

УДК 591.134.1-2:591.351:591.54:595.754.1

## ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА ЛИЧИНОК НАСТОЯЩИХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (HETEROPTERA)

© 1997 г. Д. Л. Мусолин, А. Х. Саулич

Биологический научно-исследовательский институт  
С.-Петербургского университета, С.-Петербург 198904

Поступила в редакцию 26.12.95 г.

На основе собственных экспериментальных и литературных данных рассмотрены количественные реакции, проявляющиеся в виде изменения длительности личиночного развития под влиянием фотопериода у 11 видов наземных полужесткокрылых из четырех семейств (Pentatomidae, Pyrrhocoridae, Coreidae и Alydidae). Для личинок восьми видов торможение развития наблюдалось в условиях длинного дня. Оно составляло 10–20% (*Arma custos*, *Graphosoma lineatum*, *Eurydema oleracea*, *Eysarcoris lewisi*, *Coreus marginatus*), 30–40% (*Palomena prasina*), 50–60% (*Palomena angulosa*, *Pyrrhocoris apterus*) по сравнению с длительностью преимагинального развития в условиях короткого дня. У трех видов (*Carbula humerigera*, *Nezara viridula*, *Dolycoris baccarum*) такой эффект отмечался в коротком дне. В то же время у *Picromerus bidens*, *Alydus calcaratus*, *Riptortus clavatus* и *Podisus maculiventris* фотопериодические условия не регулируют длительность личиночного развития. Рассмотрены различные аспекты этого явления. Обсуждается его экологическая роль в регуляции сезонных циклов у моно- и поливольтинных полужесткокрылых.

Все фотопериодические эффекты принято разделять на две категории – качественные и количественные реакции. Их происхождение и механизмы действия пока не нашли единого толкования (Тыщенко, 1976, 1977, 1981; Заславский, 1975, 1984). Тем не менее ясно, что качественная фотопериодическая реакция (ФПР) изменяет направление морфогенетических процессов, детерминируя ход онтогенеза, в то время как количественные ФПР контролируют процессы роста и размерные признаки, регулируют интенсивность биологических процессов, не изменяя их направления (Тыщенко, 1981; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Numata, Kobayashi, 1989).

Качественные проявления фотопериодизма (а основными из них являются наступление и прекращение диапаузы, сезонный полиморфизм и цикломорфозы тлей) исследованы весьма детально у огромного набора видов. О количественных реакциях известно меньше, хотя даже краткий перечень таких реакций (табл. 1) показывает, что они широко распространены среди насекомых и очень разнообразны.

Особое значение в регуляции сезонных циклов насекомых имеют количественные реакции, контролирующие скорость роста. Фотопериодический контроль роста отмечался среди представителей как Hemimetabola, так и Holometabola. Денкс (Danks, 1987) приводит 80 видов из 37 семейств девяти крупнейших отрядов насекомых, для которых известен такой контроль. Причем во всех отрядах есть виды, личиночное развитие ко-

торых ускоряется длинным днем (ДД) и замедляется коротким (КД), и виды, для которых характерны противоположные эффекты. Единственным исключением в этом списке, пожалуй, является раздел “Hemiptera” (в объеме Heteroptera – Homoptera), где перечислены лишь случаи ускорения развития в ДД (кроме *Pyrrhocoris apterus* – со ссылкой на Saunders, 1983).

В настоящее время исследовано значительно больше видов полужесткокрылых, у которых обнаружена фотопериодическая регуляция роста личинок. Однако фактические данные рассеяны по отдельным статьям и никогда не анализировались в совокупности. Разная длительность развития личинок была зарегистрирована и в некоторых наших экспериментах. В связи с этим возникла необходимость обобщить эти данные и провести сравнительно-экологический анализ всего доступного объема информации, что и было сделано в данной работе.

Экспериментальная часть работы выполнена в заповеднике “Лес на Ворскле” (лесостепная зона, 50° с.ш.).

В качестве объектов исследования использованы представители трех семейств Heteroptera: Pentatomidae – *Arma custos* F., *Graphosoma lineatum* L., *Palomena prasina* L., Pyrrhocoridae – *Pyrrhocoris apterus* L., Coreidae – *Coreus marginatus* L.

Количественные фотопериодические эффекты исследовали при постоянных и переменных температурах в лабораторных условиях, а также

Таблица 1. Примеры количественных фотопериодических реакций у насекомых

Количественный признак	Вид	Источник
Продолжительность и интенсивность диапаузы	<i>Spilarctia imparilis</i>	Kimura et al., 1982
	<i>Oedipoda miniata</i>	Pener, Orshan, 1980
	<i>Teleogryllus emma</i>	Masaki, 1965
		Masaki, 1972
	<i>Luehdorfia japonica</i>	Ishii, Hidaka, 1982
	<i>Riptortus clavatus</i>	Numata, Hidaka, 1983
	<i>Calliphora vicina</i>	Виноградова, 1978, 1991
	<i>Chrysoperla downesi</i>	Tauber M., Tauber C., 1975
	<i>Chrysopa carnea</i>	Tauber et al., 1986
	Вес куколки	<i>Barathra brassicae</i>
<i>Acronycta rumicis</i>		
<i>Pieris brassicae</i>		
Скорость созревания самок	<i>Chrysopa carnea</i>	Волкович, 1987
Размеры и пропорции тела или отдельных органов	<i>Euscelis incisus</i>	Müller, 1957, 1979
	<i>Stenocranus minutus</i>	
	<i>Parnara guttata</i>	Nakasuji et al., 1984
Длительность (скорость) личиночного развития, иногда с появлением дополнительных личиночных возрастов	<i>Hadena sordida</i>	Бобинская, 1966
	<i>Agrotis occulta</i>	Данилевский, 1961
	<i>A. segetum</i>	Гейспиз и др., 1971
	<i>Dasychira pudibunda</i>	Гейспиз, Заранкина, 1963
	<i>Teleogryllus emma</i>	Масаки, 1972
	<i>T. yezoemma</i>	
	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	Schaick, 1985
	<i>Pyrrharctia isabella</i>	Goettel, Philogene, 1978
	<i>Pteronemobius nitidus</i>	Tanaka, 1983
	<i>Melanoplus sanguinipes</i>	Dean, 1982
Окраска личинок	<i>Arma custos</i>	Волкович, Саулич, 1994
	<i>Plautia stali</i>	Numata, Kobayashi, 1994
Окраска куколок	<i>Orgyia thyellina</i>	Kimura, Masaki, 1977
Окраска имаго	<i>Riptortus clavatus</i>	Kobayashi, Numata, 1993, 1995
Плодовитость	<i>Plutella maculipennis</i>	A'wal, 1955, и Harcourt, Cass, 1966
	<i>Platycleis grisea</i>	Helfert, 1980
	<i>Phaneroptera nana</i>	
	<i>Locusta migratoria</i>	Perez et al., 1971
	<i>Teleogryllus spp.</i>	Масаки, 1972
Сексуальное поведение	<i>Locusta migratoria</i>	Perez et al., 1971
Соотношение полов	<i>Compoletus perdistinctus</i>	Hoelscher, Vinson, 1971
Развитие овариол	<i>Acrolepia assectella</i>	Meudec, 1966
Скорость восстановления от стресса	<i>Drosophila melanogaster</i>	Pittendrigh, 1961 – цит. по: Saunders, 1976

В лабораторных опытах насекомых выращивали в фототермостатных камерах с программным управлением (Браун, Горышин, 1978), освещенность в которых была на уровне 180–250 лк (люминесцентные лампы типа ДС-20). В каждой

камере автоматически задавался режим константного фотопериода (ФП) и постоянной температуры. В некоторых опытах использовали терморитмы, которые осуществляли путем переноса насекомых из одного температурного режи-

Таблица 2. Характеристика длительности личиночного развития

Вид	Генерация в регионе	Температурные условия, °С	Длительность развития						Источник
			min			max			
			ФП, ч	дней, $M \pm m_n$	%	ФП, ч	дней, $M \pm m_n$	%	
Поливольтинные виды									
<i>Arma custos</i>	1	лаб. терморитм, 26.8 : 13.5	12	41.1 ± 0.57	100.0	17	48.9 ± 0.61	119.0	Волкович, Саулич, 1994
		природный терморитм, 17.2 (23.3 : 12.7)	14	58.2 ± 0.74	100.0	18	69.7 ± 1.18	119.8	там же
<i>Graphosoma lineatum</i>	1	постоянная, 24	17	27.1 ± 0.21	100.0	19	32.1 ± 0.87	118.5	Мусолин, Саулич, 1995
	1-2	постоянная, 20	14	39.4	100.0	20	47.2	119.8	Фасулати, 1976
<i>Eurydema oleracea</i>	2	лаб. терморитм, 27 : 23	12	24.2 ± 0.18	100.0	16	28.8 ± 0.29	119.0	Ноги, 1991 (со II по V личиночные возрасты)
<i>Eusarcoris lewisi</i>		постоянная, 20	15	52.7 ± 0.20	100.0	17	79.0 ± 0.97	149.9	Саулич и др., 1993
	1-2	постоянная, 24	14	36.0 ± 0.26	100.0	16	40.2 ± 0.57	111.7	Саулич, Волкович, Нумата, неопубл. данные
<i>Pyrthocoris apterus</i>		лаб. терморитм, 27 : 13	12	39.0 ± 0.21	100.0	18	54.3 ± 0.45	139.2	там же
		лаб. терморитм, 33 : 13	12	29.7 ± 0.14	100.0	17	36.9 ± 0.33	124.2	там же
<i>Coreus marginatus</i>		природный терморитм, 1990 г., 17.2 (23.3 : 12.6)	14	68.3 ± 0.55	100.0	17	75.7 ± 1.08	110.8	там же
		природный терморитм, 1991 г., 19.9 (25.7 : 15.1)	16	48.0 ± 0.40	100.0	18	75.7 ± 1.17	»	там же
<i>Palomena prasina</i>		природный терморитм, 20.6 (29.0 : 13.5)	15	43.7 ± 0.26	100.0	18	48.8 ± 2.58	111.7	Мусолин, неопубл. данные
	1	постоянная, 20	15	48.8 ± 0.56	100.0	18	65.2 ± 1.99	133.6	Саулич, неопубл. данные
<i>Palomena angulosa</i>		постоянная, 26	15	40.6 ± 1.50	100.0	17	46.7 ± 1.22	115.0	там же
	1	постоянная, 30	15	34.6 ± 1.17	100.0	18	46.7 ± 1.67	»	там же
<i>Carbula humerigera</i>		лаб. терморитм, 27 : 23	12	42.03	100.0	17	38.9 ± 0.80	113.5	там же
	1	постоянная, 25	0	50.6 ± 3.7	100.0	15	65.75	156.4	Ноги, 1988 (с учетом I личиночного возраста)
			0	50.6 ± 3.7	100.0	13	99.6 ± 13.7	196.8	Kiritani, 1985

Примечания: 1) Доверительный уровень при сравнении приведенных данных по длительности развития ( $t$  – критерий Стьюдента) везде 99.9%, кроме эксперимента с *C. marginatus* (95.0%).  
2) У всех поливольтинных видов ФПР – длиннодневного типа.

ма в другой вручную утром и вечером. Таким образом создавали 12-часовые П-образные ритмы, в которых холодная компонента сочеталась со скотофазой, а теплая – с фотофазой фотопериода. Поскольку продолжительность светлой части суток (ФП) во всех вариантах превышала 12 ч, пониженная температура захватывала начальную часть фотофазы.

В природных опытах насекомых выращивали при константных ФП на фоне естественного суточного хода температуры (природного терморитма). Фотопериодические условия создавались с помощью специального полуавтоматического устройства (Браун, Горышин, 1984).

Во всех режимах отклонение температуры от заданного уровня не превышало 1.0°C. В природных условиях температура регистрировалась суточным термографом, а контролировалась по минимальному, максимальному и срочному термометрам.

Методика содержания *A. custos*, *G. lineatum* и *P. apterus* подробно изложена в соответствующих публикациях (Волкович, Саулич, 1994; Мусолин, Саулич, 1995; Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993). Поэтому здесь остановимся лишь на особенностях содержания остальных опытных объектов.

Кормом для личинок *P. prasina* служили листья сирени обыкновенной и стручки караганы древовидной. Клопов выращивали в чашках Петри диаметром 100 мм. В крышках для аэрации были проделаны отверстия диаметром 50 мм, затянутые мельничным газом. В чашку помещали одну кладку клопа. По мере роста личинок рассаживали так, что к V возрасту в каждой чашке было не более 5–6 особей. Окрыление учитывали ежедневно.

Личинок ромбовика *S. marginatus* содержали аналогично. В младших возрастах для питания им предлагали побеги пижмы и листья лопуха, в старших – добавляли вегетативные, а по мере появления в природе – и генеративные части конского щавеля.

Для того чтобы более детально проанализировать роль фотопериодических условий в регуляции роста личинок полужесткокрылых, нами были привлечены результаты опытов с другими видами клопов. Температурные и фотопериодические условия этих опытов кратко приведены в табл. 2 и в подписях к соответствующим рисункам. Схемы опытов несколько различались между собой, однако это не препятствовало выявлению общих закономерностей.

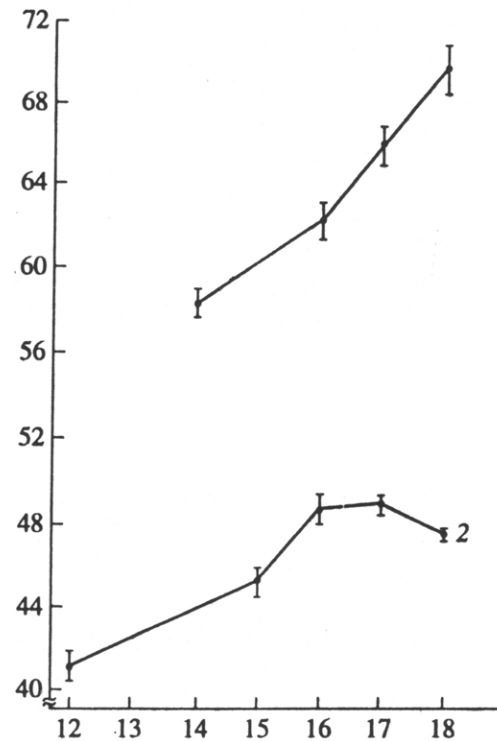


Рис. 1. Личиночное развитие *A. custos*: 1 – природный терморитм, 17.2°C (23.3 : 12.7°C); 2 – лабораторный терморитм, 20.2°C (26.8 : 13.5°C) (по: Волкович, Саулич, 1994). Ось абсцисс – фотопериод, ч; ось ординат – длительность личиночного развития, дни. Вертикальные отрезки – ошибки средней арифметической.

### ЗАДЕРЖКИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ В ДЛИННОДНЕВНЫХ УСЛОВИЯХ

*A. custos*. Изменения длительности развития преимагинальных стадий у этого вида особенно отчетливо проявились при переменных температурах, как в лабораторных, так и в природных опытах, причем в последних они достигали наибольших значений. Как видно на рис. 1, длительность развития личинок постепенно возрастала от 58.2 дня при минимальном из исследованных ФП (14 ч света в сутки) до 69.7 дня – при максимальной длине дня (18 ч). Разница при этом достигала 20%. В условиях лабораторных терморитмов различия сохранились, и тенденция увеличения длительности личиночного развития с ростом продолжительности дня была достаточно четкой (кривая 2, рис. 1). При постоянной температуре 27°C подобной тенденции не наблюдалось, а колебания длительности развития составили от + 1.2 до 12.1% по сравнению с минимальным сроком преимагинального развития (Волкович, Саулич, 1994).

*G. lineatum*. Длительность развития личинок в фотопериодических режимах от 15 до 17 ч практически не различалась, но при дальнейшем уве-

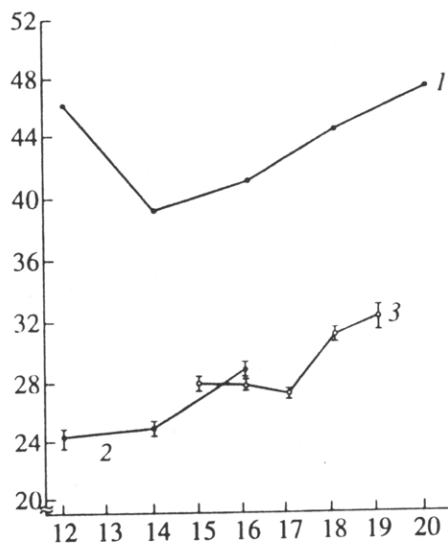


Рис. 2. Личиночное развитие: 1 – *E. oleracea*, 20°C (по: Фасулати, 1976); 2 – *E. lewisi*, лабораторный терморитм, 27 : 23°C (по: Ногі, 1991, без I личиночного возраста); 3 – *G. lineatum*, 24°C (по: Мусолин, Саулич, 1995). Ось абсцисс – фотопериод, ч; ось ординат – длительность личиночного развития, дни. Вертикальные отрезки – ошибки средней арифметической.

личении длины дня до 18 и 19 ч продолжительность личиночной стадии постепенно увеличивалась (соответственно на 14.6 и 18.5%). Однако эта закономерность проявилась лишь при постоян-

ной температуре 24°C (рис. 2); при 28°C различия в длительности развития были незначительными (Мусолин, Саулич, 1995).

*Eurydema oleracea* (Pentatomidae). У этого вида так же как и у предыдущего увеличение продолжительности развития (на 19.8%) выявлено лишь при более низкой температуре 20°C (рис. 2); при 25°C явной тенденции не отмечено (Фасулати, 1976).

*Eysarcoris lewisi* (Pentatomidae). Реакция этого вида изучена при лабораторном терморитме (27 : 23°C) и трех ФП (Ногі, Inamura, 1991). К сожалению, продолжительность развития личинок в I возрасте авторами не указана, и можно лишь констатировать, что по сравнению с короткодневными условиями (ФП 2 ч) период от первой личиночной линьки до окрыления составил 102% в ФП 14 ч и 119% в ФП 16 ч (рис. 2).

*P. apterus*. Этот вид изучен наиболее детально (рис. 3). Рост личинок исследован при трех постоянных температурах (20, 24 и 27°C) и длине дня от 14 до 18 ч. При всех ФП с увеличением температуры сокращалась длительность развития. Анализируя влияние фотопериодических условий на личиночное развитие, можно отметить, что при 20°C хорошо выделяется "пик" (максимальная задержка в развитии) в критической, или пороговой, зоне. Впервые это явление было описано Сондерсом (Saunders, 1983) у популяции данного вида из Центральной Богемии. Фотопериодический порог индукции диапаузы составил в его опытах 15 ч 45 мин, а "пик" наблюдался в эксперимен-

Приходился на 16ч 30 мин (при 25°C). У клопов Белгородской популяции "пик"

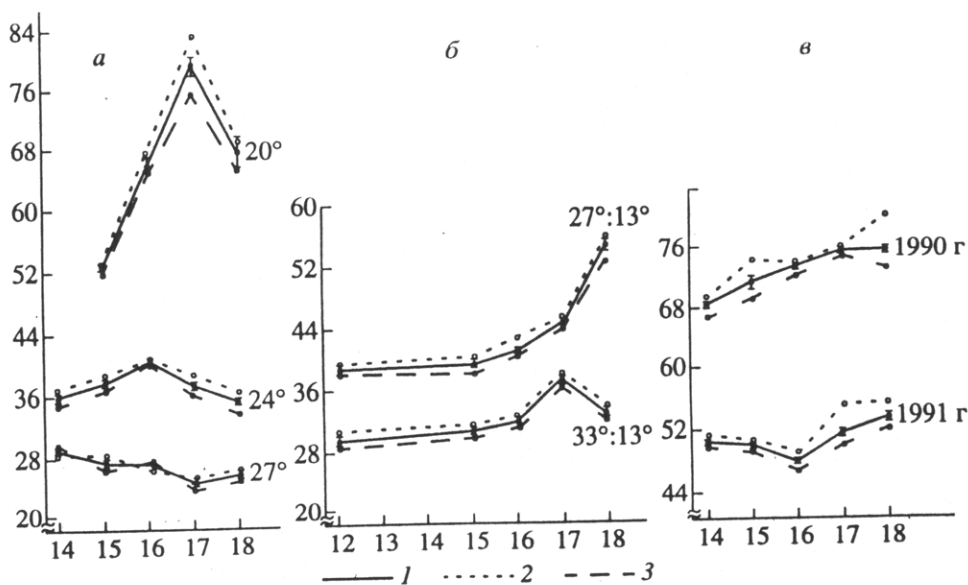


Рис. 3. Личиночное развитие *P. apterus*: а – постоянные температуры, б – лабораторный терморитм. Длительность развития: 1 – средняя по всем личинкам, 2 – средняя по самцам, 3 – средняя по самкам. Ось абсцисс – фотопериод, ч; ось ординат – длительность личиночного развития, дни. Вертикальные отрезки – ошибки средней арифметической.

тах при 20 и 24°C (Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993), а при более высокой температуре (27°C) его выявить не удалось. В целом у этого вида с повышением температуры количественная реакция ослабевала. Повышение температуры одновременно вызывало и понижение ФП порога индукции диапаузы (Numata et al., 1993; Saulich et al., 1994).

В условиях лабораторных терморитмов (13 : 27, 13 : 33 и 20 : 33°C со средними температурами ритма 20, 23 и 26°C, соответственно) задержки в личиночном развитии также ярче всего проявились при самых низких температурах (13 : 27°C). При сравнении крайних из полученных значений можно отметить, что личинки в длинном дне (18 ч) развивались на 15 дней (39.2%) дольше, чем в коротком дне (12 ч).

При терморитме 13 : 33°C наибольшая продолжительность развития отмечалась при ФП 17 ч (124.2%). В варианте со средней температурой ритма 26°C задержек личиночного развития в длинном дне не было.

В природном ритме температуры и константах ФП тенденция проявилась слабо и носила закономерный характер лишь в опыте 1990 г (рис. 3, в), когда задержки в развитии в длинном дне (18 ч) составили 10.8%.

*S. marginatus*. В условиях природного терморитма продолжительность личиночной стадии у этого вида постепенно увеличивалась с изменением длины дня от 15 ч (100%) до 18 ч (112%), а в 19 ч снова сократилась (до 105%). В условиях эксперимента не удалось выявить качественной ФПР: все взрослые насекомые были детерминированы на диапаузу и к репродукции не приступали.

*P. prasina*. При 20°C каждый "шаг" в увеличении длины дня на 1 ч вызывал задержку в развитии примерно на 10% в пределах всего исследованного диапазона константных ФП (от 15 до 18 ч). В итоге при 18-часовом дне личинки развивались в 1.34 раза медленнее, чем при длине дня 15 ч. При 26°C тенденция проявилась менее ярко, а при 30°C – исчезла совсем (рис. 4). Следует отметить, что ни короткодневные, ни длиннодневные ФП не индуцировали репродуктивную активность самок, т.е. диапауза наступала инвариантно во всех режимах.

*Palomena angulosa* (Pentatomidae). Вид исследовали в условиях лабораторного терморитма (27°C 8 ч и 23°C 16 ч) и трех константных ФП (12, 14 и 15 ч) (Hogī, 1988). В 14-часовом ФП личинки развивались на 40%, а в 15-часовом – на 56% дольше, чем в 12-часовом ФП. Следует отметить, что автор приводит данные по продолжительности развития только II–V личиночных возрастов; длительность I возраста принята нами на основе косвенных указаний (Hogī, 1987, 1988). По мнению автора, зависимость длительности личиночного

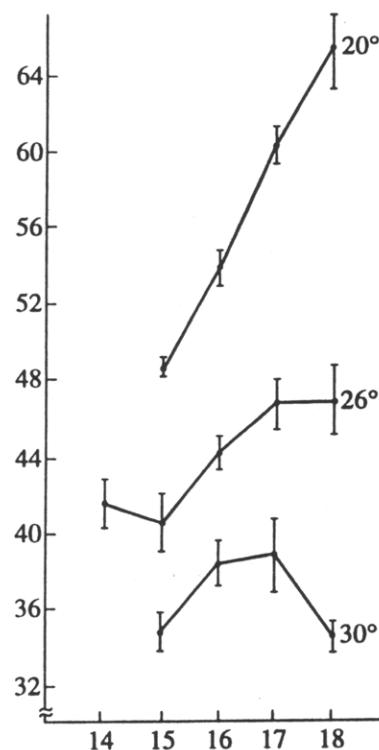


Рис. 4. Личиночное развитие *P. prasina*. Ось абсцисс – фотопериод, ч; ось ординат – длительность личиночного развития, дни. Вертикальные отрезки – ошибки средней арифметической.

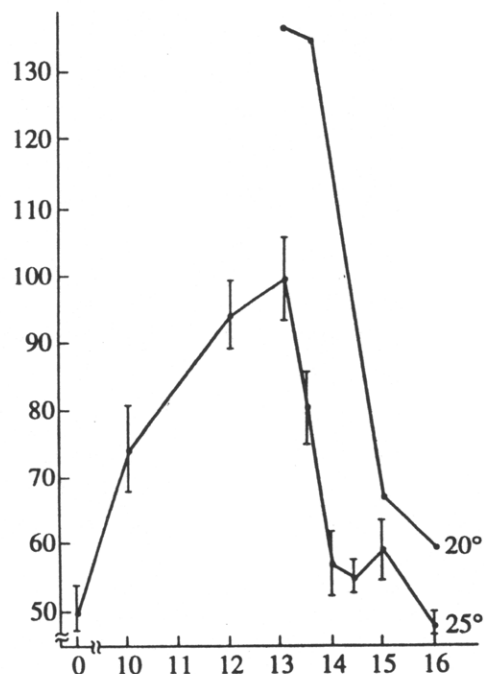


Рис. 5. Личиночное развитие *C. humerigera* (по: Kiritani, 1985b). Ось абсцисс – фотопериод, ч; ось ординат – длительность личиночного развития, дни. Вертикальные отрезки – ошибки средней арифметической.

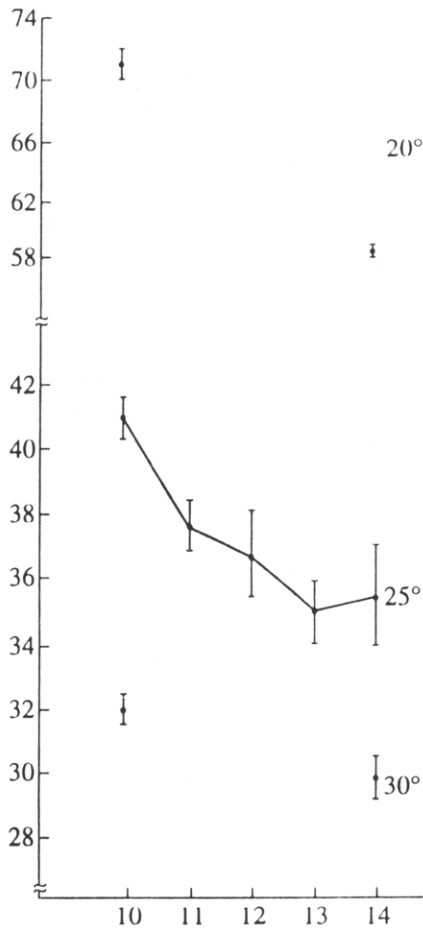


Рис. 6. Личиночное развитие *N. viridula* (по: Ali, Ewiess, 1977). Ось абсцисс — фотопериод, ч; ось ординат — длительность личиночного развития, дни. Вертикальные отрезки — ошибки средней арифметической.

развития от продолжительности ФП носит прямолинейный характер и выражается уравнением линейной регрессии в условиях как константной, так и сокращающейся длины дня (Nogi, 1987, 1988).

*Carbula humerigera* (Pentatomidae). Количественная ФПР этого вида оказалась очень своеобразной: длительность развития личинок закономерно увеличивалась при 25°C с увеличением ФП от 0 ч (100%) до 13 ч (197%) и затем сокращалась при дальнейшем увеличении ФП до 16 ч (рис. 5) (Kiritani, 1985b). Та же тенденция отмечена и при более низкой температуре 20°C. Всего было исследовано десять ФП при 25°C: от 0 до 16 ч; и пять при 20°C: от 13 до 16 ч.

#### ЗАДЕРЖКИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ В КОРОТКОДНЕВНЫХ УСЛОВИЯХ

Анализируя влияние фотопериодических условий на рост личинок, Хори (Nogi, 1986) отмеча-

ет, что большинство изученных в этом плане полужесткокрылых относятся к видам с длиннодневным типом ускорения преимагинального развития (long-day acceleration). К этой группе автором отнесены *Dolycoris baccarum*, *Nezara viridula* и *Carbula humerigera*.

Ягодный клоп *D. baccarum* изучался при двух ФП (8 и 16 ч) и температуре 21°C (Congradi-Larsen, Somme, 1973). Действительно, в коротком дне полное личиночное развитие длилось на 3.8 дня (или 9.5%) дольше, чем в длинном дне, и различие это статистически достоверно. Однако если сравнивать продолжительность отдельных личиночных возрастов, то выясняется, что значимые различия есть лишь во втором ( $P < 0.05$ ) и третьем ( $P < 0.01$ ) возрастах.

Еще один упомянутый Хори вид, *N. viridula*, исследован более детально (Ali, Ewiess, 1977). Задержки в развитии личинок обнаружены в условиях короткого дня при трех температурных режимах, причем при 25°C тенденция носит явно закономерный характер (рис. 6). Авторы предполагают, что более продолжительная фотофаза обеспечивает более длительный период питания, что в свою очередь приводит к интенсификации метаболизма и ускорению развития.

#### ВИДЫ, У КОТОРЫХ НЕ ОБНАРУЖЕНО ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ

Рассмотренные примеры показывают, что многим полужесткокрылым свойственна количественная ФПР, проявляющаяся в индукции задержки личиночного развития, причем такая задержка может быть приурочена как к длиннодневным, так и к короткодневным условиям. Наряду с этим существуют виды, личиночное развитие которых не регулируется ФП. Так, у интродуцированного из США хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Pentatomidae) при выращивании его в разных фотопериодических и температурных условиях (Горышин и др., 1988) ни в одном случае устойчивой зависимости длительности личиночного развития от ФП не отмечено. Сходные результаты получены и в наших экспериментах с тремя другими видами полужесткокрылых: *Picrotomerus bidens* L. (Pentatomidae) (Мусолин, 1996), *Alydus calcaratus* L. и *Riptortus clavatus* Thunberg (Alydidae) (неопубл. данные).

#### ЛИЧИНОЧНАЯ ДИАПАУЗА *C. humerigera* КАК КРАЙНЕЕ ПРОЯВЛЕНИЕ ИНДУЦИРУЕМЫХ ФОТОПЕРИОДОМ ЗАДЕРЖЕК В РАЗВИТИИ

В экспериментах Киритани (Kiritani, 1985b) установлено, что личиночное развитие этого вида

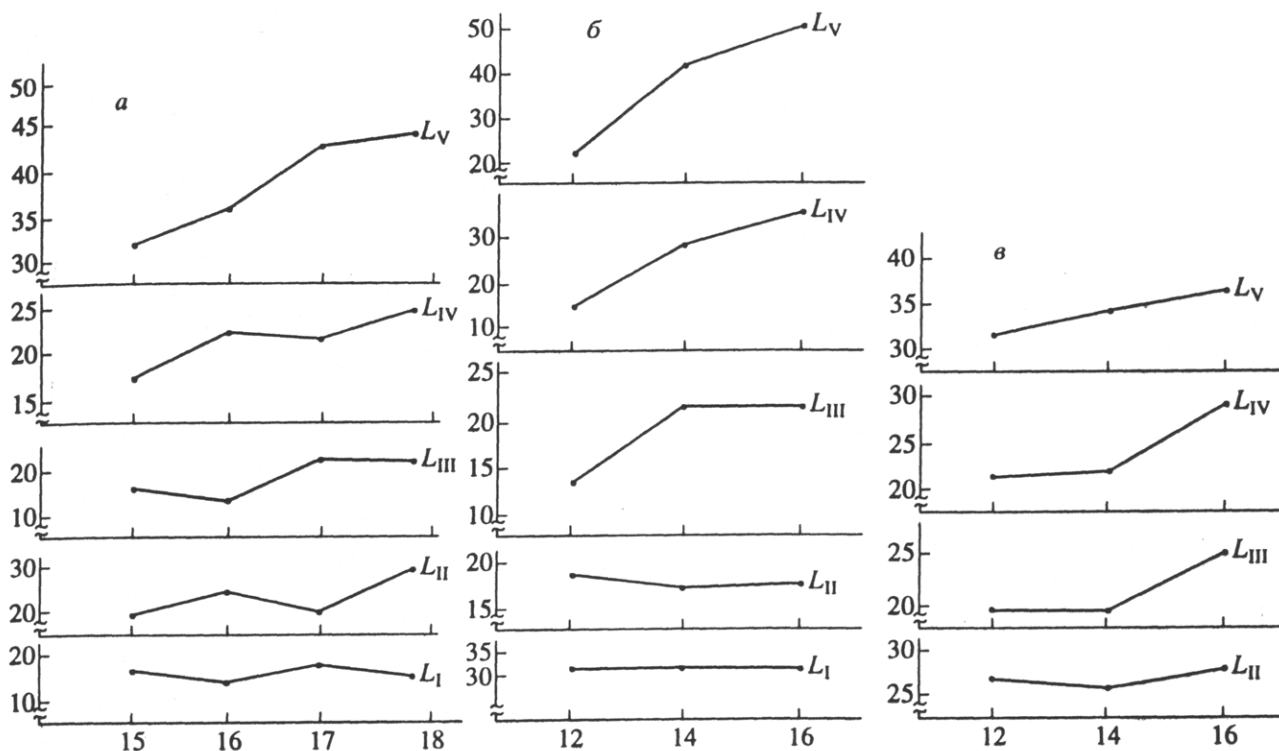


Рис. 7. Длительность отдельных личиночных возрастов. а – *P. prasina*, 20°C (100% – полное личиночное развитие при ФП 15 ч); б – *P. angulosa*, лабораторный терморитм, 27 : 23°C (по: Hori, 1988, с изменениями; 100% – полное личиночное развитие при ФП 12 ч); в – *E. lewisi*, лабораторный терморитм, 27 : 23°C (по: Hori, 1991; 100% – личиночное развитие с  $L_{II}$  по  $L_V$  при ФП 12 ч).  $L_I$ – $L_V$  – личиночные возраста. Ось абсцисс – фотопериод, ч; ось ординат – длительность каждого личиночного возраста, %.

при ФП 13 ч длится в 2 раза дольше, чем при ФП 16 ч или в постоянной темноте при температуре 25°C. 30–40-дневные задержки в развитии в этих условиях рассматриваются автором как факультативная зимняя личиночная диапауза. Чем раньше в сезоне вылупились из яиц личинки, тем в более старших возрастах они впадают в личиночную диапаузу. Перезимовавшие личинки окрыляются в начале следующего лета.

### ВОЗРАСТНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ИНДУЦИРОВАННЫХ ФОТОПЕРИОДОМ ЗАДЕРЖЕК ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ

Для изучения этого вопроса нами были проведены эксперименты с *P. prasina*, *P. angulosa* и *E. lewisi*.

На рис. 7а длительность личиночного развития *P. prasina* выражена в процентах. За 100% принята длительность развития в условиях самого короткого из исследованных ФП (15 ч). Такое изображение материала позволяет представить не только величину задержки в развитии при длинном дне, но и выявить, на каких этапах преимагинального развития эти задержки были наиболее значимыми. Легко видеть, что в I и II личи-

ночных возрастах влияние ФП на длительность развития еще не выражено. В III возрасте тенденция слаба, а в двух последних возрастах она проявилась отчетливо.

Сходная ситуация обнаружена и у двух других видов – *P. angulosa* (рис. 7б) и *E. lewisi* (рис. 7в). Причем у них задержки хорошо видны уже в III личиночном возрасте (интерпретация данных Hori, 1988; Hori, Inamura, 1991).

У всех исследованных видов во всех вариантах наиболее продолжительным этапом преимагинального развития был последний (V) личиночный возраст, который составлял примерно третью часть от всего периода развития; основная индуцируемая ФП задержка в росте приходилась именно на этот возраст.

### РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ОСОБИЯМИ РАЗНОГО ПОЛА

Известно, что у некоторых видов насекомых личиночное развитие самцов и самок занимает разное время; так, у одних видов сначала окрыляются преимущественно самки, у других – наоборот, самцы. Это явление, известное в биологии как протерандрия и протерогиния, особенно ярко



выражено и хорошо исследовано у паразитических перепончатокрылых (Викторов, 1976).

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют выяснить, как эта биологическая характеристика вида проявляется у клопов при разных фотопериодических условиях.

Наиболее детальный материал для подобного анализа дают результаты экспериментов с *P. apterus*. Из 34 вариантов опыта (рис. 3) в 32 первыми завершали личиночное развитие самки. Это наблюдалось как при постоянных температурах (20 и 24°C, рис. 3а), так и при лабораторных и природных терморитмах (рис. 3б и 3в). Интересно, что при постоянной температуре 20°C у обоих полов отчетливо проявился обсуждавшийся ранее "пик" в пороговой зоне (рис. 3а). Причем разница в длительности личиночного развития между самцами и самками достигла здесь наибольшего значения (7.3 дня).

Обратная ситуация (более быстрое развитие самцов) у этого вида отмечалось лишь дважды: при постоянной температуре 27°C и ФП 14 и 16 ч (как упомянуто выше, при этой температуре количественная ФПР вообще не проявилась).

В эксперименте с *G. lineatum* и *C. marginatus* устойчивой разницы между полами в продолжительности развития личинок отмечено не было.

Сохранение видоспецифического признака – более быстрого развития личинок одного из полов – является важной биологической особенностью количественной ФПР. Это косвенно свидетельствует о том, что, во-первых, задержки в личиночном развитии носят неслучайный характер, а во-вторых, длина дня, воздействуя на скорость развития личинок, не нарушает других физиологических процессов.

#### ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР

Любая физиологическая реакция имеет свой температурный оптимум и границы проявления. Не являются исключением из этого правила и количественные ФПР.

Выше неоднократно отмечалось, что при более высоких температурах задержки в развитии проявлялись значительно слабее, а часто и совсем исчезали. При постоянной температуре это наблюдалось, например, в экспериментах с *G. lineatum*, *E. oleracea*, *P. apterus* и *P. prasina*. В лабораторных условиях повышение средней температуры ритма подавляло реакцию у *P. apterus*.

Примеров альтернативного воздействия повышенных температур (разумеется, в пределах благоприятной зоны) нами не обнаружено.

#### РОЛЬ ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ ДЛИНЫ ДНЯ

В природе насекомые развиваются в условиях не константного ФП, а на фоне сезонной динамики длины дня (увеличение дня в первой половине вегетационного сезона и сокращение – во второй).

В эксперименте условия изменяющегося дня можно создать либо путем однократного изменения одного константного ФП на альтернативный, либо постепенного (например, ежедневного) сокращения или увеличения длины дня на определенный отрезок времени.

Такие опыты проводятся не часто. Среди наземных полужесткокрылых влияние изменяющейся длины дня, по имеющимся сведениям, исследовано лишь в экспериментах с *C. humerigera* (Kiritani, 1985b) и *P. angulosa* (Hogi, 1986, 1987).

В опыте с *C. humerigera* личинок на разных этапах развития однократно переносили из условий константных ФП 10 и 12 ч в константные ФП 12, 13 и 14 ч. Отмечено, что полученное таким образом увеличение длины дня было более эффективно в синхронизации окрыления личинок, чем в ускорении их развития (Kiritani, 1985b, с. 262).

У *P. angulosa* константный длинный день (ФП 16 ч) задерживал рост с большой вариацией, что сопровождалось увеличением смертности. Периодически сокращающийся ФП ускорял личиночное развитие. Чем короче был ФП, при котором содержались личинки, тем сильнее ускорялось развитие (Hogi, 1986). Кроме того, чем короче был средний в течение личиночного развития ФП, тем быстрее развивались личинки. Эта тенденция описывается тем же уравнением, что и зависимость длительности развития личинок этого вида от константного ФП (см. выше; Hogi, 1987).

К сожалению, опыты с *C. humerigera* и *P. angulosa* проводились по разным методикам. Из-за этого нет возможности детально сравнить реакции этих видов на изменяющуюся длину дня.

#### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ИНДУЦИРУЕМЫХ ДЛИННЫМ ДНЕМ ЗАДЕРЖЕК ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ

Видом в целом и локальными популяциями в частности вырабатывается комплекс сезонно-циклических адаптаций, направленный на наиболее полное сопряжение сезонного цикла вида с внешними природными условиями. Индуцируемые ФП задержки личиночного развития также можно рассматривать как такие адаптации.

#### ПОЛИВОЛЬТИННЫЕ ВИДЫ

Регулирование фотопериодом продолжительности личиночной стадии позволяет полицикли-

кам с максимальной полнотой использовать температурные и пищевые ресурсы региона, что достигается реализацией максимально возможного количества поколений в вегетационном сезоне.

*P. apterus*. Установлено, что в условиях лесостепной зоны (50° с.ш.) этот вид может давать в природе одну или две генерации (Саулич и др., 1993; Saulich et al., 1994). По первому типу сезонного цикла (одно поколение за лето) развиваются клопы, отродившиеся из поздних кладок или вся популяция в холодные годы. Личинки в длинном дне (17–18 ч) развиваются долго, а достигают старших возрастов и окрыляются уже в конце лета, когда продолжительность дня сокращается. Здесь включается механизм качественной ФПР, определяющий наступление факультативной репродуктивной диапаузы и обеспечивающий успешную зимовку.

Второй (двухгенерационный) тип развития осуществляется особями из самых ранних кладок и чаще реализуется в теплые годы. При этом личинки попадают в условия короткого дня дважды в сезоне – весной и осенью. Это вызывает сильное ускорение развития и повышает шансы успешно завершить цикл. Первое поколение завершает личиночное развитие и окрыляется уже в условиях длинного дня, что определяет появление активных особей. В конце лета понижение температуры и сокращение длины дня индуцируют диапаузу почти у всех особей популяции.

Если клопы попадают в промежуточные условия, то формируются две фракции – активная и диапаузирующая, т.е. одновременно реализуются оба типа сезонного цикла (Саулич и др., 1993; Saulich et al., 1994).

Сондерс (Saunders, 1983) сходным образом трактует роль количественной ФПР в регуляции моноциклизма пражской популяции *P. apterus*. Он рассматривает задержки в развитии личинок как “естественный феномен с реальной регуляторной функцией и селективным значением” (с. 404), который может служить для “уменьшения разброса физиологических возрастов среди личинок” и таким образом обеспечивать моноциклизм в популяции путем синхронизации появления имаго.

*A. custos*, *E. lewisi*, *E. oleracea*. У этих трех видов роль фотопериодической регуляции личиночного развития, вероятно, не столь принципиальна для выживания. Можно предположить, однако, что количественная ФПР, индуцирующая задержки личиночного развития в условиях длинного дня, участвует в синхронизации окрыления. Это позволяет успешно завершить цикл личинкам из поздних кладок, попадающих в условия более низких температур ранней осенью.

## МОНОВОЛЬТИННЫЕ ВИДЫ

Роль индуцируемых ФП задержек в развитии личинок у большинства из исследованных видов сводится, вероятно, к синхронизации появления имаго. Так можно расценить данные, полученные в наших экспериментах с *P. prasina* и *C. marginatus*.

*P. angulosa* – клоп-полифаг с облигатной репродуктивной зимней диапаузой, ограниченной возможностью выбора мест для яйцекладки и длительным периодом откладки яиц (Hori, 1986, 1988). При отсутствии ускорения развития в коротком дне личинки, вылупившиеся из поздних кладок или яиц, отложенных на неподходящий для питания субстрат, развивались бы слишком долго. Появление взрослых насекомых было бы поздним, и они не смогли бы сформировать энергетический запас для зимовки и последующей репродукции. Адаптация в виде синхронизирующего эффекта короткого и сокращающегося дня включает подобную ситуацию. В итоге – чем раньше в сезоне отрождаются личинки, тем медленнее они развиваются (Hori, 1986, 1987).

*C. humerigera*. Жизненный цикл этого вида сложен. Он включает две факультативные диапаузы: зимнюю личиночную и летнюю имагинальную (Kiritani, 1985a, 1985b). Личиночная диапауза проявляется в описанных выше индуцируемых коротким и сокращающемся днем задержках личиночного развития. Личинки могут выйти из диапаузы (т.е. реактивируются) уже к моменту зимнего солнцестояния, но остаются в состоянии покоя из-за воздействия низких температур. Увеличивающийся день и повышающаяся температура весной стимулируют развитие личинок и синхронизируют появление имаго (Kiritani, 1985a). Этот же увеличивающийся день вызывает и репродуктивную диапаузу, проявляющуюся в удлинении преовипозиционного периода. Яйцекладка начинается после летнего солнцестояния при сокращающемся дне. Причем все самки – и появившиеся раньше, и появившиеся позже – приступают к яйцекладке одновременно. Этот механизм “запуска” начала яйцекладки рассматривается как адаптация, позволяющая отродившимся личинкам избежать длиннодневной части сезона и обеспечить формирование зимней личиночной диапаузы для потомства (Kiritani, 1985a).

Таким образом, качественные и количественные ФПР имеют важное экологическое значение. И те и другие участвуют в регуляции сезонного цикла. Но если в индукции зимовочного состояния доминирующая роль принадлежит качественной ФПР, то в синхронизации периодов покоя с наиболее оптимальным временем в сезоне основную роль играют количественные фотопериодические эффекты, регулирующие темпы личиночного развития.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 96-04-48267), ГНТП "Биологическое разнообразие" (тема 8.373), Конкурсного центра грантов по фундаментальным исследованиям в области проблем лесного комплекса и Программы ISSEP (Д.Л. Мусолин).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобинская С.Т. 1966. Влияние экологических факторов на жизненный цикл серой зерновой совки (*Nadena sordida* Bkh.) // Зоол. журн. Т. 45. Вып. 11. С. 1659–1665.
- Браун В.А., Горышин Н.И. 1978. Климатизированные камеры с программированием фотопериода и температурных ритмов для экологических исследований // Вестн. ЛГУ. Вып. 3. С. 26–34. – 1984. Установка для фотопериодических исследований в условиях природного ритма температуры // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 2. С. 272–276.
- Викторов Г.А. 1976. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука. С. 1–152.
- Виноградова Е.Б. 1978. Зависимость глубины диапаузы личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) от фотопериодических условий при их развитии и при содержании самок родительского поколения // Фотопериодические реакции насекомых / Ред. Заславский В.А. Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука. Т. 69. С. 95–101. – 1991. Диапауза мух и ее регуляция. Тр. ЗИН АН СССР. СПб.: Наука. Т. 214. С. 1–256.
- Волкович Т.А. 1987. Роль световых и температурных условий в контроле активного развития и диапаузы златоглазки обыкновенной *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae). I. Фотопериодическая реакция при константной и постепенно изменяющейся длине дня // Энтотомол. обзор. Т. 66. Вып. 1. С. 3–12.
- Волкович Т.А., Саулич А.Х. 1994. Хищный клоп *Arma custos*: фотопериодический и температурный контроль диапаузы и окраски // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 10. С. 26–37.
- Гейсниц К.Ф., Заранкина А.И. 1963. Особенности фотопериодической реакции шерстолапки плодовой *Dasychira pudibunda* L. (Lepidoptera, Orgyidae) // Энтотомол. обзор. Т. 42. Вып. 2. С. 29–38.
- Гейсниц К.Ф., Пенязь М.И., Шашенкова Д.Х. 1971. Фотопериод и температура как факторы в развитии совки *Agrotis segetum* (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. Т. 50. Вып. 11. С. 1674–1685.
- Горышин Н.И., Волкович Т.А., Саулич А.Х., Вагнер М., Борисенко И.А. 1988. Роль температуры и фотопериода в контроле развития и диапаузы хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 8. С. 1149–1161.
- Данилевский А.С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 1–244.
- Заславский В.А. 1975. Взаимосвязь количественных и качественных реакций в фотопериодизме насекомых // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 6. С. 913–921. – 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука. Т. 120. С. 1–180.
- Масаки С. 1972. Фотопериодизм в сезонном жизненном цикле сверчков // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых / Ред. Горышин Н.И. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 25–50.
- Мусолин Д.Л. 1996. Фотопериодическая индукция эстивации у щитника *Picromerus bidens* (Heteroptera: Pentatomidae). Предварительное сообщение // Зоол. журн. Т. 74. (в печати).
- Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. 1995. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтотомол. обзор. Т. 74. Вып. 4. С. 736–743.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А., Нумата Х. 1993. Температурный и фотопериодический контроль развития клопа солдатика *Pyrhocoris apterus* (Hemiptera, Pyrrhocoridae) в природных условиях // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4 (№ 24). С. 31–39.
- Тыщенко В.П. 1976. Принципы фотопериодического контроля развития и диапаузы насекомых // Фотопериодизм животных и растений / Ред. Заславский В.А., Л.: ЗИН АН СССР. С. 163–200. – 1977. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. ВЭО. Л.: Наука. Т. 59. С. 1–155. – 1981. Некоторые теоретические аспекты проблемы взаимоотношений качественных и количественных проявлений фотопериодизма у насекомых // Фотопериодическая регуляция сезонных явлений у членистоногих и растений / Ред. Тыщенко В.П. и Горышин Н.И. Труды Биологического НИИ ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ. Т. 31. С. 82–104.
- Тыщенко В.П., Гасанов О.Г. 1983. Сравнительное изучение фотопериодической регуляции диапаузы и веса куколок у нескольких видов чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 1. С. 63–68.
- Фасулати С.Р. 1976. Фотопериодическая реакция и окраска рапсового клопа *Eurydema oleracea* (Hemiptera, Pentatomidae). Дипломная работа. Л.: ЛГУ. С. 1–40 (машинопись).
- Ali M., Ewiess M.A. 1977. Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae) // Z. ang. Ent. V. 84. P. 256–264.
- Atwal A.S. 1955. Influence of temperature, photoperiod, and food on the speed of development, longevity, fecundity, and other qualities of the diamond-back moth *Plutella maculipennis* (Curtis) (Tineidae, Lepidoptera) // Aust. J. Zool. V. 3. P. 185–221.
- Conradi-Larsen E.M., Somme L. 1973. Notes on the biology of *Dolycoris baccarum* L. (Het., Pentatomidae) // Norsk Entomol. Tidsskr. V. 20. P. 245–247.
- Danks H.V. 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada. Monograph. Ser. № 1. Ottawa. P. 1–439.
- Dean J.M. 1982. Control of diapause induction by a change in photoperiod in *Melanoplus sanguinipes* // J. Insect Physiol. V. 28. № 12. P. 1035–1040.
- Goettel M.S., Philogene B.J.R. 1978. Effects of photoperiod and temperature on the development of univoltine popu-

- lation of the banded woollybear, *Pyrrharctia (Isia) isabella* // J. Insect Physiol. V. 24. № 6–7. P. 523–527.
- Harcourt D.C., Cass L.M. 1966. Photoperiodism and fecundity in *Plutella maculipennis* (Curt.) // Nature (London). V. 210. № 5032. P. 217–218.
- Helfert B. 1980. Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher terrigoniiden Arten (Orthoptera Saltatoria). 1. Teil: Larvalentwicklung, Reproduktion und Lebensdauer der Parentalgeneration // Zool. Jb. Syst. B. 107. H. 2. S. 159–182.
- Hoelscher C.E., Vinson S.B. 1971. The sex ratio of a hymenopterous parasitoid, *Campoletis perdistinctus*, as affected by photoperiod, mating, and temperature // Ann. Ent. Soc. Am. V. 64. P. 1373–1376.
- Hori K. 1986. Effects of photoperiod on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. V. 21. № 4. P. 597–605. – 1987. Effects of stationary and changing photoperiods on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. V. 22. № 4. P. 528–532. – 1988. Effects of stationary photoperiod on nymphal growth, feeding and digestive physiology of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. V. 23. № 4. P. 401–406.
- Hori K., Inamura R. 1991. Effect of stationary photoperiod on reproductive diapause, nymphal growth, feeding and digestive physiology of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. V. 26. № 4. P. 493–499.
- Ishii M., Hidaka T. 1982. Characteristics of pupal diapause in the univoltine papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera, Papilionidae) // Kontyu. V. 50. № 4. P. 610–620.
- Kimura T., Masaki S. 1977. Brachypterism and seasonal adaptation in *Orgyia thyellina* Butler (Lepidoptera, Lymantriidae) // Kontyu. V. 45. № 1. P. 97–106.
- Kimura T., Takano H., Masaki S. 1982. Photoperiodic programming of summer diapause after hibernation in *Spilarchia imparilis* Butler (Lepidoptera: Arctiidae) // Appl. Ent. Zool. V. 17. № 2. P. 218–226.
- Kiritani Y. 1985a. Timing of oviposition and nymphal diapause under the natural daylength in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. V. 20. № 3. P. 252–256. – 1985b. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. V. 20. № 3. P. 257–263.
- Kobayashi S., Numata H. 1993. Photoperiodic responses controlling the induction of adult diapause and the determination of seasonal form in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Zool. Sci. V. 10. № 6. P. 983–990. – 1995. Effects of temperature and photoperiod on the induction of diapause and determination of body coloration in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Zool. Sci. V. 12. P. 343–348.
- Masaki S. 1965. Geographic variation in the intrinsic incubation period: a physiological cline in the emma field cricket // Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ. № 11. P. 59–90.
- Meudec M. 1966. Influence de la temperature et de la lumiere pendant le developpement sur l'etat ovarien a l'eclosion chez *Acrolepia assectella* Zeller (Insecta, Lepidoptera) C. R. Acad. Sci. № 263. P. 554–557.
- Müller H.J. 1957. Die Wirkung exogener Faktoren auf die zukünftige Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha) (Zugleich 5. Beitrag zur Biologie mitteleuropäischer Zikaden) // Zool. Jb. Syst. B. 85. H. 4–5. S. 317–430. – 1979. Effects of photoperiod and temperature on leafhopper vectors // Leafhopper Vectors and Plant Disease Agents / Eds. Maramorash K., Harris K.F. London: Acad. Press. P. 29–94.
- Nakasuji F., Ishii M., Ho J.-Z. 1984. Rice skippers in Taiwan and their life histories // Tech. Bull. (Taiwan). № 82. P. 1–10.
- Numata H., Hidaka T. 1983. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae). II. Termination of diapause induced under different photoperiods // Appl. Ent. Zool. V. 18. № 3. P. 439–441.
- Numata H., Kibayashi S. 1989. Photoperiodic response in qualitative and quantitative characters // Zool. Sci. V. 6. № 6. P. 1104 (Proc. of the 60th Ann. Meet. of the Zool. Soc. of Japan). – 1994. Threshold and quantitative photoperiodic responses exist in an insect // Experientia. V. 50. P. 969–971.
- Numata H., Saulich A.H., Volkovich T.A. 1993. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions // Zool. Sci. V. 10. P. 521–527.
- Pener M.P., Orshan L. 1980. Reversible reproductive diapause and intermediate states between diapause and full reproductive activity, in male *Oedipoda miniata* grasshoppers // Physiol. Entomol. V. 5. № 4. P. 417–426.
- Perez Y., Verdier M., Pener M.P. 1971. The effect of photoperiod on male sexual behaviour in a north adriatic strain of the migratory locust // Entomologia exp. appl. V. 14. P. 245–250.
- Pittendrigh C.S. 1961. On temporal organization in living systems // Harvey Lectures Ser. № 56. P. 93–125.
- Saulich A.H., Volkovich T.A., Numata H. 1994. Control of seasonal development by photoperiod and temperature in the linden bug, *Pyrrhocoris apterus* in Belgorod, Russia // Zool. Sci. V. 11. P. 883–887.
- Saunders D.S. 1976. Insect Clocks. Oxford et al.: Pergamon Press. P. 1–280. – 1983. A diapause induction-termination asymmetry in the photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus* and an effect of near-critical photoperiods on development // J. Insect Physiol. V. 29. № 5. P. 399–405.
- Schaick Z.P.G. van, 1985. Seasonal synchronization of the life-cycle of *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera: Carabidae) // Entomol. Gen. V. 11. № 1–2. P. 33–39.

Tanaka S. 1983. Seasonal control of nymphal diapause in the spring ground cricket, *Pteronemobius nitidus* Bolivar (Orthoptera: Gryllidae) // Kontyu. V. 47. № 4. P. 465–475.

Tauber M.J., Tauber C.A. 1975. Natural daylengths regulate

insect seasonality by two mechanisms // Nature (London). V. 258. № 5537. P. 711–712.

Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 1–411.

## PHOTOPERIODIC CONTROL OF NYMPHAL GROWTH IN TRUE BUGS (HETEROPTERA)

D. L. Musolin, A. Kh. Saulich

*Biological Research Institute of St.-Petersburg University, 198904 Russia*

Photoperiodically induced retardation in nymphal growth of 11 species of terrestrial true bugs (Pentatomidae, Pyrrhocoridae, Coreidae and Alydidae) is considered as quantitative photoperiodic responses and analysed in detail based on original and previously published experimental data. Larvae of eight species were characterized by a delay in growth under long day conditions. This delay amounted to 10–20% in *Arma custos*, *Graphosoma lineatum*, *Eurydema oleracea*, *Eysarcoris lewisi*, *Coreus marginatus*, 30–40% in *Palomena prasina*, 50–60% in *Palomena angulosa*, *Pyrrhocoris apterus* compared to the duration of preimaginal development under short day conditions. In *Carbula humerigera*, *Nezara viridula*, *Dolycoris baccarum* this effect was registered in short days. Photoperiodic conditions do not regulate the nymphal growth in *Picromerus bidens*, *Alydus calcaratus*, *Riptotus clavatus* and *Podisus maculiventris*. Various aspects of the phenomenon are analysed. An ecological significance of the photoperiodic response in regulation of life cycle of uni- and polyvoltine bug species is discussed.