

УДК 591.151.1 : 591.543.42 : 595.754

© Д. Л. Мусолин и А. Х. Саулич

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (HETEROPTERA)

[D. L. MUSOLIN a. A. H. SAULICH. PHOTOPERIODIC CONTROL OF SEASONAL DEVELOPMENT
IN BUGS (HETEROPTERA)]

Известно, что фотопериодическими реакциями регулируются две категории признаков — качественные и количественные. Происхождение и механизмы действия реакций соответствующих двух типов пока не нашли единого толкования (Тыщенко, 1976, 1977, 1981; Заславский, 1975, 1984). Тем не менее ясно, что при регулировании качественного признака фотопериодическая реакция изменяет направление морфогенетических процессов, определяя ход онтогенеза путем выбора одного из двух альтернативных состояний (например, диапауза—активное развитие), в то время как при регуляции количественных признаков фотопериодическая реакция контролирует процессы роста и размерные признаки, регулирует интенсивность биологических процессов, не изменяя принципиально их направления.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

К настоящему времени качественные проявления фотопериодизма исследованы весьма детально у огромного набора видов насекомых. Наиболее важными и распространенными примерами этого типа фотопериодических реакций являются наступление и прекращение диапаузы, сезонный полиморфизм и цикломорфозы тлей.

Сезонный полиморфизм (а если возможны только две морфы, то правильнее его назвать диморфизмом) встречается среди полужесткокрылых нередко. В основном он связан с крыловым диморфизмом и цветовыми формами.

Крыловой диморфизм изучен у таких водных клопов, как *Gerris odontogaster* (Vepsalainen, 1971, 1978), *Microvelia douglasi* (Muraji et al., 1989), *Limnoporus canaliculatus* (Zera, Jiebel, 1991), *Aquarius paludum* (Harada, Taneda, 1989; Harada, 1993). Так, у *Gerris odontogaster* (Gerridae) зимуют длиннокрылые особи, потомство которых диморфно: в первую половину лета большинство окрылившихся личинок короткокрылые, во вторую — преобладают длиннокрылые клопы. Последние перелетают к местам зимовки, где и диапаузируют (рис. 1). У клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) принято выделять 2 формы: обычную (короткокрылую) и более редкую (длиннокрылую). Хотя длина крыльев — генетически закрепленный признак, тем не менее длинный световой день и повышенная температура увеличивают долю длиннокрылых особей, короткий день и низкая температура сокращают ее (Honěk, 1976).

Цветовые сезонные альтернативные формы также известны среди клопов. Одним из примеров может служить *Notostira elongata* (Miridae). У этого вида длиннодневные (летние) особи зеленого цвета, а короткодневные (осенние) — коричневые (Dolling, 1973). Две сезонные формы *Euschistus tristigmus tristigmus* (Pentatomidae) различа-

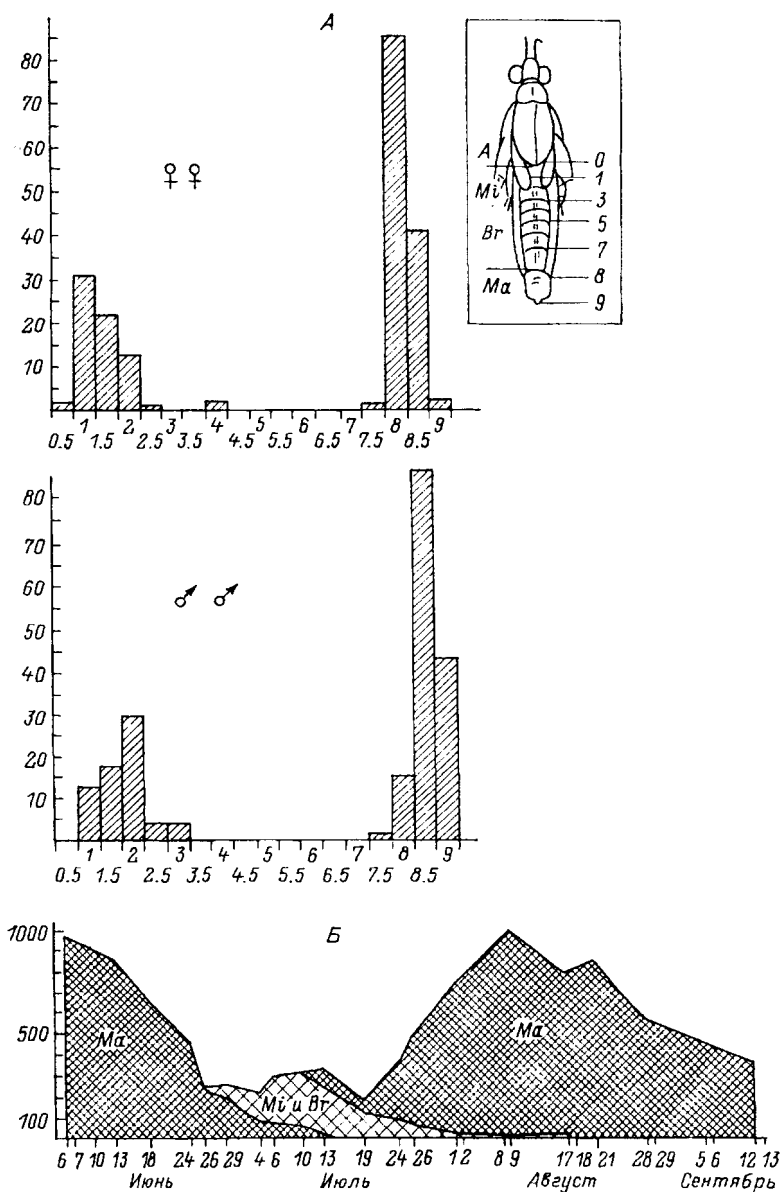


Рис. 1. Крыловой диморфизм у *Gerris odontogaster* (по: Vepsäläinen, 1971).

А — распределение особей по длине крыльев (данные по совокупности трех популяций, 28.07—12.08.1967 г.). По оси абсцисс — крыловой индекс (см. врезку); по оси ординат — количество особей. На врезке — схема принятых градаций крылового индекса. Обозначения: А — бескрылые, М_и — микроптера, В_р — брахиптера, М_а — макроптера. Б — динамика соотношения длиннокрылых (М_а) и короткокрылых (В_р и М_и) особей в течение сезона. По оси ординат — количество особей (оценка величины популяций).

ются морфологически и по пигментации брюшка, вследствие чего они ранее рассматривались как самостоятельные виды (McPherson, 1974, 1975). Все упомянутые цветовые вариации легко индуцировались в лабораторных экспериментах при содержании насекомых в альтернативных по длине дня режимах.

Индукция диапаузы является одним из наиболее ярких и биологически важных примеров фотопериодической регуляции качественных признаков. Она свойственна всем видам с гетеродинамным поливольтинным сезонным развитием.

У представителей *Heteroptera* известны все типы диапаузы, характерные для насекомых с неполным превращением. Подавляющее большинство видов зимует на стадии имаго. Очень редко на зимовку уходят личинки. В качестве примера можно назвать *Odontoscels fuliginosa* (*Scutelleridae*), *Coptosoma scutellatum* (*Plataspidae*) или *Pentatoma rufipes* (*Pentatomidae*). Зимовка на эмбриональной стадии встречается гораздо чаще и характерна для многих хищнецов (*Nabidae*) и слепняков (*Miridae*); среди щитников на стадии яйца зимует, вероятно, только *Picromerus bidens* (*Pentatomidae*), а среди ромбовиков — *Alydus calcaratus* (*Coreidae*). Поскольку диапауза может носить облигатный или факультативный характер, а жизненный цикл некоторых видов по продолжительности превышает один год или может включать более одного периода покоя, ясно, что сезонные схемы у представителей отряда весьма разнообразны.

На рис. 2 представлены фотопериодические реакции (ФПР) четырех видов клопов. Диапауза у них приурочена к имагинальной стадии, и о ее наступлении в эксперименте судили по отсутствию яйцекладки. Все известные нам виды полужесткокрылых с факультативной зимней диапаузой (гибернацией) имеют ФПР длиннодневного типа: длинный день, превышающий по продолжительности фотопериодический порог, индуцирует активное развитие и при сезонном цикле с имагинальной диапаузой — репродукцию, а короткий день, наоборот, ингибирует репродукцию, вызывая подготовку к зимовочному состоянию.

Одним из важных свойств ФПР является ее зависимость от температуры. У большинства видов с длиннодневной реакцией понижение температуры вызывает увеличение критической длины дня (фотопериода, индуцирующего диапаузу у 50% особей). Степень изменчивости порога ФПР у разных видов составляет в среднем 1—1.5 ч на 5° (Данилевский, 1961). Среди полужесткокрылых, исследованных в нашей лаборатории, ярко выраженная температурная изменчивость ФПР отмечалась у белгородских популяций *Graphosoma lineatum* (*Pentatomidae*) (Мусолин, Саулич, 1995) и *Pyrrhocoris apterus* (Саулич и др., 1994; Numata et al., 1993) (рис. 2).

В то же время термостабильность порога ФПР рассматривалась ранее как более редкое явление. Но, как показали дальнейшие исследования, и она часто встречается у насекомых в целом и достаточно часто — среди полужесткокрылых. Так, практически не зависит от температуры положение порога ФПР у *Arma custos* (*Pentatomidae*) (Волкович, Саулич, 1994) и японского клопа *Riptortus clavatus* (*Coreidae*) (Numata, 1985) (рис. 2).

У *Podisus maculiventris* (*Pentatomidae*) влияние температуры проявилось не только в сдвиге порога, но и в ослаблении тенденции к диапаузе: при повышении температуры даже в коротком дне уменьшается количество диапаузирующих особей (Горышин и др., 1988) (рис. 3).

Говоря о «работе» ФПР, регулирующей качественные признаки, нельзя не остановиться хотя бы вкратце на таких ее параметрах, как чувствительная стадия и пакет фотопериодической информации. При исследовании сложных сезонных циклов трудно разобраться в том, как действует ФПР в природе, не зная, на какой стадии данный вид воспринимает фотопериодическую информацию и сколько коротко- или длиннодневных сигналов необходимо и достаточно для детерминации дальнейшего развития. Эксперименты такого характера выполняются сравнительно редко. Немного подобной информации и о полужесткокрылых.

Чувствительная стадия. По имеющимся данным, в случае факультативной имагинальной диапаузы фотопериодические сигналы у большинства видов полужес-

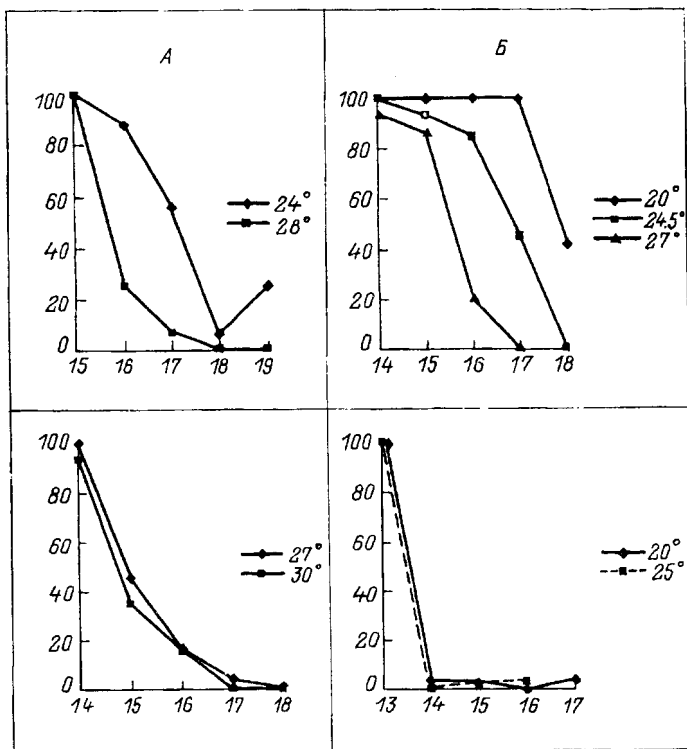


Рис. 2. Температурная изменчивость порога фотопериодической реакции.

А — *Graphosoma lineatum* (по: Мусолин, Саулич, 1995), Б — *Pyrrhocoris apterus* (по: Numata et al., 1993), В — *Arma custos* (по: Волкович, Саулич, 1994), Г — *Riptortus clavatus* [по: Numata, 1985 (25°) и ориг. (20°)]. По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — число диапаузирующих особей, %.

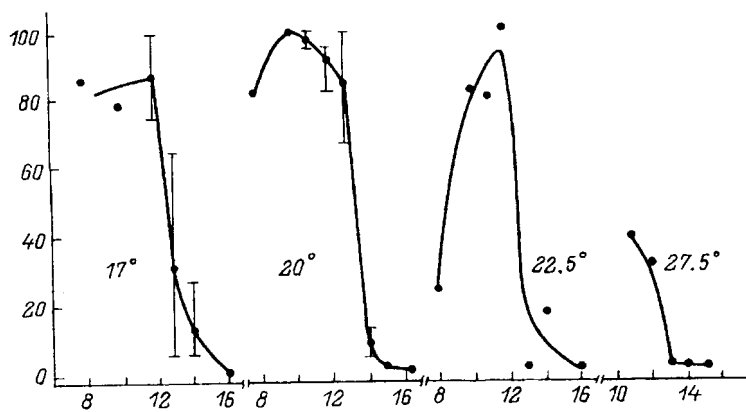


Рис. 3. Фотопериодическая реакция *Podisus maculiventris* при разных температурах (по: Горышин и др., 1988).

По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — число диапаузирующих особей, %.

ткрытых воспринимаются личинками последнего (V) или двух последних (IV и V) возрастов и имаго. Об этом прямо или косвенно свидетельствуют результаты экспериментов с *Dolycoris baccarum* (Pentatomidae) (Перепелица, 1971), *Pyrrhocoris apterus* (Волкович, Горышин, 1978), *Anasa tristis* (Coreidae) (Nechols, 1988), *Eysarcoris lewisi* (Pentatomidae) (Hori, Kimura, 1993), *Riptortus clavatus* (Kobayashi, Numata, 1993). Однако у некоторых видов, например у *Arma custos*, чувствительность приурочена только к имагинальной стадии (Саулич, Волкович, 1996). У *Podisus maculiventris* окончательный ответ определяется той длиной дня, при которой развивались личинки, начиная с III возраста (Волкович и др., 1991). У *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) длина дня воспринимается только личинками последнего возраста или очень молодыми имаго (Dingle, 1974). У *Graphosoma lineatum* благодаря чувствительности к фотопериоду на имагинальной стадии в экспериментальных условиях удавалось индуцировать и терминировать диапаузу многократно.

Пакет фотопериодической информации, характеризующий продолжительность индукции альтернативных состояний, имеет важное значение при изучении фенологии насекомых. Анализ накопления фотопериодической информации выявил наличие видовых особенностей в этом процессе. У некоторых насекомых, например у капустной совки *Mamestra brassicae* (Noctuidae), фотопериодический ответ определяется только числом короткодневных импульсов, полученных на чувствительной стадии. Длиннодневные импульсы неэффективны (Горышин, Тыщенко, 1973). У других видов воспринимается и короткодневная, и длиннодневная информация, а окончательный ответ определяется тем, какой пакет заполняется последним. На таком принципе основано восприятие фотопериодической информации у *P. apterus* (Волкович, Горышин, 1978), *P. maculiventris* (Волкович и др., 1991) и *R. clavatus* (Numata, 1985).

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Оказалось, что не менее своеобразны и важны по своему экологическому (адаптивному) значению фотопериодические реакции второго типа, регулирующие количественные признаки и многие биологические плавно меняющиеся показатели.

Чтобы представить распространенность таких реакций, напомним, что длина дня регулирует такие количественные параметры, как продолжительность и интенсивность зимней или летней диапаузы, например у сверчка *Telleogryllus emma* (Masaki, 1965; Масаки, 1972), златоглазки *Chrysopa downesi* (Tauber et al., 1986), парусника *Luehdorfia japonica* (Ishii, Hidaka, 1982), мухи *Calliphora vicina* (Виноградова, 1978, 1991), некоторых дрозophilид (Kimura, 1990), зигиниды *Elcysma westwoodii* (Gomi, Takeda, 1992). От продолжительности фотопериода зависят также вес куколок у ряда чешуекрылых (Тыщенко, Гасанов, 1983), скорость созревания самок златоглазки *Chrysopa carnea* (Волкович, 1987), размеры и пропорции отдельных органов у некоторых цикадок (Müller, 1979), плодовитость моли *Plutella maculipennis* (Atwal, 1955) и перелетной саранчи *Locusta migratoria* (Perez et al., 1971) и целый ряд прочих разнообразных параметров.

Регулируемые фотопериодическими условиями количественные признаки были обнаружены и у полужесткокрылых.

Регуляция длины крыльев. Как уже отмечалось, длина дня является ведущим внешним фактором, определяющим появление длиннокрылых и короткокрылых особей в случае крылового диморфизма. Однако по крайней мере у некоторых видов, кроме двух крайних форм, есть и некоторое количество промежуточных. Наиболее отчетливо это видно в тех случаях, когда для характеристики длины крыльев используются абсолютные или относительные крыловые индексы. Их обычно вводят для того, чтобы разделить всех особей на длиннокрылых и короткокрылых, но количественные данные иногда свидетельствуют об обратном. В качестве примера можно рассмотреть материалы, приводимые в серии статей о *Cavelerius saccharivorus* (Lygaeidae) (Fujisaki, 1989, 1993). Как крыловой индекс автор рассматривает коли-

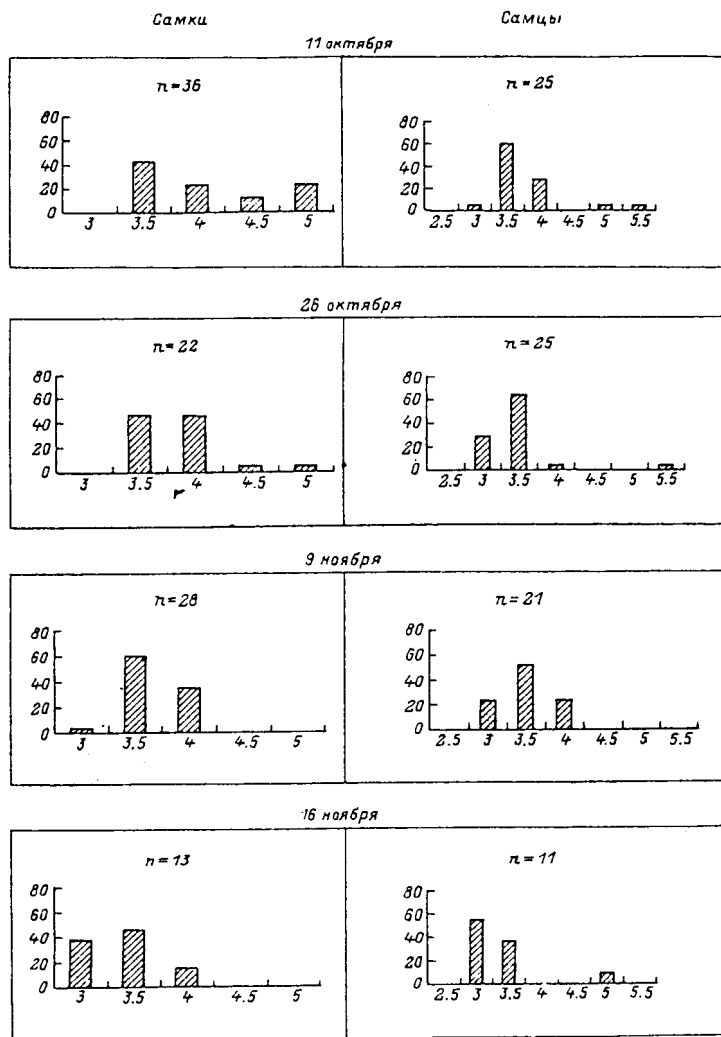


Рис. 4. Изменение длины крыльев у *Cavalerius saccharivorus* в течение осени (по: Fujisaki, 1993 — с изменениями).

По оси абсцисс — относительный крыловой индекс (количество брюшных сегментов, закрытых крыльями); по оси ординат — количество особей, %. n — общее количество особей.

чество сегментов брюшка, закрытых передними крыльями в собранном положении. Оказалось, что этот индекс может варьировать от 2.5 до 5.5. Насекомые в эксперименте выращивались в природных условиях. Из рис. 4 видно, что практически всегда в природе присутствуют особи с крыльями разной длины и в течение осени смена более длиннокрылых особей менее длиннокрылыми происходит постепенно. Известно, что у этого вида длина крыльев в большей степени регулируется фотопериодом и в меньшей — температурой и скученностью (Oshiro, 1981; Fujisaki, 1989).

Этот и некоторые другие примеры регуляции длины крыльев внешними факторами позволяют предположить, что не всегда разнокрылость является проявлением диморфизма, допускающего только две альтернативные крыловые формы.

Частота встречаемости всех форм (и крайних, и промежуточных) среди прочих факторов может определяться и длиной дня. Фотопериодическая реакция, демонстрирующая связь длины крыльев и фотопериодических условий, по своей форме может

быть как пороговой, так и градуальной, что будет отражать наличие в природе или эксперименте только двух крайних или целого спектра переходных форм. Во многих случаях сложность анализа литературных данных по этому вопросу связана с принятой автором дробностью градаций длины крыльев.

Известно много примеров регуляции фотопериодическими условиями окраски насекомых. Как уже было сказано, при альтернативной («качественной») реакции, проявляющейся в виде сезонного диморфизма, в природе и эксперименте обнаруживаются лишь две морфы, подчас резко различающиеся по окраске, как это наблюдается, например, у бабочек *Peronia lubricana* — *fimbriana* (Кузнецов, 1955), *Arashnia levana* — *prorsa* (Данилевский, 1961) или *Polygonia c-aureum* (Endo et al., 1992). Но иногда с большей или меньшей уверенностью можно выделить несколько отчетливых промежуточных категорий. Так, например, у японского клопа *Riptortus clavatus* по интенсивности пигментации плейритов груди выделяют 3 цветовые формы у самок и 5 — у самцов (Kobayashi, Numata, 1993, 1995). При этом частота встречаемости указанных форм изменяется закономерно и градуально вдоль фотопериодической шкалы. Значимость и адаптивная ценность переходных форм у этого вида не вполне ясны.

Фотопериодические условия определяли окраску личинок старшего возраста у японского щитника *Plautia stali* (*Pentatomidae*) (Numata, Kobayashi, 1994). У этого вида цвет кутикулы варьирует от зеленого до темно-коричневого, что позволило в эксперименте выделить 6 цветовых форм (рис. 5). Из рис. 5 видно, что с увеличением длины дня светлоокрашенные формы встречаются чаще.

Фотопериодическая регуляция окраски полужесткокрылых была обнаружена также в экспериментах со щитником *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994). Личинки последнего возраста, выращенные в контролируемых условиях, имели значительные различия по степени пунктированности головы, переднеспинки, щитка и зачатков крыльев. Были выделены две морфологические формы: у одной из них указанные части тела имели густую черную пунктировку, часто переходящую в сплошные черные пятна, что придавало личинкам ярко выраженный металлический блеск; у другой формы черная пунктировка по желтому фону была значительно более слабой и никогда не имела металлического блеска. Появление темноокрашенной формы стимулируется коротким днем и пониженной температурой (рис. 6), что позволяет предположить адаптивный характер и участие этой реакции в терморегуляции.

Известно, что фотопериодическими условиями могут регулироваться и некоторые параметры диапаузы. Так, у щитника *Podisus maculiventris* длина дня определяла длительность спонтанной реактивации, и наименьшую продолжительность имела диапауза, индуцированная в 12 ч (рис. 7, данные Т. А. Волкович).

Большая группа примеров иллюстрирует возможность фотопериодического контроля еще одного количественного параметра — длительности и скорости личиночного развития. Дэнкс (Danks, 1987) приводит 80 видов из всех крупнейших отрядов насекомых, для которых известен такой контроль. При этом во всех отрядах есть виды, личиночное развитие которых ускоряется длинным днем и замедляется коротким, а также виды, для которых характерны противоположные эффекты.

Лишь у немногих видов полужесткокрылых с большей или меньшей степенью детальности исследовались как ФПР, так и регуляция сезонного цикла: в настоящее время есть информация о длительности личиночного развития в разных фотопериодических условиях для 15 видов клопов. Анализ этих данных показал, что у 8 видов задержки в личиночном развитии приурочены к длиннодневным фотопериодам, у трех они наблюдались в короткодневной части фотопериодической шкалы. У остальных 4 видов длина дня не влияла на длительность развития личинок (Мусолин, Саулич, 1996).

При коротком дне личинки *Nezara viridula* (*Pentatomidae*) росли дольше, чем при длинном (Ali, Ewiess, 1977). В 25° эти задержки составляли почти 20% (рис. 8). Интересно, что тенденция сохранялась при широком диапазоне температур. Авторы

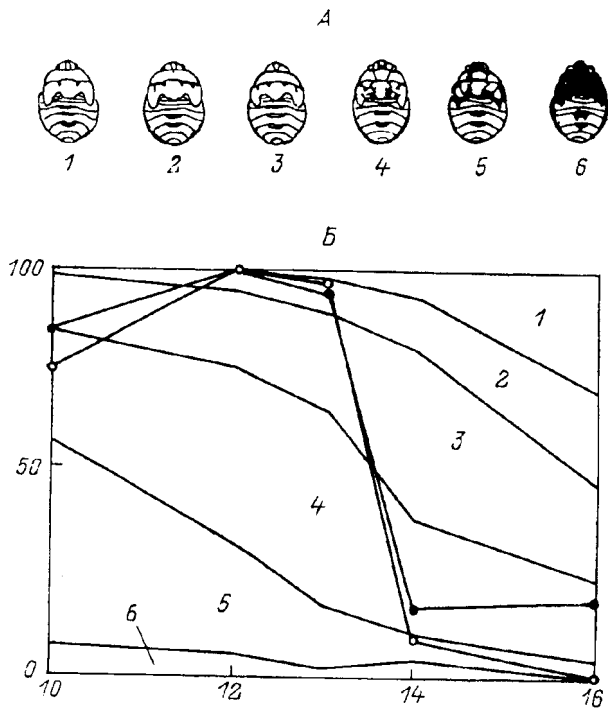


Рис. 5. Фотопериодическая регуляция окраски личинок *Plautia stali* (по: Numata, Kobayashi, 1994).
 А — градация личинок V возраста по окраске, Б — ФПР индукции диапаузы и окраски личинок. ФПР самок (белые кружки) и самцов (черные кружки); цифры — градации по окраске. По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — число особей, %.

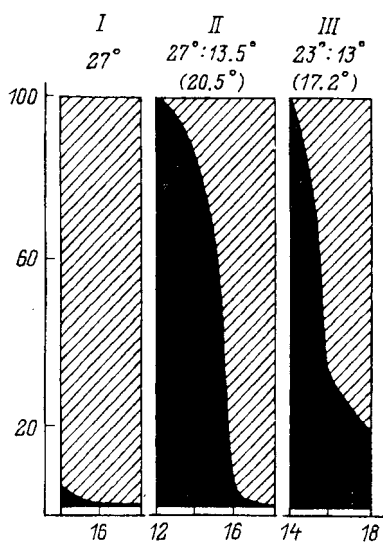


Рис. 6. Влияние температуры и фотопериода на соотношение личинок двух морфологических типов у *Arma custos* (по: Волкович, Саулич, 1994).

Черное поле — личинки I типа, заштрихованное поле — личинки II типа (пояснение в тексте); I—III — температурный режимы (постоянная температура и терморитмы). По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — число личинок, %.

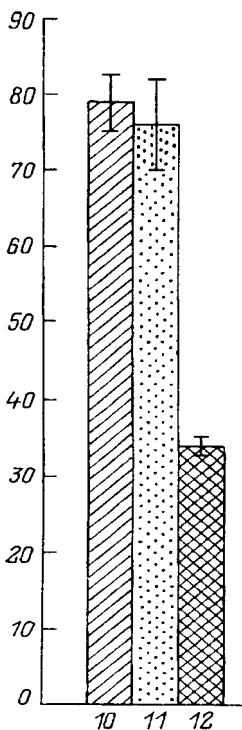


Рис. 7. Длительность спонтанной реактивации *Podisus maculiventris* в коротком дне при 24° (данные Т. А. Волкович).

По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — дни, $m \pm S. E.$

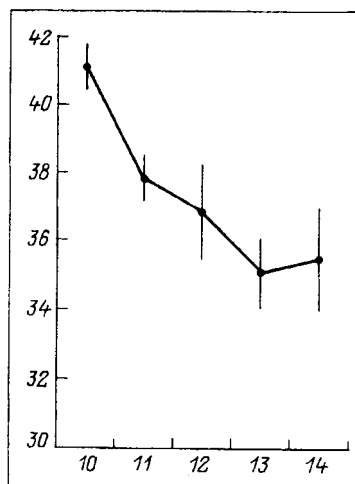


Рис. 8. Длительность личиночного развития *Nezara viridula* при 25° (по: Ali, Ewiess, 1977).

По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — дни, $m \pm S. E.$

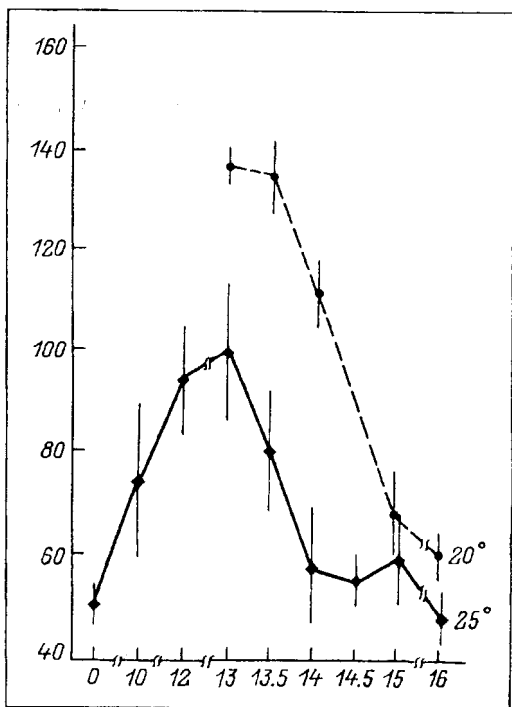


Рис. 9. Длительность личиночного развития *Carhula humerigera* (по: Kiritani, 1985).

По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — дни, $m \pm S. D.$

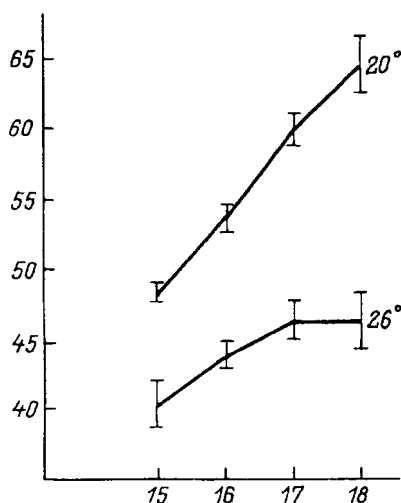


Рис. 10. Длительность личиночного развития *Palomena prasina* при разных фотопериодических и температурных режимах.

По оси абсцисс — фотопериод, ч; по оси ординат — дни, $m \pm S. E.$

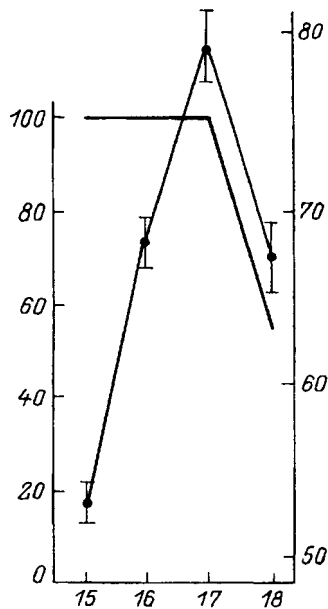


Рис. 11. ФПР и длительность личиночного развития *Pyrrhocoris apterus* при разных фотопериодических условиях, 20° (по: Саулич и др., 1993).

По оси абсцисс — фотопериод, ч; по левой оси ординат — число диапаузирующих самок (толстая линия), %; по правой оси ординат — дни (тонкая линия), $m \pm S. E.$

исследования предполагают, что более продолжительная фотофаза обеспечивает более длительный период питания, что в свою очередь повышает метаболические функции и ускоряет развитие.

Значительно ярче проявилась роль длины дня в регуляции длительности развития личинок *Carbula humerigera* (Pentatomidae) (рис. 9). 30—40-дневные задержки в росте в коротком дне классифицируются автором как факультативная зимняя личиночная диапауза (Kiritani, 1985).

Рассмотренные виды характеризуются длиннодневным типом ускорения личиночного развития. Однако, как оказалось, у значительно большего числа видов ускорение в развитии личинок приурочено не к длиннодневной, а к короткодневной части фотопериодической шкалы. У *Graphosoma lineatum* и *Coreus marginatus* такое ускорение невелико и составляет 10—15%. Также почти на 15—20% быстрее при коротком дне, чем при длинном, развиваются личинки клопов *Arma custos* (Волкович, Саулич, 1994), *Eurydema oleracea* (Фасулати, 1976) и *Eysarcoris lewisi* (Hori, Inamura, 1991). Более короткий день ускоряет развитие у щитника *Palomena prasina* (Saulich, Musolin, 1995): при 20° ускорение достигает 25% (рис. 10). Личинки родственного предыдущему виду японского клопа *Palomena angulosa* в условиях короткого дня (15 ч) развиваются в 1.36 раза дольше, чем в условиях длинного дня (Hogi, 1988).

Наиболее детальный материал имеется о длительности развития личинок клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus*. Этот вид исследован и при постоянной температуре, и в условиях природного и лабораторного терморитмов (Саулич и др., 1993; Numata et al., 1993). На рис. 11 представлены результаты, полученные при 20°, — при увеличении длины дня от 15 до 17 ч длительность личиночного развития возрастала. Эта тенденция отмечалась и в других температурных режимах.

Таким образом, видно, что имеется достаточно много примеров фотопериодической индукции задержек в личиночном развитии среди полужесткокрылых. Оказалось возможным выявить некоторые общие черты проявления этого феномена.

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

Любая физиологическая реакция имеет свой температурный оптимум и границы проявления. Результаты проведенных опытов показывают, что при более высоких температурах ускорение развития проявилось значительно слабее, а часто и совсем исчезало. При постоянной температуре это наблюдалось, например, в экспериментах с *Graphosoma lineatum*, *Eurydema oleracea*, *Pyrrhocoris apterus* и *Palomena prasina*. В условиях лабораторного терморитма повышение средней температуры ритма подавляло реакцию у *P. apterus*.

В естественной природе насекомые развиваются в условиях не константного фотопериода, а на фоне сезонной динамики длины дня.

В экспериментах влияние изменяющегося дня исследовалось у двух видов. Оказалось, что у *Palomena angulosa* сокращающийся день ускорял личиночное развитие и чем короче был средний фотопериод, тем быстрее развивались личинки (Hori, 1986).

В опытах с *Carbula humerigera* однократные переносы личинок из короткого дня в более длинный были более эффективны в синхронизации окрыления личинок, чем в ускорении личиночного развития (Kiritani, 1985).

РОЛЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ В СЕЗОННОМ РАЗВИТИИ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Сезонное развитие вида или локальной популяции — понятие более сложное, чем это кажется на первый взгляд. Это не просто неизменная последовательная смена стадий онтогенеза или даже фенология. Сезонное развитие, его динамика и в конце концов его успешность зависят от целого комплекса информационных и энергетических связей. Если какие-то из этих связей нарушаются, то популяция может оказаться уязвимой для неблагоприятных внешних условий, что может привести как к гибели отдельных особей, так и всей популяции в целом.

Анализ всей совокупности информационных и энергетических связей между популяцией и окружающей ее природной средой — задача чрезвычайно сложная. Рассмотрим один из аспектов этой проблемы — сигнальную роль фотопериодических условий в регуляции сезонного развития некоторых полужесткокрылых.

Обязательное наступление имагинальной диапаузы при моновольтинном развитии наблюдалось у *Coreus marginatus* и *Palomena prasina*. Сезонный цикл этих двух видов в лесостепной зоне выглядит следующим образом: зимуют взрослые клопы, весной после непродолжительного периода питания они приступают к яйцекладке, которая может продолжаться более месяца. Отрождающиеся личинки питаются, медленно растут и к началу августа окрыляются. После периода преддиапаузного питания клопы уходят на зимовку в состоянии репродуктивной диапаузы (рис. 12). Никакими провоцирующими условиями у них не удавалось вызвать размножение. Нигде в пределах ареалов этих видов второе поколение не наблюдается.

В выравнивании возрастных составов личинок и синхронизации диапаузирующей стадии с оптимальным для ее наступления периодом сезона участвуют фотопериодические реакции, регулирующие скорость роста личинок.

Как показали исследования, наибольшим ускоряющим эффектом при 20° обладал фотопериод 15 ч. Такая длина дня на широте 50° с. ш. наступает в середине августа (рис. 12). Ускорение развития в этих условиях имеет, несомненно, адаптивное значение, поскольку увеличивает шансы личинок достичь диапаузирующей стадии до наступления осеннего похолодания.

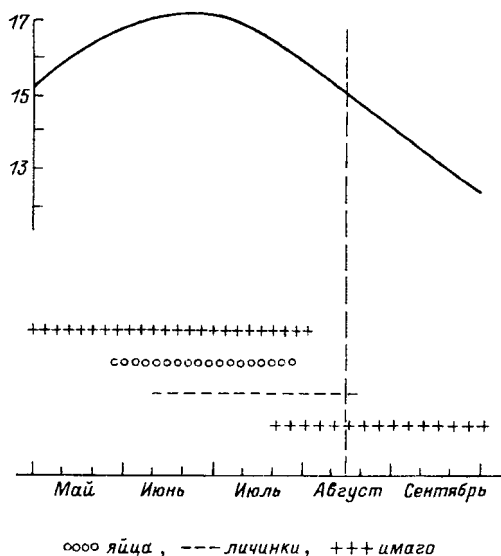


Рис. 12. Фенология *Palomena prasina* и *Coreus marginatus* в лесостепной зоне.

По вертикальной оси — длина дня на 50° с. ш., ч (включая половину гражданских сумерек. По: Шаронов, 1945). Вертикальная линия — длина дня 15 ч.

Для успешного развития полной генерации необходима относительно небольшая по сравнению с другими полужесткокрылыми сумма эффективных температур — около 325 гр. дн. (Мусолин, Саулич, 1995). Это позволило априорно предположить возможность развития двух генераций за сезон в лесостепной зоне. Для ее проверки в достаточно теплом сезоне 1995 г. партии личинок I возраста выставлялись в природные условия каждые 10 дней с 10 VI по 20 VII. Всего в 5 сериях полевого эксперимента завершили развитие и окрылились более 400 клопов (рис. 13). Но ни одна самка не приступила к яйцекладке: все насекомые после непродолжительного периода питания сформировали диапаузу. Клопы из самой ранней (первой) серии эксперимента начали окрыляться в середине июля. Естественная длина дня в это время с учетом половины гражданских сумерек составляет в регионе исследований 16,5 ч, что в соответствии с лабораторными данными должно индуцировать диапаузу у 75% самок даже при постоянной температуре 24° (Мусолин, Саулич, 1995). Более низкая среднесуточная температура в природе (до 20°) и чувствительность к фотопериоду на стадии имаго определили 100% формирование диапаузы.

Большая роль в детерминации структуры сезонного цикла (и возможности появления второй генерации) принадлежит также и температурным условиям, на фоне которых идут преимагинальное развитие и созревание самок. Более теплая весна могла бы, вероятно, сдвинуть начало, а следовательно, и завершение развития первой генерации, а высокая температура после окрыления — способствовать снижению фотопериодического порога, т. е. увеличить фракцию самок, детерминированных на активное развитие и способных дать начало второму поколению *G. lineatum* в природе. Однако это предположение требует дополнительной экспериментальной проверки путем искусственного изменения сроков развития в сезоне.

У *Arma custos* обнаружена сходная регуляция сезонного развития в лесостепной зоне (Волкович, Саулич, 1994). Диапауза у этого вида — факультативная, но все окрыляющиеся клопы детерминированы на подготовку к зимовке. Это обусловлено тем, что имаго (а только они у этого вида чувствительны к фотопериоду) появляются не ранее второй половины июля, т. е. живут при длине дня, короче критической.

Замедление роста личинок в длиннодневных условиях (июнь—июль) задерживает преждевременное окрыление и формирование имагинальной диапаузы.

Факультативная имагинальная диапауза является важным элементом жизненного цикла многих полужесткокрылых умеренной зоны. Среди них щитник *Graphosoma lineatum* — вид, обычный для средней полосы России и широко распространенный в Палеарктике. Количество генераций за сезон на протяжении ареала изменяется с географической широтой. Известно, что в Южной Швеции популяция этого вида — моновольтинная (Larsson, 1989), на Украине и в Казахстане вид дает 1—2 поколения в сезоне (Пучков, 1961; Асанова, Искаков, 1977), а в Крыму и в Тулузе (юг Франции) отмечено двухгенерационное развитие (Арнольди, 1948; Nguyen Van, 1964). Это свидетельствует о том, что сезонный цикл вида регулируется внешними условиями.

Путем искусственного сдвига момента окрыления на более ранние сроки удалось вызвать в эксперименте репродукцию у 37% самок (Саулич, Волкович, 1996). Это доказывает роль фотопериода как одного из главных регуляторов сезонного развития.

Значение фотопериодических реакций в регуляции сезонного развития еще более ярко проявилось у клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Саулич и др., 1993; Saulich et al., 1994).

В теплые годы все самки, окрыляющиеся до середины июля, детерминированы на размножение, а уже с конца этого месяца все они готовятся к диапаузе. В течение второй половины июля присутствуют обе фракции. В холодные годы температурные ресурсы обеспечивают развитие только одного поколения, и окрылившиеся клопы все диапаузируют.

Из-за того что самки *P. apterus* живут долго и откладывают яйца в течение полутора месяцев, в популяции возникает разновозрастность особей (рис. 14). Личинки из поздних кладок попадают в короткодневные условия, поэтому уже в первом поколении формируется диапауза имаго. Личинки из ранних кладок развиваются в условиях длинного дня, поэтому детерминированы на активность. В большинстве случаев в один и тот же вегетационный сезон осуществляются оба типа развития (одногенерационный и двухгенерационный). Естественно,

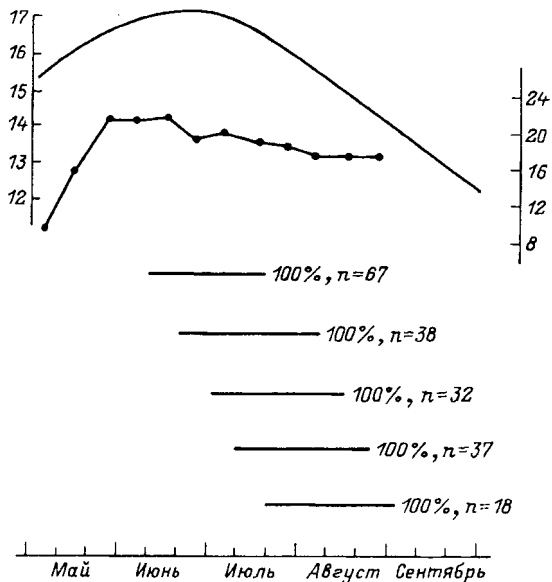


Рис. 13. Индукция диапаузы у *Graphosoma lineatum* в полевых опытах.

Горизонтальные отрезки — личиночное развитие, цифры у отрезков — количество диапаузирующих самок, %. По левой вертикальной оси — длина дня на 50° с. ш., ч (включая половину гражданских сумерек. По: Шаронов, 1945); по правой вертикальной оси — среднедекадные температуры воздуха, °С.

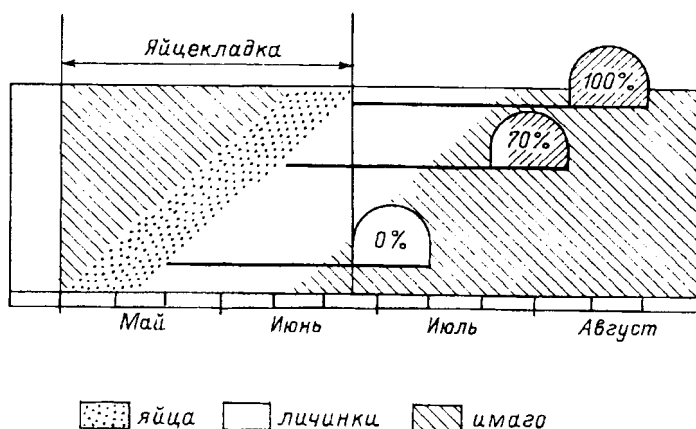


Рис. 14. Фенология и механизм образования моно- и бивольтинной фракций у *Pyrrhocoris apterus* в лесостепной зоне (ориг.).

Горизонтальные отрезки — личиночное развитие, цифры у отрезков — количество диапаузирующих самок, %.

более жаркие годы увеличивают поливольтинную фракцию, а прохладные годы способствуют моновольтинизму.

В том случае, когда клопы попадают в промежуточные условия, среди окрылившихся встречаются обе фракции клопов — активные и диапаузирующие. И в этом случае большое значение приобретают погодные условия, определяя объем каждой фракции.

При описанном сценарии развития становится ясным и экологический смысл регулируемых фотопериодом изменений сроков развития личинок. Те особи, которые развиваются по двухгенерационному типу дважды в сезоне попадают в условия короткого дня — весной и осенью. Это вызывает сильное ускорение развития и повышает шансы успешно завершить цикл до наступления устойчивого похолодания. Важно отметить, что чем короче длина дня, тем быстрее развиваются личинки. Это принципиально в осенний период, когда количество тепла находится на критическом уровне.

При одногенерационном типе личинки развиваются на фоне длинного дня, в результате чего происходит сильное торможение скорости роста. Благодаря такой регуляции темпов развития личинок, окрыление отодвигается на более поздние сроки, когда окружающие условия более оптимальны для формирования диапаузы.

У видов со стабильным поливольтинным сезонным циклом ФПР обеспечивает активность в течение всего благоприятного для жизнедеятельности сезона и формирование диапаузы в преддверии неблагоприятного. Это ярко проявилось в экспериментах с *Riptortus clavatus*. В пределах естественного ареала в Японии вид дает две генерации в год (Numata, 1985). В экспериментах, проведенных в лесостепной зоне в 1995 г., партии яиц этого вида выставлялись в природные условия каждые 10 дней с 1 VI по 30 VII. В первых пяти сериях опыта все самки были активными и через 10—15 дней после окрыления приступали к яйцекладке. В соответствии с параметрами ФПР диапауза формировалась лишь у клопов, окрылившихся в третьей декаде августа, когда длина дня приблизилась к пороговой.

Рассмотренные примеры касались видов, имеющих в сезонном цикле только один период покоя — зимнюю диапаузу, или гибернацию, которая наступает облигатно при достижении насекомыми определенной онтогенетической стадии или индуцируется внешними условиями, но также на строго определенной стадии. Однако среди полужесткокрылых есть виды с более сложными сезонными схемами.

Сезонный цикл с двумя периодами физиологического покоя был обнаружен у хищного клопа-щитника *Picromerus bidens*.

Принято считать, что сезонное развитие этого вида происходит по моновольтинному типу с облигатной диапаузой на эмбриональной стадии (Leston, 1955; Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1961). Весной вышедшие из перезимовавших яиц личинки растут, окрылившись имаго в конце лета спариваются, и осенью самки откладывают диапаузирующие яйца. Казалось бы, простота этого необычного для щитников сезонного цикла не оставляет места для регуляторной роли фотопериода.

В литературе есть немногочисленные указания на регистрацию отдельных взрослых особей вида не осенью, а весной (Leston, 1955). В коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) были обнаружены 9 экз. этого вида, пойманных в природе в разные годы с апреля по июнь. Кроме того, предполагается существование в природе «вторичного» сезонного цикла с зимовкой неприступивших к репродукции имаго и эмбриональным развитием без холодовой реактивации (Larivier, Larochelle, 1989). Возникают вопросы: какие особенности позволяют некоторым особям успешно пережить зиму и какова судьба яиц, отложенных перезимовавшими самками (будут ли они диапаузирующими или «активными», не требующими холодовой реактивации)?

В экспериментальных условиях реакция на длину дня проявилась в период репродукции (Мусолин, 1996). В короткодневных режимах самки приступили к яйцекладке очень синхронно, и период до первой кладки составил в среднем 11—19 дней с момента окрыления. В длиннодневных режимах (18 и 20 ч) первые

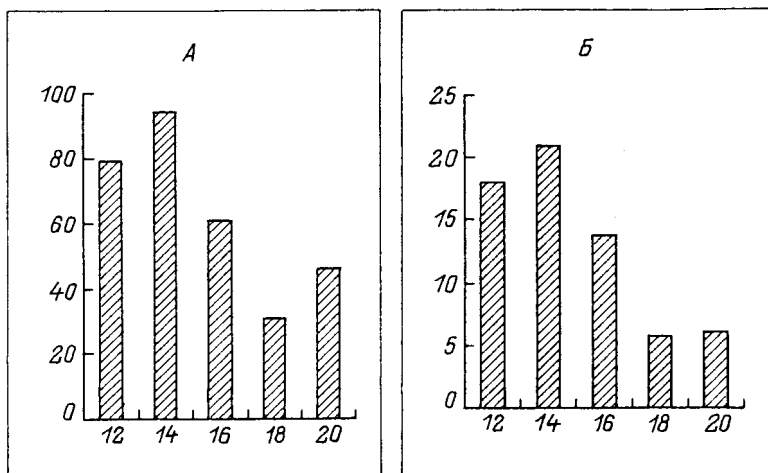


Рис. 15. Отрождение личинок *Picromerus bidens* без холодовой реактивации в течение 60 дней после яйцекладки при 25°.

По оси абсцисс — фотопериодические режимы (ч), в которых содержались родительское поколение и кладки; по оси ординат: А — количество кладок, содержащих реактивированные яйца, % ($n = 13-29$); Б — количество яиц, из которых отродились личинки, % ($n = 281-996$).

яйцекладки появились значительно позднее; в 18 ч средний срок созревания приближался к 53 дням.

Вызываемая длинным днем задержка яйцекладки, очевидно, должна рассматриваться как летняя диапауза, или эстивация. Данные лабораторных исследований позволяют утверждать, что это состояние индуцируется и терминируется фотопериодическими условиями.

Облигатная эмбриональная диапауза нередко встречается у насекомых и, как правило, для ее прекращения требуется холодовая реактивация. Именно это и предполагалось обнаружить у *P. bidens*. Для проверки этого предположения яйца, полученные в эксперименте, на 2 месяца были оставлены в температуре +25°. Через 30 дней после яйцекладки из отдельных яиц стали вылупляться личинки. От 30 до 94% кладок содержали яйца, из которых в течение первых 60 дней после яйцекладки отродились личинки, т. е. произошла спонтанная реактивация (рис. 15, А). В короткодневных режимах доля таких кладок была значительно выше, чем в длиннодневных. Кроме того, в коротком дне доля реактивированных («активных») яиц была 14—20%, а в длинном дне их было значительно меньше — 5—6% (рис. 15, Б). Таким образом, прослеживалась следующая закономерность: в коротком дне была выше доля как спонтанно реактивированных яиц, так и кладок, содержащих такие яйца.

Обнаруженные в эксперименте эстивация и спонтанная реактивация у *P. bidens* дают основание по-новому взглянуть на сезонный цикл вида. Как свидетельствуют полученные материалы, *P. bidens* имеет непрочную эмбриональную диапаузу. Поэтому в случае появления первых кладок уже в конце июня по крайней мере из части яиц личинки отрождались бы в том же сезоне даже без холодовой реактивации. Это привело бы к гибели неподготовленных к зимовке личинок и имаго. Чтобы исключить появление второго поколения, выработалась фотопериодическая реакция, индуцирующая эстивацию у самок, появившихся рано в сезоне. В условиях длинного дня в июне—августе большинство самок эстивируют, приступая к яйцекладке только в сентябре. Низкая температура поздней осени предотвращает эмбриогенез. Таким образом, два механизма — факультативная эстивация имаго и облигатная гибернация яиц — успешно обеспечивают моновольтинизм данного вида.

В заключение надо отметить, что сезонные адаптации и роль фотопериодических условий в регуляции сезонных циклов полужесткокрылых исследованы пока слабо.

Но даже материалы, представленные в данной работе, раскрывают разнообразие жизненных стратегий этих насекомых и сложность регуляторных механизмов, участвующих в их поддержании.

Настоящая работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 96-04-48267), ГНТП «Биоразнообразию» и Конкурсного центра грантов по фундаментальным исследованиям в области проблем лесного комплекса (Госкомвуз РФ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Асанова Р. Б., Искаков Б. В. Вредные и полезные полужесткокрылые (Heteroptera) Казахстана. Определитель. Алма-Ата: Кайнар. 1977. С. 1—204.
- Виноградова Е. Б. 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. Л.: Наука. 1978. С. 95—101 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 69).
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб.: Наука. 1991. С. 1—256 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 214).
- Волкович Т. А. Роль световых и температурных условий в контроле активного развития и диапаузы златогазки обыкновенной *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae). I. Фотопериодическая реакция при константной и постепенно изменяющейся длине дня // Энтомолог. обозр. 1987. Т. 66, вып. 1. С. 3—12.
- Волкович Т. А., Горышин Н. И. Оценка и накопление фотопериодической информации у клопа-солдатика (*Pugthocoris arterus*) при индукции яйцекладки // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 1. С. 46—55.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х. Хищный клоп *Agma custos*: фотопериодический и температурный контроль диапаузы и окраски // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 10. С. 26—37.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х., Горышин Н. И. Чувствительная к длине дня стадия и накопление фотопериодической информации у хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтомолог. обозр. 1991. Т. 70, вып. 1. С. 14—22.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Вагнер М., Борисенко И. А. Роль температуры и фотопериода в контроле развития и диапаузы хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 8. С. 1149—1161.
- Горышин Н. И., Тыщенко Г. Ф. О накоплении фотопериодической информации у капустной совки *Varathra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae) при индукции диапаузы // Энтомолог. обозр. 1973. Т. 52, вып. 2. С. 249—255.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. 1961. С. 1—244.
- Заславский В. А. Взаимосвязь количественных и качественных реакций в фотопериодизме насекомых // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 6. С. 913—921.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 1984. С. 1—180 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 120).
- Кузнецов В. И. Персиковая (*Pegonea lubricana* Mn.) и клюквенная (*Pegonia fimbriana* Thnhr.) листовертки (Lepidoptera, Tortricidae) как формы одного вида // Энтомолог. обозр. 1955. Т. 34. С. 124—128.
- Масаки С. Фотопериодизм в сезонном жизненном цикле сверчков // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых / Ред. Горышин Н. И. Л.: Изд-во ЛГУ. 1972. С. 25—50.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* (Heteroptera, Pentatomidae). I. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтомолог. обозр. 1995. Т. 74, вып. 1. С. 736—743.
- Перепелица Л. В. Роль фотопериода при развитии ягодного клопа // Бюл. ВНИИЗР. 1971. Т. 21. С. 11—13.
- Пучков В. Г. Щитники. Фауна Украины. Т. 21, вып. 1. Київ: АН УРСР, Ін-т зоол. 1961. С. 1—338.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А., Нумата Х. Температурный и фотопериодический контроль развития клопа солдатика *Pugthocoris arterus* (Hemiptera, Pugthocoridae) в природных условиях // Вестн. СПбГУ. 1993. Сер. 3, вып. 4. № 24. С. 31—39.
- Тыщенко В. П. Принципы фотопериодического контроля развития и диапаузы насекомых // Фотопериодизм животных и растений / Ред. Заславский В. А. Л.: ЗИН АН СССР. 1976. С. 163—200.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых. Л.: Наука. 1977. С. 1—155 (Тр. ВЭО. Т. 59).
- Тыщенко В. П. 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. Л.: Изд-во ЛГУ. 1981. С. 82—104 (Тр. Биолог. НИИ ЛГУ. Т. 31).
- Тыщенко В. П., Гасанов О. Г. Сравнительное изучение фотопериодической регуляции диапаузы и веса куколки у нескольких видов чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 63—68.
- Фасулати С. Р. Фотопериодическая реакция и окраска рапсового клопа *Eurydema oleracea* (Hemiptera, Pentatomidae). Дипломная работа. Л.: ЛГУ. 1976. С. 1—40 (машинопись).

- Ali M., Ewiess M. A. Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera: Pentatomidae) // Z. Ang. Ent. 1977. Vol. 84. P. 256—264.
- Atwal A. S. 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. 1955. Vol. 3. P. 185—221.
- Danks H. V. Insect dormancy: an ecological perspective. Biological Survey of Canada. Monograph. Ser. N 1. Ottawa. 1987. P. 1—439.
- Dingle H. Diapause in a migrant insect, the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Hemiptera: Lygaeidae) // Oecologia (Berl.). 1974. Vol. 17. P. 1—10.
- Dolling W. R. Photoperiodically determined phase production and diapause termination in *Notostira elongata* (Geoffroy) (Hemiptera: Miridae) // Entomol. Gaz. 1973. Vol. 24, N 1. P. 75—79.
- Endo K., Ueno S., Matsufuji M., Kakuo Y. Photoperiodic control of the determination of two different seasonal diphenism of the asian comma butterfly, *Polygonia c-aureum* // Zool. Sci. 1992. Vol. 9, N 4. P. 725—731.
- Fujisaki K. Wing form determination and sensitivity of stages to environmental factors in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae) // Appl. Ent. Zool. 1989. Vol. 24, N 3. P. 287—294.
- Fujisaki K. Wing reduction in the autumn generation of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae) // Appl. Ent. Zool. 1993. Vol. 28, N 1. P. 112—115.
- Gomi T., Takeda M. A quantitative photoperiodic response terminates summer diapause in the tailed zygænid moth, *Elcysma westwoodii* // J. Insect Physiol. 1992. Vol. 38, N 9. P. 665—670.
- Harada T. Reproduction by overwintering adults of water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius) // Zool. Sci. 1993. Vol. 10. P. 313—319.
- Harada T., Taneda K. Seasonal changes in alary dimorphism of a water strider, *Gerris paludum insularius* (Motschulsky) // J. Insect Physiol. 1989. Vol. 35, N 12. P. 919—924.
- Honěk A. Factores influencing the wing polymorphism in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // Zool. Jb. Syst. 1976. Vol. 103. P. 1—22.
- Hori K. Effects of photoperiod on nymphal growth of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. 1986. Vol. 21, N 4. P. 597—605.
- Hori K. Effects of stationary photoperiod on nymphal growth, feeding and digestive physiology of *Palomena angulosa* Motschulsky (Hemiptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. 1988. Vol. 23, N 4. P. 401—406.
- Hori K., Inamura R. Effect of stationary photoperiod on reproductive diapause, nymphal growth, feeding and digestive physiology of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. 1991. Vol. 26, N 4. P. 493—499.
- Hori K., Kimura A. Effect of stationary photoperiod on diapause induction of *Eysarcoris lewisi* Distant (Heteroptera: Pentatomidae) and the developmental stage sensitive to stimulus for reproductive diapause // Appl. Ent. Zool. 1993. Vol. 28, N 1. P. 53—58.
- Ishii M., Hidaka T. Characteristics of pupal diapause in the univoltine papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera, Papilionidae) // Kontyû. 1982. Vol. 50, N 4. P. 610—620.
- Kimura M. T. Quantitative response to photoperiod during reproductive diapause in the *Drosophila auraria* species-complex // J. Insect Physiol. 1990. Vol. 36. P. 147—152.
- Kiritani Y. Effect of stationary and changing photoperiods on nymphal development in *Carbula humerigera* (Heteroptera: Pentatomidae) // Appl. Ent. Zool. 1985. Vol. 20, N 3. P. 257—263.
- Kobayashi S., Numata H. Photoperiodic responses controlling the induction of adult diapause and the determination of seasonal form in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Zool. Sci. 1993. Vol. 10, N 6. P. 983—990.
- Kobayashi S., Numata H. Effects of temperature and photoperiod on the induction of diapause and the determination of body coloration in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Zool. Sci. 1995. Vol. 12. P. 343—348.
- Lariviere M.-C., Laroche A. *Picromerus bidens* (Heteroptera: Pentatomidae) in North America, with a world review of distribution and bionomics // Ent. News. 1989. Vol. 100, N 4. P. 133—146.
- Larsson F. K. Female longevity and body size as predictors of fecundity and egg length in *Graphosoma lineatum* L. (Hemiptera, Pentatomidae) // Dtsch. Ent. Z., N. F. 1989. Bd 36, N 4—5. S. 329—334.
- Leston D. The life-cycle of *Picromerus bidens* (L.) (Hem., Pentatomidae) in Britain // Ent. Mon. Mag. (London). 1955. Vol. 91. P. 109.
- Masaki S. Geographic variation in the intrinsic incubation period: a physiological cline in the emma field cricket // Bull. Fac. Agric. Hiroshima Univ. 1965. N 11. P. 59—90.
- McPherson J. E. Photoperiod effects in a southern Illinois population of the *Euschistus tristigmus* complex (Hemiptera: Pentatomidae) // Ann. Ent. Soc. Amer. 1974. Vol. 67, N 6. P. 943—952.
- McPherson J. E. Effects of developmental photoperiod on adult morphology in *Euschistus tristigmus* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) // Ann. Ent. Soc. Amer. 1975. Vol. 68, N 6. P. 1107—1110.
- Müller H. J. Effects of photoperiod and temperature on leafhopper vectors. In: Maramorash K., Harris K. F. (eds). Leafhopper Vectors and Plant Disease Agents. London: Acad. Press. 1979. P. 29—94.
- Muraji M., Miura T., Nakasuji F. Phenological studies on the wing dimorphism of a semi-aquatic bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera: Veliidae) // Res. Pop. Ecol. 1989. Vol. 31, N 1. P. 129—138.
- Nechols J. R. Photoperiodic responses of the squash bug (Heteroptera: Coreidae): diapause induction and maintenance // Environ. Ent. 1988. Vol. 17, N 3. P. 427—431.

- Nguyen Ban J. Étude de la biologie de *Graphosoma lineata* (Hemiptéroïde Scutellerinae) // Bull. Soc. D'Histoire Naturelle. 1964. T. 99, F. 3—4. P. 325—340.
- Numata H. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus* // Memoirs Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Biology. 1985. Vol. 10. P. 29—48.
- Numata H., Kobayashi S. Threshold and quantitative photoperiodic responses exist in an insect // *Experientia*. 1994. Vol. 50. P. 969—971.
- 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. Sci.* 1993. Vol. 10. P. 521—527.
- Oshiro Y. Studies on the population dynamics of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* (Okajima) (Heteroptera, Lygaeidae) in the sugar cane field. Part 2. Effect of temperature, daylength and population density on the appearance of the macropterous adults // *Kontyû*. 1981. Vol. 49. P. 385—389.
- Perez Y., Verdier M., Pener M. P. The effect of photoperiod on male sexual behaviour in a north adriatic strain of the migratory locust // *Entomologia Exp. Appl.* 1971. Vol. 14. P. 245—250.
- Saulich A. H., Musolin D. L. Univoltinism and its regulation in some true bugs (Insecta, Heteroptera) // 2nd European Workshop of Invertebrate Ecophysiology. Abstracts. Česke Budejovice. 1995. P. 73.
- Saulich A. H., Volkovich T. A., Numata H. Control of seasonal development by photoperiod and temperature in the linden bug, *Pyrrhocoris apterus* in Belgorod, Russia // *Zool. Sci.* 1994. Vol. 11. P. 883—887.
- Southwood T. R. E., Leston D. Land and water bugs of the British Isles. London and New York: Frederick Warne and Co. Ltd. 1959. P. 1—436.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects. New York: Oxford Univ. Press. 1986. P. 1—411.
- Vepsäläinen K. The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* (Zett.) population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland // *Ann. Acad. Sci. Fenn.* 1971. Ser. A IV. N 183. P. 1—25.
- Vepsäläinen K. Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: determination and adaptive significance // Dingle H. (ed.). *Evolution of Insect Migration and Diapause*. New York: Springer. 1978. P. 218—253.
- Zera A. J., Tiebel K. C. Photoperiodic induction of wing morphs in the waterstrider *Limnoporus canaliculatus* (Gerridae: Hemiptera) // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1991. Vol. 84, N 5. P. 508—516.

Биологический научно-исследовательский
институт Санкт-Петербургского
государственного университета.

Поступила 10 V 1995.

SUMMARY

In the review results of experimental researches in photoperiodic responses (PhPR) and their role in control of seasonal development in *Heteroptera* are analysed.

Day length regulates some qualitative events (seasonal morphs appearance, diapause induction) and quantitative characteristics (wing length, body coloration, diapause duration, rates of nymph growth, etc.). Various bug species and their responses are given as examples.

Role of different PhPRs in control of seasonal development of six bug species is revealed. In *Coreus marginatus* (Coreidae) and *Palomena prasina* (Pentatomidae) reproductive diapause is obligatory, but photoperiodic conditions regulate rates of nymph growth and synchronise adult emergence with optimal terms for diapause formation. In *Graphosoma lineatum* and *Arma custos* (Pentatomidae) reproductive diapause is facultative, but the species produce one generation a year in the region of investigation due to the peculiarities of their responses on day length and sensitive stage. In *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae) PhPRs determine parallel existence of uni- and bivoltine fractions, values of which are regulated by temperature conditions of the season. Seasonal cycle of *Picromerus bidens* (Pentatomidae) includes not only obligatory egg diapause, but also aestivation, which is induced and terminated by day length. Two types of dormancy (facultative aestivation and obligatory hibernation) provide univoltinism in the species.

Adaptive significance of various PhPRs is discussed.