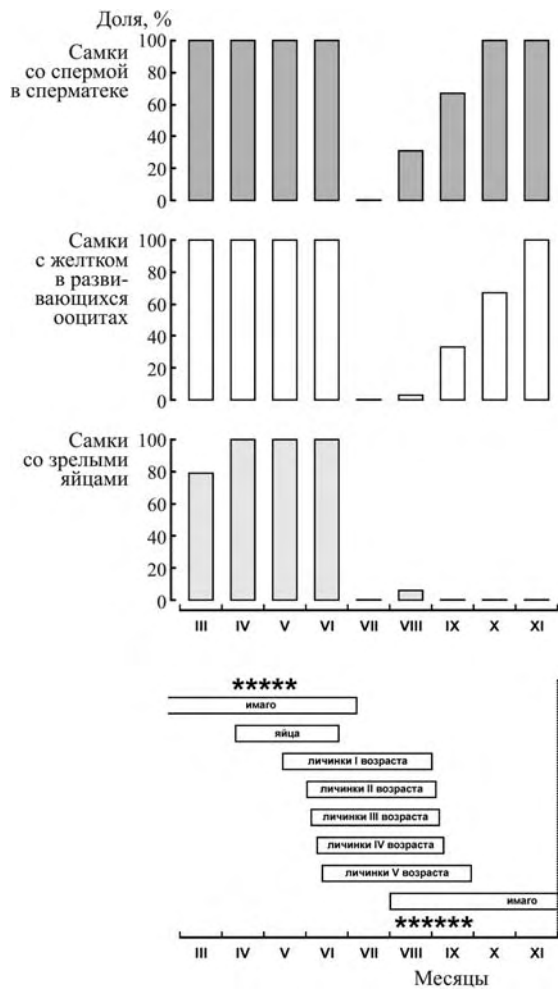


Рис. 6.9. Сезонное развитие *Gelastocoris oculatus* (Gelastocoridae) в Теннесси, США [по: Maskey, 1972].

Доля самок со спермой в сперматеках, с желтком в развивающихся ооцитах и со зрелыми яйцами (размером более 1,25 мм на 1,0 мм) в летний сезон 1969 г. (верхние панели) и схема сезонного цикла (нижняя панель). Звёздочками отмечены сезоны спаривания.

в стоячих водоёмах. По наблюдениям в Центральной Европе (49° с. ш., 14,5° в. д.; Чехия), взрослые клопы зимуют на дне в состо-

янии диапаузы, которая наступает независимо от внешних условий в каждом поколении. Имаго окрыляются, начиная с конца июля [Papaček, 1989]. Оогенез и вителлогенез начинаются осенью (рис. 6.10). Самцы тоже становятся зрелыми уже осенью, и сперматозоиды были обнаружены в сперматеках отдельных незрелых самок даже перед зимовкой. Однако в середине ноября наступает диапауза, и в это время оогенез и вителлогенез приостанавливаются. Интенсивный рост ооцитов начинается с середины марта, а массовое спаривание и яйцекладка — с середины апреля [Papaček, Gelbič, 1989; Papaček et al., 1997]. Также указывалось, что зимовать могут и личинки V возраста [Papaček, 1989].

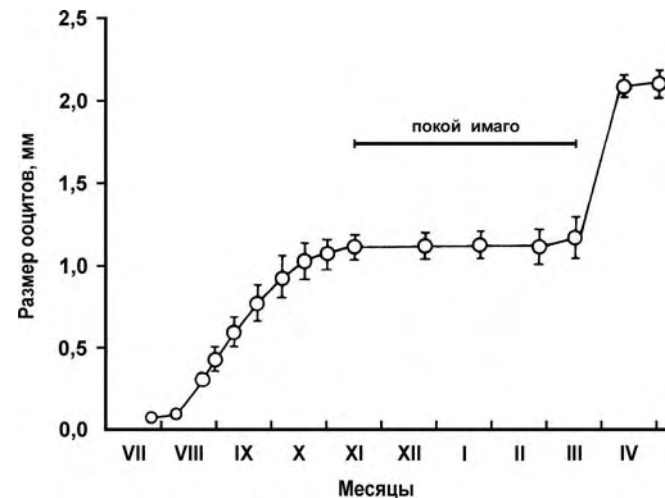


Рис. 6.10. Сезонная динамика роста ооцитов у плавца *Ilyocoris cimicoides* (Naucoridae) в естественных условиях в Южной Богемии [по: Papaček et al., 1997].

Приведены средняя длина (и пределы варьирования) самого крупного ооцита (n 10–15 в каждой выборке).

На юге Западной Сибири (~ 54° с. ш.) *I. cimicoides* заселяет прибрежное мелководье пресных озёр и рек. Перезимовавшие имаго начинают спариваться в середине июня. В конце июня появляются личинки I возраста. Дальнейшее развитие личинок продолжается до конца июля. В августе появляются имаго нового поколения. В сентябре их количество в водоёмах резко снижается, так как клопы улетают на зимовку — их находили среди травы и на тропин-

ках на расстоянии в 300 м от ближайшего озера [Канюкова, 1973б]. Зимовка плавтов на суше (в грунте) отмечается и в других публикациях [Кержнер, Ячевский, 1964; Винокуров, Канюкова, 1995; Канюкова, 2006]. Эти данные отличаются от того, что известно о *I. cimicoides* в Швеции, где у этого вида почти всегда редуцирована крыловая мускулатура поперечного действия и имаго не способны летать [Larsen, 1970].

У обитающего в Японии (~ 30° с. ш.) *Plyocoris exclamationis* Scott имаго зимуют под водой в стоячих водоёмах [Van, 1985].

Pelocoris femoratus (Palisot de Beauvois) — неарктический вид. Заселяет разнообразные стоячие водоёмы — озёра, пруды, лужи, предпочитая обильно заросшие водной растительностью. Исследован в южном Иллинойсе (~ 37° с. ш.; США). Зимуют имаго в илу и детрите на дне водоёмов среди корней растений [Hungerford, 1919], вероятно, в состоянии облигатной диапаузы. Активизируются после зимовки в марте. Размножение начинается в конце апреля или середине мая, когда самки приклеивают одиночные яйца к подводным частям растений. Личинки I возраста появляются в середине мая. Имаго нового поколения встречаются с августа по ноябрь. Всегда завершается только одна генерация. Имаго не приступали к размножению в лабораторных длиннодневных условиях на протяжении полутора месяцев [McPherson et al., 1987].

В более тёплом центральном Техасе (~ 31,5° с. ш.; США), где температура воды в реке зимой находится на уровне +11,5°C, исследованы 3 вида плавтов. *Limnocoris lutzi* La Rivers, так же как и предыдущий вид, моновольтинен и зимует на стадии имаго. Яйцекладка начинается, вероятно, в апреле. Личиночное развитие медленное, и имаго появляются только в середине сентября [Sites, Nichols, 2001].

Сезонные циклы ещё двух техасских плавтов — *Cryphocricos hungerfordi* Usinger и *Ambrysus lunatus lunatus* Usinger — сходны между собой, но отличаются от описанного выше цикла *L. lutzi*. У обоих видов зимуют как имаго, так и личинки III–V возрастов среди камней в водоёмах с быстро текучей водой [Sites, Nichols, 1990, 1993]. С начала июня до октября в природе присутствуют личинки всех возрастов. В течение вегетационного сезона наблюдается два пика численности личинок I и II возрастов, что свидетельствует о развитии двух поколений. Часть особей 2-го поколения завершает сезонный цикл, достигая лишь старших личиночных возрастов. В лабораторных условиях при +30°C личиноч-

ное развитие *A. l. lunatus* было очень медленным — в среднем 114,3 дня [Sites, Nichols, 1990].

У *Ambrysus mormon* Montandon в центральной Калифорнии (~ 37° с. ш.; США) зимуют имаго, и самки откладывают яйца весной и в начале лета, приклеивая их к гальке на дне ручьёв. В зависимости от температуры эмбриональное развитие длится от 25 до 52 дней [Usinger, 1946].

Два вида — *Limnocoris insularis* Champion и *Cryphocricos latus* Usinger в Коста Рике (10,5° с. ш., 84° з. д.), вероятно, могут размножаться круглогодично в реках тропического леса [Stout, 1982].

* * *

Хотя большинство плавтов распространены в тропиках, сезонное развитие представителей семейства в основном пока изучено в умеренной зоне. Личиночное развитие плавтов очень затянато, и в умеренной зоне они обычно дают одно или два поколения в год. Основная зимующая стадия — имаго, хотя некоторые виды в более тёплом климате, вероятно, могут зимовать и на стадии личинок старших возрастов [Polhemus, 1995e]. Зимовка происходит либо на дне водоёмов среди камней, в илу и детрите, либо на суше рядом с ними. В тропиках, вероятно, сезонность выражена слабо.

6.7. Семейство Aphelocheiridae — Плавты длиннохоботные, афелохиры

Небольшое семейство мелких и некрупных (3,5–11,5 мм) настоящих водных клопов, включающее в мировой фауне всего один род с 60 видами [Paparčec, 2001]. В Палеарктике — 18 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — пять видов [Канюкова, 2006]. Заселяют бентос озёр, рек и ручьёв с быстрым течением, хорошей аэрацией воды, каменистым дном и небольшим количеством водной растительности. Редко встречаются в стоячих и солоноватых водоёмах. Специализированные хищники, питающиеся моллюсками, личинками хирономид, веснянок и других насекомых. Очень агрессивны и могут нападать на жертву, многократно превосходящую их по размерам (например, на головастиков). Быстро плавают или медленно ходят по дну водоёма. Очень устойчивы к низким температурам. Могут жить глубоко в воде — известны с глубины 8–10 м, но могут встречаться и на мелководье [Polhemus, Polhemus, 1988; Kanuykova, 1995; Канюкова, 2006]. Дышат растворённым в воде кислородом, поэтому не испытывают необходимости подниматься

к поверхности воды [Dolling, 1991]. Считается, что есть афелохиры, которые никогда не покидают воду.

Некоторые виды известны только в виде короткокрылых (*micropterous* и *brachypterous*) или длиннокрылых (*macropterous*) форм, хотя другие виды демонстрируют крыловой полиморфизм [Kanyukova, 1995]. В литературе есть указания на то, что развитие *Aphelocheirus aestivalis* в стоячей воде стимулирует полнокрылость [см.: Kanyukova, 1995].

Известны в основном из Старого Света [Southwood, Leston, 1959], но наиболее широко это семейство представлено в юго-восточной Азии [Polhemus, Polhemus, 1988].

Aphelocheirus (Aphelocheirus) aestivalis (F.) на юге Норвегии (58,5° с. ш.; 8,6° в. д.) имеет 3-летний цикл [Saettem, 1986]. Размножение происходит в середине лета. Самки откладывают яйца под воду по одному, приклеивая их к камням или покинутым раковинам моллюсков. Эмбриональное развитие занимает около 2-х месяцев, и лишь в сентябре отрождаются личинки. Личинки зимуют дважды: в первый год в I возрасте и на второй год в IV возрасте. Имаго появляются в августе, но до достижения ими половой зрелости проходит ещё почти год, таким образом имаго зимуют, а размножение начинается в середине лета следующего года. Все имаго, по наблюдениям автора, короткокрылы (*micropterous*), хотя в британских популяциях этого вида иногда встречаются и полнокрылые особи (*macropterous*) [Dolling, 1991]. Основным фактором, затягивающим развитие, является низкая температура воды — лишь в период с июня по октябрь она превышает на юге Норвегии +10°C [Saettem, 1986].

Сезонный цикл *A. (A.) aestivalis* подробно исследован и в Польше (~ 52° с. ш.) [Krajewski, 1966]. В целом он похож на цикл вида на юге Норвегии, но имеет и свои специфические черты. Весь жизненный цикл также продолжается 3 года (или более), но, видимо, в связи с более тёплым климатом в Польше, сезонная структура популяции оказалась сложнее. Летом встречаются все стадии развития от яйца до имаго. Самки созревают уже в апреле. Размножение начинается в мае и продолжается до начала августа. Из яиц, отложенных в начале периода размножения, через 2,5–3 месяца отрождаются личинки. Яйца, отложенные самками во 2-й половине лета, зимуют. Могут зимовать также личинки всех возрастов и имаго. Личинки каждого возраста появляются дважды в сезоне — в начале лета и в конце. Хотя они и находятся в одном личиночном возрасте,

физиологически они различаются. Личинки раннелетней фракции представлены уже перезимовавшими в этом возрасте особями, а личинки позднелетней фракции — перелинявшими в текущем году и готовящимися зимовать. Более старшие личинки линяют на следующий возраст в текущем году, а младшие остаются зимовать и линяют на следующий возраст только в следующем году после зимовки. Такое разделение личинок на две сезонные фракции происходит среди личинок всех возрастов. Имаго достигают половой зрелости только после зимовки, и сезон размножения у них наступает в следующем году.

Реакции, контролирующие такой сложный цикл *A. (A.) aestivalis*, экспериментально не исследованы. Вполне допустимо, что зимовка может осуществляться на всех стадиях развития и происходит в состоянии оцепенения под прямым влиянием пониженной температуры. Это тем более возможно, поскольку клопы зимуют на дне водоёмов. Однако мало вероятно, что появление имаго и начало размножения происходят без внешнего синхронизирующего стимула. Имаго живут как минимум 2 года, и некоторые самки имеют 2 периода яйцекладки [Papaček, 2001].

Aphelocheirus vittatus Matsumura исследован в центральной Японии (35,5° с. ш.), где подавляющая часть популяции короткокрылая (*brachypterous*) [Ichiyanagi, 2000]. Размножение начинается в марте–апреле и продолжается до осени. Инкубационный период длится 3–4 месяца. Личинки начинают отрождаться в июле. Яйца, отложенные в конце сезона, не развиваются, поскольку температура воды опускается ниже температурного порога, допускающего эмбриогенез (~ +11,5°C). Отрождение личинок из них происходит только весной следующего года (рис. 6.11).

Личиночное развитие занимает от 1 года до 1,5 лет. В экспериментальных условиях показано, что скорость роста личинок определяется температурой: чем выше температура, тем быстрее растут личинки. При +15°C продолжительность развития составляет 230–245 дней, при +20°C она сокращается до 124–132 дня, а при +30°C — до 84–90 дней. Имаго окрыляются тогда, когда личинки наберут необходимое количество тепла для завершения развития. Если имаго окрыляются осенью, они не размножаются, а остаются зимовать. Яйцекладка происходит в апреле–мае следующего года. В тех случаях, когда самки окрыляются весной, они могут начинать откладывать яйца в том же году. В зависимости от даты яйцекладки продолжительность сезонного цикла может варьировать.

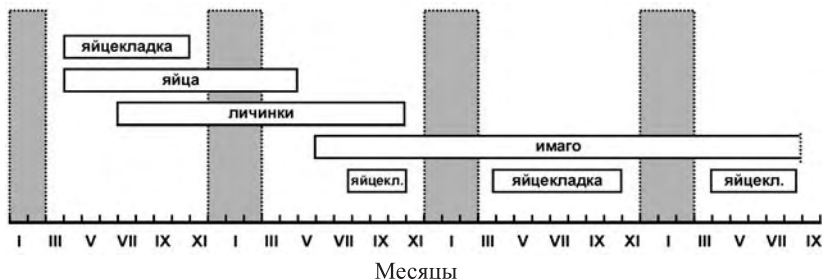


Рис. 6.11. Схема сезонного цикла *Aphelocheirus vittatus* (Aphelocheiridae) в Японии [по: Ichiyanagi, 2000].

Штриховкой показаны зимние месяцы.

Таким образом, *A. vittatus* в Японии имеет 2–3-летний цикл (от яйца до размножения) с возможностью зимовки на всех стадиях от яйца до имаго. Кроме того, имаго могут жить и размножаться 2 сезона [Ichiyanagi, 2000]. Общая длительность жизни имаго неизвестна. Вероятно, в реках с более тёплой водой цикл может сокращаться до 1–2-х лет [Ishida, Yoshiyasu, 2004].

* * *

В целом афелохеры демонстрируют необычную для полужесткокрылых модель сезонного развития. Они живут в холодной среде и развиваются очень медленно. Но редкая экофизиологическая пластичность — способность зимовать на любой стадии от яйца до имаго (в состоянии оцепенения или диапаузы?), вероятно, позволяет видам максимально полно использовать температурные ресурсы. Необычной является и способность имаго жить и размножаться на протяжении 2-х сезонов.

6.8. Семейство Potamocoridae

Маленькое семейство мелких (2,5–3,0 мм) клопов включает всего 2 рода с 8 видами [Schuh, Slater, 1995]. Встречаются в неотропиках. О биологии неизвестно ничего.

6.9. Семейство Notonectidae — Гладыши

Большое семейство водных клопов, включающее в мировой фауне 11 родов с 343 видами [Schuh, Slater, 1995]. Широко распространены и в тропиках, и в умеренных широтах. В Палеарктике —

50 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — семь видов [Канюкова, 2006]. Живут в пресных, реже солоноватых, стоячих водоёмах. Размеры тела варьируют от 4,0 до 20,0 мм [Schuh, Slater, 1995; Канюкова, 2006]. Ведут настоящий водный образ жизни, плавая в толще воды и используя запасаемый под надкрыльями атмосферный воздух. Одна из отличительных особенностей гладышей заключается в том, что они плавают брюшной стороной кверху. Способны хорошо летать [Paráček, 2001]. Хищники, нападающие на насекомых, мальков рыб, головастиков. Некоторые виды Anisopinae и Nychiini демонстрируют крыловой диморфизм, и нелетающая субмакроптерная (*submacropteros*) морфа имеет редуцированные задние крылья [Polhemus, 1995f].

Notonecta glauca L. — самый обычный в Европе вид гладышей. Например, в Швеции в отдельных водоёмах этот вид составляет почти 50% от общего числа обитающих там гладышей [Svensson et al., 2000]. Живёт преимущественно в небольших озёрах и различных проточных водоёмах. Зимуют имаго, закопавшись в придонный ил [Paráček, Soldán, 1987]. Яйцекладка начинается рано весной. Самки откладывают яйца в стебли водных растений. Преимагинальное развитие занимает в умеренном климате (например, на Британских о-вах) около 2-х месяцев. В начале августа появляются взрослые клопы. Ежегодно завершается одно поколение [Southwood, Leston, 1959; Dolling, 1991]. Близкие сроки развития *N. glauca* отмечены и для популяций из Польши [Kurzatkowska, 1993].

Сезонное развитие этого вида было изучено в Богемии (49° с. ш.; Чехия), где он также даёт только одно поколение в сезон. Имаго окрыляются в июле–сентябре. Перед зимовкой у самок увеличивается число яйцевых камер и происходит некоторая их дифференциация, но дальнейшее развитие полностью приостанавливается на весь период зимовки еще до формирования ооцитов [Paráček, Soldán, 1987]. У самцов семенники интенсивно растут уже летом и достигают максимального размера к августу. В это время они содержат зрелую сперму, с которой самцы и зимуют [Paráček, Soldán, 1992]. Спаривание происходит после зимовки — в апреле–мае; к этому времени самки уже содержат зрелые яйца. Созревание самцов осенью, возможно, объясняется тем, что зрелая сперма для оплодотворения нужна уже ранней весной, когда доступной для имаго пищи может быть мало; перед зимовкой же пищи в избытке [Paráček, Soldán, 1992].

В некоторых регионах (Швеция, Италия) спаривание отмечали даже осенью и зимой [Papaček, Soldán, 1987].

Notonecta viridis Delcourt предпочитает солоноватые водоёмы, в том числе близ морских побережий. Зимуют взрослые клопы. Яйца самки откладывают весной в ткани растений. Одно поколение в году [Канюкова, 1973а; Papaček, 1989].

Notonecta undulata Say — обычный для Северной Америки вид. Зимуют имаго в придонном илу на глубине 10–13 см [Clark, 1928]. Самки откладывают яйца рано весной, и до начала лета личинки завершают развитие. Даёт 2 поколения в год в Британской Колумбии (~ 49° с. ш.; Канада) [Ellis, Borden, 1969] и в Канзасе (39° с. ш.; США) [Vare, 1926]. Южнее количество поколений, возможно, возрастает [Vare, 1926].

Экспериментально исследована популяция этого вида из Коннектикута (42° с. ш.; США) [Vanderlin, Streams, 1977]. Из пойманных в конце июня и начале июля личинок V возраста отродились имаго, которые через 3 недели в лаборатории в условиях, близких к естественным, начали размножаться. Это свидетельствует о возможности развития в районе исследований 2-го поколения. Физиологический статус особей этого поколения определялся условиями их содержания (табл. 6.2).

Таблица 6.2. Влияние различных комбинаций фотопериода и температуры на индукцию яйцекладки у *Notonecta undulata* (Notonectidae) из Коннектикута, США [по: Vanderlin, Streams, 1977]

Вар.	Фотопериод и температура на стадии		Доля откладывающих яйца самок, %		Число самок
	яйца и личинки до IV возраста	личинки V возраста и имаго	через 4 недели	через 8 недель	
1	15C:9T, +22°C		70,6	76,5	17
2	15C:9T, +22°C	12C:12T, +22°C	18,2	—	11
3	12C:12T, +22°C		20,0	—	10
4	12C:12T, +22°C	15C:9T, +22°C	83,3	83,3	12
5	12C:12T, +22°C	15C:9T, +15°C	23,1	53,8	26

Если всё развитие, или хотя бы его заключительная часть (период последнего личиночного возраста и имаго), проходило в длинном дне (вар. 1 и 4), большинство самок были активными; если в коротком (вар. 2 и 3) — доля размножающихся особей резко уменьшалась. Фотопериодические условия, действовавшие на личинок младших возрастов, не имели значения для детерминации физио-

логического состояния самок. Роль температуры проявилась в 5-ом варианте опыта: её понижение замедлило созревание самок, но не изменило фотопериодический ответ.

Диapaузирующие самки, перенесённые в длинный день при той же температуре, начинали откладывать яйца в течение 4-х недель. Это свидетельствует о сохранении самками чувствительности к фотопериоду во время диapaузы и, вследствие этого, возможности фотопериодической терминации диapaузы без холодового воздействия.

По наблюдениям в Коннектикуте имаго 1-го поколения *N. undulata* появляются в конце июня, но подавляющее большинство окрыляется в июле–августе [Vanderlin, Streams, 1977]. Размножение контролируется преимущественно длиной дня. Только самки, окрылившись до конца июля при длине дня не короче примерно 14,5 ч, принимали участие в размножении и давали начало 2-му поколению. Самки более поздних сроков окрыления формировали репродуктивную диapaузу, и ни одна из них в конце лета не содержала зрелых яиц (рис. 6.12). Но время окрыления самок и, следовательно, доля самок, участвующих в размножении, зависит от факторов, определяющих скорость развития личинок, — от температуры и количества доступной пищи. В годы с теплой погодой при обильной пище большая часть особей 1-го поколения размножается и образует 2-е поколение, все взрослые особи которого окрыляются при коротком дне и диapaузируют.

В конце лета самки не содержали зрелые яйца (см. рис. 6.12). Высказано предположение, что в условиях сокращающегося в конце лета дня размножавшиеся самки прекращают яйцекладку и впадают в диapaузу [Vanderlin, Streams, 1977]. Однако нельзя исключить, что самки, приступившие однажды к яйцекладке, не остаются зимовать, а погибают сразу после её прекращения.

Интересные данные были получены при вскрытии самок этого вида, собранных в природе (см. рис. 6.12). С конца июля доля самок нового (незимовавшего) поколения, имеющих зрелые ооциты, неуклонно уменьшалась. Уменьшалась и средняя длина крайних (всегда самых крупных) ооцитов с 0,7–1,0 мм в июле до 0,3 мм в конце августа (зрелые ооциты *N. undulata* имеют длину около 1,8 мм). Однако уже со 2-й половины сентября ооциты начинают медленный рост. Это даёт основание предположить, что диapaуза у *N. undulata* завершается рано осенью, ещё до зимовки, без холодового воздействия, и яйцекладке препятствует только низкая температура.

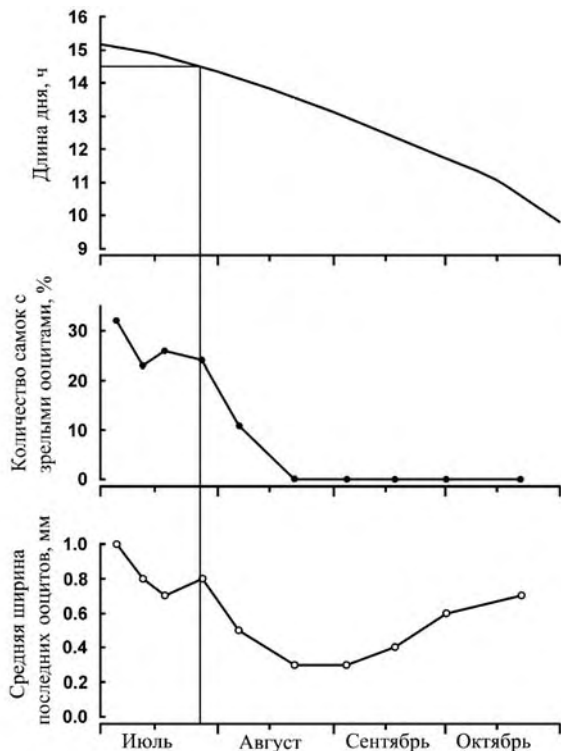


Рис. 6.12. Индукция диапаузы у *Notonecta undulata* (Notonectidae) в естественных условиях в Коннектикуте, США [по: Vanderlin, Streams, 1977]. Вертикальная линия — период, когда в сезоне длина дня становится короче 14,5 ч [длина дня — по: Beck, 1980].

Достаточно подробно изучено сезонное развитие другого североамериканского представителя этого рода — *Notonecta hoffmanni* Hungerford. В Калифорнии (34,5° с. ш.; США) этот вид даёт одно поколение, зимуют имаго (рис. 6.13) [McPherson, 1965; Fox, 1975]. Весной перезимовавшие клопы спариваются, и самки приступают к яйцекладке достаточно рано — уже с февраля. Интенсивная яйцекладка продолжается с апреля по август. Личинки разных возрастов в природе встречаются практически одновременно в течение нескольких месяцев, но в конце осени находили только личинок V возраста, а ранней зимой — только имаго.

Эксперимент с регулярным сбором самок в природе и определением интенсивности яйцекладки в последующие за сбором 3 дня

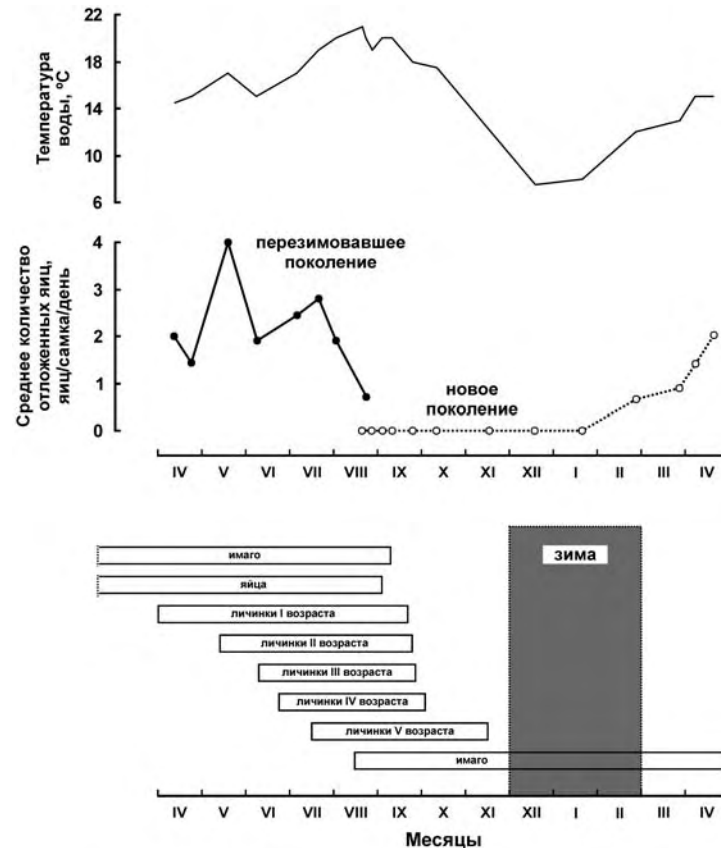


Рис. 6.13. Сезонное развитие *Notonecta hoffmanni* (Notonectidae) в Калифорнии, США [по: Fox, 1975].

Нижняя панель — фенология по данным наблюдений в природе в сезон 1971/1972 гг. На средней панели приведены данные по интенсивности яйцекладки. Самок собирали раз в 2 недели и количество отложенных яиц определяли в течение 3 дней при естественной длине дня и температуре, но без пищи ($n = 15-25$ самок в каждой выборке).

показал, что перезимовавшие самки откладывают яйца как минимум до конца августа. Новое поколение в это время не приступает к репродукции и начинает откладывать яйца только после зимовки — не ранее февраля следующего года (см. рис. 6.13). Разведение *N. hoffmanni* в лаборатории выявило, что молодые самки могут приступать к яйцекладке в течение нескольких недель по-

сле окрыления и, таким образом, наблюдаемая в природе диапауза не облигатная, а факультативная. Высказано предположение, что отсутствие репродукции и, следовательно, 2-го поколения вызвано недостатком пищи в августе, поскольку начало репродукции находится в прямой зависимости от доступности пищи для имаго и её обилия [Fox, 1975]. Нельзя исключить, однако, что наступление диапаузы находится и под фотопериодическим контролем.

Из североамериканских видов также по одному поколению с зимовкой на стадии имаго дают *Notonecta irrorata* Uhler и *Notonecta lunata* Hungerford в Мичигане (~ 44° с. ш.; США) [Bare, 1926; Rice, 1954] и *Buenoa margaritacea* Bueno и *Buenoa scimitra* Bare в Канзасе (~ 39° с. ш.; США). При этом *B. margaritacea* отмечали зимой плавающими под 30-сантиметровым льдом [Bare, 1926]. Обе эти черты — зимовка имаго в илу на дне и активное плавание подо льдом (если условия это позволяют) отмечены как типичные для североамериканских гладышей [Hungerford, 1919].

Notonecta borealis Bueno et Hussey — единственный североамериканский представитель рода *Notonecta*, зимующий на стадии яйца [Rice, 1954]. На этой же стадии, вероятно, зимуют *Buenoa limnocastoris* Hungerford и *Buenoa macrotibialis* Hungerford [Rice, 1954].

Buenoa elegans (Fieber) в Мичигане (~ 44° с. ш.; США), вероятно, может давать более одного поколения в сезон, поскольку из некоторых отложенных яиц личинки вылуплялись в течение нескольких дней, а из других — только через 5–6 месяцев. При этом не исключено, что зимовать могут и имаго [Rice, 1954].

Notonecta reuteri Hungerford — широко распространенный в Палеарктике вид. По наблюдениям Е. В. Канюковой [1973а, 1973б, 2006], живут в прудах и озёрах среди торфяников. Зимуют яйца, но весной иногда встречаются и перезимовавшие имаго. Весной начинается отрождение личинок. На юге Западной Сибири (Новосибирская обл., 54° с. ш.) первые имаго нового поколения появляются в начале июля. С конца июля до середины сентября происходит спаривание и откладка зимующих яиц. Одно поколение в году. Идентичный сезонный цикл и сходные фенологические сроки развития отдельных стадий *N. reuteri* наблюдаются и в Польше [Kurzatkowska, 1993].

Notonecta lutea Müller тоже широко распространена в Палеарктике. Живёт в пресных водоёмах. Дает одно поколение в год. Спаривание и откладка яиц происходят осенью. Зимуют яйца, от-

ложенные в ткани растений, но весной, так же как у *N. reuteri*, встречали и единичных перезимовавших имаго [Канюкова, 1973а, 2007; Nieser, 1981]. По мнению М. Папачека [Papáček, 1989], исследовавшего гладышей в Чехии (~ 49° с. ш.), у этого вида (как и у *Notonecta maculata* F.) зимуют не только яйца, но и небольшая часть оплодотворённых самок, которые откладывают яйца весной. То, что у *N. maculata* зимуют в основном яйца и лишь небольшая фракция имаго, отмечал и В. Доллинг в Британии [Dolling, 1991].

* * *

У представителей семейства четко различаются две основные сезонные стратегии: одни виды размножаются осенью, и в этом случае зимуют яйца, другие — весной, тогда зимуют имаго в придонном иле [Polhemus, 1995f; Svensson et al., 2000]. Обычно в умеренной зоне развивается одно или два поколения в году. Несвойственными большинству водных полужесткокрылых чертами гладышей являются активность имаго зимой подо льдом (как у *B. margaritacea*) и половое созревание самцов *N. glauca* перед зимовкой. Тропические гладыши размножаются весь год [Papáček, 2001]. Большинство гладышей хорошо летают, но некоторые (например, североамериканские виды родов *Buenoa* и *Martarega*) чаще короткокрылые (*brachypterous*) или диморфны [Truxal, 1979; Polhemus, 1995f].

6.10. Семейство Helotrephidae

Достаточно крупное семейство мелких (1,0–4,0 мм) водных клопов. Мировая фауна включает 19 родов со 120 видами [Papáček, 2001]. Встречаются в тропиках, преимущественно Старого Света. В Палеарктике — всего 6 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — не отмечены [Канюкова, 2006]. Вероятно, хищники, питающиеся мелкими беспозвоночными [Polhemus, 1995h]. Заселяют разнообразные водоёмы — пруды, ручьи, водопады, иногда — горячие источники. Биология практически не изучена. Представители семейства, видимо, устойчивы к воздействию неблагоприятных условий. Так, *Mixotrepes hoberlandti* Papáček, Štys et Tonner был найден в аридном районе в южном Ираке, где этот вид живёт во временных водоёмах и, вероятно, переживает длительные засушливые периоды вне воды в состоянии эстивации [Papáček et al., 1989].

Несколько видов демонстрируют крыловой диморфизм. Нелетающая морфа является субмакроптерной (*submacropterous*) с реду-

цированной задней парой крыльев. Считается, что имаго зимуют, зарывшись в придонный ил [Polhemus, 1995h].

Фенология *Helotrephes formosanus* Esaki et Miyamoto была описана на о. Тайвань (~ 25° с. ш.). Вид живёт в некрупных реках и даёт одно поколение в год. Имаго зимуют в прибрежном илу. Личинки встречаются в природе с февраля по начало июня, имаго нового поколения окрыляются с конца марта по июнь [Miyamoto, 1952].

6.11. Семейство Pleidae — Плеи, водоблошки

Маленькое семейство водных клопов. Мировая фауна включает всего 40 видов из 3 родов [Paráček, 2001]. Наиболее обильны видами тропики [Polhemus, 1995g]. В Палеарктике — всего шесть видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — только два вида [Канюкова, 2006]. Внешне плеи похожи на гладышей, но имеют мелкие размеры (1,5–3,0 мм). Хищники, нападают на моллюсков, мелких членистоногих, личинок насекомых, включая и своих собственных. Плавают обычно брюшной стороной вверх, но способны двигаться и в обычном положении, спинной стороной вверх. Живут в разнообразных обильно заросших стоячих водоёмах, но могут встречаться и в проточных со слабым течением [Канюкова, 2006]. Подобно гладышам, для дыхания поднимаются к поверхности воды и выставляют наружу задний конец брюшка. Многие виды демонстрируют крыловой диморфизм. Нелетающая морфа имеет немного редуцированные задние крылья и некоторые морфологические отличия [Polhemus, 1995g].

Plea minutissima Leach — западнопалеарктический вид. Моновольтинен, зимуют имаго [Wefelscheid, 1912]. По мнению одних авторов, вид имеет облигатную диапаузу [Paráček et al., 1997], по мнению других [Kovac, 1982], зимовка происходит в состоянии оцепенения, которое наступает под действием низкой температуры. Понижение температуры до +10°C вызывает переключение системы дыхания с использования пузырьков воздуха (physical gill) на пластронное дыхание. Это также имеет гидростатическую функцию и позволяет имаго опуститься на дно, где они и лежат неподвижно на протяжении нескольких зимних месяцев. Повышение температуры может прервать покой [Kovac, 1982].

Однако по наблюдениям в Иране (~ 31° с. ш.), имаго активны осенью и зимой и могут плавать подо льдом. При переносе

таких имаго в лабораторию (+18°C), самки начинали яйцекладку [Vafaei, 2004]. Таким образом, физиологическая природа зимовки *P. minutissima* остаётся неясной.

Весной, с повышением температуры, имаго активизируются и в мае–июне начинают размножение. Яйца откладывают в ткани растений. Эмбриональное развитие продолжается около 3-х недель, весь преимагинальный период завершается за 2 месяца [Paráček, 2001]. Личинки имеют 5 возрастов [Kovac, 1983; Vafaei, 2004], хотя в более ранней литературе есть указание, что их 6 [Wefelscheid, 1912; Павловский и Лепнева, 1948].

Среди имаго *P. minutissima* встречаются полнокрылые (*macropterous*) и короткокрылые (*micropterous*) формы. Полнокрылые особи сравнительно хорошо летают, поэтому могут колонизировать временные и вновь образующиеся водоёмы. Имаго живут очень долго (до 2-х лет) и могут размножаться, вероятно, и на 2-й год [Wefelscheid, 1912]. Они проявляют высокую устойчивость к неблагоприятным условиям, переживая их среди корней растений в илу пересыхающих водоёмов. Возможно, имеют факультативную летнюю диапаузу [Paráček, 1993 — цит. по: Paráček, 2001].

По наблюдениям на юге Западной Сибири [Канюкова, 1973b], *P. minutissima* (указанная как *Plea leachi* Mc'Gregor et Kirkaldy) обитает в пресных озёрах. Размножается в начале июня. В начале июля появляются личинки I возраста. В конце августа окрыляются имаго, которые остаются зимовать.

Отмеченный на юге Приморского края России (42° с.ш.; Хасан) *Paraplea indistinguenda* (Matsumura) живёт в стоячих водоёмах. Со второй половины мая до начала июня имаго спариваются на мелководье, а к концу июня появляются личинки. Имаго нового поколения окрыляются с конца августа и остаются зимовать в воде. Дают одно поколение [Канюкова, 2002].

Североамериканский вид *Neoplea striola* (Fieber) заселяет стоячие водоёмы, тоже моновольтинен и зимует на имагинальной стадии в донном илу на мелководье [Gittelman, 1975; McPherson, 1986]. В южном Иллинойсе (~ 37° с. ш.; США) личинки I возраста появляются в середине мая, а последнего (V) возраста встречаются до середины октября [McPherson, 1986].

Исследования в Коннектикуте (41,8° с. ш.; США) показали, как температура воды влияет на функционирование дыхательного аппарата и способность зимовать *N. striola* на дне водоёмов [Gittelman, 1975]. Активные имаго создают и держат на груди и брюшке

большой пузырьёк воздуха, которым они дышат. При осеннем понижении температуры, плотность воды и растворённого в ней кислорода увеличиваются. Пузырёк воздуха увеличивает плавучесть имаго и не позволяет им без активных движений нырять и оставаться под водой долгое время. Кроме того, при низкой температуре и дыхание, и активность имаго понижены. Поэтому перед зимовкой имаго избавляются от лишнего воздуха. Они уменьшают размер пузырька, что позволяет им опуститься на дно для зимовки и оставаться там неподвижными. При температуре $+4^{\circ}\text{C}$ имаго выживали в таком состоянии 5 месяцев. В то же время, если температура оставалась на уровне $+12^{\circ}\text{C}$, имаго не меняли размер пузырька воздуха и сохраняли активность. Понижение температуры, к тому же, резко повышало продолжительность жизни имаго.

Весной, когда вода в водоёмах прогревается до $+8\dots+9^{\circ}\text{C}$, имаго начинают медленно двигаться, постепенно увеличивая размер пузырька воздуха. При температуре около $+10\dots+12^{\circ}\text{C}$ имаго всплывают на поверхность воды [Gittelman, 1975].

Зимовочное состояние *N. striola* следует считать облигатной диапаузой: без зимнего или лабораторного охлаждения (32 дня при $+4,5^{\circ}\text{C}$) имаго не приступали к размножению [Takahashi et al., 1979].

Neoplea striola не летает и способна переживать пересыхание водоёмов [Hilsenhoff, 1984].

Сезонное развитие остальных видов плей не изучено. Оба упомянутых выше вида, над которыми проводились наблюдения, зимуют на имагинальной стадии, под водой в тине и детрите, дают одно поколение в год и вынуждены менять поведение и механизм дыхания в связи с изменениями физических параметров воды зимой. Предполагается, что зимовка на имагинальной стадии является типичной для семейства [Polhemus, 1995g]. Оба вида способны переживать и летнее пересыхание водоёмов, вероятно имея специальные физиологические адаптации для этого.

Глава 7

ИНФРАОТРЯД LEPTOPODOMORPHA

Небольшой по числу видов инфраотряд околотовных полужесткокрылых, объединяющий в мировой фауне четыре семейства, около 40 родов и более 300 описанных видов [Schuh, Slater, 1995]. Распространены практически по всему Свету за исключением Антарктики, но за счёт самого большого семейства (Saldidae) фауна умеренной зоны богаче видами, чем фауна тропиков и субтропиков [Lindskog, 1995]. В Палеарктике — четыре семейства и около 110 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — два семейства и около 30 видов [Кержнер, Ячевский, 1964]. Размеры представителей варьируют от 1,1–1,6 мм (Omaniidae) до 7,0–7,4 мм (некоторые виды Leptopodidae и Saldidae). Большинство видов заселяет преимущественно приливно-отливную зону различных водоёмов от ручьёв до морей (см. рис. 1.3), но есть и сухопутные виды. Хищники, питаются мелкими беспозвоночными или их останками [Polhemus, 1985; Schuh, Slater, 1995]. Биология и сезонное развитие изучены слабо.

7.1. Семейство Saldidae — Клопы-прибрежники, клопы-прыгуны, сальды, прибрежные прыгуны

Крупное семейство околотовных клопов. Мировая фауна объединяет 265 видов из 26 родов. Клопы-прибрежники распространены практически по всему Свету за исключением Антарктики. В Палеарктике — около 100 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — около 30 видов [Кержнер, Ячевский, 1964]. В Голарктике фауна умеренной, бореальной и аркто-альпийской зон богаче видами, чем

фауна тропической и субтропической зон [Lindskog, 1995]. Например, даже на Аляске известно не менее 20 видов сальд; есть виды, распространённые севернее 70° с. ш. [Stock, Lattin, 1976; Хрулёва, 1989]. Несколько видов известны с арктического о. Долгий (69° с. ш.), где по количеству видов сальды доминируют среди клопов [Макарова, Макаров, 2006]. Представитель именно этого семейства — *Chiloxanthus stellatus* (Curtis) остаётся последним видом отряда на широтном климатическом градиенте практически во всех секторах Арктики [см.: Макарова, Макаров, 2006]. Размеры представителей варьируют от 2,3 до 7,4 мм [Schuh, Slater, 1995].

Сальды обычно предпочитают влажные биотопы вблизи разнообразных водоёмов — от небольших ручьёв и прудов до морей, где обитают в приливно-отливной зоне. Несколько видов заселяют рифы [Polhemus, 1976]. Большинство видов связано с пресной или солёной водой, но есть виды, живущие на солончаках, и даже настоящие галофилы. Многие виды обитают исключительно на суше, часто в тундре [Lindskog, 1995] или в горных поясах, например в Андах в Южной Америке [Schuh, Slater, 1995] или в Скалистых Горах Колорадо в Северной Америке, на высоте до 3 000 м над у. м. [Polhemus, 1985] или в Центральной Азии на высоте до 5 000 м над у. м. [Lindskog, 1995]. Тропические сальды связаны в основном с растущими на деревьях мхами или растительностью, покрывающей крупные камни и скалы, что свойственно лишь немногим обитателям умеренного пояса [Polhemus, Chapman, 1979d; Polhemus, 1985]. Все хищники, питаются мелкими беспозвоночными или их останками; известен и каннибализм [Stock, Lattin, 1976; Lindskog, 1995; Schuh, Slater, 1995]. Самки обычно откладывают яйца в пазухи листьев или погружают их в ткани растений, а у некоторых видов — в почву или на её поверхность [Jordan, Wendt, 1938; Stock, Lattin, 1976] или в отмершие растительные ткани [Jordan, Wendt, 1938]. При этом даже отложенные под водой яйца успешно развиваются. Личинки до имагинальной линьки проходят 5 возрастов.

В семействе широко представлен крыловой полиморфизм [Polhemus, 1985; Dolling, 1991]. Степень развития крыльев у особей одного вида даже в пределах одной популяции чрезвычайно многообразна, и наряду с обычными (*macropterous* и *brachypterous*) встречаются многочисленные промежуточные формы (*submacropterous*, *coleopterous*, *micropterous*) [Polhemus, 1985]. Однако этот полиморфизм не является сезонным. Короткокрылые формы доминируют в зоне умеренного климата, в горах (в тропиках) и/или в более по-

стоянных местообитаниях. Полнокрылость чаще встречается у особей, живущих в более теплом климате и/или в менее постоянных местообитаниях [Lindskog, 1974; Polhemus, 1985]. У разных видов сальд, обитающих в приливно-отливной зоне морей, степень развития крыльев различается от почти полной редукции до сохранения полнокрылости, однако в целом видам этой экологической зоны способность к полету не свойственна. Её утрачивают даже виды, обладающие вполне развитыми крыльями [Polhemus, 1985].

Длиннокрылые особи хорошо летают, а у форм с редуцированными крыльями обычно редуцирована и грудная мускулатура [Lindskog, 1974; Polhemus, Chapman, 1979d; Polhemus, 1985].

Особенностью сальд, связанной с жизнью в приливно-отливной зоне, является способность переживать длительное затопление. Так, *Saldula fernaldi* Drake [ошибочно определённая как *Saldula palustris* (Douglas) — см.: Polhemus, 1985] может находиться под водой до 9 ч без заметных последствий [Stock, Lattin, 1976], а личинки и имаго *Saldula palustris* (Douglas) — до 14 ч [Brown, 1948; под названием *Saldula pallipes* (F.)].

В течение сезона сальды мигрируют: непродолжительный у многих видов репродуктивный период (весна и начало лета) клопы-прибрежники проводят во влажных местообитаниях, а позже локально мигрируют в более сухие станции [Polhemus, Chapman, 1979d; см. подробнее ниже про *Saldula saltatoria*].

Сезонные циклы сальд исследованы слабо. Среди палеарктических видов наиболее полные сведения известны в отношении видов, заселяющих Британские о-ва [Southwood, Leston, 1959], однако и они не дают четкого представления о характере сезонного цикла конкретных видов, а порой противоречат наблюдениям других авторов. О сезонном развитии тропических видов известно ещё меньше.

Saldula saltatoria (L.) — самый распространённый в Британии вид сальд, заселяющий берега как морей, так и пресноводных водоёмов. Зимуют имаго. Весной самки откладывают яйца. Личинки растут очень быстро, и уже в июле окрыляются молодые имаго. Есть ли второе поколение — неизвестно, но имеющиеся сведения не исключают такую возможность [Southwood, Leston, 1959]. Предполагается, что в Карпатах этот вид зимует на стадии имаго, и даёт два поколения [Benedek, 1970]. Сходные наблюдения приводятся и для популяций этого вида из Польши [Wróblewski, 1966].

Исследования *S. saltatoria* в Швеции (60° с. ш.) показали, что

только часть популяции даёт там 2-е поколение [Lindskog, 1968]. Весной перезимовавшие особи появляются во второй декаде апреля, и с этого времени начинается созревание самок (рис. 7.1). С начала мая и до конца июня почти все самки содержат зрелые яйца. Личинки появляются с середины мая и исчезают только в конце сентября. Молодые имаго окрыляются с конца июня. Перезимовавшие имаго отмирают вскоре после яйцекладки, и, таким образом, зимовавшее и новое поколения практически не перекрываются. Полученные данные позволяют предположить, что только самки, окрылившись в июне или начале июля, созревают в этом же сезоне и дают частичное 2-е поколение. Основная же часть популяции не приступает к размножению, а формирует диапаузу и размножается только весной следующего года.

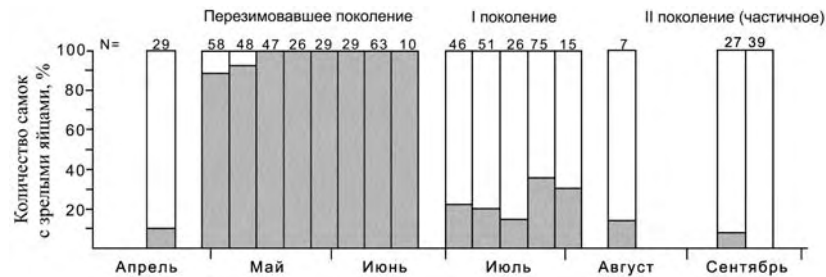


Рис. 7.1. Период репродуктивной активности самок *Saldula saltatoria* (Saldidae) в Швеции [по: Lindskog, 1968].

Тёмным показана доля самок со зрелыми яйцами, светлым — доля самок без зрелых яиц. Число самок (N) в каждой пробе указано над гистограммой.

Детальный анализ экофизиологии *S. saltatoria* выявил специфические сезонные адаптации, связанные с особенностями экологической ниши данного вида. Так, скорость потери воды при транспирации взрослыми насекомыми резко возрастает с периода перед началом созревания в конце апреля (в среднем $0,38 \pm 0,07$ мг/см²·ч) по период пика яйцекладки в июне ($1,01 \pm 0,12$ мг/см²·ч) (рис. 7.2). За 54 дня скорость потери воды увеличивается в 2,5 раза. Однако у имаго нового поколения, большая часть которого не размножается до зимовки, скорость потери воды во второй половине лета и осенью снова значительно ниже, чем в середине лета. Высказано предположение, что эти сезонные изменения связаны с ограниченными возможностями регуляции транспирации у репродуктивно-активных имаго [Lindskog, 1968]. Снижение интенсивности обмена

веществ, связанное с диапаузой, сказывается и на снижении скорости потери воды весной и осенью.

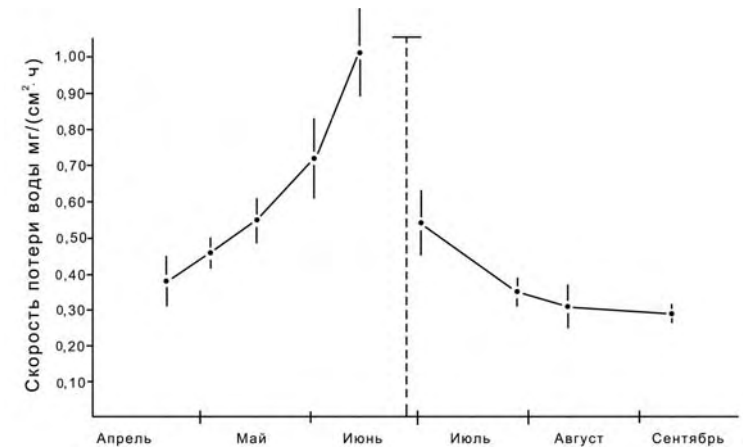


Рис. 7.2. Сезонные изменения скорости потери воды имаго *Saldula saltatoria* (Saldidae) в Швеции [по: Lindskog, 1968].

Средние значения \pm доверительный интервал (95%). Температура +22°C; n 16–22 (самки и самцы). Вертикальная линия отделяет перезимовавшее поколение от новых поколений.

Необходимость контролировать водный баланс влияет и на поведение. Так, например, у *S. saltatoria* обнаружено сезонное изменение реакции на влажность (рис. 7.3). Эта реакция определялась в лабораторных условиях: каждому индивидууму предоставлялась возможность выбора одного из двух условий, различающихся по степени влажности воздуха — почти сухой или влажный. Собранные в конце сентября диапаузирующие имаго предпочитали сухой воздух и почти все оставались там на протяжении 8 ч эксперимента. Однако после диапаузы имаго постепенно меняли своё предпочтение и концентрировались во влажном воздухе; причем происходило это значительно быстрее в период яйцекладки в июне, чем в период созревания в апреле (см. рис. 7.3). В природе репродукция связана с активным обменом веществ и потерей воды, для восполнения которой имаго, вероятно, предпочитают влажные местообитания, оптимальные и для размножения. Во время или сразу после диапаузы потребность в воде понижена, и имаго предпочитают более сухие местообитание, благоприятные для зимовки.

Широко распространённый вид *Saldula opacula* (Zetterstedt)

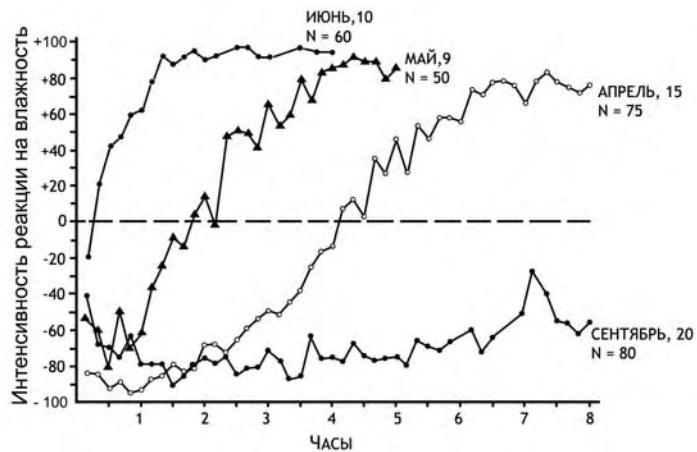


Рис. 7.3. Сезонные изменения реакции на влажность у имаго *Saldula saltatoria* (Saldidae) в Швеции [по: Lindskog, 1968].

Интенсивность реакции на влажность определяли по формуле: $(W - D) \cdot 100 / (W + D)$, где W — количество имаго, выбравших высокую влажность; D — количество имаго, выбравших низкую влажность. Температура $+20 \dots +22^\circ \text{C}$.

в Карпатах даёт два поколения, и зимует, вероятно, на стадии имаго [Benedek, 1970]. Видимо, то же характерно и для *Saldula palustris* (Douglas) и *Saldula pilosella* (Thomson) на островах Балтийского моря на юге Швеции [Lindskog, 1974].

Saldula orthochila (Fieber) полностью перешла к наземному образу жизни, заселяя песчаные пустоши, дюны и даже городские газоны. В Британии зимует на имагинальной стадии и размножается в мае–июне. С июля появляются имаго нового поколения, которые уходят на зимовку [Southwood, Leston, 1959]. По наблюдениям в Голландии, этот вид имеет два поколения, и самки зимуют со зрелыми яйцами [Cobben, 1968]. Однако нельзя исключать, что это ранние самки 2-го поколения, начавшие созревать, и вероятность того, что они выживут до весны, очень мала. Считается, что в Швеции этот вид зимует на стадии яйца [Lindskog, pers. comm. — цит. по: Cobben, 1968]. Такие противоречивые данные требуют проверки.

Нестабильный сезонный цикл с зимовкой на разных стадиях отмечается и у *Saldula littoralis* (L.). На Британских о-вах в некоторые годы зимуют имаго. Они размножаются в мае–июне, и в авгу-

сте появляются имаго нового поколения, которые остаются зимовать. В другие годы зимуют яйца. Личинки отрождаются в начале мая, и их развитие продолжается около 2-х месяцев. Молодые имаго окрыляются в начале июля и в начале августа откладывают яйца. Вероятно, они и зимуют [Southwood, Leston, 1959].

Однако наблюдение за кладкой яиц *S. littoralis*, полученной в Норфолке ($\sim 52, 5^\circ \text{ с. ш.}; 1, 2^\circ \text{ в. д.};$ Англия) в начале июля, показало, что при содержании в комнатной температуре эмбриональное развитие началось достаточно быстро и к концу августа достигло стадии появления глазных точек (eye-spots). Но личинки из яиц не вылуплялись до середины марта следующего года [Brindley, 1934]. Это свидетельствует об облигатной эмбриональной диапаузе. Интересно, что из части яиц личинки не отродились по крайней мере до августа, что не исключает в каких-то случаях возможность вторичной зимовки яиц [Brindley, 1934].

У популяции *S. littoralis*, обитающей на побережье Северного моря, также отмечается наличие облигатной эмбриональной диапаузы: ни одно из нескольких сотен яиц не развивалось при комнатной температуре $+20^\circ \text{C}$ в течение 6 месяцев. Диапаузирующие яйца без заметного повреждения переживали длительное воздействие низких температур (-20°C в течение 6 месяцев) и резкие перепады температуры (от $+20$ до -20°C и от -20 до $+30^\circ \text{C}$) [Cobben, 1968].

Сходные данные приводятся для популяций *S. littoralis* из Померании (Северная Германия). Там самки откладывают яйца в грунт или мертвый растительный субстрат в конце июня или начале июля. Эмбрионы в отложенных яйцах начинают развиваться сразу, но вскоре — на стадии появления глазных точек — развитие приостанавливается почти на 9 месяцев. Личинки вылупляются из яиц только следующей весной, в конце марта. Имаго окрыляются в мае [Jordan, Wendt, 1938].

Противоречивые данные приводятся в литературе и в отношении сезонного цикла *Halosalda lateralis* (Fallén). По наблюдениям в Британии [Southwood, Leston, 1959], первыми в сезоне появляются взрослые клопы. Личинки развиваются в июне, а в августе уже окрыляются имаго, которые, видимо, и остаются зимовать. Таким образом, у *H. lateralis* здесь завершается только одно поколение. По другим сведениям [Cobben, 1968], у этого вида в разные годы могут зимовать и самки, и отложенные ими осенью диапаузирующие яйца.

У *Chiloxanthus pilosus* (Fallén) на Британских о-вах зиму-

ют, видимо, взрослые клопы, так как весной они появляются уже в мае и встречаются до сентября. Имаго, пойманные после середины июля, возможно, относятся к новому поколению [Southwood, Leston, 1959].

Однако, по наблюдениям в Голландии [Cobben, 1968], *Ch. pilosus* обычно зимует на стадии диапаузирующей личинки II возраста и завершает два поколения. Но однажды осенью после очень холодного лета были обнаружены только имаго. Перенесённые в лабораторные условия они сразу приступили к откладке яиц, которые оказались диапаузирующими. Таким образом, можно предположить, что у этой сальды возможно формирование диапаузы и зимовка на разных стадиях — на стадии яйца, личинки II возраста и даже имаго. Существование подобных противоречий свидетельствует о нестабильности сезонных циклов у некоторых сальд, так несвойственной большинству исследованных насекомых.

У сальды *Micracanthia marginalis* (Fallén), дающей в Голландии два поколения, в конце лета была обнаружена кладка, в которой из половины яиц личинки вылупились сразу, а вторая половина яиц осталась зимовать [Cobben, 1968].

У центрально- и североамериканских сальд обнаружены все основные типы сезонных циклов, характерные для насекомых [Polhemus, 1985]. Виды с гомодинамным развитием, например *Saldula coxalis* (Stål), как правило, живут только на равнинах субтропического и тропического поясов и размножаются круглый год. Два вида — *Pentacora signoreti* Guerin и *Pentacora sphacelata* (Uhler) имеют широкие ареалы, но в тропиках и субтропиках имаго встречаются круглый год, а в умеренной зоне диапаузируют на стадии яйца. *Saldula pallipes* (F.), распространенная на севере до Канады, не имеет специфической диапаузирующей стадии и переживает зиму в состоянии оцепенения, регулярно появляясь зимой в теплые безветренные дни, когда температура воздуха поднимается до +16°C [Polhemus, 1985].

Неарктические сальды *Lampracanthia crassicornis* (Uhler) и *Salda obscura* Provancher зимуют на стадии яйца. Взрослые особи этих видов появляются в природе только на короткое время в начале лета. Эмбриональная диапауза викарирующих видов *Saldula orbiculata* (Uhler) и *Saldula severini* Harris терминируется только после продолжительного холодового воздействия. То же, вероятно, характерно и для *Ioscytus cobbeni* Polhemus [Polhemus, 1985].

Saldula comatula Parshley на большей части США зимует в состоянии имагинальной диапаузы. Диапауза факультативная, и в Денвере (~ 39° с. ш.) вид завершает два поколения [Polhemus, 1985].

Среди североамериканских сальд наиболее подробно экспериментально исследовано сезонное развитие *Saldula fernaldi* Drake [Stock, Lattin, 1976; вид был ошибочно определён как *Saldula palustris* (Douglas) — см.: Polhemus, 1985]. В Орегоне (44° с. ш.) вид развивается в 3-х поколениях — одно весеннее и два летних — и зимует на имагинальной стадии. Перезимовавшие клопы весной дают начало весеннему поколению, личинки которого окрыляются в середине мая. Наблюдения показали, что в течение года образуется 3 пика высокой численности личинок (рис. 7.4). Весенняя генерация

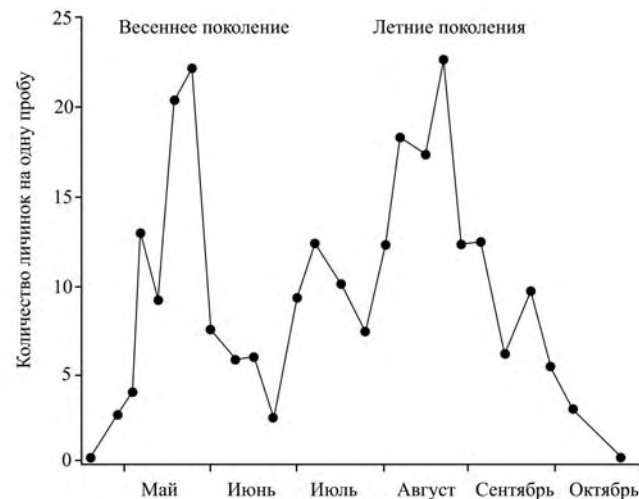


Рис. 7.4. Количество личинок *Saldula fernaldi* (Saldidae) в пробах, собранных в разные периоды летнего сезона в Орегоне, США [по: Stock, Lattin, 1976].

отчетливо отделена, а летние генерации в значительной степени перекрываются. Количество и личинок, и имаго резко уменьшается в октябре–ноябре. Личинки зимой не выживают, а имаго на зимовку улетают из прибрежной зоны. Места зимовки часто удалены от водоёмов на значительные расстояния. Так, в течение декабря и января в прибрежной полосе, по крайней мере на расстоянии до 200 м от водоёмов, найти зимующих клопов не удавалось. Самки зимуют в состоянии репродуктивной диапаузы с неразвитыми яичниками.

После возвращения имаго в приливную зону весной ооциты самок быстро развиваются, и уже через месяц все самки содержат зрелые яйца. В сентябре при вскрытии самок зрелые яйца обнаруживались лишь у единичных особей (рис. 7.5). Диapaуза у *S. fernaldi* факультативная. Среди собранных в природе имаго самки со зрелыми яйцами были обнаружены уже в январе, что свидетельствует о термации диapaузы и начале оогенеза ещё зимой.

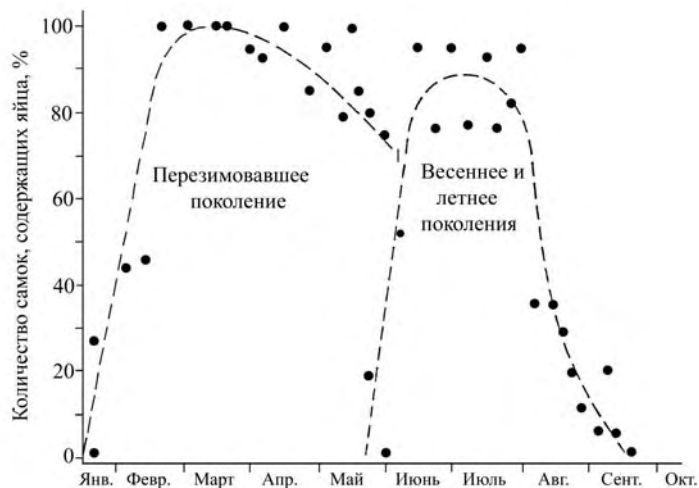


Рис. 7.5. Количество самок *Saldula fernaldi* (Saldidae), содержащих зрелые яйца в пробах разного срока сбора в Орегоне, США [по: Stock, Lattin, 1976].

Личинок последнего возраста обитающей в тундре на Аляске *Chiloxanthus stellatus* (Curtis) собирали с середины июня по середину июля, а имаго — с конца июня по начало августа [P. D. Hurd — цит. по: Usinger, 1960; Testa, MacLean, 1984]. Считается, что зимуют и имаго, и личинки последнего возраста в полужамёрзшем состоянии в поверхностном слое растительности [Usinger, 1960]. По наблюдениям О. А. Хрулёвой [1989], на о. Врангеля (71° с. ш.) у этого вида зимует не менее двух личиночных возрастов. Такая нестабильность сезонного цикла, вероятно, повышает шансы вида на выживание в регионах, где природные условия чрезвычайно суровы, а вегетационный сезон короток. Не исключено, что в каких-то случаях развитие может затягиваться и на 2 года.

Распространённая в Новой Зеландии *Salda parvula* Cobben, вероятно, может переживать периоды низкой температуры зимой на стадии яйца в состоянии оцепенения [Mason, 1973].

* * *

В целом для сальд характерно разнообразие схем сезонного развития. Для некоторых родов более типична зимовка на стадии яйца (например, *Salda* F., *Lampracanthia* Reuter, *Teloleuca* Reuter), для других — на стадии имаго (например, *Saldula* Van Duzee, *Ioscytus* Reuter, *Micracanthia* Reuter) [Polhemus, Chapman, 1979d; Dolling, 1991; Faraci, Vlach, 1991]. Есть виды, зимующие на стадии личинки. Не менее яркой чертой семейства является нестабильность сезонных циклов. Как было показано выше, у многих видов зимовка происходит на разных стадиях, причём различия могут проявляться как между географическими популяциями, так и в пределах одной популяции. Подобное явление редко встречается среди насекомых. В умеренном климате сальды дают от 1-го до, вероятно, 3-х поколений. Популяции в тропиках могут развиваться круглогодично [Polhemus, 1976]. Характерен для семейства и крыловой полиморфизм, хотя он не является сезонным.

7.2. Семейство Aepophilidae

В семействе всего один вид *Aepophilus bonnairei* Signoret, распространённый в Европе и, возможно, в Северной Африке [Dolling, 1991; Schuh, Slater, 1995]. В России не отмечен [Кержнер, Ячевский, 1964]. Около 2,0 мм в длину. Первая пара крыльев сильно укорочена, а вторая вообще отсутствует, из-за чего *A. bonnairei* внешне напоминает постельного клопа. Заселяет расщелины в камнях в нижней части приливо-отливной зоны. Питается мелкими беспозвоночными. В отличие от всех полужесткокрылых, находится под водой большую часть жизни. Всё тело имеет плотный покров из тонких разветвлённых волосков (микротрихий), которые удерживают постоянный слой воздуха вокруг тела при погружении в воду. Покров из микротрихий функционирует как пластрон: микротрихии физически не позволяют слою воздуха исчезнуть и кислород поступает в него в результате диффузии из воды [King, Fordy, 1984]. Клопы ведут групповой образ жизни [Lindskog, 1995], и имаго проявляют заботу о потомстве [Polhemus, 1976]. В остальном биология изучена слабо. Вероятно, одно поколение в году, зимуют имаго [Howe, 2004].

7.3. Семейство Omaniidae

Очень мелкие (1,1–1,6 мм) клопы, заселяющие литоральную зону океанических островов. В мире известно 2 рода и всего несколько видов [Schuh, Slater, 1995]. В Палеарктике — только два вида [Aukema, Rieger, 1995], в России не отмечен [Кержнер, Ячевский, 1964]. Хищники, питающиеся организмами, связанными с водорослями. У самок при овуляции одновременно созревает только одна яйцеклетка [Kellen, 1960]. В остальном биология изучена слабо, а данных по сезонному развитию почти нет.

Описанный из Самоа (~ 14° ю. ш; Океания) *Omania samoensis* Kellen заселяет расщелины камней вулканического происхождения, находящиеся в очень узкой приливно-отливной зоне лагун океанического побережья [Kellen, 1960]. В период высокой волны этот пояс оказывается под 60-сантиметровым слоем воды, а личинки и имаго *O. samoensis* прячутся в пузырьках воздуха в расщелинах камней. Вид, вероятно, активен круглый год, но значительно более многочислен с января по июнь. В лаборатории при температуре +25°C развитие каждого из 5 личиночных возрастов заняло от 4 до 10 дней [Kellen, 1960].

Известный с островов Большого Барьерного Рифа в Австралии вид *Corallocoris marksae* (Woodward) (= *Omania marksae* Woodward) также заселяет приливно-отливную зону и способен переживать затопление. Имаго не имеют второй пары крыльев и не летают, а передвигаются только прыжками [Woodward, 1958].

7.4. Семейство Leptopodidae

Клопы от мелких до средних размеров (1,8–7,0 мм). В мировой фауне 10 родов и 37 видов, в основном из тропиков и субтропиков [Schuh, Slater, 1995]. В Палеарктике — около 10 видов [Aukema, Rieger, 1995], в России — только один вид [Кержнер, Ячевский, 1964]. Вероятно, хищники, питающиеся мелкими беспозвоночными. Заселяют разнообразные местообитания — известны как с берегов ручьёв и рек, так и из пещер и сухих стадий [Faraci, Vlach, 1991; Schuh, Slater, 1995; Yamazaki, Sugiura, 2004]. Иногда представителей семейства находили под корой деревьев [Lindskog, 1995]. В Италии зимуют на стадии имаго [Faraci, Vlach, 1991]. В остальном биология и сезонность практически не изучены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

водомерки след
сдул сентябрь
откуда грусть
Д.М. [2006]

Мало или ничего не известно
о жизненном цикле видов...

Н. Hungerford [1919]

Пять из восьми инфраотрядов и около 4 500 из 38 000 описанных видов полужесткокрылых в большей или меньшей степени экологически связаны с водой. Обзор и анализ сезонных циклов представителей разных семейств водных и околотовных полужесткокрылых, приведённые в предыдущих главах и обобщённые в таблице показывают, что разные таксоны в настоящее время изучены очень неравномерно, однако позволяют выявить общие черты сезонного развития этой обширной экологической группы насекомых и сравнить их с таковыми наземных полужесткокрылых.

Количество ежегодных поколений различается у различных видов и в разных географических зонах. В умеренном климате обычно одно или два поколения, причём второе может быть частичным (реализуемым только частью популяции); южнее количество завершаемых поколений возрастает. Вероятно, среди Gerromorpha больше видов с поливольтинным сезонным циклом, дающих 3–5 поколений за сезон, чем среди Neromorpha. Вольтинизм остальных трёх инфраотрядов пока оценить трудно. В тропиках многие виды активны круглый год, но и там у некоторых видов может формироваться зимняя или летняя диапауза. У представителей Aphelocheiridae обнаружены жизненные циклы, продолжающиеся 2–3 года.

Для большинства семейств водных и околотовных полужесткокрылых типичной зимующей стадией является имаго. В то же время для представителей Mesoveliidae пока известна зимовка только

на стадии яйца, а некоторые виды в разных семействах четырёх инфраотрядов могут зимовать на личиночной стадии (зимовка на этой стадии не выявлена пока только у *Dipsoscoromorpha*). Виды *Arhelocheiridae* зимуют более одного раза в растянутом жизненном цикле и могут это делать на любой стадии от яйца до имаго.

Большинство представителей *Gerromorpha* и клопы-прибрежники (*Saldidae*) в умеренном климате зимуют на суше, иногда далеко от водоёмов, в подстилке, среди корней, под камнями. При зимовке на стадии яйца это обычно происходит под водой. Представители *Neromorpha* могут зимовать как в водоёмах (под водой, зарывшись в детрит и ил), так и поблизости на берегу в подстилке, иногда зарывшись в грунт. Необычной является зимовка гребляка *Cymatia americana*: имаго этого вида находили группами по 10–15 особей, вмёрзшими в пустоты в толще льда.

Экофизиология зимнего покоя водных и околотовных полужесткокрылых изучена чрезвычайно слабо, вероятно, за исключением водомерок (*Gerridae*) и велий (*Veliidae*). Однако можно предположить, что подавляющее большинство водных и околотовных полужесткокрылых умеренной зоны зимует в состоянии диапаузы. Для немногих видов с поливольтинным сезонным циклом было экспериментально показано, что наступление диапаузы находится под фотопериодическим контролем (например, у велий, многих водомерок, белостомы *Lethocerus deyrolli*, гладыша *Notonecta undulata*).

У некоторые видов *Gerromorpha* и *Neromorpha*, зимующих на стадии имаго, процесс созревания одного или обоих полов может начаться ещё до зимовки и медленно продолжаться поздней осенью, ранней весной, а иногда и зимой (например, у плавта *Plyocoris cimioides* — см. рис. 6.10; гладыша *Notonecta undulata* — см. рис. 6.12). Самцы гибрида *Hebrus ruficeps* и *Hebrus pusillus* и гладыша *Notonecta glauca* созревают осенью. Спаривание у зимующих на стадии имаго видов обычно происходит весной, но есть отклонения и от этой нормы, и тогда имаго спариваются даже осенью или зимой (например, *Velia caprai*, некоторые гребляки, водоходка *Hydrometra martini*, гладыш *Notonecta lutea*). Сезонные циклы клопов-прибрежников (*Saldidae*) отличаются нестабильностью: зимовка может происходить на разных стадиях, причём различия проявляются как между удалёнными популяциями, так и в пределах одной популяции.

Характерной особенностью многих водных и околотовных полужесткокрылых, особенно в инфраотрядах *Gerromorpha* и *Neromor-*

pha, является крыловой полиморфизм, при котором особи одного вида представлены двумя или несколькими морфами, различающимися по степени развития крыльев. Вторичная утрата способности к полёту чрезвычайно распространена среди водных и околотовных клопов. В одних случаях проявляется генетически закрепленный полиморфизм, при котором частота отдельных морф в популяциях определяется исключительно генетически, в других — экологический полиморфизм, контролируемый внешними условиями (температурой, длиной дня и её сезонной динамикой, стабильностью и продуктивностью водоёма, плотностью популяции и пр.). У некоторых видов известна только бескрылая морфа или доминирует короткокрылая (например, *Macrovelidae* и *Hermatobatidae*).

В некоторых семействах (например, *Belostomatidae* и *Corixidae*) обнаружен полиморфизм крыловой мускулатуры, проявляющийся в разной степени развития мышц непрямого действия у полнокрылых особей.

Каждый из этих двух типов полиморфизма (а также их сочетание у одних видов и дегенерация крыловой мускулатуры на определённых этапах онтогенеза у других видов, например, *Gerridae* и *Nepidae*) обеспечивает эффективное распределение энергетических ресурсов организма и популяции в целом при размножении, расселении (миграциях) и выживании в окружающей среде, характеризующейся сезонной нестабильностью и пространственной гетерогенностью.

Лишь у немногих видов водных и околотовных клопов отмечен сезонный полиморфизм по окраске (*Gerridae* и *Corixidae*) и строению кутикулы (*Gerridae*). Летний покой (эстивация) также известен пока только в семействах *Gerridae*, *Belostomatidae*, *Corixidae*, *Helotrephidae* и *Pleidae*.

В целом на сезонное развитие водных и околотовных полужесткокрылых сильное влияние оказала их тесная связь с водой. В процессе эволюции клопам было необходимо приспособиться к её физическим параметрам (таким, как ограниченная доступность кислорода и более низкая по сравнению с воздухом температура) и сезонным ограничениям этой среды обитания (замерзание поверхности многих водоёмов зимой). Вероятно, поливольтинный сезонный цикл менее свойствен водным и околотовным видам, чем наземным полужесткокрылым, и даже в одном и том же регионе жизненный цикл завершается медленнее у видов, связанных с водной средой, чем у наземных. Однако у представителей *Gerromorpha* и *Neromor-*

Основные черты сезонного развития водных и околоводных полужесткокрылых^a

Инфраотряд, семейство	Количество поколений в году в умеренной зоне	Зимующая стадия ^b	Место зимовки	При зимовке имаго:			Полиморфизм:		Примечание
				созревание самок	созревание самцов	спаривание	крыльев ^c	крыловой мускулатуры	
DIPSOBOMORPHA									
Dipsosoridae	1	Имаго	?	После зимовки	?	После зимовки	+	Ma, ?	—
Stemmotyptidae ^d	?	?	?	?	?	?	Bra	Ma	—
SEMATOCOMORPHA									
Ceratombidae	1	Имаго (яйцо, лич.)	?	?	?	?	+	Ma, ?	—
Nupsipterygidae ^d	?	?	?	—	—	—	?	Ma; ?	—
Schizopteridae ^d	?	?	?	—	—	—	?	Ma; ?	—
GERROMORPHA									
Mesoveliidae	1—5	Яйцо	Ткани растенной под водой	—	—	—	+	Ma, ?	—
Hebridae	1	Имаго	Трава, подстилка	После зимовки	До или после зимовки	После зимовки	+	Ma, ?	—
Paraphrynoveleidae ^d	?	?	?	—	—	—	Mi, Apt	?	—
Mastoveliidae	1	Имаго	Под камнями	?	?	С зимы	+	Ma, ?	—
Hydrometridae	1—5	Имаго	На суше в корневой зоне	?	?	?	Bra, Mi, Apt	Ma, ?	—
Hermatobatidae	?	?	?	—	—	—	+	Apt ?	—
Veliidae	1—5	Имаго (яйцо, лич.)	Прибрежная растительность	До и/или после зимовки	До и/или после зимовки	До и/или после зимовки	+	Ma, ?	—

Инфраотряд, семейство	Количество поколений в году в умеренной зоне	Зимующая стадия ^b	Место зимовки	При зимовке имаго:			Полиморфизм:		Примечание
				созревание самок	созревание самцов	спаривание	крыльев ^c	крыловой мускулатуры	
NEPOMORPHA									
Nepidae	1—3	Имаго (лич.)	Имаго — подстилка (прибрежная или удаленная); яйца под водой	После зимовки	Вероятно, после зимовки	После зимовки	+	Ma, Bra, Mi, Apt	Полиморфизм (окраска и кутикула); эстивация;
Belostomatidae	1—4	Имаго	На суше в подстилке или на дне детрите	До и/или после зимовки	До и/или после зимовки	До и/или после зимовки	+	Ma, Bra	Эстивация
Corixidae	1—2	Имаго (яйцо, лич.)	На дне в детрите	До и/или после зимовки	До и/или после зимовки	До и/или после зимовки	+	Ma, Bra, Apt	Полиморфизм по окраске; эстивация
Ochteridae	1	Личинки	На суше в подстилке	—	—	—	+	Ma, ?	—
Gelastocoridae	1 ^e	Имаго	Вдоль берега, в песке	До зимовки	До зимовки	До и/или после зимовки	+	Ma, sMa, Bra	—
Naucoridae	1—2 ^e	Имаго (и/или лич.)	На дне в грунте	Начинается до зимовки	До зимовки	После зимовки	+	Ma, sMa, Bra	—
Arphelocheiridae	2—3-летний цикл	Любая стадия	?	После зимовки	?	После зимовки	+	Ma, Bra, Mi	—
Potamocoridae ^d	?	Имаго	?	Начинается до зимовки	До зимовки	До и/или после зимовки	+	Ma, sMa, Bra	—
Notonectidae	1—2 ^e	Имаго или яйцо	На дне в илу	Начинается до зимовки	До зимовки	До и/или после зимовки	+	Ma, sMa, Bra	—

Инфраотряд, семейство	Количество поколений в году в умеренной зоне	Зимующая стадия ^б	Место зимовки	При зимовке имаго:		Полиморфизм:		Примечание
				созревание самок	созревание самцов	спаривание	крыльев ^с	
Helotrephidae	1	Имаго	На дне в иду	?	?	+	Ma, ?	Эстивация
Pleidae	1	Имаго	На дне в иду и детрите	?	?	+	sMa, Bra +; Ma, Mi	Эстивация
LEPTOPODOMORPHA								
Saldidae	1–3 ^е	Яйцо (имаго, лич.)	На суше, в сухих местообитаниях	?	?	+	Ma, Bra и др.	Сезонные циклы нестабильны
Aerophilidae ^д	1	Имаго	?	?	?	–	Mi	?
Omaniidae ^д	?	?	?	?	?	–	Col	?
Leptopodidae	?	Имаго	?	?	?	?	Ma	?

^а указаны типичные и/или единственно известные черты сезонного развития. Следует помнить, что в некоторых семействах исследовано очень мало видов, что не позволяет выявить типичные черты. «?» — данных нет;

^б типичная для семейства стадия (в скобках — другие известные варианты зимовки);

^с при крыловом полиморфизме «+» обозначает, что полиморфизм (или диморфизм) известен хотя бы у некоторых видов в семейств, а «–» — что все известные виды мономорфны. Указаны все известные для семейства морфы, даже если они встречаются не в пределах одного вида: Ma — *macroterous* (длиннокрылая), sMa — *submacroterous* (субмакрогтерная), Bra — *brachypterous* (короткокрылая), Mi — *micropterous* (короткокрылая), Apt — *apterous* (бескрылая); Int — *intermediate* (промежуточная форма у Mesoveliidae); Col — *colerpterous*; ? — экология представителей семейства неизвестна;

^е известно, что на юге количество поколений возрастает.

pha чаще, чем у обитателей суши, отмечается полиморфизм крыльев и крыловой мускулатуры, что, вероятно, также связано с сезонной нестабильностью водных местообитаний и необходимостью дальних миграций.

Ведущая роль длины дня в контроле сезонного развития (и в первую очередь — в контроле индукции диапаузы) является общей чертой, свойственной всем полужесткокрылым и, вероятно, всем насекомым.

Анализ сезонных циклов всех семейств водных и околотовных полужесткокрылых показал, что эта большая группа насекомых по-прежнему остаётся в основном слабо и неравномерно изученной. Если общие фенологические наблюдения за многими видами Gerromorpha и Neromorpha достаточно подробно представлены в литературе, то экспериментально контроль сезонного развития и экофизиология покоящихся стадий исследованы лишь у очень немногих видов, а о сезонном развитии представителей Dipsocoromorpha, Ceratocombomorpha и Leptopodomorpha практически ничего не известно. Такие сезонные адаптации, как фотопериодическая реакция индукции диапаузы, реакция на состав пищи, фотопериодический контроль скорости развития личинок или их окраски, сезонные изменения холодостойкости, индукция и терминация летнего покоя, пока практически не известны у водных и околотовных полужесткокрылых, хотя они изучены у многих наземных видов клопов [Mussolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007]. Это свидетельствует, скорее, о недостаточной исследованности экологии этих насекомых, чем об отсутствии у них таких сезонных адаптаций. Чрезвычайно неравномерна и география исследований: при том, что фауна тропиков и субтропиков значительно богаче по числу видов, чем фауна умеренной зоны, несравненно больше пока известно о сезонном развитии и вольгинизме полужесткокрылых Северной Америки, Западной Европы и Японии, чем видов любых других регионов, включая Россию. Для более полного понимания механизмов контроля сезонного развития водных и околотовных полужесткокрылых, их разнообразия и эволюции необходимы как дальнейшие наблюдения в природе, так и экспериментальные исследования.

УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К. В. Вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*) в дикой природе Средней Азии в связи с экологическими и биоценологическими моментами её биологии // Федотов Д. М. (ред.). Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. Т. 1. М.: Изд. АН СССР, 1947. С. 136–269.
- Винокуров Н. Н., Канокова Е. В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 1995. 238 с.
- Волкович Т. А., Горышин Н. И. Оценка и накопление фотопериодической информации у клопа солдатика *Pyrhocoris apterus* (Pyrhocoridae, Hemiptera) при индукции яйцекладки // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 1. С. 46–55.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х., Горышин Н. И. Чувствительная к длине дня стадия и накопление фотопериодической информации у хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтомол. обозр. 1991. Т. 70, вып. 1. С. 14–22.
- Голуб В. Б., Цуриков М. Н. Заметки по экологии клопа *Ceratocombus coleoptratus* Zett. (Heteroptera, Ceratocombidae) в условиях лесостепи // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Вып. 2. Воронеж, 1992. С. 13–16.
- Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Канокова Е. В. Предварительные результаты изучения миграции отдельных видов наземных полужесткокрылых (Heteroptera) в Усманском бору // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Вып. 4. Воронеж, 1994. С. 109–113.
- Горышин Н. И., Тыщенко Г. Ф. Экспериментальный анализ процесса фотопериодической индукции диапаузы у насекомых // Тр. Биол. инст. ЛГУ. 1972. Т. 21. С. 68–89.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. 243 с.
- Дубицкий А. М. Биологический метод борьбы с гнусом в СССР. Алма-Ата, 1978. 267 с.

- Канокова Е. В. Гладыши (Heteroptera, Notonectidae) фауны СССР // Энтомол. обозр. 1973а. Т. 52, вып. 2. С. 352–366.
- Канокова Е. В. К фауне и биологии водных клопов (Heteroptera) Западной Сибири // Энтомол. обозр. 1973б. Т. 52, вып. 4. С. 814–820.
- Канокова Е. В. Фауна и биология водных полужесткокрылых (Insecta, Heteroptera) бассейна реки Гуманная // Чистяков Ю. А. (ред.). Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 12. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 23–37.
- Канокова Е. В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Neromorpha, Gerrhormorpha) фауны России и сопредельных стран. Владивосток: Дальнаука, 2006. 297 с.
- Кержнер И. М. Отряд полужесткокрылых, или клопы // Кутикова Л. А., Старобогатов Я. И. (ред.) Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР Л.: Гидрометеоздат, 1977. С. 319–337.
- Кержнер И. М., Ячевский Т. Л. Отряд Hemiptera (Heteroptera) — Полужесткокрылые, или клопы // Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. М.; Л.: Наука, 1964. С. 655–845.
- Кириченко А. Н. Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография. М.; Л.: Наука, 1951. 424 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. № 42).
- Лукина Т. А. Мария Сибилла Мериан. Л.: Наука, 1980. 207 с. (Научно-биографическая серия).
- Макарова О. Л., Макаров К. В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) арктического острова Долгий (Баренцево море) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, вып. 6. С. 702–711.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтомол. обозр. 1995. Т. 74, вып. 4. С. 736–743.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Фотопериодическая регуляция сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) // Энтомол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 3. С. 489–506.
- Павловский Е. Н., Лепнева С. Г. Очерки из жизни пресноводных животных. М.: Сов. наука, 1948. 459 с.
- Прокhin А. А., Голуб В. Б. Зоогеографические и экологические особенности фауны водных клопов и водомеров (Heteroptera) Среднерусской лесостепи // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России (Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым). Воронеж: Воронежский гос. ун-т, 2004. С. 139–147.

- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Моновольтинизм и его регуляция у насекомых // Энтомол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 244–258.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб: Изд. Санкт-Петербург. ун-та., 2004. 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // Тр. Биол. инст. СПбГУ. 2007. Т. 53. С. 25–106.
- Хрулёва О. А. Эколого-фаунистический обзор энтомофауны острова Врангеля // Растительный и животный мир заповедных островов: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. С. 117–130.
- Ченг Л. (Cheng L.). Океанические водомерки *Halobates* (Heteroptera Gerridae) в Атлантическом океане // Океанология. 1973. Т. 13, вып. 4. С. 683–690.
- A Dictionary of Entomology (compiled by Gordh G. with assist. of Headrick D.). Wallington, Oxon, U.K.: CABI Publishing, 2001. ix + 1032 pp.
- Andersen N. M. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae) // Entomologica Scandinavica. 1973. Vol. 4. P. 1–20.
- Andersen N. M. The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha): Phylogeny, Adaptations, Biogeography, and Classification. Klampenborg, Denmark: Scandinavian Science Press, 1982. 455 pp. (Entomonograph, Vol. 13).
- Andersen N. M. Cladistic inference and evolutionary scenarios: locomotory structure, function, and performance in water striders // Cladistics. 1995a. Vol. 11. P. 279–295.
- Andersen N. M. Infraorder Gerromorpha Popov, 1971 — Semiaquatic Bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995b. P. 77–114.
- Andersen N. M. Heteroptera Gerromorpha, Semiaquatic Bugs // Nilsson A.N. (ed.). Aquatic Insects of North Europe. Vol. 1: Ephemeroptera, Plecoptera, Heteroptera, Megaloptera, Neuroptera, Coleoptera, Trichoptera and Lepidoptera. Stenstrup, Denmark: Apollo Books, 1996. P. 77–90.
- Andersen N. M. Phylogenetic tests of evolutionary scenarios: The evolution of flightlessness and wing polymorphism in insects // Memoires du Museum National D'Histoire Naturelle. (Série A, Zoologie). 1997. Vol. 173. P. 91–108.
- Andersen N. M., Polhemus J. T. Water-striders (Hemiptera: Gerridae, Veliidae, etc.) // Cheng L. (ed.). Marine Insects. Amsterdam: North-Holland Publishing Company; New York: American Elsevier Publishing Company, 1976. P. 187–224.
- Andersen N. M., Spence J. R. Classification and phylogeny of the Holarctic water strider genus *Limnoporus* Stål (Hemiptera, Gerridae) // Canad. J. Zool. 1992. Vol. 70. P. 753–785.
- Andersen N. M., Weir T. A. The coral treaders, *Hermatobates* Carpenter (Hemiptera: Hermatobatidae), of Australia and New Caledonia with notes on biology and ecology // Invertebr. Taxonomy. 2000. Vol. 14, N 3. P. 327–345.
- Andersen N. M., Weir T. A. Mesoveliidae, Hebridae, and Hydrometridae of Australia (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha), with a reanalysis of the phylogeny of semiaquatic bugs // Invertebr. Systematics. 2004. Vol. 18, N 4. P. 467–522.
- Anderson A. B. The morphology and biology of *Macrovelia hornii* Uhler (Heteroptera: Mesoveliidae). M. S. Thesis (Department of Entomology). Oregon State University. Corvallis, Oregon, USA. 1963. 99 p.
- Aukema B. (ed.) Suborder Heteroptera. Fauna Europea, ver. 1.2. 2005. Постоянный адрес: <http://www.faunaeur.org>
- Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995. xxvi + 222 p.
- Bale J. S. Classes of insect cold hardiness // Functional Ecol. 1993. Vol. 7. P. 751–753.
- Bale J. S. Insect cold hardiness: A matter of life and death // Eur. J. Entomol. 1996. Vol. 93. P. 369–382.
- Balling S. S., Resh V. H. Life history variability in the water boatman *Tri-chocorixa reticulata* (Hemiptera: Corixidae) in San Francisco Bay salt marsh ponds // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1984. Vol. 77. P. 14–19.
- Ban Y. Some observations on the life cycle of the water scorpion, *Ranatra unicolor* Scott (Hemiptera: Nepidae) in Yamanashita Bay, Lake Biwa // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretischen und Angewandte Limnologie. 1981. Vol. 21. P. 1621–1625.
- Ban Y. Comparison of life history of aquatic insects, lentic versus lotic. I. *Ilyocoris exclamationis* Scott (Hemiptera: Naucoridae) and *Aphelocheirus vittatus* Matsumura (Hemiptera: Aphelocheiridae) // Rostraria. 1985. Vol. 37. P. 526–532.
- Ban Y., Kiritani K. Seasonal prevalence of aquatic insects inhabiting paddy fields // Jpn. J. Ecol. 1980. Vol. 30. P. 393–400.
- Ban Y., Shibata S., Ishikawa M. Life history of the water strider *Metrocoris historio* B. White (Hemiptera: Gerridae) in Aichi Prefecture, Japan // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretischen und Angewandte Limnologie. 1988. Vol. 23. P. 2145–2151.

- Baranowski, R. M., Bennett F. D.* Biology, host specificity, and descriptions of the immature stages of *Lipostemmata major* Ashlock and *L. humeralis* Berg (Hemiptera: Lygaeidae) // The Florida Entomologist. 1979. Vol. 62, N 4. P. 383–389.
- Bare C. O.* Life histories of some Kansas «backswimmers» // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1926. Vol. 19. P. 93–101.
- Beck S. D.* Insect Photoperiodism. 2nd edn. N.Y.: Academic Press, 1980. 387 pp.
- Benedek P.* The semiaquatic Heteroptera in the Carpathian Basin with notes on the distribution and the phenology of the species // Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden. 1970. Vol. 3. P. 27–49.
- Berg K.* Studies on the Bottom Animals of Esrom Lake. København: Danske Vidensk. Selsk. Skr. Naturv.-Math. Afd. 9. Rk. 8, 255 pp.
- Blatchley W. S.* Heteroptera or True Bugs of Eastern North America, with Especial Reference to the Faunas of Indiana and Florida. Indianapolis: Nature Publishing Company, 1926. 1116 pp.
- Blinn D. W., Runck C.* Substratum requirements for oviposition, seasonal egg densities and conditions for egg eclosion in *Ranatra montezuma* (Heteroptera: Nepidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1989. Vol. 82, N 6. P. 707–711.
- Blommers L. H. M., Vaal F. W. N. M., Helsen H. H. M.* Life history, seasonal adaptations and monitoring of common green capsid *Lygocoris pabulinus* (L.) (Hem., Miridae) // J. Appl. Entomol. 1997. Vol. 121. P. 389–398.
- Bobb M. L.* Life history of *Ochterus banksi* Barber (Hemiptera: Ochteridae) // Bull. Brooklyn Entomol. Soc. 1951. Vol. 46. P. 92–100.
- Bobb M. L.* The Aquatic and Semi-aquatic Hemiptera of Virginia // Res. Division Bull. 1974. Vol. 87. 195 pp. (Insects of Virginia. N 7).
- Bowden J.* The relation of activity of two species of Belostomatidae to rainfall and moonlight in Ghana (Heteroptera: Belostomatidae) // J. of the Entomol. Soc. South Africa. 1964. Vol. 26, N 2. P. 293–301.
- Brikhurst R. O.* Alary polymorphism in the Gerroidea // J. Anim. Ecol. 1959a. Vol. 28. P. 211–230.
- Brikhurst R. O.* The habitats and distribution of British *Gerris* and *Velia* species // J. Soc. British Entomol. 1959b. Vol. 6. P. 37–44.
- Brindley M. D. H.* A note of the eggs and breeding habits of *Salda littoralis* L. (Heteroptera: Saldidae) // Proc. R. Entomol. Soc. Lond. 1934. Vol. 9. P. 10–11.
- Brooks A. R., Kelton L. A.* Aquatic and semiaquatic Heteroptera of Alberta, Saskatchewan, and Manitoba (Hemiptera) // Memoirs of the Entomol. Soc. Canada. 1967. Vol. 51. P. 1–92.
- Brown E. S.* The ecology of Saldidae (Hemiptera-Heteroptera) inhabiting a salt marsh, with observations on the evolution of aquatic habits in insects // J. Anim. Ecol. 1948. Vol. 17. P. 180–188.
- Brönmark C., Malmqvist B., Otto C.* Dynamics and structure of a *Velia caprai* (Heteroptera) population in a South Swedish stream // Holarctic Ecol. 1985. Vol. 8. P. 253–258.
- Butler E. A.* A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London: H. F. & G. Whiterby, 1923. 683 pp.
- Cheng L.* Studies on the biology of the Gerridae (Hem., Heteroptera). II: The life history of *Metrocoris tenuicornis* Esaki // Entomol. Monthly Mag. 1966. Vol. 102. P. 273–282.
- Cheng L.* Biology of *Halobates* (Heteroptera: Gerridae) // Ann. Rev. Entomol. 1985. Vol. 30. P. 111–135.
- Cheng L.* Factors limiting the distribution of *Halobates* species // Ryland J. S., Tyler P. A. (eds.). Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms. Fredensborg, Denmark: Olsen & Olsen, 1989. P. 357–362.
- Cheng L., Baars M. A., Oosterhius S. S.* *Halobates* in the Banda Sea (Indonesia): monsoonal differences in abundance and species composition // Bull. Marine Sci. 1990. Vol. 47, N 2. P. 421–430.
- Cheng L., Douek M., Goring D. A. I.* UV absorbtion by gerrid cuticles // Limnol. Oceanogr. 1978. Vol. 23. P. 554–556.
- Cheng L., Fernando C. H.* Life history and biology of the riffle bug *Rhagovelia obesa* Uhler (Heteroptera: Veliidae) in Southern Ontario // Can. J. Zool. 1971. Vol. 49. P. 435–442.
- Cheng L., Frank J. H.* Marine insects and their reproduction // Oceanography and Marine Biology: an Annu. Rev. 1993. Vol. 31. P. 479–506.
- Cheng L., John H.-Ch., Ré P.* Northeastern range of *Halobates micans* (Heteroptera, Gerridae) in the Atlantic Ocean // Reports on Marine Research / Meeresforschung. 1986. Vol. 31, N 2. P. 137–140.
- Cheng L., Schulz-Baldes M.* Frequency and population composition of *Halobates micans* (Heteroptera: Gerridae) from the central and south Atlantic Ocean // 'Meteor' Forsch. Ergebnisse, Reihe D. 1981. Vol. 33. P. 17–21.
- Cheng L., Wormuth J. H.* Are there separate populations of *Halobates* in the Gulf of Mexico? // Bull. Marine Sci. 1992. Vol. 50. P. 307–319.
- China W. E.* The evolution of the water bugs // Symposium on Organic Evolution. Bull. National Institute of Science (India). 1955. Vol. 7. P. 91–103.
- Clark F.* A study of a population of *Micronecta scutellaris* Stal (Hemiptera: Corixidae) in Lake Naivasha, Kenya // Hydrobiologia. 1992. Vol. 248, N 2. P. 115–124.
- Clark L. B.* Seasonal distribution and life history of *Notonecta undulata* in the Winnipeg Region // Ecology. 1928. Vol. 9. P. 383–403.

- Cobben R. H. Evolutionary Trends in Heteroptera. Part I. Eggs, Architecture of the Shell, Gross Embryology and Eclosion. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1968. 475 pp. (N 151).
- Crisp D. T. Observations on the biology of *Corixa germari* (Fieb.) (Hemiptera Heteroptera) in an upland reservoir // Arch. f. Hydrobiol. 1962. Vol. 58, N 3. P. 261–280.
- Cullen M. J. The biology of giant water bugs (Hemiptera: Belostomatidae) in Trinidad // Proc. R. Entomol. Soc. Lond. (A). 1969. Vol. 44, N 7–9. P. 123–136.
- Daly H. V. General classification and key to the orders of aquatic and semi-aquatic insects // Merritt R. W., Cummins K. W. (eds). An Introduction to the Aquatic Insects of North America. Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt, 1984. P. 76–81.
- Damgaard J., Andersen N. M. Distribution, phenology, and conservation status of the larger water striders in Denmark (Heteroptera: Gerridae) // Entomol. Meddel. 1996. Vol. 64. P. 289–306.
- Danks H. V. Insect Dormancy: an Ecological Perspective. Ottawa: Biol. Survey of Canada, 1987. 439 pp. (Monograph ser. N 1).
- Denlinger D. L. Dormancy in tropical insects // Ann. Rev. Entomol. 1986. Vol. 31. P. 239–264.
- Dingle H. Diapause in a migrant insect, the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Hemiptera, Lygaeidae) // Oecologia. 1974. Vol. 17, N 1. P. 1–10.
- Dingle H. Migration: The Biology of Life on the Move. N.Y.: Oxford University Press, 1996. vi + 474 pp.
- Dodson V. E. Life histories of three species of Corixidae (Hemiptera: Heteroptera) from Western Colorado // Amer. Midland Naturalist. 1975. Vol. 94, N 2. P. 257–266.
- Dolling W. R. The Hemiptera. Oxford: Oxford University Press (Natural History Museum Publication), 1991. 274 pp.
- Don A. W. Aspects of the biology of *Microvelia macgregori* Kirkaldy (Heteroptera: Veliidae) // Proc. R. Entomol. Soc. London (A). 1967. Vol. 42, N 10–12. P. 171–179.
- DuBois R. B., Gobin W. R. Winter drift, sex ratios, and size distribution of giant water bugs, *Lethocerus americanus*, (Heteroptera: Belostomatidae) in a Lake Superior tributary // The Great Lakes Entomol. 2001. Vol. 34, N 2. P. 69–75.
- DuBois R. B., Rackouski M. L. Seasonal drift of *Lethocerus americanus* (Hemiptera: Belostomatidae) in a Lake Superior tributary // The Great Lakes Entomol. 1992. Vol. 25, N 2. P. 85–89.
- Duviard D. Flight activity of Belostomatidae in central Ivory Coast // Oecologia. 1974. Vol. 15. P. 321–328.
- Eklom T. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera-Heteroptera. Part I. The families Saldidae, Nabidae, Lygaeidae, Hydrometridae, Veliidae and Gerridae // Zool. Bidrag från Uppsala. 1926. Vol. 10. P. 29–179.
- Eklom T. Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera-Heteroptera. Part II. The families Mesoveliidae, Corixidae and Corixidae // Zool. Bidrag från Uppsala. 1930. Vol. 12. P. 113–150.
- Ellis R. A., Borden J. H. Effect of temperature and other environmental factors on *Notonecta undulate* Say (Hemiptera: Notonectidae) // The Pan-Pacific Entomol. 1969. Vol. 45, N 1. P. 20–25.
- Emsley M. G. The Schizopteridae (Hemiptera: Heteroptera) with the description of new species from Trinidad // Memoirs of the Amer. Entomol. Soc. 1969. Vol. 25. P. 1–154.
- Erlandsson A. Sex ratio changes in the Water Cricket (*Velia caprai*) – Why do males disappear? // Aquatic Insects. 1993. Vol. 15, N 1. P. 1–10.
- Erlandsson A., Malmqvist B., Andersson K. G., Herrmann J., Störström J. Field observations on the activities of a group-living semiaquatic bug, *Velia caprai* // Arch. Hydrobiol. 1988. Vol. 112. P. 411–419.
- Estévez A. L., Balseiro E. G., Schnack J. A., Spinelli G. R. Ciclo anual, aspectos de la ecología reproductiva y disposición espacial de una población de *Lipostemmata humeralis* Berg (Hemiptera, Lygaeidae) // Limnobilos (La Plata). 1987. Vol. 2, N 9. 661–666.
- Fairbairn D. J., Butler T. C. Correlated traits for migration in the Gerridae (Hemiptera, Heteroptera): A field test // Ecol. Entomol. 1990. Vol. 15, N 2. P. 131–142.
- Faraci F., Vlach M. R. I Leptopodomorpha Italiani. Catalogo topografico con considerazioni ecologiche, fenologiche e zoogeografiche (Heteroptera) // Memorie della Societa Entomologica Italiana. 1991. Vol. 70, N 2. 33–102.
- Foster W. A. Zonation, behaviour and morphology of the intertidal coral-treader *Hermatobates* (Hemiptera: Hermatobatidae) in the south-west Pacific // Zool. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 96. P. 87–105.
- Fox L. R. Some demographic consequences of food shortage for the predator, *Notonecta hoffmanni* // Ecology. 1975. Vol. 56. P. 868–880.
- Frick K. The biology of *Microvelia capitata* Guerin, 1857, in the Panama Canal Zone and its role as a predator on Anopheline larvae (Veliidae: Hemiptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1949. Vol. 42. P. 77–100.
- Froeschner R. C. Contributions to a synopsis of the Hemiptera of Missouri, Part V. Hydrometridae, Gerridae, Veliidae, Saldidae, Ochteridae, Gelasatoridae, Naucoridae, Belostomatidae, Nepidae, Notonectidae, Pleidae, Corixidae // The Amer. Midland Naturalist. 1962. Vol. 67. P. 208–240.
- Galbreath J. E. Diapause in *Mesovelia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1973. Vol. 46, N 2. P. 224–233.
- Galbreath J. E. Thoracic polymorphism in *Mesovelia mulsanti* (Hemiptera:

- Mesoveliidae // The Univ. Kansas Sci. Bull. 1975. Vol. 50, N 10. P. 457–482.
- Galbreath J. E. The effect of the age on diapause in *Mesovelia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1976. Vol. 49, N 1. P. 27–31.
- Gaylor M. J., Sterling W. L. Photoperiodic induction and seasonal incidence of embryonic diapause in the cotton fleahopper, *Pseudatomoscelis seriatus* // Ann. Entomol. Soc. Am. 1977. Vol. 70. P. 893–897.
- Gittelman S. H. Physical gill efficiency and winter dormancy in pigmy backswimmer, *Neoplea striola* (Hemiptera: Pleidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1975. Vol. 68. P. 1011–1017.
- Harada T. Reproduction by overwintering adults of water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius) // Zool. Sci. 1993. Vol. 10, N 2. P. 313–319.
- Harada T. Life history traits of long- and short-winged adults in a water strider, *Aquarius paludum amamiensis* (Miyamoto) // Entomol. Sci. 1998. Vol. 1. P. 179–184.
- Harada T. Hardiness to low temperature and drought in water strider *Aquarius paludum* in comparison with other insect group // Trends Entomol. 2003a. Vol. 3. P. 29–41.
- Harada T. Comparative study of diapause regulation and life history traits among four species of water striders, *Aquarius paludum*, *Gerris latia-bdominis*, *G. nepalensis* and *G. gracilicornis* // Recent Res. Devel. Entomol. 2003b. Vol. 4. P. 77–98.
- Harada T. Geographical distribution of three oceanic *Halobates* spp. and an account of the behaviour of *H. sericeus* (Heteroptera: Gerridae) // Eur. J. Entomol. 2005. Vol. 102, N 2. P. 299–302.
- Harada T., Numata H. Two critical day lengths for the determination of wing forms and the induction of adult diapause in the water strider, *Aquarius paludum* // Naturwissenschaften. 1993. Vol. 80. P. 430–432.
- Harada T., Wada H. Life history and egg diapause of a water strider, *Metrocoris historio* B. White. XXI Intern. Congress of Entomol., Brazil, Foz do Iguassu. Abstracts. 2000. Vol. II. P. 901.
- Hasizume H., Numata H. Effects of temperature and photoperiod on reproduction in the giant water bug, *Lethocerus deyrolli* (Vuillefroy) (Heteroptera: Blastomatidae) // Jpn. J. Entomol. 1997. Vol. 65, N 1. P. 55–61.
- Hauser R. Ein Diapausesekret bei Wasserläuften (Hemiptera, Gerridae) // Mitteil. Schweiz. Entomol. Gesellschaft. 1985. Vol. 58, N 3–4. P. 511–526.
- Heitzmann-Fontenelle T. J. Bionomia de *Triatoma pseudomaculata* Correa e Spinola, 1964, em laboratorio // Memor. Inst. Butantan. 1972. Vol. 36. P. 251–261.
- Heming-van Battum K. E., Heming B. S. Structure, function, and evolution of the reproductive system in females of *Hebrus pusillus* and *H. ruficeps* (Hemiptera, Gerromorpha, Hebridae) // J. Morphol. 1986. Vol. 190. P. 121–167.
- Heming-van Battum K. E., Heming B. S. Structure, function, and evolutionary significance of the reproductive system in males of *Hebrus pusillus* and *H. ruficeps* (Heteroptera, Gerromorpha, Hebridae) // J. Morphol. 1989. Vol. 202, N 3. P. 281–323.
- Henry T. J. Phylogenetic analysis of family groups within the infraorder Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera), with emphasis on the Lygaeoidea // Ann. Entomol. Soc. Am. 1997. Vol. 90, N 3. P. 275–301.
- Herring J. L. The genus *Halobates* (Hemiptera: Gerridae) // Pacific Insects. 1961. Vol. 3, N 2–3. P. 223–305.
- Hidaka K. What's happen in the paddy giant water bug. Its conservation and village water sustainability // The Nature and Insects. 2000. Vol. 35, N 9. P. 14–18 (in Japanese).
- Hilsenhoff W. L. Aquatic Hemiptera of Wisconsin // The Great Lakes Entomol. 1984. Vol. 17, N 1. P. 29–50.
- Hilsenhoff W. L. Semiaquatic Hemiptera of Wisconsin // The Great Lakes Entomol. 1986. Vol. 19, N 1. P. 7–19.
- Hiremath I. G., Viraktamath C. A. Biology of the sorghum earhead bug, *Calocoris angustatus* (Hemiptera: Miridae) with description of various stages // Insect Sci. Appl. 1992. Vol. 13, N 3. P. 447–457.
- Hodek I. Diapause in females of *Pyrhocoris apterus* L. (Heteroptera) // Acta Entomol. Bohemoslov. 1968. Vol. 65, N 6. P. 422–435.
- Hodek I. Sensitivity to photoperiod in *Aelia acuminata* (L.) after adult diapause // Oecologia. 1971. Vol. 6, N 2. P. 152–155.
- Hodek I. Diapause development, diapause termination and the end of diapause // Eur. J. Entomol. 1996. Vol. 93. P. 475–487.
- Hodek I. Controversal aspects of diapause development // Eur. J. Entomol. 2002. Vol. 99. P. 163–173.
- Hodkova M., Hodek I. Photoperiod, diapause and cold-hardiness // Eur. J. Entomol. 2004. Vol. 101. P. 445–458.
- Hoffman W. E. Biological notes on *Lethocerus americanus* (Leidy) // Psyche. 1924. Vol. 31, N 5. P. 175–183.
- Howe M. A. A Provisional Checklist of the Invertebrates Recorded in Wales. 4. True Bugs (Hemiptera: Heteroptera). Gwynedd, U.K.: Countryside Council for Wales, 2004. v + 72 pp.
- Hungerford H. B. The biology and ecology of aquatic and semiaquatic Hemiptera // The Kansas Univ. Sci. Bull. 1919 (1920). Vol. 11. P. 3–328.
- Hungerford H. B. The life history of the toad bug // The Kansas Univ. Sci. Bull. 1922. Vol. 14. P. 145–171.
- Hungerford H. B. The Corixidae of the Western Hemisphere // The Univ. Kansas Sci. Bull. 1948. Vol. 32. P. 1–827.

- Hussey R. F. Ecological notes on *Cymatia americana* (Corixidae, Hemiptera) // Bull. Brooklyn Entomol. Soc. (New series). 1921. Vol. 16. P. 131–136.
- Hutchinson G. E. A Treatise on Limnology. Vol. IV. The Zoobenthos. (ed. by Edmondson Y.H.). N. Y.: John Wiley & Sons, 1993. xx + 944 pp.
- Huxley T. Provisional Atlas of the British Aquatic Bugs (Hemiptera, Heteroptera). Huntingdon, UK: Biological Records Centre, 2003. 118 pp.
- Ichikawa N. Breeding strategy of the male brooding water bug *Diplonychus major* Esaki (Heteroptera: Belostomatidae): Is male back space limiting? // J. Ethol. 1989. Vol. 7, N 2. P. 133–140.
- Ichiyonagi H. Life history of the stream-dwelling bug *Aphelocheiris vittatus* (Heteroptera: Aphelocheiridae) in Central Japan // Entomol. Sci. 2000. Vol. 3, N 4. P. 603–610.
- Inoue T., Harada T. Sensitive stages in the photoperiodic determination of wing forms and reproduction in the water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius) // Zool. Sci. 1997. Vol. 14, N 1. P. 21–27.
- Irwin M. E. Observations on hibernation in *Belostoma* (Hemiptera: Belostomatidae) // The Pan-Pacific Entomol. 1962. Vol. 38, N 3. P. 162.
- Ishida N., Yoshiyasu Y. Life cycles of two *Aphelocheirus* species (Hemiptera: Aphelocheiridae) in Kinki District, with notes on their developments and habitats // Jpn. J. Entomol. (New series). 2004. Vol. 7, N 2. P. 55–68.
- Ito K., Nakata T. Diapause and survival in winter in two species of predatory bug, *Orius sauteri* and *O. minutus* // Entomol. Exp. Appl. 1998. Vol. 89. P. 271–276.
- Jansson A. Corixidae (Heteroptera) of Europe and some adjacent region // Acta Entomol. Fenn. 1986. Vol. 47. P. 1–93.
- Jansson A. Family Corixidae Leach, 1815 — water boatmen // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995. P. 26–56.
- Jansson A. Heteroptera Nepomorpha, Aquatic Bugs. In Nilsson A. N. (ed.). Aquatic Insects of North Europe. V. 1: Ephemeroptera, Plecoptera, Heteroptera, Megaloptera, Neuroptera, Coleoptera, Trichoptera and Lepidoptera. Stenstrup, Denmark: Apollo Books, 1996. P. 91–104.
- Jansson A., Scudder G. G. E. The life cycle and sexual development of *Cenocorixa* species (Hemiptera, Corixidae) in the Pacific Northwest of North America // Freshwater Biol. 1974. Vol. 4. P. 73–92.
- Jeyanthi M., Venkatesan P. Population dynamics of the water bug, *Diplonychus indicus* Venk. & Rao, a bioagent in mosquito breeding pond // J. Entomol. Research. 1997. Vol. 21, N 1. P. 17–23.
- Johnson C. G. Migration and Dispersal of Insects by Flight. London: Methuen, 1969. 763 pp.
- Jordan K. H. C., Wendt A. Zur Biologie von *Salda litoralis* L. (Hem. Het.) // Stettinger Entomologische Zeitung, 1938. Vol. 99. P. 273–292.
- Kaitala A., Huldén L. Significance of spring migration and flexibility in flight-muscle histolysis in waterstriders (Heteroptera, Gerridae) // Ecol. Entomol. 1990. Vol. 15. P. 409–418.
- Kanyukova E. V. Family Aphelocheiridae Fieber, 1851 — creeping water bugs, saucer bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995. P. 60–63.
- Kellen W. R. A new species of *Omania* from Samoa, with notes on its biology (Hemiptera: Saldidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 1960. Vol. 53. P. 494–499.
- Kelts L. J. Ecology of a tidal marsh corixid, *Trichocorixa verticalis* (Insecta, Hemiptera) // Hydrobiologia. 1979. Vol. 64, N 1. P. 37–57.
- Kennedy J. S. A turning point in the study of insect migration // Nature. 1961. Vol. 189, N 4767. P. 785–791.
- Kerzhner I. M. Infraorder Dipsocoromorpha // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995. P. 6–12.
- King P. E., Fordy M. R. Observations on *Aepophilus bonnairei* (Signoret) (Saldidae: Hemiptera) an intertidal insect of rocky shores // Zool. J. Linnean Soc. 1984. Vol. 80. P. 231–238.
- Kiritani K. The low temperature threshold temperature and the thermal constant in insects, mites and nematodes in Japan // Misc. Publ. Natl. Inst. of Agro-Environ. Sci. (Tsukuba, Japan). 1997. Vol. 21. P. 1–72.
- Kiritani Y. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Entomol. Zool. 1985. Vol. 20. P. 257–263.
- Korch III P. P., McPherson J. E. Life history and laboratory rearing of *Gerris argenticollis* (Hemiptera: Gerridae) with descriptions of immature stages // The Great Lakes Entomol. 1987. Vol. 20, N 4. P. 193–204.
- Košťál V. Eco-physiological phases of insect diapause // J. Insect Physiol. 2006. Vol. 52. P. 113–127.
- Kovac D. Zur Überwinterung der Wasserwanze *Plea minutissima* Leach (Heteroptera: Pleidae): Diapause mit Hilfe der Plastronatmung // Nachr. Entomol. Ver. Apollo NF. 1982. Vol. 3, N 3. P. 59–76.
- Krajewski S. Biologia i rozwój pluskwiaka *Aphelocheiris aestivalis* Fabr. w Rzece Grabi // Zesz. Nauk. Univ. Lodzk. Ser. 2. 1966. Vol. 21. P. 63–73.

- Kraus B.* Oviposition on the backs of female giant water bugs, *Abedus indentatus*: the consequences of a shortage in male back space? (Hemiptera: Belostomatidae) // The Pan-Pacific Entomol. 1985. Vol. 61, N 1. P. 54–57.
- Kudo S. I., Kurihara M.* Effects of maternal age on induction of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Heteroptera, Miridae) // Jpn. J. Entomol. 1989. Vol. 57, N 2. P. 440–447.
- Kuhlqatz T.* Die aquatilen Rhynchoten Westpreussens // Bericht des Westpreussischen Botanisch-Zoologischen Vereins. 1911. Vol. 33. P. 175.
- Kurzatowska A.* Investigations on the development biology of *Notonecta reuteri* Hung. and *Notonecta glauca* L. (Heteroptera) // Acta Hydrobiol. 1993. Vol. 35, N 1. P. 41–48.
- Kurzatowska A.* Preferences of Micronectidae (Heteroptera: Corixidae) for low trophism lakes: Data from Mazurian Lake District (Northeastern Poland) // J. Entomol. Res. Soc. 2003. Vol. 5, N 1. P. 1–12.
- Larivière M.-C., Larochelle A.* (with colour photographs by Rhode B. E.). Heteroptera (Insecta: Hemiptera): Catalogue. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 2004. 330 pp. (Fauna of New Zealand. Vol. 50).
- Larsén O.* The flight organs of *Ilyocoris cimicoides* L. (Hem., Naucoridae) // Entomol. Scand. 1970. Vol. 1. P. 227–235.
- Lattin J. D.* Life history of *Ceratocombus vagans* (Hemiptera: Heteroptera: Ceratocombidae), with notes on the immature stages // The Great Lakes Entomol. 2000. Vol. 33, N 2. P. 131–139.
- Lauck D. R.* Family Corixidae / Water Boatmen // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979. P. 87–123.
- Leather S. R., Walker K. F. A., Bale J. S.* The Ecology of Insect Overwintering. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. 255 pp.
- Lindskog P.* The relations between transpiration, humidity reaction, thirst and water content in the shorebug *Saldula saltatoria* L. (Heteroptera: Saldidae) // Arkiv för Zoologi (Serie 2). 1968. Vol. 20, N 20. P. 465–493.
- Lindskog P.* Distributional and systematic notes on *Saldula fucicola* (J. Sahlb.) and some other shore bugs of eastern Fennoscandia (Heteroptera, Saldidae) // Notulae Entomol. 1974. Vol. 54. P. 33–56.
- Lindskog P.* Infraorder Leptopodomorpha // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995. P. 115–142.
- Linnavuori R.* Studies on the family Cryptostemmatidae // Ann. Entomol. Fenn. 1951. Vol. 17. P. 92–103.
- López T., Costas M., Vázquez M.Á.* Contribution to the knowledge of the biological cycle of *Parasigara infuscata* (Rey, 1890) (Heteroptera: Corixidae) // Boletín de la Asociación Española de Entomol. 1995. Vol. 19, N 1–2. P. 63–74.
- López T., Costas M., Vázquez M.Á.* Phenology and juvenile instars of *Sigara (Sigara) janssoni* Lucas, 1983 (Heteroptera: Corixidae) // Boletín de la Asociación Española de Entomol. 1996. Vol. 20, N 3–4. P. 19–29.
- López T., Costas M., Vázquez Á.* Ciclo biológico y estadios juveniles de *Aquarius cinereus* (Puton, 1869) (Heteroptera: Gerridae) // Boletín de la Asociación Española de Entomol. 1998. Vol. 22, 1–2. P. 23–31.
- Lytle D. A.* Use of rainfall cues by *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae): A mechanism for avoiding flash floods // J. Insect Behavior. 1999. Vol. 12, N 1. P. 1–12.
- Mackey H. E., Jr.* A life history survey of *Gelastocoris oculatus* (Fabricius) (Heteroptera: Gelastocoridae) in eastern Tennessee // J. Tennessee Acad. Sci. 1972. Vol. 47. P. 153–155.
- Macías-Ordóñez R.* On the reproductive behavior and population ecology of *Lethocerus colossicus* Stål (Heteroptera: Belostomatidae) // Folia Entomol. Mexicana. 2003. Vol. 42, N 2. P. 161–168.
- Mahner M.* Systema Cryptoceratotum Phylogenetikum (Insecta, Heteroptera) // Zoologica, 1993. Vol. 143. P. ix + 1–302.
- Mason J. J.* Breeding *Saldula parvula* (Heteroptera: Saldidae) in the laboratory // New Zealand Entomol. 1973. Vol. 5, N 2. P. 137–142.
- McPherson J. E.* Notes on the life history of *Notonecta hoffmanni* (Hemiptera: Notonectidae) // The Pan-Pacific Entomol. 1965. Vol. 41. P. 86–89.
- McPherson J. E.* Life history of *Neoplea striola* (Hemiptera: Pleidae) // The Great Lakes Entomol. 1986. Vol. 19, N 4. P. 217–220.
- McPherson J. E.* Life history of *Mesovelvia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae) in southern Illinois // The Great Lakes Entomol. 1988. Vol. 21, N 1. P. 19–24.
- McPherson J. E., Packauskas R. J.* Life history and laboratory rearing of *Belostoma lutarium* (Heteroptera: Belostomatidae) with descriptions of immature stages // J. New York Entomol. Soc. 1986. Vol. 94, N 2. P. 154–162.
- McPherson J. E., Packauskas R. J.* Life history and laboratory rearing of *Nepa apiculata* (Heteroptera: Nepidae), with descriptions of immature stages // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1987. Vol. 80, N 5. P. 680–685.
- McPherson J. E., Packauskas R. J., Korch III P. P.* Life history and laboratory rearing of *Pelocoris femoratus* (Hemiptera: Naucoridae), with descriptions of immature stages // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1987. Vol. 89, N 2. P. 288–295.
- McPherson J. E., Taylor S. J., Keffer S. L., Polhemus J. T.* Life history and laboratory rearing of a western U.S.A. hemipteran, *Macrovelia hornii*

- (Macroveliidae) // Entomol. News. 2005. Vol. 116, N 4. P. 217–224.
- Melber A., Koehler R. Die Gattung *Ceratocombus* Signoret, 1852 in Nordwestdeutschland (Heteroptera, Ceratocombidae) // Bonner Zoologische Beitrage. 1992. Vol. 43, N 2. P. 229–246.
- Menke A. S. Family Belostomatidae / Giant Water Bugs, Electric Light Bugs, Toe Bugs // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979a. P. 76–86.
- Menke A. S. Family Gelastocoridae / Toad Bugs // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979b. P. 126–130.
- Menke A. S. Family Nepidae / Water Scorpions // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21.) Berkeley: Univ. of California, 1979c. P. 70–75.
- Mielewczyk S. Zur Ökologie, Biologie und Morphologie von *Velia saulii* Tam. und *V. caprai* Tam. (Heteroptera, Veliidae) // Annales Zoologici Polska Akademia Nauk, Warszawa. 1980. Vol. 35, N 21. P. 285–305.
- Miyamoto S. Biology of *Helotrephes formosanus* Esaki et Miyamoto, with description of larval stages // Sieboldia (Acta Biologica) (Japan, Fukuoka). 1952. Vol. 1, N 1. P. 1–10.
- Miyamoto S. Biology of *Microvelia deluta* Distant, with description of its brachypterous form and larval stages // Sieboldia (Acta Biologica) (Japan, Fukuoka). 1953. Vol. 1. P. 113–133.
- Muraji M., Miura T., Nakasuji F. Change in photoperiodic sensitivity during hibernation in a semi-aquatic bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera: Veliidae) // Appl. Entomol. Zool. 1989a. Vol. 24, N 4. P. 450–457.
- Muraji M., Miura T., Nakasuji F. Phenological studies on the wing dimorphism of a semi-aquatic bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera: Veliidae) // Res. Popul. Ecol. 1989b. Vol. 31. P. 129–138.
- Muraji M., Miura T., Nakasuji F. Photoperiodic response curves of two semi-aquatic bugs, *Microvelia* spp. (Veliidae, Heteroptera) // Chugoku Kontyu. 1990. Vol. 4. P. 6–8 (in Japanese).
- Muraji M., Miura T., Nakasuji F. Seasonal occurrence and habitat utilization of semiaquatic bugs, *Microvelia* spp. (Heteroptera, Veliidae) // Acta Sericol. Entomol. 1991. Vol. 4. P. 75–83 (in Japanese).
- Muraji M., Nakasuji F. Comparative studies on life history traits of three wing dimorphic water bugs, *Microvelia* spp. Westwood (Heteroptera: Veliidae) // Res. Popul. Ecol. 1988. Vol. 30. P. 315–327.
- Muraji M., Nakasuji F. Effect of photoperiodic shifts on egg production in a semi-aquatic bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera: Veliidae) // Appl. Entomol. Zool. 1990. Vol. 25, N 3. P. 405–407.
- Mirukami S. (Седенкова Н.) Форум литературного портала «Путь хайку». 2006. Постоянный адрес: <http://haiku-do.com/modules.php>
- Murray A. M., Giller P. S. The life-history of *Aquarius najas* De Geer (Hemiptera: Gerridae) in Southern Ireland // The Entomologist. 1990. Vol. 109. P. 53–64.
- Murray A. M., Giller P. S. Life history and overwintering tactics of *Velia caprai* Tam. (Hemiptera: Veliidae) in Southern Ireland // Aquatic Insects. 1991. Vol. 13, N 4. P. 229–243.
- Musolin D. L., Fujisaki K., Numata H. Photoperiodic control of diapause termination, colour change and postdiapause reproduction in the southern green stink bug, *Nezara viridula* // Physiol. Entomol. 2007. Vol. 31, N 1. P. 64–72.
- Musolin D. L., Saulich A. H. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the Temperate Zone // Entomol. Sci. 1999. Vol. 2. N 4. P. 623–639.
- Nieser N. Notes on life cycles of semiaquatic and aquatic Heteroptera in Northern Tyrol (Austria) (Insecta: Heteroptera) // Bericht. Naturwiss.-Mediz. Ver. Innsbruck. 1981. Vol. 68. P. 111–124.
- Nieser N. Faunistical notes on aquatic Heteroptera. VI. Records from Portugal and some Mediterranean localities // Ciência Biológica. Ecology and Systematics (Univ. Coimbra, Portugal). 1983. Vol. 5. P. 105–115.
- Numata H. Environmental factors that determine the seasonal onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan // Appl. Entomol. Zool. 2004. Vol. 39, N 4. P. 565–573.
- Numata H., Yamamoto K. Feeding on seeds induces diapause in the cabbage bug, *Eurydema rugosa* // Entomol. Exp. Appl. 1990. Vol. 57. P. 281–284.
- Nummelin M. Wing dimorphism of the water strider *Limnogonus franciscanus* (Stål) (Heteroptera: Gerridae) in a seasonal tropical climate // Entomol. Fenn. 1997. Vol. 8. P. 167–170.
- Nummelin M., Vepsäläinen K. Densities of wintering waterstriders *Gerris odontogaster* (Heteroptera) around a breeding pond // Ann. Entomol. Fenn. 1982. Vol. 48. P. 60–62.
- Ohno K., Alam M. Z. Hereditary basis of adult color polymorphism in the southern green stink bug, *Nezara viridula* Linné (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Entomol. Zool. 1992. Vol. 27. P. 133–139.
- Okada H., Nakasuji F. Comparative studies on the seasonal occurrence, nymphal development and food menu in two giant water bugs, *Diplonychus japonicus* Vuillefroy and *Diplonychus major* Esaki (Hemiptera: Belostomatidae) // Res. Popul. Ecol. 1993. Vol. 35, N 1. P. 15–22.
- Packauskas R. J., McPherson J. E. Life history and laboratory rearing of *Ranatra fusca* (Hemiptera: Nepidae) with descriptions of immature stages // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1986. Vol. 79, N 4. P. 566–571.
- Pajunen V. I. Phenology of the arrest of ovarian maturation in rock pool

- corixids (Heteroptera, Corixidae) // Ann. Zool. Fennici. 1970. Vol. 7. P. 270–272.
- Pajunen V. I. Adaptation of *Arctocorisa carinata* (Sahlb.) and *Callixorixa producta* (Reut.) populations to a rook pool environment // den Boer P. J., Gradwell G. R. (eds). Dynamics of Populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on «Dynamics of Numbers in Populations», Oosterbeek, the Netherlands, 7–18 September 1970. Wageningen: Pudoc, 1971. P. 148–158.
- Pajunen V. I., Jansson A. Dispersal of the rock pool corixids *Arctocorisa carinata* (Sahlb.) and *Callixorixa producta* (Reut.) (Heteroptera, Corixidae) // Ann. Zool. Fennici. 1969. Vol. 6. P. 391–427.
- Papáček M. Životní cykly univoltinných vodních ploštic (Heteroptera: Nepomorpha) v Československu [=Life cycles of univoltine water bugs (Heteroptera: Nepomorpha) in Czechoslovakia] // Práce Slov. Ent. Spol. SAV (Bratislava). 1989. Vol. 8. P. 45–52 (in Czech, English summary).
- Papáček M. On the morphology and biology of water bugs of superfamilies Pleoidea and Notonectoidea (Heteroptera: Nepomorpha). Assoc. Prof. Thesis, Univ. South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, 1993. 232 pp. (in Czech).
- Papáček M. Small aquatic and ripicolous bugs (Heteroptera: Nepomorpha) as predators and prey: The question of economic importance // Eur. J. Entomol. 2001. Vol. 98, N 1. P. 1–12.
- Papáček M., Bohoněk K. The life cycle and ovarian development of *Corixa punctata* (Heteroptera: Corixidae) in Southern Bohemia // Acta Entomol. Bohemoslov. 1989. Vol. 86, N 2. P. 96–110.
- Papáček M., Gelbič I. Development of the male internal reproductive system in the sauger bug (*Ilyocoris cimicoides* L.) (Heteroptera, Naucoridae) // Tonner M., Soldán T., Bennetová B. (eds). Regulation of Insect Reproduction IV. 1989. (Proceedings of a Symposium held in Zinkovy, September, 1987. Praha). P. 125–140.
- Papáček M., Jandová L. Extreme variability of life history in the water cricket *Velia caprai* Tamanini 1947 (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae): the study under the environmental conditions of the Novohradské Mountains // Papáček M. (ed.). Biodiversity and Environmental Conditions of the Novohradské Mountains II. Jihočeská univerzita a Entomologický ústav AV ČR, České Budějovice, Czech Republic, 2003. P. 149–162 (in Czech, English Abstract).
- Papáček M., Soldán T. Development of the female internal reproductive system of *Notonecta glauca* (Heteroptera: Notonectidae) and the life cycle in South Bohemia // Acta Entomol. Bohemoslov. 1987. Vol. 84, N 3. P. 161–180.
- Papáček M., Soldán T. Development of the male internal reproductive system in *Notonecta glauca* (Heteroptera, Notonectidae) // Bennettová B., Gelbič I., Soldán T. (eds). Advances in Regulation of Insect Reproduction. České Budějovice, Czech Republic, 1992. P. 199–211.
- Papáček M., Soldán T., Truhlárová I. Development of the female internal reproductive system in *Ilyocoris cimicoides* (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae) // Acta Soc. Zool. Bohem. 1997. Vol. 61. P. 77–84.
- Papáček M., Štys P., Tonner M. A new genus and species of Helotrephidae from Afghanistan and Iran (Heteroptera: Nepomorpha) // Věstn. Českoslov. Spol. Zool. 1989. Vol. 53. P. 107–122.
- Papáček M., Trýska K. Lebenszyklus und Entwicklung der Ruderwanze *Cymatia coleoprata* (Heteroptera, Corixidae) in Südböhmen (Mitteleuropa) // Zoolog. Jahr. Abteil. Fuer Syst. Oekol. Geograph. Tiere. 1992. Vol. 119, N 3. P. 425–435.
- Parker N. J. B. An investigation of reproductive diapause in two British populations of *Anthocoris nemorum* (Hemiptera: Anthocoridae) // J. Entomol. (A). 1975. Vol. 49, N 2. P. 173–178.
- Parsons M. C. Skeleton and musculature of the thorax of *Gelastocoris oculatus* (Fabricius) (Hemiptera-Heteroptera) // Bull. Museum of Comparative Zoology (at Harvard College). 1960. Vol. 122, N 7. P. 299–357.
- Perez Goodwyn P. J. Muscle regression in belostomatid bugs (Heteroptera: Belostomatidae) // Aquatic Insects. 2001. Vol. 23, N 1. P. 23–32.
- Perez Goodwyn P. J. Taxonomic revision of the subfamily Lethocerinae Lauck & Menke (Heteroptera: Belostomatidae) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie) (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart). 2006. Vol. 695. P. 1–71.
- Peters W., Spurgeon J. Biology of the water boatman *Krizousacorixa femorata* (Heteroptera: Corixidae) // Amer. Midland Naturalist. 1971. Vol. 86, N 1. P. 197–207.
- Peters W., Ulbrich R. The life history of the water-boatman, *Trichocorixella mexicana* (Heteroptera: Corixidae) // The Canadian Entomol. 1973. Vol. 105. P. 277–282.
- Pfenning B., Poethke H. J. Variability in the life history of the water strider *Gerris lacustris* (Heteroptera: Gerridae) across small spatial scales // Ecol. Entomol. 2006. Vol. 31, N 2. P. 123–130.
- Polhemus D. A. A new species of riparian Nabidae (Heteroptera) from the Hawaiian islands // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1999. Vol. 101, N 4. P. 868–874.
- Polhemus D. A., Polhemus J. T. The Aphelocheirinae of tropical Asia (Heteroptera: Naucoridae) // Raffles Bull. Zool. 1988. Vol. 36, N 2. P. 167–300.
- Polhemus J. T. Shore bugs (Hemiptera: Saldidae, etc.) // Cheng L. (ed.). Marine Insects. Amsterdam: North-Holland Publishing Company; New York: American Elsevier Publishing Company, 1976. P. 225–262.
- Polhemus J. T. Marine Hemiptera of the northern territory, including the

- first fresh-water species of *Halobates* Eschscholtz (Gerridae, Veliidae, Hematobatidae and Corixidae) // *J. Austr. Entomol. Soc.* 1982. Vol. 21. P. 5–11.
- Polhemus J. T.* Shore Bugs (Heteroptera, Hemiptera; Saldidae). A World Overview and Taxonomy of Middle American Forms. Englewood, Colorado: The Different Drummer, 1985. 252 p.
- Polhemus J. T.* Family Nepidae Latreille, 1802 — water scorpions, water stick insects // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995a. P. 14–18.
- Polhemus J. T.* Family Belostomatidae Leach, 1815 — giant water bugs, electric light bugs, toe biters // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995b. P. 19–23.
- Polhemus J. T.* Family Gelastocoridae Kirkaldy, 1897 — toad bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995c. P. 23–25.
- Polhemus J. T.* Family Ochteridae Kirkaldy, 1906 — velvety shore bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995d. P. 25–26.
- Polhemus J. T.* Family Naucoridae Leach, 1815 — creeping water bugs, saucer bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995e. P. 57–60.
- Polhemus J. T.* Family Notonectidae Latreille, 1802 — backswimmers // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995f. P. 63–73.
- Polhemus J. T.* Family Pleidae Fieber, 1851 — pygmy backswimmers // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995g. P. 73–75.
- Polhemus J. T.* Family Helotrephidae Esaki & China, 1927 — BB bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995h. P. 75–76.
- Polhemus J. T., Chapman H. C.* Family Hebridae / Velvet Water Bugs // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979a. P. 34–38.
- Polhemus J. T., Chapman H. C.* Family Hydrometridae / Marsh Treaders, Water Measurers // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979b. P. 43–45.
- Polhemus J. T., Chapman H. C.* Family Mesoveliidae / Water Treaders // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979c. P. 39–42.
- Polhemus J. T., Chapman H. C.* Family Saldidae / Shore Bugs // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979d. P. 16–33.
- Polhemus J. T., Chapman H. C.* Family Veliidae / Small Water Striders. Water Crickets. Riffle Bugs // Menke A.S. (ed.). The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera). (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979e. P. 49–57.
- Polhemus J. T., Jansson A., Kanyukova E.* Infraorder Nepomorpha — Water Bugs // Aukema B., Rieger C. (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Wageningen, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 1995. P. 13–76.
- Polhemus J. T., Polhemus D. A.* Terrestrial Hydrometridae (Heteroptera) from Madagascar, and the remarkable thoracic polymorphism of a closely related species from Southeast Asia // *J. New York Entomol. Soc.* 1987. Vol. 95, N 4. P. 509–517.
- Popham E., Lansbury I.* The uses and limitation of light traps in the study of the ecology of Corixidae // *The Entomologist.* 1960. Vol. 93. P. 162–169.
- Presswalla M. J., George C. J.* Dimorphism and coaptations of the wings of *Sphaerodema rusticum* Fabr // *J. Univ. Bombay.* 1935. Vol. 3. P. 36–45.
- Purcell M., Welter S. C.* Degree-day model for development of *Calocoris norvegicus* (Hemiptera: Miridae) and timing of management strategies // *Environ. Entomol.* 1990. Vol. 19, N 4. P. 848–853.
- Raab H.* Haiku, Sans Frontières: Une Anthologie Mondiale (sous la di-

- rection d'A. Duhaime). Orléans: Les Éditions David, 1998. 441 pp. [приведена в пер. В. Крестовой и А. Андреева; постоянный адрес: <http://haiku.ru/frog/hsf.htm> <http://haiku.ru/frog/hsf.htm#austria>]
- Rao T. K. R. On the biology of *Ranatra elongata* Fabr. (Heteroptera: Nepidae) and *Sphaerodema annulatum* Fabr. (Heteroptera: Belostomatidae) // Proc. R. Entomol. Soc. Lond. (A). 1962. Vol. 37, N 4–6. P. 61–64.
- Rice L. A. Observations on the biology of ten notonectoid species found in the Douglas Lake, Michigan region // American Midland Naturalist. 1954. Vol. 51, N 1. P. 105–132.
- Richard-Vindard G. Quelques observations sur les vols migratoires de Corixidae en pays tropicaux // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretischen und Angewandte Limnologie. 1967. Vol. 16. P. 1691.
- Runck C., Blinn D. W. Population dynamics and secondary production by *Ranatra montezuma* (Heteroptera: Nepidae) // J. North Amer. Benthol. Soc. 1990. Vol. 9, N 3. P. 262–270.
- Sættem L. M. The life history of *Aphelocheirus aestivalis* Fabricius (Hemiptera) in Norway // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 106, N 2. P. 245–250.
- Sailer R. I. The genus *Trichocorixa* // Hungerford H. B. The Corixidae of the Western Hemisphere. The Univ. Kansas Sci. Bull. 1948. Vol. 32. P. 289–407.
- Sailer R. I. Circumpolar distribution of water boatmen (Hemiptera: Corixidae) // The Can. Entomol. 1952. Vol. 84, N 9. P. 280.
- Saunders D. S. Insect Clocks. Oxford, U.K.: Pergamon Press, 1976. 280 pp.
- Savage A. A. Adults of the British Aquatic Hemiptera Heteroptera: A key with Ecological Notes // Freshwater Biol. Associat. Scient. Publ. 1989. Vol. 50. 173 pp.
- Schuh R. T., Polhemus J. T. Analysis of taxonomic congruence among morphological, ecological, and biogeographical data sets for the Lep-topodomorpha (Hemiptera) // Syst. Zool. 1980. Vol. 29. P. 1–26.
- Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995. 338 pp.
- Scudder G. G. E. The postembryonic development of the indirect flight muscles in *Cenocorixa bifida* (Hung.) (Hemiptera: Corixidae) // Can. J. Zool. 1971. Vol. 49. P. 1387–1398.
- Scudder G. G. E. Water-boatmen of saline waters (Hemiptera: Corixidae) // Cheng L. (ed.). Marine Insects. Amsterdam: North-Holland Publishing Company; New York: American Elsevier Publishing Company, 1976. P. 263–289.
- Scudder G. G. E. Aquatic and semiaquatic Hemiptera of peatlands and marshes in Canada // Memoirs Entomol. Soc. Canada. 1987. N 140. P. 65–98.
- Scudder G. G. E., Meredith J. Temperature-induced development in the indirect flight muscle of adult *Cenocorixa* (Hemiptera: Corixidae) // Develop. Biol. 1972. Vol. 29. P. 330–336.
- Shapiro A. M. Seasonal polyphenism // Evol. Biol. 1976. Vol. 9. P. 259–333.
- Simpson G. G. The Major Features of Evolution. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1953. xx + 434 pp.
- Sites R. W., Nichols B. J. Life history and description of immature stages of *Ambrysus lunatus lunatus* (Hemiptera: Naucoridae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1990. Vol. 84, N 3. P. 800–808.
- Sites R. W., Nichols B. J. Voltinism, egg structure, and description of immature stages of *Cryphocricos hungerfordi* (Hemiptera: Naucoridae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1993. Vol. 86, N 1. P. 80–90.
- Sites R. W., Nichols B. J. Voltinism, egg structure, and description of immature stages of *Limnocoris lutzi* (Hemiptera: Naucoridae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2001. Vol. 94, N 1. P. 26–32.
- Slater J. A. On the biology and zoogeography of Australian Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera) with special reference to the Southwest fauna // J. Austr. Entomol. Soc. 1975. Vol. 14. P. 47–64.
- Slater J. A., Baranowski R. M. How to Know the True Bugs (Hemiptera-Heteroptera). Dubuque, Iowa: William C. Brown Publishers, 1978. 256 pp. (Pictured Key Nature Series).
- Smith R. L. Life history of *Abedus herberti* in Central Arizona (Hemiptera: Belostomatidae) // Psyche. 1974. Vol. 81. P. 272–283.
- Smith R. L. Evolution of parental care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae) // Choe J. C. and Crespi B. J. (eds). The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. P. 116–149.
- Solbreck C. Displacement of marked *Lygaeus equestris* (L.) (Het., Lygaeidae) during pre- and posthibernation migrations // Acta Entomol. Fenn. 1971. Vol. 28. P. 74–83.
- Southwood T. R. E., Leston D. Land and Water Bugs of the British Isles. London: Frederick Warne and Co., 1959. 436 pp.
- Spence J. R. The habitat templet and life history strategies of pond skaters (Heteroptera: Gerridae): reproductive potential, phenology, and wing dimorphism // Can. J. Zool. 1989. Vol. 67. P. 2432–2447.
- Spence J. R. Seasonal aspects of flight in water striders (Hemiptera: Gerridae) // Entomol. Sci. 2000. Vol. 3, N 2. P. 399–417.
- Spence J. R., Andersen N. M. Biology of water striders: interaction between systematics and ecology // Ann. Rev. Entomol. 1994. Vol. 39. P. 101–128.
- Spence J. R., Andersen N. M. Semiaquatic bugs (Gerromorpha) // Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds). Heteroptera of Economic Importance. Boca Raton: CRC Press, 2000. P. 601–606.

- Sprague I. B.* The biology and morphology of *Hydrometra martini* Kirkaldy // The Univ. Kans. Sci. Bull. 1956. Vol. 38, N 9. P. 579–657.
- Stock M. W., Lattin J. D.* Biology of intertidal *Saldula palustris* (Douglas) on the Oregon coast (Heteroptera: Saldidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 1976. Vol. 49, N 3. P. 313–326.
- Stout R. J.* Effects of a harsh environment on the life history patterns of two species of tropical aquatic Hemiptera (family: Naucoridae) // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 75–83.
- Štys P.* Enicocephalomorphan and Dipsocoromorphan fauna of W. Palaearctic (Heteroptera): composition, distribution and biology // Scopolia. 1990. Vol. 1 (Suppl.). P. 3–15.
- Štys P.* Ceratocombidae // Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995a. P. 75–78.
- Štys P.* Dipsocoridae // Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995b. P. 78–79.
- Štys P.* Hypsipterygidae // Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995c. P. 80.
- Štys P.* Schizopteridae // Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995d. P. 80–82.
- Štys P.* Stemmocryptidae // Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1995e. P. 82–83.
- Štys P.* Enicocephalomorpha contra Euheteroptera // Kerzhner I. M. (ed.). Second Quadrennial Meeting of the International Heteropterists' Society (St. Petersburg, 16–19 July, 2002). Abstracts. 2002. P. 52.
- Su S. G., Yang P. S.* Morphology and life history of the giant water bug (*Sphaerodema rustica* Fabricius) // Chinese J. Entomol. 1992. Vol. 12, N 1. P. 49–61.
- Svensson B. G., Tallmark B., Petersson E.* Habitat heterogeneity, coexistence and habitat utilization in five backswimmer species (*Notonecta* spp.; Hemiptera, Notonectidae) // Aquatic Insects. 2000. Vol. 22, N 2. P. 81–98.
- Takahashi R.* Observations on the Ochteridae // Bull. Brooklyn Entomol. Soc. 1923. Vol. 18. P. 67–68.
- Takahashi R. M., Stewart R. J., Schaefer C. H., Sjogren R. D.* An assessment of *Plea striola* (Hemiptera: Pleidae) as a mosquito control agent in California // Mosquito News. 1979. Vol. 39, N 3. P. 514–519.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S.* Seasonal Adaptations of Insects. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1986. 411 pp.
- Tawfik M. F. S., Awadallah K. T.* The biology of the water-scorpion *Ranatra vicina* Signoret (Heteroptera: Nepidae) // Deutsch. Entomol. Zeits. 1975. Vol. 22, N 1–3. P. 229–240.
- Tawfik M. F. S., El-Sherif S. I., Lutfallah A. F.* On the life-history of the giant water-bug *Limnogeton fieberi* Mayr (Hemiptera: Belostomatidae), predatory on some harmful snails // Z. Ang. Entomol. 1978a. Vol. 86. P. 138–145.
- Tawfik M. F. S., El-Sherif S. I., Lutfallah A. F.* The biology of *Sphaerodema urinator* Duf. (Hemiptera: Belostomatidae) // Z. Ang. Entomol. 1978b. Vol. 86. P. 266–273.
- Taylor S. J., McPherson J. E.* Laboratory rearing of *Mesovelvia cryptophila* (Heteroptera: Mesoveliidae) // Entomol. News. 1998a. Vol. 109, N 2. P. 95–98.
- Taylor S. J., McPherson J. E.* Voltinism in *Merragata brunnea* (Heteroptera: Gerromorpha: Hebridae) in Southern Illinois // Florida Entomol. 1998b. Vol. 81, N 4. P. 509–515.
- Taylor S. J., McPherson J. E.* Voltinism in *Neogerris hesione* (Heteroptera: Gerridae) in Southern Illinois // Entomol. News. 1998c. Vol. 109, N 4. P. 233–239.
- Taylor S. J., McPherson J. E.* Morphological variation and polyvoltinism of *Microvelia pulchella* in southern Illinois, USA // Acta Soc. Zool. Bohem. 1999. Vol. 63. P. 237–249.
- Taylor S. J., McPherson J. E.* Comparison of two population sampling methods used in field life history studies of *Mesovelvia mulsanti* (Heteroptera: Gerromorpha: Mesoveliidae) in southern Illinois // The Great Lakes Entomol. 2000. Vol. 33, N 3–4. P. 223–230.
- Taylor S. J., McPherson J. E.* Voltinism and laboratory rearing of *Microvelia hinei* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae) // The Great Lakes Entomol. 2003. Vol. 36, N 1–2. P. 1–9.
- Testa J. W., MacLean S. F., Jr.* Population density and habitat distribution of a predatory hemipteran *Chiloxanthus stellatus* (Curtis) (Saldidae) in Arctic Alaska // Arctic and Alpine Research. 1984. Vol. 16, N 1. P. 25–29.
- Theiss J.* Time-shifted mating periods in two closely related corixid species // Z. Natur. Sect. C: Biosciences. 1983. Vol. 38, N 7–8. P. 675–678.
- Tischler W.* Studien zur Bionomie und Ökologie der Schmalwanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. (Hem., Lygaeidae) // Z. wissenschaftliche Zool. Abt. A. 1960. Vol. 163, N 1–2. P. 168–209.
- Todd E. L.* A taxonomic revision of the family Gelastocoridae (Hemiptera) // The Univ. Kansas Sci. Bull. 1955. Vol. 37, Pt. 1, N 11. P. 277–475.
- Tokeda* (Турбина Л.) Форум литературного портала «Путь хайку». 2006. Постоянный адрес: <http://haiku-do.com/modules.php>
- Tones P. I.* The life cycle of *Trichocorixa verticalis interiores* Sailer

- (Hemiptera, Corixidae) with special reference to diapause // *Freshwater Biol.* 1977. Vol. 7. P. 31–36.
- Truxal F. S.* Family Notonectidae / Backswimmers // Menke A. S. (ed.). *The Semiaquatic and Aquatic Hemiptera of California (Heteroptera: Hemiptera)*. (Bull. of the California Insect Survey. Vol. 21). Berkeley: Univ. of California, 1979. P. 139–147.
- Usinger R. L.* Notes and descriptions of *Ambrysus* Stal with an account of the life history of *Ambrysus mormon* Montd. (Hemiptera, Naucoridae) // *The Univ. Kansas Sci. Bull.* 1946. Vol. 31. P. 185–210.
- Usinger R. L.* Observations on the biology of *Chiloxanthus stellatus* (Curtis) and *C. arcticus* (Sahlberg) // *The Pan-Pac. Entomologist.* 1960. Vol. 36, N 4. P. 189–190.
- Vafaei R.* Biology of *Plea minutissima* found in the central provinces of Iran // Annual Meeting of the North American Benthological Society, Vancouver, Canada. 2004. Abstract N 590.
- Vanderlin R. L., Streams F. A.* Photoperiodic control of reproductive diapause in *Notonecta undulata* // *Environ. Entomol.* 1977. Vol. 6, N 2. P. 258–262.
- Vepsäläinen K.* The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* (Zett.) population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland // *Ann. Acad. Sci. Fenn. A. IV. Biologica.* 1971. Vol. 183. P. 1–25.
- Vepsäläinen K.* Determination of wing length and diapause in water-striders (*Gerris* Fabr., Heteroptera) // *Hereditas.* 1974a. Vol. 77. P. 163–176.
- Vepsäläinen K.* The life cycles and wing lengths of finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae) // *Acta Zool. Fenn.* 1974b. Vol. 141. P. 1–73.
- Vepsäläinen K.* Wing dimorphism and diapause in *Gerris* // Dingle H. (ed.). *Evolution of Insect Migration and Diapause*. N.Y.: Springer-Verlag, 1978. P. 218–253.
- Walker T. J.* Stochastic polyphenism: coping with uncertainty // *Florida Entomol.* 1986. Vol. 69, N 1. P. 46–62.
- Ward J. V.* *Aquatic Insect Ecology*. Vol. 1. *Biology and Habitat*. N.Y.: J. Wiley & Sons. 1992. xii+438 pp.
- Wefelscheid H.* Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* Leach // *Zool. Jahrb. (Syst.)*. 1912. Vol. 32. P. 1–86.
- Wesenberg-Lund C.* Über die Respirationsverhältnisse bei unter dem Eise über winternden Luft atmenden Wasserinsekten, bes. der Wasserkäfer und Wasserwanzen // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. 1910–1911. Vol. 3.
- Wesenberg-Lund C.* Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten // *Fortschritte der Naturfachliche Forschung (Abderhalden) (B)*. 1913. Vol. 8. P. 161–286.
- Wheeler W. C., Schuh R. T., Bang R.* Cladistic relationships among the higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets // *Entomol. Scandanavica*. 1993. Vol. 24. P. 121–137.
- Wood D. L., McPherson J. E.* Life history and laboratory rearing of *Hydrometra hungfordi* Torre-Bueno (Heteroptera: Hydrometridae) with descriptions of immature stages // *Proc. Entomol. Soc. Washington*. 1995. Vol. 97, N 3. P. 717–728.
- Woodward T. E.* Studies on Queensland Hemiptera. Part III. — A remarkable new intertidal saldid // *Univ. of Queensland Papers. Dept. of Entomology*. 1958. Vol. 1, N 7. P. 101–110.
- Wróblewski A.* The Polish species of the genus *Micronecta* Kirk // *Annales Zoologici (Warszawa)*. 1958. Vol. 17. P. 247–381.
- Wróblewski A.* Shorebugs (Heteroptera: Saldidae) of Poland // *Bull. Entomol. Pologne*. 1966. Vol. 36, N 12. P. 220–302.
- Yamazaki K., Sugiura S.* *Patapius spinosus*: First record of Leptopodidae (Heteroptera) from Japan // *Entomol. Sci.* 2004. Vol. 7. P. 291–293.
- Young E. C.* Flight muscle polymorphism in British Corixidae: ecological observations // *J. of Animal Ecol.* 1965a. Vol. 34. P. 353–390.
- Young E. C.* The incidence of flight polymorphism in British Corixidae and description of the morphs // *J. Zool.* 1965b. Vol. 146. P. 567–576.
- Young E. C.* Observations on migration in Corixidae (Hemiptera: Heteroptera) in Southern England // *Entomol. Monthly Mag.* 1966. Vol. 101. P. 217–229.
- Zera A. J., Tiebel K.* Photoperiodic induction of wing morphs in the water-strider *Limnopus canaliculatus* (Gerridae: Hemiptera) // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1991. Vol. 84, N 5. P. 508–516.
- Zimmermann M.* Population structure, life cycle and habitat of the pondweed bug *Mesovelia furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae) // *Rev. Suisse Zool.* 1984. Vol. 91, N 4. P. 1017–1035.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ И РУССКИХ НАЗВАНИЙ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ*

Адаптации морфологические 18, 22
— поведенческие 16, 19, 22, 25, 37, 103, 104, 140
— сезонные 18, 21, 22, 156, 159
— физиологические 18, 22
Аптера — см. Морфа бескрылая
Аутономия крыльев 37, 49, 73, 74
Афелохиры — см. **Aphelocheiridae**

Белостомы — см. **Belostomatidae**
Бескрылость — см. Морфа бескрылая
Бивольтинизм 21, 75
Биотопы 16–18, 75
Брахиптера — см. Морфа короткокрылая

Велии — см. **Veliidae**
Верховодки — см. **Mesoveliidae**
Веснянки — см. **Plecoptera**
Вислокрылки — см. **Megaloptera**
Водная поверхность открытая 17, 18, 20, 48, 54, 60, 74, 92, 93, 95
— — покрытая растительностью 17, 49, 50, 194, 126, 142

Водоблошки — см. **Pleidae**
Водоёмы 11, 13, 16–18
Водомерки — см. **Gerridae**
Водомерки длинноголовые — см. **Hydrometridae**
Водомерки палочковидные — см. **Hydrometridae**

Водоходки — см. **Hydrometridae**
Водяные скорпионы — см. **Nepidae**
Волоски гидрофобные 18
Вольтинизм 21, 22, 26, 78, 153, 156
Выделения на хитине гранулированные 76

Гебриды — см. **Hebridae**
Гибернация — см. Диапауза зимняя
Гистолиз крыловой мускулатуры 37, 49, 74, 83, 87, 94, 101, 102, 155, 157
Гладыши — см. **Notonectidae**
Гребляки — см. **Corixidae**

Двукрылые — см. **Diptera**
Дегенерация крыловой мускулатуры — Гистолиз крыловой мускулатуры
Диапауза: глубина и интенсивность 31
— зимняя 24, 153, 156

— летняя 31, 153, 157, 158
— личиночная 24–31, 117–120, 128, 129, 28, 153, 156–157
— имагинальная 24–31, 36, 61, 62, 66, 68, 69, 72–94, 97–99, 106, 107, 112–126, 133–136, 138–140, 144–150, 153–158
— индукция — см. диапауза: зимняя (летняя)
— нимфальная — см. диапауза личиночная

— многократная индукция и терминация 66
— облигатная 21, 26, 97, 121, 126, 138, 140, 147
— приуроченность к онтогенетической стадии 25, 29
— прекращение — см. диапауза: терминация
— репродуктивная — см. диапауза имагинальная
— терминация 22, 30, 31, 52, 99, 119, 133, 150, 159
— факультативная 21, 26, 53, 73, 106, 112, 118, 136, 139, 149, 150
— эмбриональная 24–31, 45, 50–52, 63, 89, 91, 92, 119, 120, 147, 148

Диморфизм крыловой — см. Полиморфизм
Дипсокориды — см. **Dipsocoridae**
Длина дня изменяющаяся 30, 63, 65, 76–78, 82, 86, 88
— — постоянная 26–29, 76, 84, 86, 88
Длиннокрылость — см. Морфа длиннокрылая
Дрейф миграционный 103
Дыхание пластронное 96, 138, 151
— с использованием пузырьков воздуха 59, 138, 140, 152

Жесткокрылые — см. **Coleoptera**
Жизненный цикл 8, 11, 21–26, 153

Зимовка: стадия 24–31, 153, 156–158
Зона гигропетрическая 19, 20, 74
— пересечения 19
— поверхностная 20
— пограничная литоральная 17
— приливно-отливная морей 19, 119, 141–143, 151, 152
— промежуточная 19, 20
Зоны адаптивные 19, 20

Короткокрылость — см. Морфа короткокрылая
Крыловая форма бескрылая — см. Морфа бескрылая
— — длиннокрылая — см. Морфа длиннокрылая
— — колеоптероидная — см. Морфа крыловая колеоптероидная

— — короткокрылая — см. Морфа короткокрылая
— — полнокрылая — см. Морфа длиннокрылая
— — стафилиноидная — см. Морфа крыловая стафилиноидная
— — субмакроптерная — см. Морфа крыловая субмакроптерная

Макроптера — см. Морфа длиннокрылая

Мезовелии — см. **Mesoveliidae**
Местообитания влажные на суше 16–18, 145

Миграция 22, 25, 37, 38, 42, 49, 54, 58, 74, 76, 88, 94, 97, 101, 103, 108, 110, 114, 155

Микроптера — см. Морфа короткокрылая

Моновольтинизм 21, 75, 153, 156–158
Морфа бескрылая 18, 19, 34–36, 37, 52, 56, 60, 73, 109, 155–158

— длиннокрылая 18, 34, 36, 44, 77, 84–86, 88, 128, 143, 153, 155–158
— короткокрылая 18, 32–36, 42, 44, 46, 54–59, 76–88, 101, 109, 115, 128, 137, 139, 142, 155–158
— крыловая 33–36, 38, 155–158
— крыловая колеоптероидная 34, 156, 158

— — макроптерная — см. Морфа длиннокрылая
— — промежуточная 35, 52, 53, 88, 142, 156

— — стафилиноидная 34
— — субмакроптерная
Морфа полнокрылая — см. Морфа длиннокрылая

Моховики — см. **Hebridae**

Набиды — см. **Nabidae**
Настоящие полужесткокрылые — см. **Полужесткокрылые**

Образ жизни гregarный 19, 60, 93
— — индивидуальный 18
— — неregarный 18

Охтериды — см. **Ochteridae**

Паводки ливневые 103

* **Жирным шрифтом** выделены названия отрядов, инфраотрядов и семейств.

Пакет фотопериодической информации 29
Перелёты: категории 76
Переохлаждение 31, 87
Перепончатокрылые — см. **Hymenoptera**
Пищевые цепи 16
Плавты — см. **Naucoridae**
Плавты длиннохоботные — см. **Aphelocheiridae**
Плеи — см. **Pleidae**
Плотность популяции: влияние на крыловые формы 37, 66, 74, 155
Поведение 16, 19, 22, 25, 37, 60, 93, 103, 104, 140
— гregarное 19, 60, 93
— индивидуальное 18
— неregarное 18
Подёнки — см. **Ephemeroptera**
Подкорники — см. **Aradidae**
Поколение 21–23
Поливольтинизм 21
Полиморфизм 32–37, 155–158
Полиморфизм генетический 32–37, 59, 88, 94, 154, 155
— крыловой 33–38, 48, 49, 52, 53, 56, 59–61, 66, 72–74, 78, 83, 88, 94, 96, 101, 120, 123, 128, 131, 137, 138, 151, 154–158
— мускулатуры 37, 108, 109, 112, 113, 116, 123, 155–158
— по окраске 94, 110, 120, 155–158
— сезонный — см. Полифенизм
— экологический — см. Полифенизм
Полифенизм 22, 32–36, 101
— крыловой сезонный — см. Полифенизм
— сезонный — см. Полифенизм
Полнокрылость — см. Морфа длиннокрылая
Полужесткокрылые — см. Heteroptera
Порог развития температурный (T_0) 23, 24, 129
— фотопериодической реакции 26, 30, 63, 84–86
Прибрежники — см. **Saldidae**
Прыгуны — см. **Saldidae**
Прыгуны прибрежные — см. **Saldidae**
Прямокрылые — см. **Orthoptera**

Развитие активное 22, 23, 29
— диапаузное 21, 24–31, 52, 66, 106,
— сезонное 21
— — гетеродинамное 21
— — гомодинамное 21, 120, 121, 148,
Размеры: диверсификация 19
Размножение 18, 30, 76
Редукция крыловой мускулатуры —
см. Гистолиз крыловой мускулатуры
Репродукция 18, 30, 76
Ручейники — см. **Trichoptera**

Сальды — см. **Saldidae**
Семивольтинизм 21
Сетчатокрылые — см. **Neuroptera**
Синдром чередования полового созревания и миграции 114
Состояние активное 21, 22
Стадии развития 23, 25
Стадия диапаузирующая 25, 26, 156–158
— чувствительная (при детерминации длины крыльев) 36, 68, 69
— чувствительная (при индукции диапаузы) 27–29, 64–66, 106
Стрекозы — см. **Odonata**
Субмакроптера — см. Морфа крыловая субмакроптерная
Сумма эффективных температур 23
СЭТ — см. Сумма эффективных температур

Таракановые — см. **Blattaria**
Температура: влияние на развитие 22–24, 30
— минимальная — см. Порог развития температурный
Температурная устойчивость к экстремальным значениям 119, 139
Температурный порог развития — см. Порог развития температурный
Форма крыловая — см. Морфа крыловая
Фотопериод критический фотопериодической реакции 26
Фотопериодическая реакция (ФПР) 22, 26, 27, 64, 68–70, 84, 85, 88, 159

Хищницы — см. **Reduviidae**
Холод: воздействие на диапаузу 31, 116, 133, 148
Холодостойкость 31, 87
Цикл многолетний — см. Семивольтинизм
— сезонный гетеродинамный 21

— — гомодинамный 21, 120, 121, 148
Чешуекрылые — см. **Lepidoptera**
Чувствительность к длине дня 27, 29, 31, 64, 66, 106, 133
Экологические ниши: разделение 19
Эстивация — см. Диапауза летняя

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ
ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ*

Abedus herberti (Belostomatidae) 103
Abedus indentatus (Belostomatidae) 100
Aepophilidae 12, 15, 151, 158
Aepophilus bonnairei (Aepophilidae) 151
Ambrysus lunatus lunatus (Naucoridae) 126, 127
Ambrysus mormon (Naucoridae) 127
Aphelocheiridae 7, 12, 15–17, 24, 25, 95, 127, 153, 157
Aphelocheirus aestivalis (Aphelocheiridae) 24, 128, 129
Aphelocheirus vittatus (Aphelocheiridae) 24, 129, 130
Appasus japonicus (Belostomatidae) 104
Appasus major (Belostomatidae) 100, 104
Appasus nepoides (Belostomatidae) 101
Appasus urinator urinator (Belostomatidae) 104–106
Aquarius najas (Gerridae) 75, 82
Aquarius paludum (Gerridae) 75, 82
Aquarius paludum amamiensis (Gerridae) 27, 28, 35, 83–87
Aradidae 21
Arctocorisa (Corixidae) 120
Arctocorisa carinata (Corixidae) 113
Arctocorisa germari (Corixidae) 112
Arctocorisa lawsoni (Corixidae) 120
Arma custos (Pentatomidae) 28

Belostoma bakeri (Belostomatidae) 102
Belostoma elegans (Belostomatidae) 31, 102, 104
Belostoma flumineum (Belostomatidae) 102
Belostoma lutarium (Belostomatidae) 102
Belostoma malkini (Belostomatidae) 102, 104
Belostoma oxyurum (Belostomatidae) 31, 102, 104
Belostomatidae 12, 15, 17, 31, 100, 155, 157
Blattaria 14
Callicorixa audeni (Corixidae) 120
Callicorixa producta (Corixidae) 108, 113
Calocoris angustatus (Miridae) 23
Calocoris norvegicus (Miridae) 23
Carbula humerigera (Pentatomidae) 28
Cenocorixa andersoni (Corixidae) 115
Cenocorixa bifida (Corixidae) 115, 116, 120
Cenocorixa bifida hungerfordi (Corixidae) 115
Cenocorixa blaisdelli (Corixidae) 115
Cenocorixa expleta (Corixidae) 115, 116
Ceratocombidae 12, 15, 17, 43, 156
Ceratocombomorpha 11, 12, 15–17, 43, 156, 159

Ceratocombus brevipennis (Ceratocombidae) 45
Ceratocombus coleoptratus (Ceratocombidae) 44, 45
Ceratocombus vagans (Ceratocombidae) 46
Chepuvelia usingeri (Macroveliidae) 56
Chiloxanthus pilosus (Saldidae) 147, 148
Chiloxanthus stellatus (Saldidae) 142, 150
Cimicomorpha 14, 15
Coleoptera 14, 23
Corallocoris marksae (Omaniidae) 152
Corixa dentipes (Corixidae) 115
Corixa germari — см. *Arctocorisa germari* (Corixidae)
Corixa punctata (Corixidae) 112, 114
Corixidae 7, 12–15, 17, 37, 96, 108, 155, 157
Cryphocricos hungerfordi (Naucoridae) 126
Cryphocricos latus (Naucoridae) 127
Cryptostemma alienum (Dipsocoridae) 42
Cryptostemma waltli (Dipsocoridae) 42
Cymatia americana (Corixidae) 116, 154
Cymatia bonsdorffi (Corixidae) 7
Cymatia coleoptrata (Corixidae) 115

Dichaetonecta scholtzi — см. *Micronecta scholtzi*
Diplonychus annulatus (Belostomatidae) 104
Diplonychus indicus (Belostomatidae) 104
Diplonychus japonicus — см. *Appasus japonicus*
Diplonychus major — см. *Appasus major*
Diplonychus nepoides — см. *Appasus nepoides*
Diplonychus rusticus (Belostomatidae) 101, 104
Dipsocoridae 12, 15, 17, 41, 156
Dipsocoromorpha 11–13, 15–17, 20, 41, 153, 156, 159
Diptera 5, 14, 23

Enicocephalomorpha 15

Ephemeroptera 14
Eurygaster integriceps (Scutelleridae) 38

Gelastocoridae 12, 15, 17, 95, 122, 157
Gelasrocoris oculatus 122–124
Gerridae 7, 12, 15, 17, 12, 20, 37, 49, 73, 154, 155, 157
Gerris (Gerridae) 18, 30, 36, 75–87
Gerris argenticollis (Gerridae) 79
Gerris buenoi (Gerridae) 79–81
Gerris comatus (Gerridae) 79, 81, 82
Gerris gracilicornis (Gerridae) 87
Gerris lacustris (Gerridae) 33, 35, 74, 75, 79, 80
Gerris latiabdominis (Gerridae) 87
Gerris nepalensis (Gerridae) 87
Gerris odontogaster (Gerridae) 36, 75–78
Gerris pingreensis (Gerridae) 79, 81, 82
Gerris thoracicus (Gerridae) 75
Gerromorpha 11–13, 15–20, 35, 48, 153–159
Gigantometra gigas (Gerridae) 48, 73
Glaenocorisa propinqua cavifrons (Corixidae) 109
Glaenocorisa quadrata — см. *Glaenocorisa propinqua cavifrons*

Halobates (Gerridae) 92–94
Halobates flaviventris (Gerridae) 93
Halobates germanus (Gerridae) 93
Halobates micans (Gerridae) 92–94
Halobates sericeus (Gerridae) 92, 94
Halobates sobrinus (Gerridae) 93
Halosalda lateralis (Saldidae) 147
Hebridae 7, 12, 15, 17, 19, 20, 54, 156
Hebrus pilosellus (Hebridae) 55
Hebrus pusillus (Hebridae) 54, 55, 154
Hebrus ruficeps (Hebridae) 54, 55, 154
Helotrephes formosanus (Helotrephidae) 138
Helotrephidae 12, 15, 17, 137, 155, 158
Hemiptera 5, 11
Hermatobatidae 12, 15, 17, 20, 59, 155, 156
Hesperocorixa castanea (Corixidae) 112
Heteroptera 5, 11–20, 21–38, 153–159
Hydrometra (Hydrometridae) 57

* **Жирным шрифтом** выделены названия отрядов, инфраотрядов и семейств.

Hydrometra hungerfordi (Hydrometri-
dae) 59
Hydrometra martini (Hydrometri-
dae) 58, 154
Hydrometra stagnorum (Hydrometri-
dae) 58
Hydrometridae 7, 12, 15, 17, 19, 20,
32, 57, 156
Hymenoptera 14, 23
Hypsipterygidae 12, 15, 46, 156
Hypsipteryx (Hypsipterygidae) 46

Ilyocoris cimicoides (Naucoridae) 7, 123,
125, 126, 154
Ilyocoris exclamationis (Naucoridae)
126
Ioscytus (Saldidae) 149
Ioscytus cobbeni (Saldidae) 148
Ischnodemus sabuleti (Lygaeidae) 25

Krizousacorixa femorata (Corixidae)
120

Lampracanthia (Saldidae) 148, 150
Lampracanthia crassicornis (Saldidae)
148
Lepidoptera 5, 14, 23
Leptopodidae 12, 15, 17, 141, 150, 158
Leptopodomorpha 12, 15, 17, 141,
152, 158
Lethocerus (Belostomatidae) 8, 100
Lethocerus americanus (Belostomati-
dae) 102, 103
Lethocerus deyrolli (Belostomatidae) 31,
106–108, 154
Lethocerus maximus (Belostomatidae)
8, 95, 100
Limnocoris insularis (Naucoridae) 127
Limnocoris lutzi (Naucoridae) 126
Limnogeton fieberi (Belostomatidae)
104–106
Limnogonus franciscanus (Gerridae) 89,
90
Limnoporus canaliculatus (Gerridae) 88
Limnoporus rufoscutellatus (Gerridae)
87
Lipostemmata humeralis (Lygaeidae)
14, 15
Lipostemmata major (Lygaeidae) 14, 15
Lygaeidae 14, 25, 38

Lygaeus equestris (Lygaeidae) 38
Lygocoris pabulinus (Miridae) 28

Macrovelia horni (Macroveliidae) 56, 57
Macroveliidae 12, 15, 17, 19, 20, 56,
155, 156
Megaloptera 14
Merragata brunnea (Hebridae) 55
Mesovelia (Mesoveliidae) 49
Mesovelia cryptophila (Mesoveliidae) 52
Mesovelia furcata (Mesoveliidae) 49
Mesovelia mulsanti (Mesoveliidae) 49–
53
Mesovelia thermalis (Mesoveliidae) 50
Mesoveliidae 7, 12, 15, 17, 19, 20, 37,
48, 153, 156
Metrobates (Gerridae) 92
Metrocoris histrio (Gerridae) 89, 91
Metrocoris tenuicornis (Gerridae) 89
Micracanthia (Saldidae) 151
Micracanthia marginalis (Saldidae) 148
Micronecta (Corixidae) 7, 109, 118
Micronecta carpatica (Corixidae) 117
Micronecta griseola (Corixidae) 117
Micronecta meridionalis — cm. *Mi-
cronecta scholtzi*
Micronecta minutissima (Corixidae)
117, 118
Micronecta poweri (Corixidae) 117
Micronecta sahlbergii (Corixidae) 118
Micronecta scholtzi (Corixidae) 117, 118
Micronecta scutellaris (Corixidae) 120
Micronectinae (Corixidae) 109, 117, 118,
120
Microvelia (Veliidae) 7, 63, 73
Microvelia diluta (Veliidae) 73
Microvelia douglasi (Veliidae) 28, 36,
63–68
Microvelia hinei (Veliidae) 72
Microvelia horvathi (Veliidae) 68, 69
Microvelia kyushuensis (Veliidae) 63,
68–70
Microvelia macgregori (Veliidae) 72
Microvelia pulchella (Veliidae) 60–73
Microvelia reticulata (Veliidae) 63
Mixotrepes hoberlandti (Helotrephi-
dae) 137
Nabidae 14
Nabis gageorum (Nabidae) 14

Naucoridae 7, 12, 15, 17, 12, 123, 157
Neogerris hesione (Gerridae) 91, 92
Neoplea striolata (Pleidae) 139, 140
Nepa apiculata (Nepidae) 97
Nepa cinerea (Nepidae) 7, 96
Nepidae 7, 12, 15, 17, 95, 96, 155, 157
Nepomorpha 11, 12, 15–17, 20, 95,
153–159
Neuroptera 14
Nezara viridula (Pentatomidae) 32
Notonecta lutea (Notonectidae) 25, 136,
154
Notonecta reuteri (Notonectidae) 25,
136, 137
Notonectidae 7, 12, 15, 17, 130, 157

Ochteridae 12, 15, 17, 95, 121, 157
Ochterus banksi (Ochteridae) 121
Ochterus marginatus (Ochteridae) 122
Ochterus marginatus formosanus
(Ochteridae) 122
Odonata 14
Omania marksae — cm. *Corallocoris
marksae*
Omania samoensis (Omaniidae) 152
Omaniidae 12, 15, 17, 141, 152, 158
Oncopeltus fasciatus (Lygaeidae) 28
Oravelia pege (Macroveliidae) 56
Orius sauteri (Anthocoridae) 28
Orthoptera 14

Pachycoleus rufescens (Dipsocoridae)
42
Palmacorixa buenoi (Corixidae) 118,
119
Paracorixa concinna (Corixidae) 14, 114
Paraphrynoveliidae 12, 15, 17, 19, 20,
56, 156
Paraplea indistinguenda (Pleidae) 139
Parasigara infuscata (Corixidae) 115
Pelocoris femoratus (Naucoridae) 126
Pentacora signoreti (Saldidae) 148
Pentacora sphaelata (Saldidae) 148
Pentatomomorpha 14, 15
Plea leachy — cm. *Plea minutissima*
Plea minutissima (Pleidae) 7, 138, 139
Plecoptera 14
Pleidae 7, 12, 15, 17, 95, 138, 155, 158
Podisus maculiventris (Pentatomidae)
28

Potamocoridae 7, 12, 15, 130, 157
Pseudatomoscelis seriatus (Miridae) 28
Pyrrhocoris apterus (Pyrrhocoridae) 28

Ranatra (Nepidae) 97
Ranatra chinensis (Nepidae) 97
Ranatra fusca (Nepidae) 98
Ranatra linearis (Nepidae) 7, 97
Ranatra montezuma (Nepidae) 98, 99
Ranatra unicolor (Nepidae) 99
Ranatra vicina (Nepidae) 99
Reduviidae 24, 25
Rhagovelia obesa (Veliidae) 63, 73
Rheumatobates (Gerridae) 92

Salda (Saldidae) 151
Salda littoralis (Saldidae) 146, 147
Salda obscura (Saldidae) 148
Salda parvula (Saldidae) 151
Saldidae 12, 15, 17, 141, 154, 158
Saldula (Saldidae) 151
Saldula comatula (Saldidae) 149
Saldula coxalis (Saldidae) 148
Saldula fernaldi (Saldidae) 143, 149, 150
Saldula opacula (Saldidae) 145
Saldula orbiculata (Saldidae) 148
Saldula orthochila (Saldidae) 146
Saldula pallipes (Saldidae) 143, 148
Saldula palustris (Saldidae) 143, 146,
149
Saldula pilosella (Saldidae) 146
Saldula saltatoria (Saldidae) 143–146
Saldula severini (Saldidae) 148
Schizoptera 12, 15, 46, 156
Sigara (Corixidae) 7, 108
Sigara assimilis (Corixidae) 114
Sigara concinna — cm. *Paracorixa
concinna* (Corixidae)
Sigara dorsalis (Corixidae) 110
Sigara falleni (Corixidae) 110, 111
Sigara janssoni (Corixidae) 115
Sigara lateralis (Corixidae) 111
Sigara nigrolineata nigrolineata (Corix-
idae) 109
Sigara scotti (Corixidae) 110
Sigara sibirica (Corixidae) 114
Sphaerodema annulatum — cm. *Diplony-
chus annulatus*
Sphaerodema rustica — cm. *Diplonychus
rusticus*

<i>Sphaerodema rusticum</i> — см. <i>Diplonychus rusticus</i>	<i>Trichocorixa reticulata</i> (Corixidae) 116, 117
<i>Sphaerodema severinii</i> (Belostomatidae) 100, 161	<i>Trichocorixa verticalis interiores</i> (Corixidae) 119
<i>Sphaerodema urinator</i> — см. <i>Appasus urinator urinator</i>	<i>Trichocorixa verticalis sellaris</i> (Corixidae) 119
<i>Stemmocrypta antennata</i> (Stemmocryptidae) 42	<i>Trichocorixella mexicana</i> (Corixidae) 120
Stemmocryptidae 12, 15, 42, 156	Trichoptera 14
<i>Teloleuca</i> (Saldidae) 151	<i>Trigonotylus coelestialium</i> (Miridae) 28
<i>Trepobates</i> (Gerridae) 92	<i>Velia</i> (Veliidae) 7, 18, 73
<i>Triatoma pseudomaculata</i> (Reduviidae) 24	<i>Velia caprai</i> (Veliidae) 60–63, 73, 154
	Veliidae 7, 12, 15, 17, 19, 20, 48, 60, 154, 156

SEASONAL DEVELOPMENT OF AQUATIC AND SEMIAQUATIC TRUE BUGS (HETEROPTERA)

Saint-Petersburg University Press, Saint-Petersburg, Russia, 2007

Extended Summary

The book overviews extensive but scattered literature on cycles of seasonal development and seasonal adaptation of aquatic and semiaquatic true bugs (Hemiptera: Heteroptera). It is mostly focused on the Temperate Zone species though whenever possible examples from other geographic zones are also presented and discussed.

Chapter 1. Aquatic and Semiaquatic Heteroptera

Even though Heteroptera with ca. 38,000 described species worldwide [Schuh, Slater, 1995] is a predominantly terrestrial taxon, about 4,500 bug species are ecologically related to different water bodies. They represent five out of eight heteropteran infraorders: Dipsocoromorpha, Ceratocombomorpha, Gerromorpha, Nepomorpha, and Leptopodomorpha. Aquatic and semiaquatic bugs live in a wide range of natural and artificial habitats: humid terrestrial microhabitats (not necessarily close to free water and comprising litter on humid soil), seeping rock faces with algae and moss, marginal aquatic habitats (banks, shores, water edges), plant-covered or open waters in springs, streams, waterfalls, rivers, ponds, lakes (saline, alkaline or fresh), inter-tidal shore zones and waters of seas and oceans.

Aquatic and semiaquatic Heteroptera faunas are more diverse in the Tropics and Subtropics. Only 631 species from all five infraorders are known from the Palaearctic Region [Aukema, Rieger, 1995], 211 species from Europe [Aukema, 2005] and 166 from Russia [Kerzhner, Jaczewski, 1964; Kanyukova, 2006].

The evolution of morphological and life-history adaptations associated with the long history of the Heteroptera's conquest of semiaquatic and aquatic habitats is summarized and illustrated.

The chapter briefly describes the life cycle and introduces the principal elements of heteropteran seasonal development typical for terrestrial, aquatic and semiaquatic species. The life cycle of true bugs consists of three stages: egg, nymphal (=larval), and adult. The nymphal stage normally consists of 5 instars, though this number can be 3 or 4 in some taxa. In general, Heteroptera is a thermophilic taxon with a relatively high value for the lower developmental threshold ($T_0 = +12.2 \pm 2.3^\circ\text{C}$) [Kiritani, 1997]. The duration of the complete life cycle greatly depends on temperature and can vary from less than 20 days in some species at high temperature to 2–3 years in others under less favourable conditions.

Species of aquatic and semiaquatic heteropterans demonstrate all known patterns of voltinism. Many species and populations are univoltine (producing one generation per year), bivoltine (two complete generations per year or one complete generation and one partial, i.e. only in a part of the population) and these patterns of voltinism are typical for the Temperate Zone. Some species or populations are tri- or multivoltine having three or more generations annually, usually in the Tropics and/or Subtropics. In the regions where environmental conditions are constantly stable and favourable, some heteropteran species may breed all year round, thus having a homodynamic type of seasonal development. On the contrary, under severe environmental conditions (mostly, seasonally cold), life cycles of some species may last more than a year and then seasonal development is semivoltine.

Among particular seasonal adaptations special attention is paid to diapauses (a profound state of dormancy, which can be facultative or obligatory and occur in winter or summer), migrations and polyphenism (or seasonal polymorphism).

The following chapters, 3 to 7, treat individually all infraorders and families of aquatic and semiaquatic true bugs.

Chapter 3. Infraorder Dipsocoromorpha

This is the smallest infraorder of semiaquatic bugs and consists of 2 families and about 30 species from all geographic zones. They live in humid habitats along shores of diverse water bodies. Seasonal development is poorly studied, but probably species typically overwinter as adults. Brachypterous and macropterous wing forms (=morphs) are known.

A small infraorder of semiaquatic bugs that consists of 3 families and about 170 species from the Tropics and the Temperate Zone. Species inhabit humid leaf litter, decaying wood, mosses, swamps, bogs, and shores of different water bodies. Seasonal development is poorly studied. Some species are known to overwinter as adults, others as eggs. Brachypterous and macropterous adults are known and some species have coleopterous wings.

Chapter 5. Infraorder Gerromorpha – Semiaquatic Bugs

A large infraorder of semiaquatic heteropterans that consists of 8 families and about 1,940 species. They are distributed worldwide. Gerromorphs are known from almost the whole range of aquatic and semiaquatic habitats, i.e. from humid forest leaf litter to the open oceans. Most species of Gerromorpha can move easily over water surface film. Water striders (Gerridae) and riffle bugs (Veliidae) spend most of their time on the water and *Halobates* spp. (Gerridae) are the only insects inhabiting the oceans.

Many gerromorphs are multivoltine and different species produce up to 3, 4, or 5 generations annually even in the Temperate Zone; some other species are univoltine. Most representatives of Gerridae, Macroveliidae, Hydrometridae, Veliidae, and some species in other families overwinter as adults on land, sometimes far from water bodies, in forest leaf litter, close to roots of plants, or under stones. All known species of Mesoveliidae and some species of Gerridae overwinter as eggs laid under water and facultative diapause is induced in adults of the maternal generation in at least some of these species. A water cricket *Velia caprai* (Veliidae) seems to have a very plastic overwintering strategy in Europe: late instar nymphs and both non-reproductive and egg-bearing females may be found during the winter. Some *Velia* spp. and *Microvelia* spp. may be active on water during warmer days in the winter.

Wing polymorphism is known and well pronounced in many gerromorph species, and at least in some cases it is seasonal and environmentally controlled (by day-length, population density, availability of food, etc.). In some species, e.g., in Macroveliidae and Hermatobatiidae, only apters are so far known, or brachypters are dominant. There is seasonal body colour polyphenism in some water striders and the diapause generation is darker than the directly breeding one. The cuticle structure may also differ between the non-diapause and diapause

generations (e.g., in Gerridae). After overwintering and migration, females of some water striders are able to hystolize wing muscles and then redirect resources to reproduction. A few species are known to have summer diapause (aestivation).

Chapter 6. Infraorder *Nepomorpha* –Aquatic Bugs, Water Bugs

This is the largest infraorder of semiaquatic and truly aquatic bugs, it consists of 11 families and about 2,050 species. Nepomorphs are distributed worldwide, but are most diverse in the Tropics. Different families and species live in different habitats ranging from shores of small ponds and banks of streams to deep inland water bodies. Many species are very skillful swimmers and some can live deep under water (up to 10 m). Some giant water bugs (Belostomatidae) are strong fliers and have lunar cycles of flight activity.

Most of the nepomorph species studied produce one generation annually, though some others are multivoltine or even have homodynamic development in the Tropics. Some species of Aphelocheiridae have very slow development and need 2–3 years to complete the life cycle.

Probably all species of Belostomatidae and Pleidae and many species of Corixidae, Notonectidae, and Nepidae overwinter as adults under water on the bottom or in mud or detritus. At least two Pleidae species that overwinter as adults on the bottom of ponds are known to switch from physical gill to plastron respiration for overwintering. Adults of different species use very different microhabitats for overwintering: forest leaf litter (a number of belostomatids), soil in forests (some naucorids) and air bubbles in ice (*Cymatia americana*; Corixidae). Some species of Nepidae fly from ponds to streams to overwinter.

A number of nepomorph species are known to overwinter as nymphs in litter or moss on the soil (some ochterids), in swift streams (some naucorids), on the bottom of water bodies (some corixids). Some species of Corixidae and Notonectidae overwinter as eggs under water. Species of Aphelocheiridae can probably overwinter on the bottom of streams at any developmental stage.

Reproductive diapause has been proved to be under photoperiodic control at least in some nepomorph species. Adults of a number of species can live longer than a year and it has been shown that the timing of reproduction and dormancy is controlled by day-length and temperature in *Lethocerus deyrolli* (Belostomatidae). Adults of some Corixidae and Naucoridae species can have two copulation seasons —

in the autumn and spring, being sexually mature both before and after overwintering. Oviposition in several species can also start before overwintering, then stop for the winter and resume in the spring.

Lethocerus americanus (Belostomatidae) has a seasonal drift, a period from the autumn to spring, when adults swim in rivers (sometimes under ice) as a means of dispersal. A number of notonectids swim under ice in the winter and active adults of *Glaenocorisca propinqua cavifrons* (= *G. quadrata*; Corixidae) were collected from water in a pond covered with 45 cm of ice in Alaska when air temperature was -38°C [Sailer, 1952].

Some adults of Belostomatidae and Corixidae have flight muscle polymorphism, a phenomenon in which wings are fully developed but muscles are underdeveloped in young adults and their further growth is dependent on environmental conditions. Muscles can grow if conditions in the water body deteriorate and migration is necessary. Flight muscles can degenerate after migration and then the resources can be re-directed to reproduction. Body colour polymorphism is known in Corixidae and wing polymorphism is well represented in many families. A few nepomorph species are known to have summer diapause (aestivation).

Chapter 7. Infraorder *Leptopodomorpha*

This infraorder of semiaquatic bugs consists of 4 families and more than 300 species. The infraorder is distributed worldwide, but the biggest family (Saldidae) is more diverse in the Temperate Zone than in the Tropics. Species mostly inhabit shores of various water bodies and the inter-tidal zone of seas, though some species dwell in terrestrial habitats, sometimes far from open water.

Seasonal development of Leptopodomorpha is poorly studied. Many species of Saldidae and, perhaps, Aepophilidae and Leptopodidae overwinter as adults. Some genera of Saldidae typically overwinter as eggs, though some other species in this family can overwinter as nymphs. In general, some species of Saldidae seem to have rather unstable seasonal cycles and overwintering strategy may differ both between and within populations, a feature very unusual for Heteroptera. Saldids produce 1–3 generations in the Temperate Zone. Micropterous *Aepophilus bonnairei* (Aepophilidae) spends most of its life under the water, probably overwinters as adults and produces one generation annually. Wing polymorphism is common in Saldidae, though it is probably not seasonal.

Seasonal development of aquatic and semiaquatic Heteroptera is strongly influenced by their relationship with water habitats and seasonality of this environment. In the Temperate Zone, these insects typically overwinter as adults and annually produce 1 or 2 generations (sometimes the 2nd generation is only partial). Many other species, however, overwinter as eggs or nymphs, produce more generations or have semivoltine cycles. Subtropical and tropical species or populations often breed all the year round and thus have homodynamic pattern of seasonal development. Aquatic and semiaquatic heteropterans utilize a very wide range of aquatic, terrestrial and sometimes subterrestrial microhabitats for overwintering.

The physiological mechanism controlling facultative winter diapause has been studied only in a few species of Gerridae, Veliidae, Belostomatidae, and Notonectidae, but perhaps at least its induction is generally under the photoperiodic control.

Sexual maturation before overwintering, winter activity, and instability of seasonal cycles are features unusual for terrestrial heteropterans but are known in some aquatic and/or semiaquatic bug species.

Wing polymorphism is typical for many aquatic and semiaquatic Heteroptera species. It can be under environmental control, at least in some species, and sometimes is associated with polymorphism of both flight muscles and coloration.

Seasonal timing of growth, reproduction and dormancy, migrations, polymorphism and seasonal polyphenism as well as other seasonal adaptations create great diversity of seasonal cycles making each species of heteropterans ecologically unique. These seasonal adaptations allow true bugs' populations to survive under environmental conditions with pronounced alternation of favorable and unfavorable seasons.

Seasonal development of many aquatic and semiaquatic taxa of Heteroptera remains poorly studied. Further detailed research of phenology and seasonal eco-physiology is needed for better understanding of ecology and evolution of these unusual insects in their unusual environment.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ	
Глава 1. Водные и околотоводные полужесткокрылые	11
Глава 2. Жизненные циклы и сезонное развитие полужесткокрылых	21
2.1. Сезонное развитие и сезонные адаптации	—
2.2. Активное развитие и вольгинизм	22
2.3. Зимняя диапауза (гибернация)	24
2.4. Летняя диапауза (эстивация)	31
2.5. Полиморфизм и полифенизм	32
2.6. Миграции	37
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ	
Глава 3. Инфраотряд Dipsocoromorpha	41
3.1. Семейство Dipsocoridae	—
3.2. Семейство Stemmocryptidae	42
Глава 4. Инфраотряд Ceratocombomorpha	43
4.1. Семейство Ceratocombidae	—
4.2. Семейство Hysipterygidae	46
4.3. Семейство Schizopteridae	—
Глава 5. Инфраотряд Gerromorpha — Околотоводные клопы	48
5.1. Семейство Mesoveliidae — Мезовелии, верховодки	—
5.2. Семейство Hebridae — Гебриды, моховики	54
5.3. Семейство Paraphrynoveliidae	56
5.4. Семейство Macroveliidae	—

5.5. Семейство Hydrometridae — Палочковидные (или длинно-головые) водомерки, водоходки	57
5.6. Семейство Hermatobatidae	59
5.7. Семейство Veliidae — Велии	60
5.8. Семейство Gerridae — Водомерки	73
Глава 6. Инфраотряд Neromorpha — Водные клопы	95
6.1. Семейство Nepidae — Водяные скорпионы	96
6.2. Семейство Belostomatidae — Белостомы	100
6.3. Семейство Corixidae — Гребляки	108
6.4. Семейство Ochteridae — Охтериды	121
6.5. Семейство Gelastocoridae	122
6.6. Семейство Naucoridae — Плавты	123
6.7. Семейство Aphelocheiridae — Плавты длиннохоботные, афелохиры	127
6.8. Семейство Potamocoridae	130
6.9. Семейство Notonectidae — Гладыши	—
6.10. Семейство Helotrephidae	137
6.11. Семейство Pleidae — Плеи, водоблошки	138
Глава 7. Инфраотряд Leptopodomorpha	141
7.1. Семейство Saldidae — Клопы-прибрежники, клопы-прыгуны, сальды, прибрежные прыгуны	—
7.2. Семейство Aeorophilidae	151
7.3. Семейство Omaniidae	152
7.4. Семейство Leptopodidae	—
Заключение	153
Указатель литературы	160
Указатель терминов и русских названий полужесткокрылых	186
Указатель латинских названий полужесткокрылых	190
Summary	195

CONTENTS

Preface	5
CHARACTERISTIC BIOLOGICAL FEATURES OF AQUATIC AND SEMIAQUATIC HETEROPTERA	
Chapter 1. Aquatic and Semiaquatic Heteroptera	11
Chapter 2. Life Cycles and Seasonal Development of Heteroptera	21
2.1. Seasonal development and seasonal adaptations	—
2.2. Active development and voltinism	22
2.3. Winter diapause (hibernation)	24
2.4. Summer diapause (aestivation)	31
2.5. Polymorphism and polyphenism	32
2.6. Migrations	37
SYSTEMATIC OVERVIEW OF SEASONAL CYCLES OF AQUATIC AND SEMIAQUATIC HETEROPTERA	
Chapter 3. Infraorder Dipsocoromorpha	41
3.1. Family Dipsocoridae	—
3.2. Family Stemmocryptidae	42
Chapter 4. Infraorder Ceratocombomorpha	43
4.1. Family Ceratocombidae	—
4.2. Family Hypsipterygidae	46
4.3. Family Schizopteridae	—
Chapter 5. Infraorder Gerromorpha — Semiaquatic Bugs	48
5.1. Family Mesoveliidae — Water Treaders, Pondweed Bugs	—
5.2. Family Hebridae — Velvet Water Bugs, Sphagnum Bugs	54
5.3. Family Paraphrynoveliidae	56
5.4. Family Macroveliidae	—

5.5. Family Hydrometridae — Marsh Treaders, Water Measurers	57
5.6. Family Hermatobatidae — Coral Treaders	59
5.7. Family Veliidae — Small Water Striders, Water Crickets, Rifle Bugs	60
5.8. Family Gerridae — Water Striders, Pond Skaters	73
Chapter 6. Infraorder Nepomorpha — Aquatic Bugs, Water Bugs	95
6.1. Family Nepidae — Water Scorpions, Water Stick Insects...	96
6.2. Family Belostomatidae — Giant Water Bugs, Electric Light Bugs, Toe Biters	100
6.3. Family Corixidae — Water Boatmen	108
6.4. Family Ochteridae — Velvety Shore Bugs	121
6.5. Family Gelastocoridae — Toad Bugs	122
6.6. Family Naucoridae — Creeping Water Bugs, Saucer Bugs..	123
6.7. Family Aphelocheiridae	127
6.8. Family Potamocoridae	130
6.9. Family Notonectidae — Backswimmers	—
6.10. Family Helotrephidae	137
6.11. Family Pleidae — Pygmy Backswimmers	138
Chapter 7. Infraorder Leptopodomorpha	141
7.1. Family Saldidae — Shore Bugs	—
7.2. Family Aepophilidae — Marine Bugs	151
7.3. Family Omaniidae — Intertidal Dwarf Bugs	152
7.4. Family Leptopodidae — Ghost Bugs	—
Conclusions	153
References	160
Subject and Common Russian Heteroptera Name Index	186
Latin Heteroptera Name Index	190
Summary	195

Научное издание

Саулич Аида Хаматовна, Мусолин Дмитрий Леонидович
**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ
ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(НЕТЕРОПТЕРА)**

Редактор *Т. Н. Пескова*

Обложка художника *Е. А. Соловьевой*
Компьютерная верстка *Ю. Ю. Тауриной*

Подписано в печать 00.00.2007. Формат 60 × 84¹/16. Гарнитура литературная.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 00,00. Тираж 000 экз. Заказ

Издательство СПбГУ. 199004, Санкт-Петербург, В. О., 6-я линия, д. 11/21

Тел. (812)328-96-17; факс (812)328-44-22

E-mail: editor@unipress.ru

www.unipress.ru

По вопросам реализации обращаться по адресу:

С.-Петербург, В. О., 6-я линия, д. 11/21, к. 21

Телефоны: 328-77-63, 325-31-76

E-mail: post@unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.

Саулич А.Х., Мусолин Д.Л. Сезонное развитие водных и околотовных полужесткокрылых насекомых (*Heteroptera*).

– СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2007. – 205 с.

Настоящий pdf файл создан на основе файла предпоследней редакторской правки. По сравнению с ним в окончательной бумажной версии книги есть некоторые отличия. Основные из них:

1. с. 4: страниц в книге 205.
2. с. 57, абз. 1, строка 2 с конца: «, и только одна самка была бескрылой (*micropterous*)» → «и только одна самка была микроптера (*micropterous*)».
3. с. 103, последний абз., строка 7 снизу: «Это» → «Этот».
4. с. 164: «*Brindley, 1934*», строка 1: «breedinghabits» → «breeding habits».
5. с. 180: «*Savage, 1989*», строка 1: «key» → «Key».
6. с. 195: St.-Petersburg → St. Petersburg [дважды].

Опечатки, обнаруженные после публикации и не исправленные в бумажной версии книги:

1. *Lethocerus deyrolli* → *Kirkaldyia* (=Lethocerus) *deyrolli* (Vuillefroy) – см.: Perez Goodwyn (2007).
2. *Calocoris norvegicus* → *Closterotomus norvegicus*.
3. с. 97. абз. 2 снизу: Wssenberg-Lund → Wesenberg-Lund.
4. с. 100. абз. 2 снизу, строка 2: *Appasus major* → *Appasus* (=Diplonychus) *major*.
5. с. 153. строка 4: в конце – «?».