

УДК 595.75 : 591.543.42
© 1995 г.

Д. Л. Мусолин и А. Х. Саулич

ФАКТОРИАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СЕЗОННОГО ЦИКЛА ШИТНИКА *GRAPHOSOMA LINEATUM* L. (HETEROPTERA, PENTATOMIDAE). I. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ НОРМЫ РАЗВИТИЯ И ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ

(D. L. MUSOLIN a. A. H. SAULICH. FACTORIAL REGULATION OF SEASONAL CYCLE IN STINK BUG *GRAPHOSOMA LINEATUM* L. (HETEROPTERA, PENTATOMIDAE). I. TEMPERATURE AND PHOTOPERIODIC RESPONSES)

Сезонный цикл большинства умеренных широт состоит из последовательной смены физиологических состояний: активного развития и покоя. Многообразие форм покоя, обнаруженное у насекомых, различная его онтогенетическая и сезонная приуроченность в сочетании с периодами активной жизнедеятельности разной продолжительности создают огромное разнообразие фенологических схем, каждая из которых строго синхронизирована с локальными условиями климата.

Ведущее место в комплексе факторов, регулирующих сезонное развитие насекомых, принадлежит температуре и фотопериоду (Данилевский, 1961; Saunders, 1976, и др.).

Различные аспекты фото- и термопериодизма рассматриваются в многочисленных статьях и сводках (Данилевский, 1961; Beck, 1968, 1983; Saunders, 1976; Заславский, 1984; Tauber M. et al., 1986, и др.), однако степень изученности жизненных циклов в разных систематических группах далеко не равноценна. В частности, к числу слабоизученных в отношении сезонных адаптаций, несомненно, принадлежит отряд настоящих полужесткокрылых (*Heteroptera*). Среди представителей этого крупнейшего отряда насекомых (мировая фауна насчитывает более 40 000 видов) лишь немногих можно отнести к изученным в большей или меньшей степени, но и эти немногочисленные виды являются либо вредителями сельского хозяйства, либо представляют интерес как потенциальные агенты биологического контроля численности вредителей. Это в свою очередь определяет прикладной характер таких исследований.

Данная статья является продолжением серии работ по экспериментальному изучению регуляции сезонных циклов у настоящих полужесткокрылых лесостепной зоны (Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993; Волкович, Саулич, 1994; Саулич, Волкович, 1994, и др.).

В качестве объекта работы был выбран итальянский шитник *Graphosoma lineatum* L. (= *f. italicum* Müll.), вид, широко распространенный в Палестине и обычный для средней полосы России. Количество поколений за сезон на протяжении ареала изменяется с географической широтой. Известно, что в южной Швеции (57° с.ш.) популяция этого вида — моновольтинная (Larsson, 1989), а на юге Франции (Тулуза, 43.5° с.ш.) вид дает два поколения в год (Nguyen Van, 1964). Арнольди (1948) описывает развитие этого вида в двух

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в запovedнике «Лес на Ворскле» (Белгородская обл., лесостепная зона, 50° с.ш.) в течение двух летних сезонов: в 1992 г. были исследованы температурные нормы развития эмбриональной стадии итальянского шитника (неопубликованные данные О. В. Маркина), а в 1994 г. — температурные нормы личиночного и преовипозиционного развития и фотопериодическая реакция.

В экспериментах 1992 г. собранных в природе взрослых насекомых содержали при температуре 26° в условиях длинного дня. Свежеотложенные яйца собирались для постановки опыта 4 раза в сутки. Яйца в эксперименте содержались в пластиковых чашках Петри по 30—60 штук при постоянной температуре. В каждую чашку с яйцами помещалась пробирка с водой для поддержания необходимой влажности в течение всего эксперимента. Влажность составляла в среднем 90% и не являлась лимитирующим фактором даже при высоких температурах. Отрождение личинок фиксировалось 5 раз в сутки.

В экспериментах 1994 г. собранных в природе взрослых насекомых содержали в стеклянных емкостях (0,8 л) при 28° и 18-часовом освещении в сутки по 3—5 пар. Раз в два дня менялся корм — соевые и плоды зонтичных и листья лопуха, на которые самки охотно откладывали яйца. Отложенные яйца содержались в тех же условиях в чашках Петри с влажным ватным тампоном. Отродившиеся личинки по 20—25 особей ставились в опыт. Они содержались в чашках Петри диаметром 100 мм, в крышках которых для аэрации были сделаны отверстия диаметром 50 мм, затянутые мелким газом. Кормом служили сухие семена укропа и кориандра, позже добавлялись свежие зонтики (цветы и плоды) укропа (*Anethum graveolens*), пятилистного болиголова (*Conium maculatum*), дикого пастернака (*Pastinaca sativae*), лесного купыря (*Ampelisca sylvestris*) и других зонтичных. В чашках всегда присутствовал влажный ватный тампон и лист свежескошенной травы. Корм менялся через день. Подросшие личинки рассаживались по 10 особей, затем — по 4—6. Окрылившись клопов рассаживали парами (♀ и ♂); они содержались в тех же условиях, что и личинки.

Регистрировались даты окрыления каждой особи и появления первой яйцекладки. Если самка не откладывала яиц в течение первых 20—25 дней после окрыления, то по истечении этого срока она вскрывалась, и по состоянию гонад и жирового тела делалось заключение о ее физиологическом состоянии: активные или диапауза. Диапаузирующими считались самки с неразвитыми гонадами (I и II стадии по: Nohak, 1971) и арко выраженным жировым телом.

Эксперименты проводились в фототермостатных камерах с программным управлением (Браун, Горьшин, 1978). Отклонение температуры от заданного уровня не превышало ± 1.0°. Влажность в камерах специально не регулировалась и колебалась от 50 до 70%. В экспериментах 1994 г. использовались суточные фотопериоды с длиной дня от 15 до 19 ч света. Освещенность в камерах составляла 180—250 лк (люминесцентные лампы типа ДС-20).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Роль постоянной температуры в регуляции длительности эмбрионального развития исследована в диапазоне от 17.35 до 30.95° (табл. 1). Совокупность экспериментальных данных описывается двумя уравнениями:

$$y = \frac{100}{1.6157 - 24.08} \quad (1)$$

и

$$y = 1.6157 - 24.08, \quad (2)$$

Авторы благодарят О. В. Маркина за любезное предоставление своих материалов по эмбриональному развитию изучаемого объекта.

Таблица 1
Характеристики эмбрионального развития *Gyarhosoma lineatum* L. в разных температурных режимах (данные О. В. Маркина)

№ варианта	Средняя температура за период эмбрионального развития, °С	Длительность развития, дни	Скорость развития, %	СЭТ ₁ , гр. дн.
1	17.35	24.8	4.03	60.8
2	19.2	14.8	6.77	63.6
3	23.6	6.9	14.47	60.1
4	23.75	7.8	12.9	68.6
5	26.1	5.5	18.18	61.6
6	26.4	5.0	20.0	57.5
7	30.0	4.0	24.75	61.0
8	30.95	4.0	25.0	64.2

где y — длительность развития эмбрионов, дни; T — средняя температура за период эмбрионального развития, °С; y' — скорость развития эмбрионов ($y' = \frac{100}{y}$), %.

На рис. 1 приведены данные, характеризующие эмбриональное развитие в разных вариантах опыта. Линия скорости развития (y') пересекает ось абсцисс, обозначая нижний температурный порог развития эмбрионов (НПР₁). Он составляет 14.9°, что почти на 2° выше НПР, известного из литературы для тулузской популяции итальянского шитника (Nгузел Вал, 1964). К сожалению, технические условия упомянутых экспериментов дают повод для сомнения в точности полученных автором результатов.

Используя расчетный НПР₁, можно определить сумму эффективных температур (СЭТ), необходимую для завершения эмбрионального развития, по формуле:

$$СЭТ_1 = y' \cdot (T - НПР_1), \quad (3)$$

где СЭТ₁ — сумма эффективных температур для эмбрионального развития, гр. дн.; y' — длительность развития, дни; T — средняя температура в варианте; НПР₁ — НПР эмбрионального развития.

Данные по каждому варианту эксперимента приведены в табл. 1. В среднем СЭТ₁ составляет 62 гр. дн., варьируя без определенной закономерности от 57.5 (-7.2%) до 68.6 (+10.6%) гр. дн.

Таблица 2
Характеристики личиночного развития *Gyarhosoma lineatum* L. в разных температурных и фотопериодических режимах

№ варианта	Средняя температура за период личиночного развития, °С	Длина дня, ч	Длительность развития, дни $M \pm m_M$	Скорость развития, %	СЭТ ₂ , гр. дн.
1	23.8	16	27.9 ± 0.36	3.59	181.4
2	24.55	18	31.0 ± 0.22	3.23	226.3
3	25.1	17	27.1 ± 0.21	3.70	211.4
4	25.1	15	27.9 ± 0.44	3.59	217.6
5	25.3	19	32.1 ± 0.87	3.12	256.8
6	27.4	17	20.9 ± 0.24	4.78	211.1
7	27.5	19	19.6 ± 0.19	5.11	199.9
8	28.1	16	19.5 ± 0.33	5.13	210.6
9	28.1	18	20.1 ± 0.23	4.98	217.1
10	28.3	15	19.4 ± 0.36	5.15	213.4

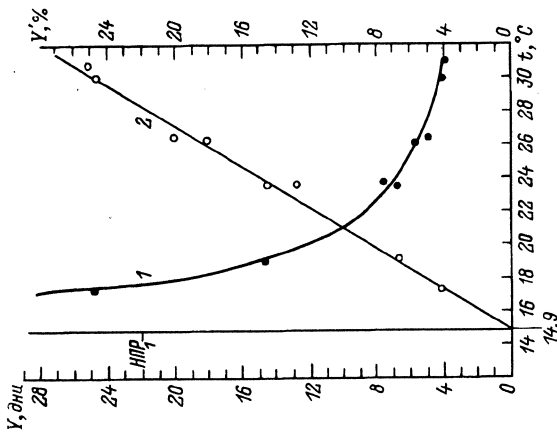


Рис. 1. Влияние постоянной температуры на длительность эмбрионального развития *Gyarhosoma lineatum* L.

Гипербола (1) — длительность развития (левая ось ординат — дни); репримика гиперболы (2) — скорость развития (правая ось ординат — %). Ось абсцисс — температура. Черные кружки — средняя длительность развития по вариантам; белые кружки — средняя скорость развития по вариантам. Вертикаль НПР₁ — расчетный нижний порог развития эмбрионов.

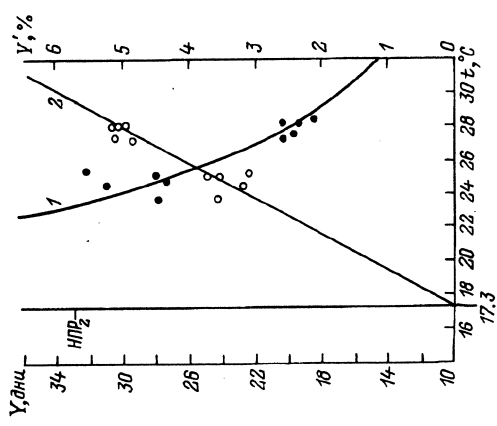


Рис. 2. Влияние постоянной температуры на длительность личиночного развития *Gyarhosoma lineatum* L.

Гипербола (1) — длительность развития (левая ось ординат — дни); репримика гиперболы (2) — скорость развития (правая ось ординат — %). Ось абсцисс — температура. Черные кружки — средняя длительность развития по вариантам; белые кружки — средняя скорость развития по вариантам. Вертикаль НПР₂ — расчетный НПР личинок.

2. ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ

Эксперименты 1994 г. с личинками и окрылившимися клопами по своей схеме несколько отличались от экспериментов О. В. Маркина 1992 г. Так, диапазон исследованных температур был уже — от 23.8 до 28.3° (табл. 2).

Полученные данные обработаны статистически (Зайцев, 1990). В табл. 2 и 3 в графах «Длительность развития» приведено среднее арифметическое значение длительности (M) и ее одинарная ошибка (m_M). Рассчитанный t -критерий Стьюдента для каждого варианта указывает, что средние арифметические значения длительности развития достоверны даже при таком высоком доверительном уровне, как $P=99.9\%$, кроме случая, когда это оговорено особо.

Известно, что у клопов количественная фотопериодическая реакция может проявляться в виде ускорения или замедления личиночного развития (Saunders, 1983; Kirgiani, 1985; Ногі, 1986, 1987; Саулич и др., 1993). Это принималось во внимание, учитывалось и обсуждается ниже.

Совокупность экспериментальных данных по длительности развития личинок описывается уравнением:

$$y = \frac{100}{0.477 - 8.14}, \quad (4)$$

а для скорости развития личинок уравнение имеет вид:

$$y' = 0.477T - 8.14, \quad (5)$$

где y — длительность личиночного развития, дни; T — средняя температура за период личиночного развития, °C; y' — скорость личиночного развития ($y' = \frac{100}{y}$), %. На рис. 2 эти данные представлены графически.

Определенный НПР личинок (НПР₂) составляет 17.3°. Он также несколько превышает (на 1.3°) значение порога, полученного в экспериментах для популяции из Тулузы (Nguen Van, 1964).

По формуле, аналогичной формуле (3), рассчитывались в каждом варианте и значения СЭТ₂ (для личиночного развития). В среднем оно составляет 215 гр. дн., варьируя без определенной закономерности от 181.4 (-15.6 %) до 256.8 (+19.4 %) гр. дн.

3. ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ПЕРИОДА СОЗРЕВАНИЯ САМОК

Длительность преовипозиционного периода, как и длительность развития преимагинальных стадий, зависит от температуры. Соответствующие данные приведены в табл. 3. В этой таблице варианты эксперимента расположены в порядке возрастания средней температуры, а их номера соответствуют номерам вариантов в экспериментах с личинками, из которых получены взрослые особи. Смещения в порядковых номерах обусловлены двумя причинами: 1) незначительные колебания средней температуры (до ± 0.5°); 2) отсутствие активных самок в вариантах с фотопериодом 15 ч.

Экспериментальные данные по определению длительности и скорости преовипозиционного развития описываются уравнениями:

$$y = \frac{100}{2.74T - 64.16} \quad (6)$$

$$y' = 2.74T - 64.16, \quad (7)$$

где y — длительность преовипозиционного периода, дни; T — средняя температура за этот период, °C; y' — скорость созревания самок ($y' = \frac{100}{y}$), %.

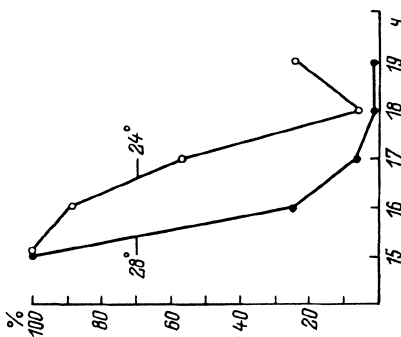
Гипербола и ее реципрока, соответствующие этим уравнениям, по своему виду напоминают график рис. 2 и здесь не приводятся. Расчетный НПР созревания самок (НПР₃) составляет 23.4°. Рассматривая значения СЭТ₃ (периода созревания), можно заметить, что с ростом температуры СЭТ₃ увеличивается,

Т а б л и ц а 3
Характеристики преовипозиционного периода *Glyphosoma lineatum* L. в разных температурных и фотопериодических режимах

№ варианта	Средняя температура за период созревания, °C	Длина дня, ч	Длительность периода созревания, дни, М±m	Скорость созревания, %	СЭТ ₃ , гр. дн.
1	24.4	16	17.5±1.50	5.71	17.5
3	24.7	17	16.7±0.84	5.98	21.7
2	25.05	18	13.5±0.71	7.41	21.6
5	25.4	19	16.7±2.90	5.99	33.4
7	27.0	19	11.1±0.40	8.98	40.0
6	27.4	17	11.8±0.39	8.51	47.2
8	27.9	16	10.5±0.34	9.52	47.2
9	28.2	18	10.0±0.91	10.0	48.0

Примечание. В варианте 1 М достоверна при уровне значимости $P = 90\%$, во всех остальных вариантах — при $P = 99.9\%$.

Рис. 3. Фотопериодическая реакция *Glyphosoma lineatum* L. при разных температурах. Ось абсцисс — фотопериод, ч; ось ординат — доля диапаузирующих самок, %



хотя считается, что этот показатель должен быть стабильным, по крайней мере в зоне оптимальных температур. Рубцов (1938) отмечал увеличение СЭТ при приближении к зоне нам тепловой депрессии и холодového опеченения. Данилевский (1947) связывал это с «регуляторной деятельностью организма, направленной на сопротивление неблагоприятным воздействиям». Если это верно, то на иммагинальной стадии у итальянского щитника зона оптимальных температур чрезвычайно узка и лежит в пределах от 23.5° (НПР₃) до 27—28°, что кажется маловероятным. Возможно, здесь проявляется просто математический эффект: при небольшой СЭТ вблизи от НПР каждые дополнительные дни и градусы имеют больший удельный вес, чем при больших значениях СЭТ. Другого объяснения замеченного роста СЭТ₃ с увеличением температуры пока нет; в диапазоне температур 27.0—28.2° (варианты 6—9) средняя СЭТ₃ составляет 45.6 гр. дн.

4. КАЧЕСТВЕННАЯ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ

У гетеродинамных видов насекомых качественная фотопериодическая реакция (ФПР) контролирует наступление одного из двух альтернативных физиологических состояний: активного развития или диапаузы. Для итальянского щитника характерна репродуктивная диапауза: взрослые насекомые, появившиеся в конце лета, питаются, впадают в диапаузу, зимуют и лишь в конце весны следующего года после дополнительного питания приступают к спариванию и откладке яиц. Качественная ФПР, регулирующая факультативную диапаузу, исследована у клопов тулузской (Nguen Van, 1964), воронезской и краснодарской (Гусев, Попов, 1968; Попов, 1971) популяций итальянского щитника. Задачей нашего исследования было детальное определение параметров ФПР белгородской популяции вида. Как упомянуто выше, насекомые выращивались в условиях постоянного суточного цикла с длиной дня 15, 16, 17, 18 и 19 ч в двух температурных режимах (24 и 28°). Полученные кривые ФПР представлены на рис. 3.

Как видно из рисунка, ФПР щитника принадлежит к длиннодневному типу. Диапауза у всех клопов индуцируется при длине дня 15 ч света в сутки. Материалы Попова (1971) позволяют предположить, что в данном температурном режиме при более коротких фотопериодах диапауза будет инвариантно формироваться у всех особей.

Основным параметром, характеризующим экологическую роль ФПР, является критический фотопериод — длина дня, при которой диапаузируют 50 % особей. Как и у многих других полужесткокрылых, например у клопа-солдатика *Rugthosoris ariegus* (Саулич и др., 1993), критический фотопериод подвержен температурной изменчивости. Повышение температуры на 4° (с 24 до 28°) вызывает уменьшение критического фотопериода (или порога) на 1.5 часа (с 17 ч 15 мин до 15 ч 45 мин).

Известно, что ФПР может проявляться не только качественно, но и иметь количественные эффекты. Среди полужесткокрылых это отмечалось, например, у *Pyrrhocoris apterus* (Saunders, 1983; Саулич и др., 1993; Nishida et al., 1993), *Carbula humerigera* (Kiritani, 1985), *Palomena angulosa* (Hori, 1986, 1987) и др. В экспериментах с итальянским щитником эти эффекты проявились слабо, однако при $T=24^{\circ}$ суммарная длительность личиночного развития и периода созревания самок закономерно увеличивалась с ростом фотопериода от 17 до 19 ч (начиная с 16-часового фотопериода та же тенденция проявилась в величине СЭТ, необходимой для личиночного развития и созревания самок). Увеличение длительности развития составило 11%, а СЭТ — 46%. Однако при $T=28^{\circ}$ эту тенденцию обнаружить не удалось.

У *Pyrrhocoris apterus* и *Carbula humerigera* максимальные задержки в развитии наблюдались в предпороговых режимах; с дальнейшим увеличением фотопериода сроки развития уменьшались, возвращаясь к тем значениям, которые были в короткодневных режимах. В наших опытах при $T=24^{\circ}$ максимальная длительность развития отмечена в наибольшем из исследованных фотопериодов (19 ч).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные эксперименты позволили выявить температурные нормы эмбрионального, личиночного и преовипозиционного развития, основные параметры ФПР белгородской популяции *G. lineatum*.

СЭТ, необходимая для развития одного поколения, составляет ориентировочно 325 гр. дн. Температурные условия Белгородской обл. для насекомых с НПР=12—13° оцениваются в 700—800 гр. дн. (Агроклиматические ресурсы, 1972). Таким образом, появление в жаркие годы второй генерации клопа не ограничивается тепловыми ресурсами лесостепной зоны, однако фенологические наблюдения и сообщения, имеющиеся в литературе (Коринек, 1939; Пучков, 1961), не подтверждают эту версию. Детальное обсуждение этого вопроса и анализ факториальной регуляции сезонного цикла будут приведены в отдельной работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Конкурсного центра грантов по исследованиям в области проблем лесного комплекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматические ресурсы Белгородской области. Л., 1972. 91 с.
 Арнольди К. В. К биологии некоторых хлебных клопов-пентатомид в Крыму в связи с вопросами динамики численности их популяций // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60, вып. 1. С. 173—176.
 Браун В. А., Горышин Н. И. Климатизированные камеры с программированием фотопериода и температурных ритмов для экологических исследований // Вестн. ЛГУ. 1978, вып. 3. С. 26—34.
 Волкович Т. А., Саулич А. Х. Хищный клоп *Agma custus*: фотопериодический и температурный контроль диапаузы и окраски // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 10. С. 26—37.
 Гусев Г. В., Попов Г. А. Разведение поли- и моновольтинных насекомых в искусственных условиях // Биологический метод борьбы с вредителями растений. Рига, 1968. С. 261—264.
 Данилевский А. С. О действии постоянной и переменной температуры на развитие яиц айлантового и дубового шелкопряда // Тр. Лен. общ.-на естествоисп. 1947. Т. 69, вып. 4. С. 49—69.
 Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 244 с.
 Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.
 Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984. 180 с. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 120).
 Коринек В. В. Материалы для изучения фауны полужесткокрылых (Hemiptera—Heteroptera) // Уч. запiski ЛГУ. 1939. № 28. Сер. биол. (Тр. лесостепной научно-исследовательской станции «Лес на Ворскле»). С. 258—283.

Попов Г. А. Разведение клопов-щитников (Hemiptera, Pentatomidae) для яицедов вредной черепашки // Бюлл. ВИЗР. 1971. Вып. 19. С. 3—10.
 Пучков В. Г. Щитники. Фауна Украины. Т. 21, вып. 1, АН УССР, Ин-т зоол. Київ, 1961. 338 с.
 Рубцов И. А. Влияние постоянных и переменных температур на развитие яиц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) // Защ. раст. 1938. № 17. С. 25—38.
 Саулич А. Х., Волкович Т. А. Температурные нормы развития преимагинальных стадий хищного клопа *Agma custus* (Hemiptera, Pentatomidae, Asopinae) // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 9. С. 43—53.

Саулич А. Х., Волкович Т. А., Нумата Х. Температурный и фотопериодический контроль развития клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Hemiptera, Pyrrhocoridae) в природных условиях // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1993. Вып. 4 (№ 24). С. 31—39.
 Beck S. D. Insect Photoperiodism. Academic Press. New York a. London, 1968. 288 p.
 Beck S. D. Insect thermoperiodism // Ann. Rev. Ent. 1983. Vol. 28. P. 91—109.
 Hodek I. Induction of adult diapause in *Pyrrhocoris apterus* L. by short cold exposure // Oecologie. 1971. Vol. 6, N 2. P. 109—117.
 Hori K. Effects of photoperiod on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. a. Zool. 1986. Vol. 21, N 4. P. 597—605.
 Hori K. Effects of stationary and changing photoperiods on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. a. Zool. 1987. Vol. 22, N 4. P. 528—532.
 Kiritani Y. Effects of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. a. Zool. 1985. Vol. 20, N 3. P. 257—263.
 Larsson F. K. Female longevity and body size as predictors of fecundity and egg length in *Graphosoma lineatum* L. (Hemiptera, Pentatomidae) // Disch. Ent. Z., N. F. 1989. Bd 36. N 4—5. S. 329—334.
 Nguyen Van J. Etude de la biologie de *Graphosoma lineata* (Hemipteroide, Scutellerinae) // Bull. Soc. d'Histoire Natur. 1964. T. 99, f. 3—4. P. 325—340.
 Numata H., Saulich A. H., Volkovich T. A. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions // Zool. Science. 1993. N 10. P. 521—527.
 Saunders D. S. Insect Clocks. Oxford, 1976. 280 p.
 Saunders S. D. 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. 1983. Vol. 29, N 5. P. 399—405.
 Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects. New York a. Oxford, 1986. 441 p.

Биологический научно-исследовательский институт
 Санкт-Петербургского государственного
 университета.

Поступила 10 II 1995.

SUMMARY

Influence of constant temperatures on immature stages and period of maturation in *Graphosoma lineatum* from Belgorod, Russia, was studied. The developmental rate of eggs in the zone of constant temperatures between 14.4 and 31.0 °C can be represented by the equation $y = 1.615T - 24.08$ (y — rate of development, %; T — temperature, °C). For nymphs it has the form $y = 0.477T - 8.14$ in the zone between 23.8 and 28.3 °C; for female maturation $y = 2.74T - 64.16$ in the zone between 24.4 and 28.2 °C. The theoretical threshold of development for eggs was 14.9 °C, for nymphs 17.3 °C, for female maturation 23.4 °C, the total degree-day requirement of the whole generation was evaluated as 325. The population from forest-steppe zone has facultative imaginal diapause controlled by qualitative photoperiodic reaction (PhPR) of the long-day type. It was studied at two constant temperatures (24 and 28 °C). The critical daylengths were 17 h 15 min at 24 °C and 15 h 45 min at 28 °C. The quantitative PhPR was demonstrated by weak increasing of the delay in total duration of nymphal development and female maturation at $T=24^{\circ}$ C (43.8 days at photophase 17 h and 48.8 days (+11 %) at photophase 19 h). At 28 °C this effect was not observed.