

## Пластичность температурных норм развития насекомых (обзор)

### A review of plasticity of the thermal reaction norms for development in insects

Е.Б. Лопатина  
Е.В. Lopatina

Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: elena.lopatina@gmail.com.

Saint-Petersburg State University, Universitetskaya Nab. 7/9, St.-Petersburg 199034 Russia.

**Ключевые слова:** насекомые, температура, фотопериод, продолжительность развития, температурный порог, термолабильность.

**Key words:** insects, temperature, photoperiod, developmental time, thermal threshold, thermal sensitivity.

**Резюме.** Температура оказывает огромное влияние на продолжительность развития эктотермных организмов. Скорость развития (обратная величина продолжительности развития) обнаруживает линейную зависимость от температуры в пределах благоприятных для жизнедеятельности температурных условий. График уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре пересекает ось абсцисс в точке порога. Коэффициент регрессии (иначе, коэффициент термолабильности или термочувствительности) определяет угол наклона линии регрессии к оси абсцисс и тем больше, чем сильнее скорость развития зависит от изменений температуры, т.е. чем выше термолабильность развития. Абиотические и биотические факторы среды вызывают изменение температурных норм развития (температурного порога и коэффициента термолабильности). В статье рассматриваются формы пластичности температурных норм развития (ТНР), выявленные на основе результатов собственных экспериментов и математической обработки литературных данных. Сделан вывод о том, что фотопериодическая модификация ТНР является специфической формой регуляции сезонных циклов насекомых.

**Abstract.** Temperature has the greatest effect on the developmental time of ectothermic organisms. The developmental rate (the reciprocal of the developmental time) shows a linear dependence on temperature under favourable temperature conditions. The graph of the linear regression equation of the developmental rate on temperature crosses the abscissa axis at the threshold point. The regression coefficient (or thermal sensitivity coefficient) determines the slope of the regression line to the abscissa axis which is higher if the thermal sensitivity of development is high. Abiotic and biotic environmental factors modify the thermal reaction norms for development (TRND), thereby altering the temperature threshold and thermal sensitivity coefficient. In this paper the forms of plasticity of TRND in insects, revealed on the basis of the results of the author's experiments and mathematical processing of literary data, are considered. It is concluded that photoperiodic modification of TRND is a specific form of regulation of seasonal cycles in insects.

#### Введение

Для насекомых и других пойкилотермных организмов одним из ведущих экологических факторов является температура среды обитания. Насекомые чрезвычайно разнообразны по своим требованиям к термическим условиям среды. Температура играет определяющую роль в регуляции сезонных жизненных циклов насекомых, оказывая непосредственное влияние на скорость роста, продолжительность развития, массу тела и плодовитость особей. Все перечисленные параметры жизненного цикла организма могут проявлять фенотипическую пластичность и быть адаптированными к локальным условиям среды обитания [James, Partridge, 1995; Liefing et al., 2009; Bouton et al., 2011]. Фенотипическая пластичность, индуцируемая абиотическими и биотическими факторами окружающей среды (температурными и фотопериодическими условиями, пищей и проч.), описана для большинства эктотермных организмов. Она характеризуется нормами реакции [Groeters, 1992; Stearns, 1992; Danks, 1994; Nylin, 1994; Nylin, Gotthard, 1998; Roff, 2002; Angilletta et al., 2003; Kingsolver et al., 2004]. Разнообразие норм реакции на температуру возникло в результате действия естественного отбора, приводящего к появлению локальных адаптаций у популяций, которые живут в различных климатических условиях [Angilletta, 2009].

Температурная пластичность и температурная адаптация имеют огромное значение для эктотермных организмов. Однако относительная роль генетической дифференциации и фенотипической пластичности в создании широтных градиентов по параметрам жизненного цикла остается недостаточно понятной [Angilletta, Dunham, 2003; Stillwell, Fox, 2005, 2009; Karl, Fischer, 2008]. Изучение экологической и эволюционной роли фенотипической пластичности организмов и адаптивных норм реакции в

настоящее время является одним из важнейших направлений современной эволюционной биологии [Mednikov, 1987; Gotthard, Nylin, 1995; Schlichting, Pigliucci, 1998; West-Eberhard, 2003; Khlebovich, 2009].

### Параметры термолабильности развития

Полная норма реакции скорости развития на температуру представляет асимметричную колоколообразную кривую с линейным участком в диапазоне температур, наиболее благоприятных для жизнедеятельности, который адекватно отражает реальный термический режим в местообитаниях. Именно поэтому линейный участок нормы реакции на температуру и экологически, и эволюционно наиболее важен [Campbell et al., 1974; Ikemoto, Takai, 2000].

Скорость развития ( $R$ ) вычисляют как обратную величину его продолжительности. Она выражает долю полного развития, которая осуществляется за единицу времени. График уравнения регрессии ( $R = a + bT$ ) характеризует температурную норму реакции особей данного вида, популяции, семьи и т.п., по скорости развития. Он представляет собой прямую линию, пересекающую ось абсцисс в точке порога. Таким образом, температурный порог — это температура, при которой скорость развития приближается к нулю. Коэффициент линейной регрессии  $b$ , иначе коэффициент термолабильности развития [Kozhanchikov, 1961; Mednikov, 1966, 1987], определяет угол наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс. Его значение тем больше, чем сильнее скорость развития зависит от изменений температуры, т.е. чем выше термолабильность или термочувствительность развития. Сумма градусо-дней, или сумма эффективных температур, является обратной величиной коэффициента регрессии и эквивалентна сумме температур выше порога, необходимой для завершения разви-

тия [Mednikov, 1966; Ratte, 1985; Groeters, 1992; Atkinson, 1996; Kipyatkov, Lopatina, 2010]. Температурный порог, коэффициент термолабильности и сумму градусо-дней называют параметрами термолабильности развития. Они характеризуют температурные нормы развития.

Большое количество сравнительных эволюционных исследований жизненных циклов насекомых проведено с использованием линейной модели [Mednikov, 1966; Campbell et al., 1974; Honěk, Kocourek, 1990; Saska et al., 2014; Scriber et al., 2014; Jarošík et al., 2015 и др.]. К настоящему времени изменчивость параметров термолабильности развития насекомых обнаружена и описана на всех уровнях: межвидовом [Honěk, 1996; Kipyatkov, Lopatina, 2015; Kutcherov, 2016], межпопуляционном [Gupta, Lewontin, 1982; Kipyatkov, Lopatina, 2002; Lopatina et al., 2012a, b] и внутривидовом [Parker, 1984; Lamb et al., 1987; Kipyatkov et al., 2005; Balashov, Kipyatkov, 2008; Ellers, Driessen, 2011, Kutcherov et al., 2014].

### Разнообразие форм фотопериодической пластичности ТНР у насекомых

Температурные нормы развития (далее — ТНР) могут изменяться под влиянием абиотических и биотических факторов среды. Так мета-анализ факторов, влияющих на развитие комаров *Aedes aegypti* [Couret, Benedict, 2014], показал, что, хотя температура является определяющей для развития, её воздействие модифицируется особенностями пищевого рациона и плотностью популяции, которые изменяют ТНР.

Влияние фотопериодических условий на продолжительность развития отмечено у десятков видов насекомых из разных отрядов [Danilevskii, 1965; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Gotthard, 1998; Gotthard et al., 2000; Saunders, 2002]. Проведённые нами исследования на клопе-солдатике *P. apterus*, впервые показали, что фотопериодические условия не просто ускоряют или тормозят рост личинок, а изменяют параметры термолабильности развития [Lopatina et al., 2007]. При сокращении длины дня изменяется характер зависимости скорости развития от температуры — происходит постепенное снижение температурного порога и угла наклона линии регрессии к оси абсцисс (рис. 1). Это означает, что развитие личинок постепенно становится менее термолабильным, менее зависимым от температуры, и оно быстрее протекает при относительно низких температурах, ниже 24 °С — точки пересечения линий регрессии. При более высоких температурах развитие происходит быстрее при длинном дне. Таким образом, фотопериоды обладают неоднозначным действием: при одних температурах они ускоряют развитие по сравнению с другими фотопериодами, но при других температурах наблюдается обратный эффект. Подобная модификация характерна для всех

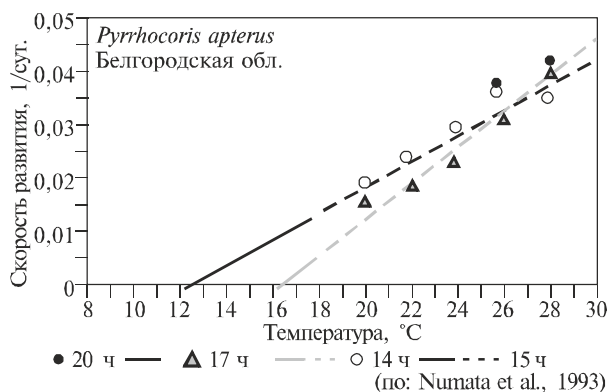


Рис. 1. Фотопериодическая пластичность температурных норм развития личинок клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* из Белгородской области.

Fig. 1. Photoperiodic plasticity of the thermal reaction norms for larval development in linden bug *Pyrrhocoris apterus* from Belgorod region.

изученных нами европейских популяций клопа (Пятигорск, Белгородская обл., Рязанская обл. и Псковская обл.) [Lopatina et al., 2007; Lopatina, 2015, 2016]. В природных условиях клопы откладывают яйца с конца апреля до конца июля. Значит, на протяжении своего развития личинки попадают в различные температурные и фотопериодические условия. Благодаря пластичности ТНР, которые модифицируются под влиянием изменяющейся в течение сезона длины дня, личинки могут закончить развитие осенью при достаточно низких температурах, т.е. наблюдаемое изменение ТНР является адаптивно выгодным. Быстрое развитие при температурах выше 24 °С и высокая термоллабильность, наблюдаемая в длиннодневных условиях, позволяет первому поколению клопов успеть развиться до имаго в первую половину лета даже на севере ареала и отложить яйца, из которых разовьётся второе поколение.

Анализируя литературу, мы нашли работы, авторы которых проводили эксперименты при различных температурных и фотопериодических условиях. Используя опубликованные данные, мы рассчитали параметры уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре для разных фотопериодических режимов у нескольких видов насекомых. Нам удалось показать, что разница в скорости развития особей, которых содержали в различных фотопериодических условиях, является следствием соответствующих различий ТНР [Lopatina et al., 2007; Kutcherov et al., 2011; Lopatina et al., 2011]. Проведённые в последние годы эксперименты и собранные литературные данные, которые мы математически обработали, позволили выявить разнообразие форм модификации ТНР.

**1. Короткий день ускоряет развитие при низких температурах, а длинный день — при высоких.** В длиннодневных условиях развитие более термоллабильно, а порог — выше. Линии регрессии скорости развития по температуре, полученные для разных фотопериодических условий, пересекаются. В наиболее выраженной форме подобное взаимодействие температуры и фотопериода в регуляции скорости развития проявилось у личинок клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (рис. 1), тополевого листоеда *Chrysomela populi* (Chrysomelidae) из Брянска [Kutcherov et al., 2011] и сизой люцерновой тли *Acyrtosiphon kondoi* (Aphididae) (рис. 2-Ф1) [Kodet et al., 1982]. Такое же, хотя и очень слабое влияние короткодневный фотопериод оказал на ТНР личинок божьей коровки *Stethorus gilvifrons* (Coccinellidae) [Aksit et al., 2007], гусениц австралийской бабочки-нимфалиды *Junonia villida* (Nymphalidae) [James, 1987] и личинок наездника-яйцеда *Trichogramma principium* (Trichogrammatidae) [Reznik, Voinovich, 2015].

**2. Короткий день ускоряет развитие при всех благоприятных температурах.** Влияние короткого дня на развитие личинок сводится к двум основным типам, перечисленным ниже.

**2А. Термоллабильность развития возрастает, а температурный порог изменяется незначительно.** Такая реакция была обнаружена у жужелицы *Amara communis* (Carabidae) (рис. 2-Ф2А) [Lopatina et al., 2011]. Скорость и термоллабильность развития личинок в условиях короткого дня (12 ч света в сутки) была заметно выше, чем при длинном дне (22 ч света в сутки). При этом значение температурного порога практически не изменилось, т.к. ускорение развития происходило более или менее пропорционально во всех температурных режимах — на 20–22 %. Более быстрое развитие личинок обеспечивает своевременное завершение онтогенеза в конце летнего сезона и появления имаго, которые зимуют в состоянии диапаузы. После обработки опубликованных литературных данных мы обнаружили похожую реакцию у божьей коровки *Epilachna admirabilis* (Coccinellidae), у которой зимуют личинки последнего возраста [Hoshikawa, 2000].

**2Б. Снижение порога, термоллабильность развития либо несколько понижается, либо практически не изменяется.** Линии регрессии скорости развития по температуре, полученные для разных фотопериодических условий, проходят почти параллельно. Мы показали, что у итальянского клопа *Graphosoma lineatum* (Pentatomidae) (рис. 2-Ф2Б) короткодневный фотопериод (12 ч) вызывал ускорение развития личинок во всех температурных режимах. Оно было диспропорциональным, более выраженным при низких температурах и составило от 15 % при 20 °С до 7 % при 28 °С. При этом происходило снижение температурного порога с 17 °С (при длинном дне) до 16 °С (при коротком дне) и очень незначительное снижение угла наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс, т.е. небольшое снижение термоллабильности развития.

**3. Короткий день ускоряет развитие при высоких температурах, а длинный день — при низких.** При коротком дне происходит повышение термоллабильности развития и порога. Линии регрессии скорости развития по температуре для разных фотопериодических режимов пересекаются. Такая реакция была обнаружена у брянской популяции бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Nymphalidae) [Ryzhkova, Lopatina, 2015b]. При сокращении длины дня наблюдалось постепенное повышение температурного порога и коэффициента термоллабильности развития, увеличивался угол наклона линии регрессии к оси абсцисс (рис. 2-Ф3). В короткодневном фотопериодическом режиме гусеницы развивались быстрее, чем в длиннодневном, при температурах выше точки пересечения линий регрессии, и медленнее — при температурах ниже точки пересечения. Обнаруженное нами фотопериодическое и температурное регулирование преимагинального развития бабочки демонстрирует адаптивные механизмы, обеспечивающие появление двух поколений *I. io* в Брянске. Более низкие значения порога и коэф-

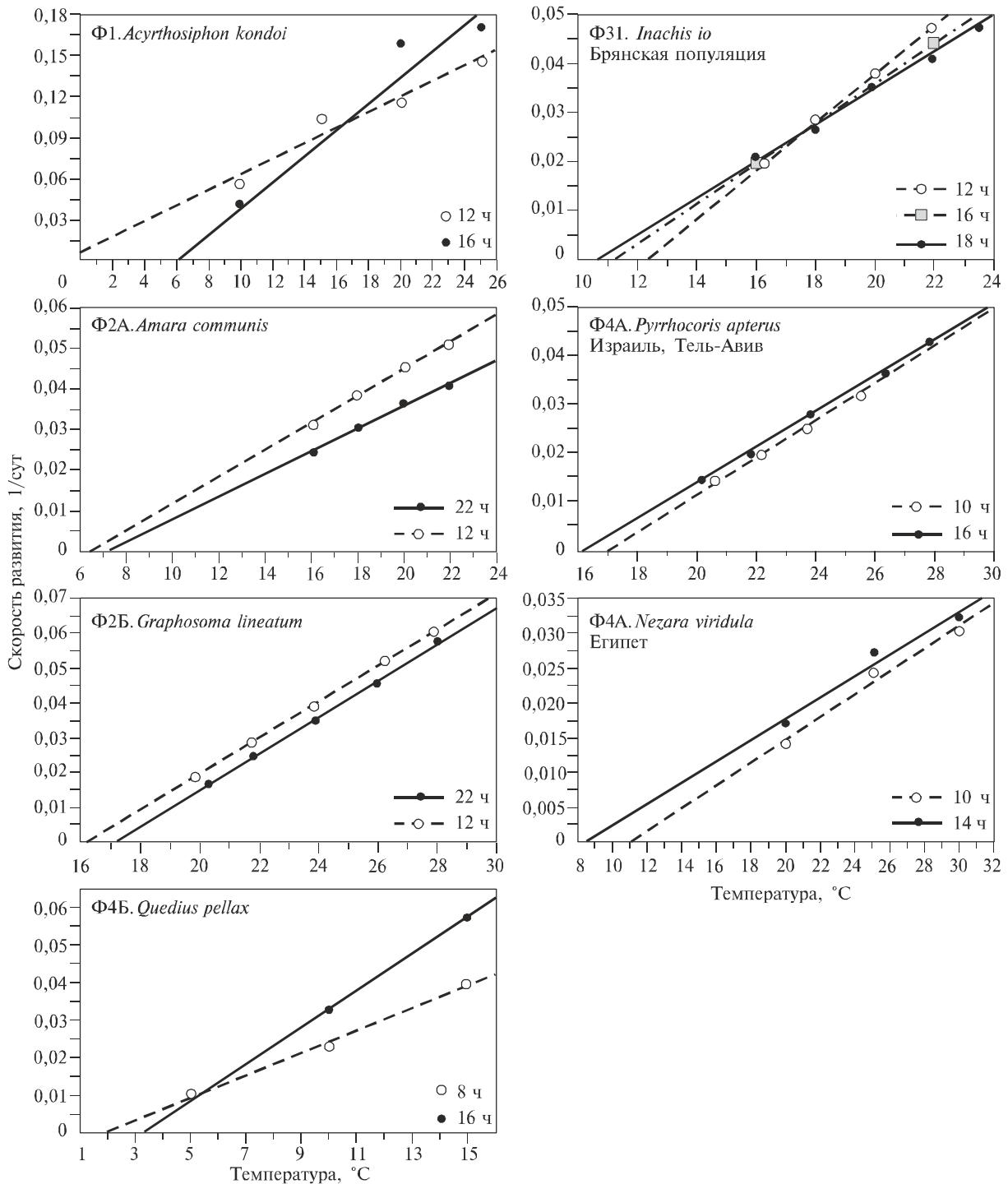


Рис. 2. Формы фотопериодической пластичности температурных норм развития у насекомых. Ф1 — развитие тли *Acyrthosiphon kondoi* [по данным из статьи Kodet et al., 1982]; Ф2А — развитие личинок жукелицы *Amara communis* [Lopatina et al., 2011]; Ф2Б — развитие личинок итальянского клопа *Graphosoma lineatum*; Ф3 — развитие гусениц бабочки *Inachis io* брянской популяции [Ryzhkova, Lopatina, 2015b]; Ф4А — развитие личинок клопа *Pyrrhocoris apterus* израильской популяции и клопа *Nezara viridula* из Египта [по данным из работы Ali, Ewiess, 1977]; Ф4Б — развитие личинок жука *Quedius pellaх* [по данным из статьи Topp, Smetana, 1998].

Fig. 2. Forms of photoperiodic plasticity of the thermal reaction norms for development in insects. Ф1 — development of aphid *Acyrthosiphon kondoi* [recalculated date from Kodet et al., 1982]; Ф2А — larval development of carabid beetle *Amara communis* [Lopatina et al., 2011]; Ф2Б — larval development of the bug *Graphosoma lineatum*; Ф3 — larval development of European Peacock butterfly *Inachis io* from Bryansk [Ryzhkova, Lopatina, 2015b]; Ф4А — larval development of linden bug *Pyrrhocoris apterus* from Israel and the bug *Nezara viridula* from Egypt [recalculated date from Ali, Ewiess, 1977]; Ф4Б — larval development of the beetle *Quedius pellaх* [recalculated date from Topp, Smetana, 1998].

фициента термоллабильности развития гусениц при длинном дне приводит к тому, что в мае—первой половине июня (при возрастания длины дня) особи первого поколения могут успешно развиваться при температурах ниже +17 °С, в нестабильных весенних условиях, когда возможны неожиданные похолодания, особенно в ночное время. Развитие второго поколения бабочек происходит в условиях сокращающейся длины дня (июль—август). Оно становится все более термоллабильным и более быстрым при температурах выше +17 °С, что позволяет максимально использовать высокие летние температуры. Этому способствует поведение обогрева, наблюдаемое у гусениц. Поэтому второе поколение *I. io* в Брянске успевает завершить развитие до наступления холодов.

Анализ литературных данных позволил выявить сходные реакции у субтропических полициклов: озимой совки *Agrotis segetum* из Таджикистана [Geyspits et al., 1971] и божьей коровки *Coccinella septempunctata brucki* из центральной Японии [Sakurai et al., 1991], а также у сверчка *Pteronemobius fascipes* [Kidokoro, Masaki, 1978].

**4. Короткий день замедляет развитие, а длинный день — ускоряет, в экологически значимом диапазоне температур.**

4А. В длиннодневных условиях происходит снижение порога, термоллабильность развития остается более или менее постоянной. Линии регрессии скорости развития по температуре для разных фотопериодических условий почти параллельны. Это характерно для видов с летней диапаузой. Такую реакцию мы обнаружили у израильских популяций клопа-солдатика *Pyrhhorcoris apterus* (рис. 2-Ф4А) и клопа *Scantius aegypticus* (Pyrhhorcoridae), обитающих в засушливом климате [Lopatina, 2015, 2016]. Длиннодневный фотопериод (16 ч света в сутки) вызывал ускорение развития во всем выбранном диапазоне температур, по сравнению с короткодневным (10 ч света в сутки), и снижение температурного порога. Ускорение было диспропорциональным и составило от 14 % при 20 °С до 2 % при 28 °С. В Тель-Авиве развитие клопов происходит весной, когда пройдут дожди и появится свежая растительность. В июне дожди прекращаются, и растительность выгорает. Клопы должны успеть завершить онтогенез до этого момента, поэтому длинный день, сигнализирующий о приближении засушливого сезона, вызывает у личинок ускорение развития. Подобная реакция на длиннодневный фотопериод была обнаружена у египетской популяции клопа *Nezara viridula* (рис. 2, Ф4А) [Ali, Ewiess, 1977]. Выявление одной и той же формы фотопериодической пластичности ТНР у клопов, обитающих в сходных климатических условиях, свидетельствует об её адаптивной значимости.

4Б. В короткодневных условиях термоллабильность развития понижается, а порог почти не изменяется. Это характерно для видов с зимним и

ранневесенним развитием. При анализе литературных данных такая реакция была выявлена нами у личинок последнего возраста комара *Ochlerotatus triseriatus* (Culicidae) [Holzapfel, Bradshaw, 1981], у личинок европейской саранчи *Acrotylus insubricus* [Abou-Elela, Hilmy, 1977] и у личинок жука *Quedius pella* (Staphylinidae) (рис. 2, Ф4Б) [Торп, Smetana, 1998], развитие которых протекает зимой и ранней весной.

**5. Комбинированные сезонно-зависимые реакции на температуру и фотопериод у видов с зимующими личинками: у одних и тех же особей осенью скорость роста больше в короткодневных условиях, а весной — в длиннодневных.** Подобные реакции описаны для бабочек бархатниц (Nymphalidae, Satyrinae) *Lasiommata maera* [Gotthard et al., 1999, 2000] и *Aphantopus hyperantus* [Ryzhkova, Lopatina, 2016]. У этих видов зимующей стадией является гусеница третьего возраста. Развитие гусениц сначала происходит во второй половине лета, а затем продолжается весной после зимовки. Мы показали, что у *A. hyperantus* гусеницы I и II возрастов развивались быстрее в короткодневном режиме (12 ч света в сутки), чем в длиннодневном (22 ч света в сутки). Причём скорость роста этих гусениц при коротком дне не зависела от температурных условий, а при длинном дне наблюдалось замедление развития с повышением температуры. Весной гусеницы IV и V возраста развивались быстрее в длиннодневном режиме, и скорость их роста возрастала с повышением температуры, а в короткодневном режиме — не зависела от температурных условий. Таким образом, ускорение или замедление развития в зависимости от фотопериодических и температурных условий регулирует сроки формирования диапаузы у зимующей стадии — гусеницы III возраста, и поддерживает моновольтинный сезонный цикл развития у *Aph. hyperantus* [Ryzhkova, Lopatina, 2016].

Аналогичная реакция на фотопериодические условия была обнаружена у личинок стрекозы *Tetragoneuria cynosura*, согласно данным Лутца [Lutz, 1974]. Влияние длины дня на продолжительность последнего личиночного возраста этой стрекозы определяется тем, переживали особи осеннее равноденствие или ещё нет. В первом случае («ранняя весна») длинный день ускоряет развитие, которое становится независимым от температурных условий. Во втором случае («лето») скорость развития снижается с повышением температуры, и при длинном дне наблюдается замедление развития. Такая сложная реакция обеспечивает синхронный вылет имаго.

**6. Отсутствие влияние фотопериодических условий на ТНР.** У быстро развивающихся поливольтинных видов, щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* [Kutcherov, Kipyatkov, 2011] и клопа-слепняка *Nesidiocoris tenuis* [Pazyuk et al., 2014] фотопериодические условия не оказали воздействия на продолжительность развития преимагинальных стадий.

У этих видов своевременное достижение имагинальной стадии в конце летнего сезона обеспечивается высокой скоростью роста.

### Влияние биотических факторов на ТНР у насекомых

Широко известно, что продолжительность развития насекомых может значительно изменяться в зависимости от качества пищи [Danks, 1987; Tauber et al., 1988]. Питательность корма и, в первую очередь, высокое содержание в нем белков и воды сокращает продолжительность развития и снижает смертность насекомых [Goryshin et al., 1988; Karowe, Martin, 1989; Lindroth et al., 1997]. В некоторых работах авторы описывают одновременное воздействие температуры и диеты, используя понятие нормы реакции и отмечая большую или меньшую температурную чувствительность роста и развития при разном пищевом рационе [Petersen et al., 2000; Kingsolver et al., 2006; Diamond, Kingsolver, 2010, 2012; Janković-Tomanić, Lazarević, 2012; Berger et al., 2013]. Другие авторы прямо указывают на модификацию ТНР насекомых при изменении диеты [Honěk et al., 2002; Saska, Honěk, 2003].

Мы исследовали трофическую пластичность ТНР личинок у клопа-солдатика *P. apterus* и у жужелицы *A. communis* [Lopatina et al., 2014]. У *A. communis*, которая считается растительноядной, добавка животной пищи в рацион личинок способствовала увеличению скорости и термоллабильности их развития (рис. 3). Произошло увеличение угла наклона линии регрессии к оси абсцисс и увеличение температурного порога развития личинок. Форма пластичности ТНР близка к варианту Ф2А. Аналогичный результат мы получили при кормлении личинок *P. apterus* липовыми орешками (более питательным кормом).

В литературе появляется всё больше сведений о том, что характер питания родительских особей может оказать влияние на особенности развития и плодовитость потомства [Triggs, Knell, 2012; Valtonen et al., 2012; Franzke, Reinhold, 2013]. В наших экспериментах было показано, что питание самок клопа-солдатика семенами подсолнечника приводило к увеличению размаха изменчивости по скорости развития отложенных ими яиц. Когда имаго питались липовыми орешками, развитие яиц происходило быстрее и дружнее и отличалось несколько большей термоллабильностью [Lopatina et al., 2014].

Пластичность норм развития проявляется при взаимодействии температурных условий с другими факторами среды. Эффект численности группы (“социальный” фактор) часто выражается в задержке развития особей при индивидуальном содержании, по сравнению с групповым. Такой эффект был обнаружен у гусениц бабочки *Hemileuca lucina* [Stamp, Bowers, 1990]. Проведённый нами перерасчёт данных позволил показать, что для развития гусениц при индивидуальном содержании была характерна бо-

лее низкая термоллабильность и более низкий порог развития, чем при групповом содержании. Это хорошо согласуется с нашими данными для *Inachis io* [Ryzhkova, Lopatina, 2015a]. Мы обнаружили, что на ТНР гусениц IV–V возрастов бабочки *I. io* оказывает влияние численность группы. При индивидуальном содержании развитие и рост гусениц замедлялся, вес при окукливании был меньше, по сравнению с весом особей при групповом содержании. Термоллабильность развития гусениц при индивидуальном содержании была заметно ниже, чем при групповом, хотя пороги были одинаковыми, т.е. происходило снижение угла наклона линии регрессии к оси абсцисс. Форма пластичности ТНР оказалась сходной с вариантом Ф2А. Таким образом, в IV–V возрасте гусеницам выгодно держаться вместе, и расползаются они, скорее всего, только перед окукливанием.

У клопа *Lygaeus equestris* обнаружено сходное влияние плотности содержания на продолжительность развития личинок. В группах по 10 особей развитие происходило быстрее, чем в группах по 1 и 2 особи, однако появляющиеся имаго в первом случае были наиболее мелкими [Kugelberg, 1973]. К сожалению, ТНР особей не известны.

### Географическая изменчивость проявления пластичности ТНР

Фотопериодическая и трофическая пластичность ТНР может по-разному проявляться в различных географических популяциях одного и того же вида. Отмечены географические различия по степени пластичности ТНР гусениц между двумя североамериканскими популяциями бабочки *Manduca sexta* при питании на разных кормовых растениях [Diamond, Kingsolver, 2012]. Две японские популяции клопа *Dolycoris baccarum* [Nakamura, 2002] различались по особенностям фотопериодической пластичности ТНР личинок.

Отличия по степени выраженности фотопериодической модификации ТНР личинок были продемонстрированы для лугового мотылька *Loxostege sticticalis* [Kutcherov et al., 2015] из трёх географических популяций. Так, у бурятской и краснодарской популяций в условиях короткого дня, индуцирующих диапаузу у гусениц, развитие происходило медленнее, оно было менее термоллабильно, а температурный порог был ниже, чем при длинном дне. В то же время, температурный порог и коэффициент термоллабильности развития гусениц китайской популяции не различались в разных фотопериодах.

Фотопериодическая пластичность ТНР гусениц выражена в разной степени у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* из брянской и петербургской популяций [Ryzhkova, Lopatina, 2015a, b]. Если в брянской популяции, имеющей бивольтинный сезонный цикл, сокращение длины дня вызывало градуальное повышение температурного порога и коэффициента термоллабильности развития гусениц (см. выше,



рис. 2, Ф3), то у моновольтинной петербургской популяции *I. io* реакция на короткодневный фотопериод была выражена слабее, однако имела сходную тенденцию: в короткодневных условиях гусеницы развивались лишь немного быстрее, чем в длиннодневных (рис. 4). Возможно, у петербургской популяции *I. io* реакция на короткодневный фотопериод 12 часов света в сутки может не иметь экологического значения, т.к. в Ленинградской области все гусеницы, вероятнее всего, успевают завершить развитие до наступления сентября. Реакция особей на 12-часовой фотопериод, выражающаяся в сокращении продолжительности и возрастании термоллабильности развития, могла сохраниться в стёртой, рудиментарной форме после проникновения бабочек из южных областей на север в условия с более коротким летним сезоном. Однако и у брянской, и у петербургской популяции *I. io* влияние фотопериодических условий на развитие гусениц отчётливо проявилось в изменении веса появляющихся куколок: в каждом температурном режиме при коротком дне куколки были мельче, чем при длинном [Ryzhkova, Lopatina, 2015a, b]. Это означает, что у северной популяции сохраняется физиологический ответ на 12-часовой день, унаследованный от более южных предков, выражающийся в появлении более мелких особей.

Наиболее яркие различия по характеру фотопериодической пластичности ТНР личинок мы обнаружили в своих исследованиях на клопе-солдатике *P. apterus*. Различия в климатических условиях местобитаний клопа на европейской части и на юге ареала (Израиль) отразились на особенностях фотопериодической модификации ТНР (рис. 1 и 2-Ф4А). Если у европейских популяций клопа при сокращении длины дня в конце лета наблюдается ускорение развития личинок при низких температурах и происходит снижение температурного порога и термоллабильности их развития, то в Израиле ускорение развития личинок наблюдается по мере увеличения продолжительности светового дня в начале лета при всех температурах. При этом температурный порог развития ниже, чем в короткодневном фотопериодическом режиме. Таким образом, особенности фотопериодической пластичности температурных норм развития личинок клопа-солдатика, наблюдающиеся в разных частях ареала в различных климатических условиях, являются важными экологическими адаптациями, которые обеспечивают регуляцию сезонного цикла развития и своевременное завершение онтогенеза — в сентябре в Европе и в июне на юге ареала в Израиле.

## Выводы

1. Воздействие абиотических и биотических факторов среды на продолжительность развития насекомых всегда осуществляется через изменение нормы реакции на температуру.

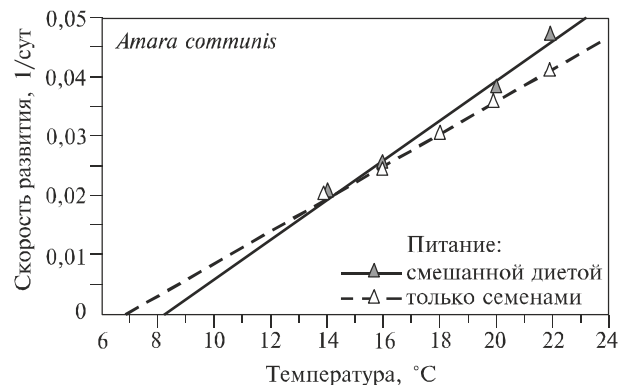


Рис. 3. Температурные нормы развития личинок жукедицы *Amara communis* при питании различным кормом [Lopatina et al., 2014].

Fig. 3. Thermal reaction norms for development of larvae fed on a supplemented diet (1. grains with sewage worms, 2. grains only) in *Amara communis* [Lopatina et al., 2014].

2. Действие фотопериода не просто ускоряет или замедляет развитие насекомых, а модифицирует норму их реакции на температурные условия среды. При этом может происходить изменение угла наклона линии регрессии, а следовательно и суммы градусо-дней, и температурного порога развития.

3. Это означает, что в течение сезона под влиянием меняющихся фотопериодических условий происходят адаптивные изменения температурных норм развития насекомых. Таким образом, фотопериодическая модификация нормы реакции на температуру выступает как специфическая форма регуляции сезонного развития насекомых.

4. Можно утверждать, что фотопериодическая пластичность нормы реакции на температуру у насекомых — широко распространённое явление. У разных видов насекомых модификация нормы реакции на температуру может осуществляться по-разному даже в пределах одного географического региона.

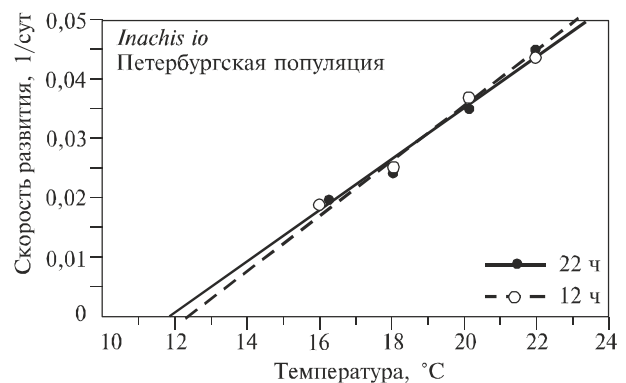


Рис. 4. Фотопериодическая пластичность температурных норм развития гусениц бабочки *Inachis io* петербургской популяции [Ryzhkova, Lopatina, 2015a].

Fig. 4. Photoperiodic plasticity of the thermal reaction norms for larval development in European Peacock butterfly *Inachis io* from Saint Petersburg [Ryzhkova, Lopatina, 2015a].

5. Географические популяции одного и того же вида могут различаться по интенсивности проявления фотопериодической пластичности температурных норм развития. В разных частях ареала изменение температурных норм развития под влиянием фотопериодических условий может носить диаметрально противоположный характер.

6. Фотопериодическую модификацию норм реакции насекомых на температуру необходимо учитывать в сравнительных исследованиях. Например, при анализе литературных данных по температурным нормам развития насекомых.

7. Сравнение температурных норм развития и особенностей их фотопериодической и трофической пластичности у особей из разных географических популяций позволит оценить значение генетической и модификационной изменчивости для адаптации насекомых к условиям окружающей среды на разных широтах.

## Благодарности

Исследования были поддержаны грантами РФФИ 11-04-000350-а и 14-04-01156-а.

## Литература

- Abou-Elela R., Hilmy N. 1977. Wikungen du poireau (*Allium porrum*) sue l'activitE reproductrice aprEs la imaginale chez le du teigne du poireau, *Acrolepiopsis assectella* // Entomologia Experimentalis et Applicata. Vol.33. P.188–194
- Aksit T., Cakmak I., Ozer G. 2007. Effect of temperature and photoperiod on development and fecundity of an acarophagous ladybird beetle, *Stethorus gilvifrons* // Phytoparasitica. Vol.35. P.357–366.
- 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) // Zeitschrift für Angewandte Entomologie. Vol.84. P.256–264.
- Angilletta M.J. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. New York: Oxford University Press, Inc. 304 p.
- Angilletta M.J., Dunham A. 2003. The temperature–size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general // The American Naturalist. Vol.162. P.332–342.
- Angilletta M.J., Wilson R.S., Navas C.A., James R.S. 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms // Trends in Ecology and Evolution. Vol.18. No.5. P.234–240.
- Atkinson D. 1996. Ectotherm life-history responses to developmental temperatures // Animals and Temperature Jonson I.A., Bennett A.F. (Ed.). Cambridge University Press Cambridge. P.183–204.
- Balashov S.V., Kipyatkov V.E. 2008. Study of Intrapopulation Variability of Duration and Temperature Norms of Development of the Linden Bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. Vol.44. No.6. P.687–697.
- Berger D., Postma E., Blanckenhorn W.U., Walters R.J. 2013. Quantitative genetic divergence and standing genetic (co)variance in thermal reaction norms along latitude // Evolution. Vol.67. P.2385–2399.
- Bouton N., Iserbyt A., van Gossom H. 2011. Thermal plasticity in life-history traits in the polymorphic blue-tailed damselfly, *Ischnura elegans*: No differences between female morphs // Journal of Insect Science. Vol.11. No.1. doi: 10.1673/031.011.11201.
- Campbell A., Fraser B.D., Gilbert N., Gutierrez A.P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites // Journal of Applied Ecology. Vol.11. P.431–438.
- Clarke A. 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation // Trends in Ecology and Evolution. Vol.18. P.573–581.
- Couret J., Benedict M.Q. 2014. A meta-analysis of the factors influencing development rate variation in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // BMC Ecology. Vol.14. No.3. doi: 10.1186/1472-6785-14-3.
- Danilevskii A.S. 1965. Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Edinburgh: Oliver and Boyd. 283 p.
- Danks H.V. 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). IX+439 p.
- Danks H.V. 1994. Diversity and integration of life-cycle controls in insects // Insect Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control. Danks H.V. (Ed.). Series Entomologica. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. Vol.52. P.5–40.
- Diamond S.E., Kingsolver J.G. 2010. Environmental dependence of thermal reaction norms: host plant quality can reverse the temperature–size rule // The American Naturalist. Vol.175. P.1–10.
- Diamond S.E., Kingsolver J.G. 2012. Host plant adaptation and the evolution of thermal reaction norms // Oecologia. Vol.169. P.353–360.
- Ellers J., Driessen G. 2011. Genetic correlation between temperature-induced plasticity of life-history traits in a soil arthropod // Evolutionary Ecology. Vol.25. P.473–484.
- Franzke A., Reinhold K. 2013. Transgenerational effects of diet environment on life-history and acoustic signals of a grasshopper // Behavioral Ecology. Vol.21. P.734–739.
- Geyspits K.F., Penyaz M.A., Shashenkova D. Kh. 1971. [Photoperiod and temperature as factors in the development of *Agrotis segetum* (Lepidoptera, Noctuidae)] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.50. P.1674–1685. [In Russian].
- Goryshin N.I., Volkovich T.A., Saulich A. Kh., Vagner M., Borisenko I.A. 1988. [The role of temperature and photoperiod in the control of the development of a carnivorous bug *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae)] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.67. P.1148–1161. [In Russian].
- Gotthard K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm // Journal of Evolutionary Biology. Vol.11. P.21–39.
- Gotthard K., Nylin S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: A selective review of plasticity in animal morphology and life history // Oikos. Vol.74. P.3–17.
- Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. 1999. Seasonal plasticity in two satyrine butterflies: state dependent decision making in relation to daylength // Oikos. Vol.84. P.453–462.
- Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. 2000. Individual state controls temperature dependence in a butterfly (*Lasiommata maera*) // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Vol.267. P.589–593.
- Groeters F.R. 1992. Geographic conservatism of development rate in the milkweed oleander aphid, *Aphis nerii* // Acta Oecologica. Vol.13. P.649–661.
- Gupta A.P., Lewontin R.C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* // Evolution. Vol.36. P.934–948.
- Holzäpfel C.M., Bradshaw W.E. 1981. Geography of larval dormancy in the tree-hole mosquito *Aedes triseriatus* (Say) // Canadian Journal of Zoology. Vol.59. P.1014–1021.
- Honěk A. 1996. Geographical variation in thermal requirements for insect development // European Journal of Entomology. Vol.93. P.303–312.
- Honěk A., Jarošík V., Martinková Z., Novák I. 2002. Food induced variation of thermal constants of development and growth of *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae)



- larvae // *European Journal of Entomology*. Vol.99. P.241–252.
- Honěk A., Kocourek F. 1990. Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants // *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik*. Vol.117. P.401–439.
- Hoshikawa K. 2000. Seasonal adaptation in a northernmost population of *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae). I. Effect of day length and temperature on growth in preimaginal stages // *Japanese journal of entomology*. Vol.3. P.17–25.
- Ikemoto T., Takai K. 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error // *Environmental Entomology*. Vol.29. P.671–682.
- James A.C., Partridge L. 1995. Thermal evolution of rate of larval development in *Drosophila melanogaster* in laboratory and field populations // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol.8. P.315–330.
- James D.G. 1987. Effects of temperature and photoperiod on the development of *Vanessa kershawi* McCoy and *Junonia villida* Godart (Lepidoptera: Nymphalidae) // *Journal of Australian Entomological Society*. Vol.26. P.289–292.
- Janković-Tomanić M., Lazarević J. 2012. Effects of temperature and dietary nitrogen on genetic variation and covariation in gypsy moth larvae performance traits // *Archives of Biological Science*. Belgrade. Vol.64. P.1109–1116.
- Jarošík V., Kenis M., Honěk A., Skuhrovec J., Pyšek P. 2015. Invasive insects differ from non-invasive in their thermal requirements // *PLoS ONE*. Vol.10. No.6. e0131072. doi:10.1371/journal.pone.0131072.
- Karl I., Fischer K. 2008. Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle // *Oecologia*. Vol.155. P.215–225.
- Karowe D.N., Martin M.M. 1989. The effect of quantity and quality of diet nitrogen on the growth, efficiency of food utilization, nitrogen budget, and metabolic rate of fifth-instar *Spodoptera eridania* larvae (Lepidoptera: Noctuidae) // *Journal of Insect Physiology*. Vol.35. P.699–708.
- Khlebovich V.V. 2009. [Discrete adaptive norms: mechanisms and role in evolution] // *Trydy zoologicheskogo instituta RAN. Prilozhenie No.1*. P.219–231. [In Russian].
- Kidokoro T., Masaki S. 1978. Photoperiodic response in relation to variable voltinism in the ground cricket, *Pteronemobius fascipes* Walker (Orthoptera: Gryllidae) // *Japanese Journal of Ecology*. Vol.28. P.291–298.
- Kingsolver J.G., Ragland G.J., Shlichta J.G. 2004. Quantitative genetics of continuous reaction norms: Thermal sensitivity of caterpillar growth rates // *Evolution*. Vol.58. P.1521–1529.
- Kingsolver J.G., Shlichta J.G., Ragland G.J., Massie K.R. 2006. Thermal reaction norms for caterpillar growth depend on diet // *Evolutionary Ecology Research*. Vol.8. P.703–715.
- Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 2002. Reaction norm in response to temperature may change to adapt rapid brood development to boreal and subarctic climates in *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae) // *European Journal of Entomology*. Vol.99. P.197–208.
- Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 2010. Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: new approaches and prospects // *Entomological Review*. Vol.90. P.163–184.
- Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 2015. A comparative study of thermal reaction norms for development in ants // *Entomological Science*. Vol.18. P.174–192.
- Kipyatkov V., Lopatina E., Imamgaliev A. 2005. Duration and thermal reaction norms of development are significantly different in winter and summer brood pupae of the ants *Myrmica rubra* Linnaeus, 1758 and *M. ruginodis* Nylander, 1846 (Hymenoptera, Formicidae) // *Myrmecological News*. Vol.7. P.69–76.
- Kipyatkov V.E., Lopatina E.B., Imamgaliev A.A., Shirokova L.A. 2004. Effect of temperature on rearing of the first brood by the founder females of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae): latitude-dependent variability of the response norm // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. Vol.40. P.165–175.
- Kodet R.T., Nielson M.W., Kuehl O.R. 1982. Effect of temperature and photoperiod on the biology of blue alfalfa aphid, *Acyrtosiphon kondoi* Shinji // *USDA Technical Bulletin No.1660*. 15 p.
- Kozhanchikov I.V. 1961. [Methods for studying the ecology of insects]. M.: Vysshaya shkola. 286 p.
- Kugelberg O. 1973. Effects of larval density on the development of *Lygaeus equestris* (L.) (Het., Lygaeidae) in the laboratory // *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. Vol.20. P.225–228.
- Kutcherov D. 2016. Thermal reaction norms can surmount evolutionary constraints: comparative evidence across leaf beetle species // *Ecology and Evolution*. Vol.6. No.14. P.4670–4683.
- Kutcherov D.A., Kipyatkov V.E. 2011. Control of preimaginal development by photoperiod and temperature in the dock leaf beetle *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Entomological Review*. Vol.91. No.6. P.692–708.
- Kutcherov D.A., Kipyatkov V.E., Lopatina E.B. 2014. [Intrapopulation variation of thermal reaction norms for development in two species of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae)] // *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seria 3 (Biologia)*. Vol.4. P.10–12. [In Russian].
- Kutcherov D.A., Lopatina E.B., Kipyatkov V.E. 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Journal of Insect Physiology*. Vol.57. P.892–898.
- Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. 2015. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol.154. No.3. P.228–241.
- Lamb R.J., MacKay P.A., Gerber G.H. 1987. Are development and growth of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, in North America adapted to local temperatures? // *Oecologia*. Vol.72. P.170–177.
- Li D. 1998. A linear model for description of the relationship between the lower threshold temperature and thermal constant in spiders (Araneae: Arachnida) // *Journal of Thermal Biology*. Vol.23. P.23–30.
- Liefting M., Hoffmann A.A., Ellers J. 2009. Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata* // *Evolution*. Vol.63. P.1954–1963.
- Lindroth R., Klein K.A., Hemming J., Feuker A.M. 1997. Variation in temperature and dietary nitrogen affect performance of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) // *Physiological Entomology*. Vol.22. P.55–64.
- Lopatina E.B. 2015. Environmental plasticity of thermal reaction norms for development in true bugs: intergenerational and interpopulational differences // 6th International Symposium on the Environmental Physiology of Ectotherms and Plants (ISEPEP6) (Denmark, Aarhus, 3–7 August 2015). Programme. P.41.
- Lopatina E.B. 2016. Seasonal plasticity of thermal reaction norms for development within and between generations in insects. Programme and abstract volume. Evo-Devo-2016, 26–29 July 2016. Uppsala, Sweden. P.303.
- Lopatina E.B., Balashov S.V., Kipyatkov V.E. 2007. First demonstration of the influence of photoperiod on the thermal requirements for development in insects and in particular the linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // *European Journal of Entomology*. Vol.104. P.23–31.
- Lopatina E.B., Kipyatkov V.E., Balashov S.V., Dubovikoff D.A., Sokolova I.V. 2012a. Interspecific and intraspecific variation

- of the duration and thermal requirements for egg development in carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the North-West of Russia // *Entomological Review*. Vol.92. No.1. P.32–45.
- Lopatina E.B., Kipyatkov V.E., Balashov S.V., Dubovikoff D.A., Sokolova I.V. 2012b. Adaptive latitudinal variation of the duration and thermal requirements for development in the ground beetle *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae) // *Entomological Review*. Vol.92. No.2. P.135–145.
- Lopatina E.B., Kipyatkov V.E., Balashov S.V., Kutcherov D.A. 2011. Photoperiod-temperature interaction — a new form of seasonal control of growth and development in insects and in particular a carabid beetle, *Amara communis* (Coleoptera: Carabidae) // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. Vol.47. P.578–592.
- Lopatina E.B., Kutcherov D.A., Balashov S.V. 2014. The influence of diet on the duration and thermal sensitivity of development in the linden-bug *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera: Pyrrhocoridae) // *Physiological Entomology*. Vol.39. P.208–216.
- Lutz P.E. 1974. Environmental factors controlling duration of larval instars in *Tetragoneuria cynosure* (Odonata) // *Ecology*. Vol.55. P.630–637.
- Mednikov B.M. 1966. [Evolutionary aspects of the thermolability of insect development] // *Uspekhi sovremennoi biologii*. Vol.61. No.2. P.247–259. [In Russian].
- Mednikov B.M. 1987. [Speciation problems and adaptive norms] // *Zhurnal Obshchei Biologii*. Vol.48. P.15–26. [In Russian].
- Nakamura K. 2002. Effect of photoperiod on the size–temperature relationship in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum* // *Journal of Thermal Biology*. Vol.27. P.541–546.
- Nylin S. 1994. Seasonal plasticity and life-cycle adaptations in butterflies. Danks H.V. (Ed.): *Insect Life-cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands. P.41–67.
- Nylin S., Gotthard K. 1998. Plasticity in life history traits // *Annual Review of Entomology*. Vol.43. P.63–83.
- Parker E.D. Jr. 1984. Reaction norms of development rate among diploid clones of the parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis* // *Evolution*. Vol.38. P.1186–1193.
- Pazyuk I.M., Musolin D.L., Reznik S.Ya. 2014. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* // *Journal of Applied Entomology*. Vol.138. P.36–44.
- Petersen C., Woods H.A., Kingsolver J.G. 2000. Stage-specific effects of temperature and dietary protein on growth and survival of *Manduca sexta* caterpillars // *Physiological Entomology*. Vol.25. P.35–40.
- Ratte H.T. 1985. Temperature and insect development. Hoffmann K.H. (Ed.): *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer Verlag. P.33–66.
- Reznik S.Ya., Voinovich N.D. 2015. The influence of temperature and photoperiod on the rate of development in *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // *Entomological Review*. Vol.95. No.3. P.289–295.
- Roff D.A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 527 p.
- Ryzhkova M.V., Lopatina E.B. 2015a. Plasticity of the thermal reaction norms for development in the European Peacock butterfly *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae) // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. Vol.51. No.3. P.222–234.
- Ryzhkova M.V., Lopatina E.B. 2015b. [Thermal reaction norms for development and their photoperiodic modification in the Bryansk population of European Peacock butterfly *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae)] // *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seria 3 (Biologia)*. Vol.3. P.19–35. [In Russian].
- Ryzhkova M.V., Lopatina E.B. 2016. The seasonal development cycle of *Aphantopus hyperantus* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae: Satyrinae) in Leningrad Province // *Entomological Review*. Vol.96. No.7. P.831–847.
- Sakurai H., Yoshida N., Kobayashi Ch., Takeda S. 1991. Effects of temperature and day length on oviposition and growth of lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* // *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University*. Vol.56. P.45–50.
- Saska P., Honk A. 2003. Temperature and development of central European species of *Amara* (Coleoptera: Carabidae) // *European Journal of Entomology*. Vol.100. P.509–515.
- Saska P., Vlach M., Schmidová J., Matalin A. 2014. Thermal constants of egg development in carabid beetles — variation resulting from using different estimation methods and among geographically distant European populations // *European Journal of Entomology*. Vol.111. No.5. P.621–630.
- Saunders D.S. 2002. *Insect Clocks*, third ed. Amsterdam: Elsevier Sciences. 576 p.
- Schlichting C.D., Pigliucci M. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates. Sunderland. MA. xii+387 p.
- Scriber J.M., Elliot B., Maher E., McGuire M., Niblack M. 2014. Adaptations to «thermal time» constraints in *Papilio*: latitudinal and local size clines differ in response to regional climate change // *Insects*. Vol.5. P.199–226.
- Stamp N.E., Bowers M.D. 1990. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars // *Ecology*. Vol.71. No.3. P.1031–1039.
- Stearns S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press. 264 p.
- Stillwell R.C., Fox, C.W. 2005. Complex patterns of phenotypic plasticity: interactive effects of temperature during rearing and oviposition // *Ecology*. Vol.86. P.924–934.
- Stillwell R.C., Fox C.W. 2009. Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity // *Oikos*. Vol.118. P.703–712.
- Tauber C.A., Tauber M.J., Gollands B. 1988. Preimaginal development and reproductive responses to temperature in two populations of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Annals of the Entomological Society of America*. Vol.81. P.755–763.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. New York: Oxford University Press. 426 p.
- Topp W., Smetana A. 1998. Distributional pattern and development of the winter-active beetle *Quedius peltax* (Staphylinidae) // *Global Ecology and Biogeography Letters*. Vol.7. P.189–195.
- Triggs A.M., Knell R.J. 2012. Parental diet has strong transgenerational effects on offspring immunity // *Functional Ecology*. Vol.26. P.1409–1417.
- Valtonen T.M., Kangassalo K., Pölkki M., Rantala M.J. 2012. Transgenerational effects of parental larval diet on offspring development time, adult body size and pathogen resistance in *Drosophila melanogaster* // *PLoS One*. Vol.7. No.2. e31611. doi:10.1371/journal.pone.0031611.
- West-Eberhard M.-J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press. 794 p.

Поступила в редакцию 25.9.2017