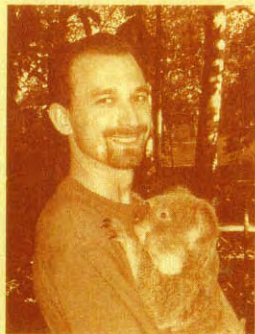




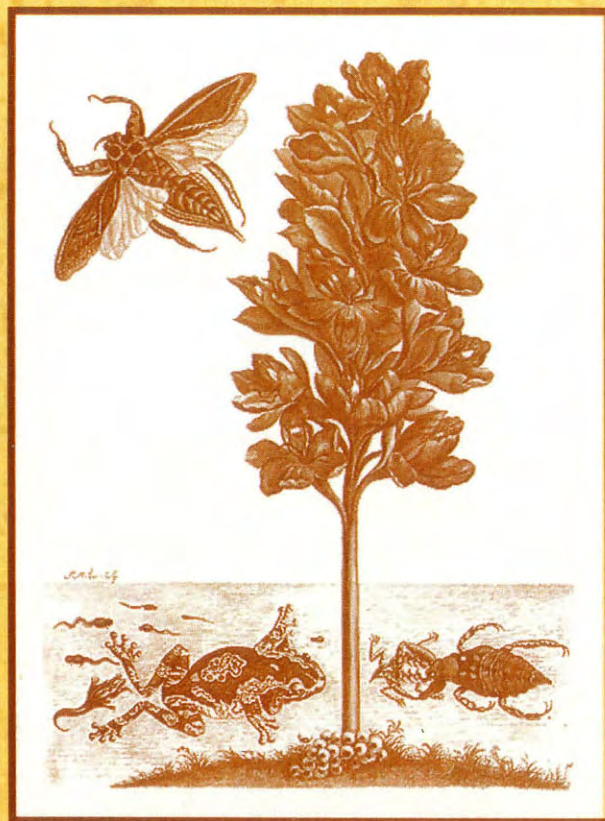
Саулич Аида Хаматовна — доктор биологических наук, профессор кафедры энтомологии биолого-почвенного факультета, ведущий научный сотрудник лаб. энтомологии Биологического института Санкт-Петербургского государственного университета. Автор и соавтор более 80 научных публикаций и 6 монографий, в их числе «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)



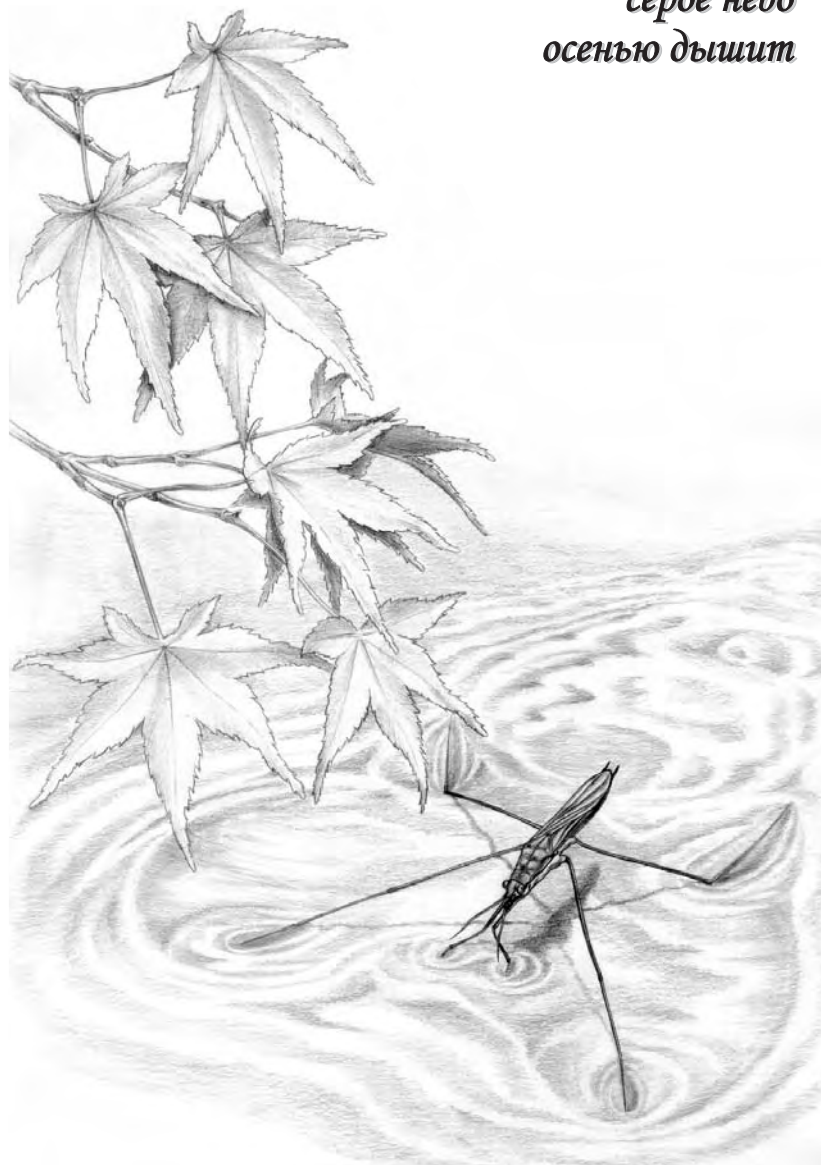
9 785288 043321

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 приводит 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 околотоводных 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 околотоводных полужесткокрылых.

В двух первых главах книги кратко представлены все инфраотряды полужесткокрылых, связанные с водными и околотоводными 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 Goodwyn; 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

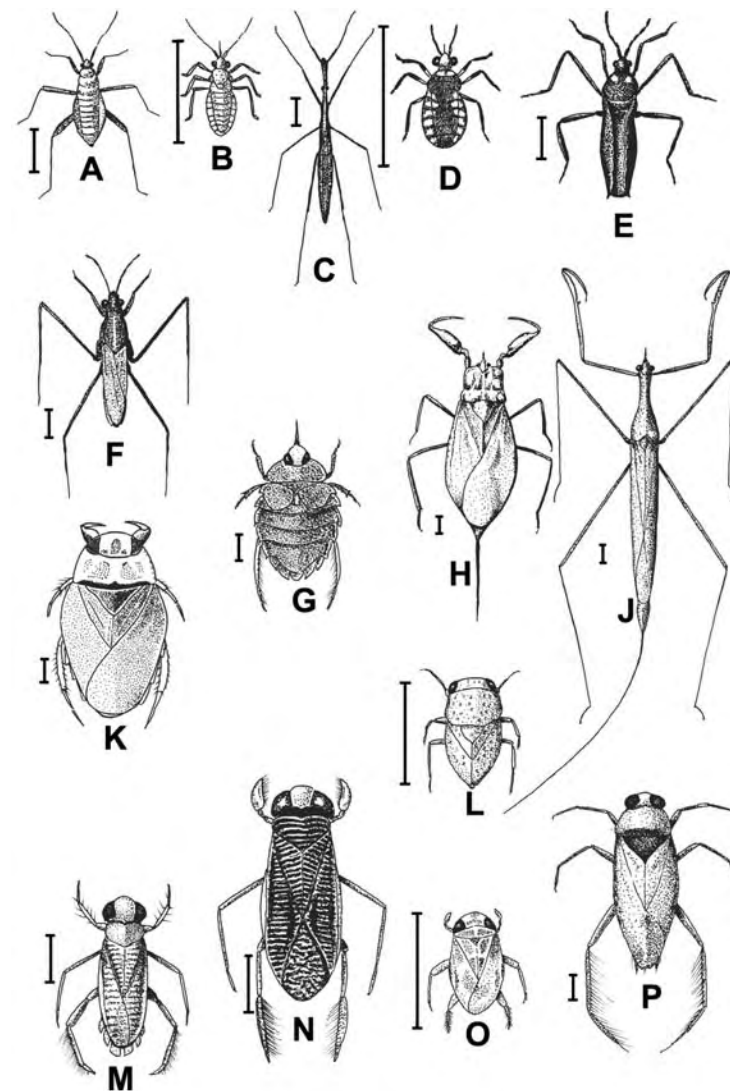


Рис. 1.1. Водные и околотоводные полужесткокрылые — типичные представители европейских водоёмов [по: Huxley, 2003].

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 (*Cymatia bonsdorffi*); 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 — Dipsocoromorpha, Ceratocombomorpha, Gerrgomorpha, Neromomorpha и Leptopodomorpha — хотя бы часть своего жизненного цикла обязательно проводят в различных водоёмах и околоводных местообитаниях.

Наиболее тесно связаны с водной средой полужесткокрылые из инфраотрядов Gerrgomorpha и Neromomorpha. 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 Gerrgomorpha (околоводные клопы, водомерки) объединяет 8 семейств и примерно 1 940 видов [Andersen, Weir, 2004], а Neromomorpha (собственно водные клопы) — 11 семейств и более 2 050 видов [Schuh, Slater, 1995; Paráček, 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.

<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

AIDA H. SAULICH, DMITRY L. MUSOLIN

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. Nepomorpha 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 *Glaenocoris 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.

Conclusions

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 длинноголовые) 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 Aerophilidae	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.