

М. В. Рыжкова, Е. Б. Лопатина

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ НОРМЫ РАЗВИТИЯ И ИХ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ МОДИФИКАЦИЯ У БРЯНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ БАБОЧКИ *INACHIS IO* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)*

Были исследованы температурные нормы развития (коэффициент регрессии или коэффициент термочувствительности развития, температурный порог развития и сумма градусо-дней) брянской популяции *Inachis io* при четырех температурах (16, 18, 20 и 22°C) и различной длине дня (18, 16 и 12 ч света в сутки). Обнаружена фотопериодическая модификация ТНР гусениц: при сокращении длины дня происходило постепенное повышение температурного порога (10,7, 11,3 и 12,4°C при длине дня 18, 16 и 12 ч соответственно) и увеличение угла наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс, т. е. повышение термочувствительности развития. В короткодневном фотопериоде вес куколок был меньше, чем в длиннодневном, при всех температурах. Вес куколок возрастал с ростом температуры как в длинном, так и в коротком дне. Для гусениц характерна более низкая термочувствительность развития, чем для куколок. Библиогр. 35. Ил. 2. Табл. 3.

Ключевые слова: *Inachis io*, Nymphalidae, температура, фотопериод, продолжительность развития, норма реакции, пластичность.

М. V. Ryshkova, E. B. Lopatina

THERMAL REACTION NORMS FOR DEVELOPMENT AND THEIR PHOTOPERIODIC MODIFICATION IN THE BRYANSK POPULATION OF EUROPEAN PEACOCK BUTTERFLY *INACHIS IO* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; mariya29ru@yandex.ru, elena.lopatina@gmail.com

The thermal reaction norms for development (TRN, i.e. the regression coefficient or thermal sensitivity coefficient, the lower developmental threshold and the sum of degree-days) were investigated at 4 temperatures (16, 18, 20 and 22 °C) and 3 photoperiods (18, 16 and 12 hours of light per day) in the Bryansk population of European Peacock butterfly *Inachis io*. Photoperiodic modification of TRN for caterpillars was found: while the length of the day decreased there was a gradual increase of a lower threshold (10.7, 11.3 and 12.4 °C at 18, 16 and 12 h, respectively) and the slope of the regression line of development rate on temperature to abscissa axis became steeper. This means that there is an increase of the thermal sensitivity of development. Under short-day conditions pupae were lighter than under long days in all temperature regimes. The pupal weight increased with increasing temperature under long- and under short-day conditions. The development of caterpillars is characterized by a lower thermal sensitivity than the development of pupae.

Keywords: *Inachis io*, *Nymphalidae*, temperature, photoperiod, developmental time, reaction norm, plasticity.

Введение

Насекомые, обитающие в умеренных широтах, должны обладать адаптациями к смене времен года, позволяющими достигать зимующей стадии до наступления неблагоприятного периода. Наиболее важными источниками информации о происходящих в природе изменениях являются длина дня (фотопериод), которая

М. В. Рыжкова (mariya29ru@yandex.ru), Е. Б. Лопатина (elena.lopatina@gmail.com): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург; Университетская набережная, 7/9.

* Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 11-04-00350-а и 14-04-01156-а.

сигнализирует о приближении зимы, и температура окружающей среды. Эти факторы влияют на скорость роста и развития, размеры, плодовитость и другие важнейшие параметры жизненного цикла насекомых. Исследования показывают, что у насекомых реакция на фотопериод может проявляться в изменении продолжительности развития, что позволяет им вовремя завершить онтогенез и сформировать диапаузу [1–5].

Температура — ключевой фактор, влияющий на географическое распространение насекомых. Особенности воздействия температуры на онтогенез насекомых в различных климатических условиях характеризуют температурные нормы развития.

Под температурными нормами развития (ТНР) мы понимаем коэффициент линейной регрессии скорости развития по температуре, нижний температурный порог (НТП) и сумму градусо-дней [6]. Коэффициент линейной регрессии (или коэффициент термолабильности развития) равен тангенсу угла наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс и определяет степень изменения скорости развития при изменении температуры на один градус, т. е. характеризует термолабильность развития. Точка пересечения линии регрессии с осью абсцисс — это нижний температурный порог, при котором скорость развития условно равна нулю. Сумма градусо-дней (иначе сумма эффективных температур) является обратной величиной коэффициента термолабильности и характеризует общее количество тепла, необходимого для развития.

Согласно теории жизненных циклов параметры жизненного цикла, в том числе и ТНР, должны адаптивно изменяться под действием естественного отбора в соответствии с локальными и сезонными особенностями климата и других факторов среды (длины дня, пищи и др.). В результате этого возникают различные формы модификации температурных норм развития: географическая [4, 7], межсемейная [8], сезонная [9] и т. п. Так, мы установили, что в течение лета под влиянием изменяющихся фотопериодических условий у многих насекомых происходят постепенные изменения ТНР (термолабильности развития и НТП), которые могут иметь адаптивное значение, т. е. фотопериодическая пластичность нормы реакции на температуру выступает как специфическая форма сезонной регуляции развития насекомых [6]. Различные формы фотопериодической модификации ТНР подробно рассмотрены в наших публикациях [10–12].

Дальнейшие исследования обнаруженного нами явления помогут выявить особенности проявления фотопериодической модификации ТНР на внутривидовом уровне, т. е. у различных географических популяций одного и того же вида насекомых.

Целью данной работы было изучение влияния различных температурных и фотопериодических условий на развитие брянской популяции бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io*. Это широко распространенный палеарктический вид, относящийся к группе дневных чешуекрылых. Бабочки встречаются в различных биотопах (от лугов и лесных полян до населенных пунктов). Перезимовавшие имаго вылетают весной [13]. Самки откладывают яйца на нижнюю поверхность листьев крапивы группами по 80–300 штук. Кормовым растением обычно является крапива, реже — хмель и малина. Стадия гусеницы *I. io* включает 5 возрастов. Гусеницы после отрождения из яиц живут группами на кормовых растениях, в общем

гнезде из оплетенных шелковиной листьев [13]. По окончании последней линьки они расплозуются в поисках укромного места для окукливания [14]. В северной части ареала *I. io* дает одно поколение, в южной — два [15].

Материал и методика

Отлов взрослых имаго *I. io* в течение недели производили в черте г. Брянск в конце апреля — начале мая 2014 г. Пойманных бабочек и найденные в природе кладки яиц 4 мая привезли в Санкт-Петербург.

Бабочек содержали по 4–5 особей в стеклянных цилиндрах объемом 5 л при комнатной температуре. Для питания имаго использовали 10%-ный раствор меда и букет цветов (обычно одуванчик). В каждый цилиндр был поставлен «букет» крапивы *Urtica* sp., на листья которой бабочки откладывали яйца. Лист крапивы с отложенными яйцами помещали в пластиковую чашку Петри (диаметром 100 мм) с увлажненной фильтровальной бумагой.

Для определения продолжительности развития преимагинальных стадий один раз в сутки проводили осмотры и регистрировали даты откладки яиц, вылупления гусениц, окукливания, вылета имаго. По мере отрождения гусениц им подкладывали свежие листья крапивы. Корм меняли ежедневно. Гусениц, отродившихся в один и тот же день, содержали в пластиковых чашках Петри группами (целая кладка или ее часть) и по мере их роста распределяли по другим чашкам. Перед окукливанием в каждой чашке было максимум по 2–3 гусеницы. После окукливания особей содержали индивидуально. Взвешивание куколок производили на второй день после окукливания, когда покровы их отвердеют. Вес определяли на электронных аналитических весах ВЛ-210 (Госметр, Россия) с точностью 0,1 мг. После вылета имаго определяли пол.

Кладки яиц сначала помещали в константные условия при 20 °С и 22 ч света в сутки. По мере отрождения гусениц распределяли по экспериментальным режимам: 2 фотопериода (12 и 18 ч света в сутки) и 4 температуры (16, 18, 20 и 22 °С), и фотопериод 16 ч света в сутки при 16 и 22 °С. Электронные датчики, имеющиеся в каждой камере, позволяли осуществлять компьютерное регулирование температуры с точностью до $\pm 0,1$ °С.

Температуры в эксперименте были выбраны в пределах оптимальной для развития *I. io* зоны, где скорость развития линейно возрастает с ростом температуры. Это позволяет провести регрессионный анализ и получить значения нижнего температурного порога (НТП), коэффициента термолабильности развития и суммы градусо-дней (СГД), используя уравнение линейной регрессии скорости развития по температуре: $R = a + bT$, где R — скорость развития (сут^{-1}), которая равна обратной величине продолжительности развития (D) и выражает долю развития за единицу времени; a — константа и b — коэффициент линейной регрессии (коэффициент термолабильности; $(\text{град}\cdot\text{сут})^{-1}$), $\text{НТП} = -a/b$, а $\text{СГД} (\text{град}\cdot\text{сут}) = 1/b$. Скорость развития вычисляли для каждой особи ($R = 1/D$). Регрессионный анализ проводили по всей совокупности индивидуальных скоростей развития [6]. Затем вычисляли константу, коэффициент линейной регрессии и сумму градусо-дней с их статистическими ошибками [16].

Относительную скорость роста гусениц определяли по формуле: $RGR = (\ln P_T - \ln P_0)/T$, где P_0 — вес гусеницы I возраста, P_T — вес куколки, а T — период, в течение которого происходил рост [17]. Массу только что вышедшей гусеницы приняли равной 0,01 мг, чтобы не использовать 0, так как они были слишком мелкими для индивидуального взвешивания. Взвешивание группы особей также не представлялось возможным, поскольку процедура могла привести к травмированию очень мелких и нежных гусениц. Все вычисления и их статистическую обработку проводили, применяя стандартные подходы [6]: использовали специально разработанные формы DevRate 4.4 (В. Е. Кипятков, 1998–2010), реализованные в приложении QuattroPro 9.0 (Corel Corporation, Канада); с помощью t -критерия Стьюдента проводили сравнение параметров ТНР, используя их стандартные ошибки. Для проведения статистических процедур мы пользовались приложением Statistica 7.1 (StatSoft, США). Для сравнения продолжительности развития гусениц и куколок, веса куколок и относительной скорости роста особей в различных температурных и фотопериодических условиях применяли дисперсионный анализ (ANOVA) с последующими попарными *post-hoc* сравнениями по *HSD*-тесту Тьюки. Для оценки возможности проведения дисперсионного анализа все полученные данные проверяли на нормальность распределения по тесту Колмогорова—Смирнова и на гомогенность дисперсий по тесту Левена. Если распределение продолжительностей развития достоверно отличалось от нормального, применяли логарифмическую трансформацию данных. Поскольку реальные значения температуры в камерах несколько отличались от заданных, мы рассчитывали продолжительности развития для целых значений температуры, применяя уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре. Эти значения затем использовали в статистическом анализе.

Результаты

Параметры развития *I. io* в разных температурных и фотопериодических условиях приведены в табл. 1. Из-за гибели гусениц в длинном дне (18 ч) при 22 °С сравнение параметров развития в короткодневных и длиннодневных условиях мы могли проводить только при 16–20 °С. В промежуточном фотопериоде (16 ч) из-за недостатка материала мы использовали только два температурных режима — 16 и 22 °С.

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние температуры ($F_{2,400} = 5673,0$, $p < 0,0001$) и фотопериода ($F_{1,400} = 6,0$, $p = 0,01$) на продолжительность развития гусениц, а также выявил значимое взаимодействие этих факторов ($F_{2,400} = 73,9$, $p < 0,0001$). Попарные *post-hoc* сравнения позволили обнаружить достоверные различия по продолжительности развития гусениц между коротким и длинным днем во всех температурных режимах (везде $p < 0,001$). При 18 и 20 °С в короткодневных условиях развитие гусениц проходило быстрее, чем в длиннодневных, при 16 °С наблюдалась обратная тенденция (табл. 1). При промежуточной длине дня (16 ч) гусеницы развивались дольше, чем при коротком дне при 22 °С ($p < 0,00001$) и при длинном дне при 16 °С ($p < 0,001$).

Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние температуры ($F_{2,165} = 689,5$, $p < 0,00001$) на продолжительность развития куколок. Фотопериод не оказал значимого влияния на данный параметр ($F_{1,165} = 1,3$, $p = 0,3$).

Таблица 1. Продолжительность развития гусениц и куколок, вес куколок и относительная скорость роста гусениц в разных температурных и фотопериодических режимах у *I. io*.

Длина дня, ч	Пол особи	N	Параметры жизненного цикла			
12	Температура*		16,2	18,0	20,0	21,9
	Продолжительность развития гусениц, сут					
	Самцы	52	50±0,0	35,0±0,0	26,0±0,1	21,0±0,3
	Самки	49	52,3±0,9	37,0±0,6	26,8±0,2	21,3±0,4
	В сумме	260 ^	50,8±0,4	36,2±0,2	26,5±0,1	21,1±0,2
	Вес куколок, мг					
	Самцы	52	390,7±5,3	414,9±0,0	415,5±6,1	380,5±8,7
	Самки	49	418,5±14,5	488,8±13,6	443,9±8,1	440,9±20,9
	В сумме	260^	388,6±13,8	458,0±7,7	425,0±3,8	419,3±7,2
	Относительная скорость роста гусениц, мг/сут					
	Самцы	52	0,159±0,0003	0,238±0,0	0,3206±0,002	0,3971±0,006
	Самки	49	0,1527±0,002	0,2299±0,004	0,3137±0,003	0,3991±0,009
	В сумме	260^	0,1561±0,002	0,2328±0,001	0,3156±0,001	0,4008±0,003
	Продолжительность развития куколок, сут					
	Самцы	52	22,7±0,7	18,0±0,0	13,5±0,1	10,3±0,2
	Самки	49	22,3±0,3	18,3±0,3	13,7±0,1	10,4±0,2
В сумме	101	22,5±0,3	18,3±0,2	13,6±0,1	10,4±0,1	
16	Температура*		16,0	18,0	20,0	22,1
	Продолжительность развития гусениц, сут					
	Самцы	7	51,3±1,0	-	-	22,7±0,3
	Самки	4	53,5±2,5	-	-	23,0±1,0
	В сумме	40^	51,8±0,6	-	-	22,6±0,2
	Вес куколок, мг					
	Самцы	7	476,9±7,1	-	-	489,7±25,6
	Самки	4	499,2±52,9	-	-	581,6±10,0
	В сумме	40^	459,7±13,1	-	-	512,4±14,1
	Относительная скорость роста гусениц, мг/сут					
	Самцы	7	0,1655±0,003	-	-	0,3714±0,005
	Самки	4	0,1595±0,009	-	-	0,3741±0,017
В сумме	40^	0,1631±0,002	-	-	0,3744±0,003	
	Температура*		16,1	18,0	20,0	22,1
	Продолжительность развития куколок, сут					
	Самцы	7	24,0±0,4	-	-	10,0±0,6
	Самки	4	22,5±0,5	-	-	11,5±0,5
	В сумме	11	23,5±0,4	-	-	10,6±0,5

Длина дня, ч	Пол особи	N	Параметры жизненного цикла			
18	Температура*		16,0	18,0	19,9	22,0
	Продолжительность развития гусениц, сут					
	Самцы	41	48,3 ± 0,4	36,9 ± 0,2	28,0 ± 0,3	-
	Самки	44	50,2 ± 0,6	36,9 ± 0,3	29,0 ± 0,3	-
	В сумме	197^	49,1 ± 0,3	37,1 ± 0,2	28,4 ± 0,1	-
	Вес куколок, мг					
	Самцы	41	463,2 ± 10,8	465,4 ± 10,2	487,9 ± 8,6	-
	Самки	44	472,7 ± 9,7	513,3 ± 12,9	509,4 ± 7,1	-
	В сумме	197^	468,4 ± 4,7	485,1 ± 6,7	497,1 ± 5,2	-
	Относительная скорость роста гусениц, мг/сут					
	Самцы	41	0,1751 ± 0,002	0,2285 ± 0,002	0,3075 ± 0,003	-
	Самки	44	0,1689 ± 0,002	0,2319 ± 0,002	0,2996 ± 0,003	-
	В сумме	197^	0,1726 ± 0,001	0,2285 ± 0,001	0,303 ± 0,001	-
		Температура*		16,0	18,0	19,8
Продолжительность развития куколок, сут						
Самцы		41	23,0 ± 0,3	17,4 ± 0,4	14,1 ± 0,2	-
Самки		44	22,3 ± 0,2	17,4 ± 0,3	13,3 ± 0,2	-
В сумме		85	22,7 ± 0,2	17,4 ± 0,3	13,6 ± 0,2	-

Примечание. N — число особей; * — средняя температура за период развития стадии онтогенеза, высчитанная по показаниям датчиков; ^ — число особей с учетом погибших на стадии куколки. Приведены стандартные ошибки.

Фотопериод ($F_{1,400} = 109,26$, $p < 0,0001$) и температура ($F_{2,400} = 15,25$, $p < 0,0001$) оказали достоверное влияние на вес куколок; дисперсионный анализ обнаружил наличие значимого взаимодействия этих факторов ($F_{2,400} = 8,9$, $p = 0,0002$). Парные *post-hoc* сравнения показали, что во всех температурных режимах вес куколок был меньше при коротком дне, чем при длинном дне и промежуточном фотопериоде ($p = 0,00001-0,001$). При 16 °C между промежуточным и длинным днями различий в весе куколок не было ($p = 0,7$).

В пределах каждого фотопериодического режима однофакторный дисперсионный анализ выявил достоверное влияние температуры на вес куколок (12 ч: $F_{3,256} = 10,46$, $p < 0,0001$; 16 ч: $F_{1,38} = 6,96$, $p = 0,01$; 18 ч: $F_{2,194} = 7,79$, $p < 0,001$). С возрастанием температуры вес куколок увеличивался. Особенно отчетливо это проявилось в условиях длинного дня и промежуточного фотопериода (рис. 1).

Температура ($F_{2,400} = 3583,2$, $p < 0,0001$) и фотопериод ($F_{1,400} = 5,4$, $p = 0,02$) оказали достоверное влияние на относительную скорость роста гусениц, дисперсионный анализ выявил наличие значимого взаимодействия этих факторов ($F_{2,400} = 27,8$, $p < 0,0001$). Парные *post-hoc* сравнения показали, что скорость роста в короткодневных условиях была выше, чем в длинных днях при 18 °C ($p = 0,007$) и 20 °C ($p < 0,0001$) и в промежуточном фотопериоде при 22 °C ($p = 0,001$) (табл. 1). При 16 °C, наоборот, скорость роста гусениц была выше в длинном дне, чем в коротком

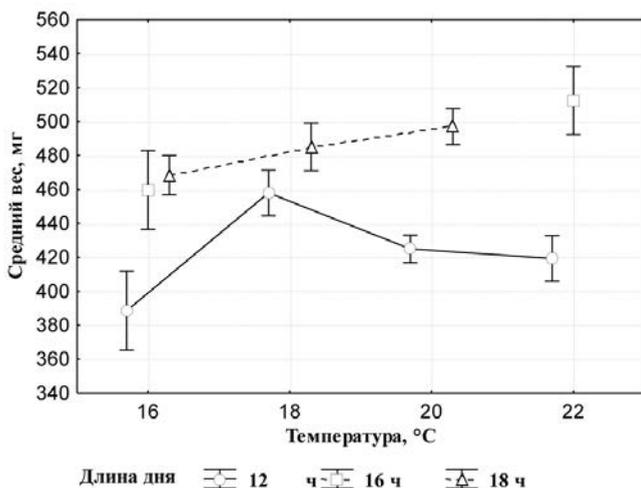


Рис. 1. Зависимость веса куколок *Inachis io* от температуры и длины светового дня. Приведена стандартная ошибка

($p=0,001$) и промежуточном ($p<0,001$). Между двумя последними режимами различий в показателях не было.

Мы проанализировали различия в параметрах развития между самцами и самками (табл. 1). Дисперсионный анализ не выявил значимого влияния пола на продолжительность развития гусениц ($F_{1,195}=0,17$, $p=0,7$), вероятно, из-за недостаточного объема выборки. Тем не менее самцы развивались несколько быстрее самок во всех экспериментальных режимах (табл. 1). При попарном *post-hoc* сравнении различия оказались значимыми в коротком дне при 20 °C ($p=0,001$) и в длинном дне при 16 °C ($p=0,01$) и 20 °C ($p=0,04$).

Дисперсионный анализ показал значимое влияние пола на вес куколок ($F_{1,195}=21,2$, $p<<0,0001$). Куколки самцов были легче куколок самок во всех режимах (табл. 1). Попарное *post-hoc* сравнение выявило достоверные различия в короткодневном режиме при 20 и 22 °C ($p<0,01$) и в длиннодневном режиме при 18 °C ($p=0,01$).

Таким образом, гусеницы самцов развивались в целом быстрее и давали более легких куколок, чем гусеницы самок, поэтому относительная скорость роста гусениц самок и самцов практически не различалась (табл. 1).

Параметры уравнений линейной регрессии скорости развития по температуре для преимагинальных стадий и относительной скорости роста гусениц приведены в табл. 2.

t-Тест не показал значимых различий между самками и самцами по ТНР гусениц и куколок и скорости роста гусениц (табл. 2). Поэтому для дальнейшего анализа мы объединим данные для всех особей.

Во всех фотопериодических условиях для гусениц характерен несколько более высокий температурный порог развития и более низкий коэффициент регрессии скорости развития по температуре, чем для куколок (табл. 2). *t*-Тест выявил достоверные различия между коэффициентами регрессии ($p<0,05$). Значения температурных порогов значимо не различались.

Таблица 2. Параметры уравнений линейной регрессии скорости развития по температуре для гусениц, куколок и относительной скорости роста гусениц *I. io*

Длина дня, ч	Стадия развития	Пол	Кол-во температур	b , (град-сут) ⁻¹	НТП, °С	СГД, град-сут
12	Гусеницы	Самцы	4	0,0048 ± 0,0001	12,0 ± 0,2	206,7 ± 6,1
		Самки	4	0,0049 ± 0,00017	12,5 ± 0,26	201,4 ± 7,0
		В сумме*	4	0,0049 ± 0,00001	12,4 ± 0,1	201,4 ± 2,8
	Куколки	Самцы	4	0,0095 ± 0,0005	12,1 ± 0,39	105,3 ± 5,2
		Самки	4	0,0093 ± 0,0004	12,0 ± 0,37	107,0 ± 5,02
		В сумме*	4	0,0094 ± 0,0003	12,1 ± 0,27	106,1 ± 3,6
	Относительная скорость роста	Самцы	4	0,0414 ± 0,0013	12,3 ± 0,25	
		Самки	4	0,0428 ± 0,0016	12,6 ± 0,28	
		В сумме*	4	0,0426 ± 0,0006	12,6 ± 0,11	
16	Гусеницы	Самцы	2	0,004 ± 0,0001	11,2 ± 0,2	248,0 ± 7,3
		Самки	2	0,004 ± 0,0003	11,4 ± 0,7	245,7 ± 20,6
		В сумме*	2	0,004 ± 0,00001	11,3 ± 0,14	244,7 ± 4,0
	Куколки	Самцы	2	0,0098 ± 0,0008	11,8 ± 0,63	102,3 ± 8,6
		Самки	2	0,0071 ± 0,0006	9,8 ± 0,9	141,4 ± 13,0
		В сумме*	2	0,0087 ± 0,0007	11,2 ± 0,7	114,6 ± 9,5
	Относительная скорость роста	Самцы	2	0,0337 ± 0,0009	11,1 ± 0,24	
		Самки	2	0,0352 ± 0,0032	11,5 ± 0,7	
		В сумме*	2	0,0346 ± 0,0006	11,3 ± 0,17	
18	Гусеницы	Самцы	3	0,0038 ± 0,0001	10,7 ± 0,2	260,1 ± 6,9
		Самки	3	0,0038 ± 0,0001	10,7 ± 0,3	265,3 ± 9,3
		В сумме*	3	0,0038 ± 0,0001	10,7 ± 0,11	262,7 ± 3,8
	Куколки	Самцы	3	0,0073 ± 0,0003	10,0 ± 0,35	137,1 ± 5,9
		Самки	3	0,0083 ± 0,0006	10,7 ± 0,5	120,2 ± 8,3
		В сумме*	3	0,0079 ± 0,0003	10,5 ± 0,3	126,0 ± 5,4
	Относительная скорость роста	Самцы	3	0,0339 ± 0,0009	10,9 ± 0,2	
		Самки	3	0,0336 ± 0,0011	11,0 ± 0,26	
		В сумме*	3	0,0335 ± 0,0005	10,9 ± 0,1	

Примечание. b — коэффициент регрессии; НТП — нижний температурный порог; СГД — сумма градусо-дней; * — число особей с учетом погибших на стадии куколки, у которых не был определен пол. Приведены стандартные ошибки.

Температурный порог и коэффициент термолабильности развития гусениц возрастали с сокращением длины дня (t -тест, $p < 0,05$), т.е. постепенно возрастал угол наклона линии регрессии к оси абсцисс (рис. 2, а). Для относительной скорости роста гусениц также были характерны большие значения порога и коэффициента регрессии в коротком дне, чем в длинном ($p < 0,05$).

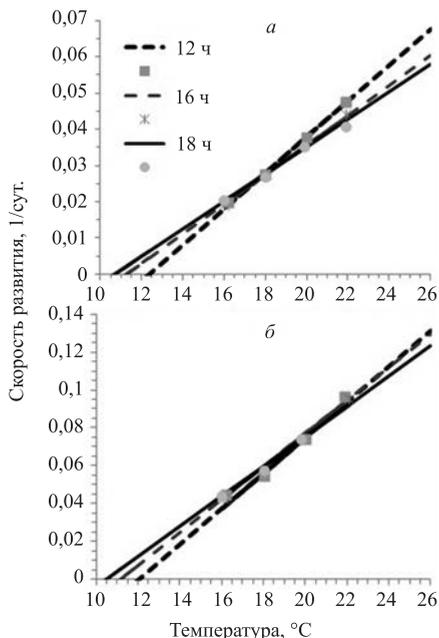


Рис. 2. Линии регрессии скорости развития гусениц (а) и куколок (б) *Inachis io* по температуре

Аналогичная зависимость ТНР от фотопериодических условий была обнаружена у куколок: наблюдалось возрастание порога и угла наклона линии регрессии к оси абсцисс с сокращением длины дня (табл. 2, рис. 2, б). *t*-Тест показал достоверные различия между показателями при короткодневном и длиннодневном режимах ($p < 0,05$).

Обсуждение

Результаты проведенных экспериментов доказывают существование фотопериодической модификации ТНР гусениц у брянской популяции *I. io*. При сокращении длины дня наблюдается постепенное повышение температурного порога и коэффициента термоллабильности. Увеличивается угол наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс (рис. 2, а). Следовательно, развитие гусениц становится все более чувствительным к изменению температуры. Это означает, что с повышением температуры скорость развития возрастает быстрее в короткодневных условиях, по сравнению с длиннодневными. Одновременно с ростом порога и термоллабильности постепенно снижается сумма градусо-дней, необходимая для завершения развития (табл. 2). Линии регрессии для 12-, 16- и 18-часовых фотопериодов пересекаются приблизительно при 17 °С. Таким образом, в коротком дне гусеницы развиваются быстрее, чем при 16- и 18-часовых фотопериодах, при относительно высоких температурах (выше точки пересечения линий регрессии). Однако при температурах ниже точки пересечения

линий регрессии, развитие происходит быстрее в двух последних фотопериодических режимах (см табл. 1).

Дисперсионный анализ не выявил значимого влияния фотопериода на продолжительность развития куколок, вероятно, из-за недостаточного объема выборки. Тем не менее *t*-тест показал достоверные различия между коэффициентами термолабильности развития куколок в условиях короткого и длинного дня. Таким образом, в результате более быстрого развития гусениц в коротком дне появляются более мелкие куколки, развитие которых происходит несколько быстрее, чем в длинном дне. Это сопровождается повышением угла наклона линии регрессии к оси абсцисс и повышением температурного порога развития при коротком дне, так же как и у гусениц (см. рис. 2, б).

Исследования, проведенные на муравьях рода *Myrmica*, подтверждают влияние размера куколок на продолжительность и температурные нормы их развития. Было показано, что развитие в среднем более мелких куколок летнего расплода протекает быстрее и более термолабильно по сравнению с развитием более крупных весенних куколок [9].

Градуальное изменение продолжительности развития гусениц при сокращении длины дня, аналогичное обнаруженному нами у *I. io*, было описано для нескольких видов подгрызающих совок [18–20]: в короткодневных условиях гусеницы развивались быстрее, чем в условиях длинного дня, при относительно высоких температурах, и медленнее — при более низких температурах. Сходным образом короткодневные и длиннодневные условия изменяли продолжительность развития личинок у божьей коровки *Coccinella septempunctata bruckii* [21] и долгоносика *Hypera punctata* [22]: в коротком дне развитие проходило быстрее при более высоких температурах, а в длинном дне — при более низких.

У двух видов австралийских нимфалид *Vanessa kershavi* и *Junonia villida* наблюдалась обратная зависимость: гусеницы развивались быстрее в короткодневных условиях, чем в длиннодневных, при относительно низких температурах [23].

Однако во всех перечисленных случаях авторы не вычисляли значений температурного порога развития и коэффициента линейной регрессии для различных фотопериодических условий и не исследовали характер изменения температурных норм развития.

Обнаруженное нами фотопериодическое и температурное регулирование преимагинального развития дневного павлиньего глаза демонстрирует адаптивные механизмы, обеспечивающие появление двух поколений *I. io* в Брянске. Более низкие значения порога и коэффициента термолабильности развития гусениц и куколок при длинном дне приводят к тому, что в мае—июне (при возрастании 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 термолабильным и более быстрым при температурах выше 17 °С, что позволяет максимально использовать высокие летние температуры. Это обеспечивает своевременное завершение развития второго поколения *I. io* в Брянске в конце летнего сезона.

У изученной нами ранее петербургской популяции *I. io*, имеющей моноволь-

тинный жизненный цикл, реакция на короткодневный фотопериод была выражена слабее, однако имела сходную тенденцию [5]: в короткодневных условиях (12 ч) гусеницы развивались лишь немного быстрее, чем в длиннодневных (22 ч), и ТНР различались мало. Возможно, у петербургской популяции *I. io* реакция на короткодневный фотопериод 12 ч света в сутки, который был использован в экспериментах, может не иметь экологического значения, так как в Ленинградской области все гусеницы, вероятнее всего, успевают завершить развитие до наступления сентября. Реакция особей на 12-часовой фотопериод в экспериментальных условиях, выражающаяся в сокращении продолжительности и возрастании термолабильности развития, могла сохраниться в стертой, рудиментарной форме после проникновения бабочек из южных областей на север — в условия с более коротким летним сезоном.

Однако, и у брянской, и у петербургской популяций *I. io* влияние фотопериодических условий на развитие гусениц отчетливо проявилось в изменении веса появляющихся куколок: в каждом температурном режиме при коротком дне куколки были легче, чем при длинном [5]. Это означает, что у северной популяции сохраняется физиологический ответ на 12-часовой день, унаследованный от более южных предков, проявляющийся в появлении более мелких особей.

Таким образом, нам удалось не только продемонстрировать особенности фотопериодической модификации ТНР у брянской популяции *I. io*, но и показать, что изменение ТНР под влиянием фотопериодических условий может быть выражено в разной степени у разных географических популяций этого вида.

Впервые существование географической изменчивости фотопериодической модификации ТНР было обнаружено нами у трех популяций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* [24]. У бурятской и краснодарской популяций в условиях короткого дня, индуцирующих диапаузу у гусениц, развитие было менее термолабильно, а температурный порог ниже, чем при длинном дне. Температурный порог и коэффициент термолабильности развития гусениц китайской популяции не различались в разных фотопериодах.

Появление более мелких особей в короткодневных условиях (12 ч) по сравнению с особями из длинного дня (16 ч) было отмечено у бельгийской популяции *I. io* [25]. Подобное явление достаточно широко распространено у чешуекрылых, так как короткий день в конце лета сигнализирует о наступлении неблагоприятных условий и под его влиянием происходит ускорение развития особей, которые окукливаются более мелкими [2, 3]. Именно уменьшение размера имаго считают наиболее широко распространенной издержкой более быстрого развития гусениц [25].

В то же время у многих других видов насекомых, особенно жуков, диапаузирующие особи, развивающиеся в короткодневных условиях, имеют более крупные размеры тела [10, 26, 27]. Более тяжелые куколки появлялись в короткодневных условиях и у исследованного нами ранее лугового мотылька *Loxostege sticticalis* [24].

Гусеницы самок и самцов различались по продолжительности развития (табл. 1), в большей части режимов гусеницы самцов развивались быстрее. Куколки самцов были легче куколок самок во всех режимах (табл. 1). Это хорошо согласуется с имеющимися в литературе данными для *I. io* [28]. Появление более крупных самок характерно для большинства чешуекрылых, и является следствием протандрии [29]. Температурные нормы развития самцов и самок у брянской популяции

I. io, так же как и у петербургской популяции, практически не различались (табл. 2). Однако, в отличие от брянской популяции, самцы и самки петербургской популяции различались по реакции на короткодневный фотопериод. Эта реакция была более выражена у самцов: развитие гусениц в короткодневных условиях отличалось большей термоллабильностью и более высоким порогом, чем в длиннодневных условиях [5].

Более низкое значение коэффициента регрессии у гусениц *I. io* брянской популяции по сравнению с куколками свидетельствует о том, что развитие гусениц менее термоллабильно. Более низкая термоллабильность объясняется более продолжительной стадией гусеницы по сравнению со стадией куколки. Более продолжительное развитие онтогенетической стадии, как правило, сопровождается снижением термоллабильности [4, 10, 27]. Сравнение по *t*-тесту не выявило значимых различий между температурными порогами развития гусениц и куколок. Хотя во всех фотопериодических условиях температурный порог был несколько выше у гусениц, чем у куколок, значения различаются на 0,1–0,3 °С, в зависимости от режима (табл. 2). У изученной нами ранее петербургской популяции *I. io* для гусениц также был отмечен более низкий коэффициент термоллабильности и более высокий температурный порог, чем для куколок, причем различия в значениях порогов составили от 0,8 до 1,3 °С в зависимости от фотопериодических условий [5].

Сравнение ТНР брянской (53° с. ш.) и петербургской (60° с. ш.) популяций позволяет сделать вывод о существовании географической изменчивости ТНР у *I. io*. При длинном дне в начале лета, в период активного роста развитие гусениц и куколок петербургской популяции [5] отличается большей термоллабильностью, т. е. большим углом наклона линий регрессии к оси абсцисс, и более высокими порогами (12,3 и 10,9 °С, для гусениц и куколок соответственно), по сравнению с брянской (10,7 и 10,5 °С, для гусениц и куколок соответственно). Это означает, что развитие *I. io* из северной популяции происходит быстрее, чем развитие особей из южной популяции, при относительно более высоких температурах. При этом температурные пороги гусениц (при длинном дне) различаются на 1,6 °С, а куколок — только на 0,2 °С. Вероятно, для продвижения на север большее значение имеет повышение термоллабильности развития гусениц, которые могут активно выбирать более подходящие для развития условия, перемещаясь по растению.

Согласно данным по развитию *I. io* (с отрождения гусениц до вылета имаго) в Великобритании (52° с. ш.) при 18-часовом фотопериоде (середина июня) нижний температурный порог (НТП) равен 9,2 °С и СГД — 420,6 град·сут [28]. Для брянской популяции мы получили значения НТП = 10,7 °С и СГД = 386,6 град·сут. при той же длине дня. У петербургской популяции *I. io* при длинном дне — 22 ч (середина июня) температурный порог развития от отрождения гусениц до вылета имаго был выше (11,8 °С), а сумма градусо-дней ниже (334,0 град·сут), чем в Великобритании и Брянске, т. е. развитие бабочек петербургской популяции более термоллабильно. Возрастание термоллабильности позволяет лучше использовать повышенные температуры, редкие на севере, с учетом возможности баскинга. Известно, что выбирая хорошо освещаемые солнцем листья растения, гусеницы видов, живущих в группах (крапивница *Aglais urticae* и дневной павлиний глаз *I. io*) способны повышать температуру тела до 32,5 и 31,5 °С соответственно [30].

Сравнение данных по весу куколок брянской, петербургской и британской по-

пуляций при 16 и 20 °С показало, что в этих температурных режимах куколки британских бабочек самые тяжелые, а петербургских — самые легкие (табл. 3).

Таблица 3. Средний вес куколок трех популяций *I. io* при двух температурах

Показатели	Популяция					
	британская [28]		брянская		петербургская	
Температура, °С	15,4	20,8	16	20	16	20
Вес, мг	501,6 ± 8,6	516,2 ± 7,8	468,4 ± 4,7	497,0 ± 5,2	378,9 ± 3,3	419,2 ± 4,4

Таким образом, у *I. io* происходит изменение температурных норм развития в разных популяциях. Увеличение порога и термолабильности развития в направлении Великобритания—Брянск—Петербург сопровождается ускорением развития при относительно высоких температурах и уменьшением размера особей.

Мы обнаружили зависимость веса куколок *I. io* от температурных условий: куколки становились тяжелее с ростом температуры, особенно в длиннодневных условиях (см. рис. 1). Полученные нами данные по петербургской популяции демонстрируют аналогичную зависимость [5]. Данный факт не согласуется с правилом о характере зависимости размеров эктотермных организмов от температурных условий («temperature — size rule»), согласно которому особи должны быть легче при высоких температурах [31]. В известных нам работах указывается на уменьшение веса куколок *I. io* с ростом температуры [28, 32].

Нарушение правила «температура—размер» может происходить у разных популяций одного вида. Например, у архангельской популяции жужелицы *Amara cottuninis* при 20–22 °С особи были несколько тяжелее, чем при более низких температурах, в то же время у петербургской популяции температура не оказывала влияния на вес куколок [33]. Увеличение веса особей с ростом температуры было обнаружено в США у северокаролинской популяции капустницы *Pieris brassicae*, в то время как у вашингтонской популяции такого нарушения не было [34]. Авторы объясняют это тем, что в Северной Каролине преобладают теплые климатические условия, поэтому у *P. brassicae* происходит отбор на увеличение размера тела.

Фотопериодические условия содержания гусениц могут повлиять на проявление правила «температура—размер» в зависимости от того, возникнет ли куколочная диапауза или развитие завершится без задержки. Например, у совки *Helicoverpa zea* масса жира диапаузирующих куколок линейно возрастала в диапазоне от 16 до 20 °С, тогда как масса недиапаузирующих куколок подчинялась правилу «температура—размер» [35].

* * *

Мы благодарим Д. А. Кучерова за помощь в сборе бабочек и Г. А. Медведеву, без помощи которой не удалось бы осуществить наши трудоемкие эксперименты.

Литература

1. Nylin S., Wickman P., Wiklund C. Seasonal plasticity in growth and development of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (Satyrinae) // Biol. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 38. P. 155–171.
2. Nylin S., Wickman P., Wiklund C. Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable? // Biol. J. Linn. Soc. 1995. Vol. 55. P. 143–157.
3. Gotthard K. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm // J. Evol. Biol. 1998. Vol. 11. P. 21–39.
4. Адаптивная широтная изменчивость продолжительности и температурных норм развития жужелицы *Amara communis* (PANZ.) (Coleoptera, Carabidae) / Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Дубовиков Д. А., Соколова И. В. // Энтомолог. обозр. 2011. Т. 90, № 4. С. 775–790.
5. Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2015. Т. 51, № 3. С. 192–203.
6. Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы // Энтомолог. обозр. 2010. Т. 89. № 1. С. 33–61.
7. Лопатина Е. Б., Имамгалиев А. А., Кипятков В. Е. Широтная изменчивость продолжительности и термолабильности развития куколок трех видов муравьев рода *Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомолог. обозр. 2002. Т. 81, № 2. С. 265–275.
8. Балашов С. В., Кипятков В. Е. Изучение внутривидовой изменчивости продолжительности и температурных норм развития клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2008. Т. 44, № 6. С. 582–590.
9. Kipyatkov V., Lopatina E., Imamgaliev A. 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. 2005. Vol. 7. P. 69–76.
10. Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae) // J. Insect Physiol. 2011. Vol. 57. P. 892–898.
11. Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. Взаимодействие фотопериода и температуры — новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2011. Т. 47, № 6. С. 491–503.
12. Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. 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) // Eur. J. Entomol. 2007. Vol. 4. P. 23–31.
13. Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые европейской России и сопредельных стран. М., 2000. 208 с.
14. Ламперт К. Атлас бабочек и гусениц. Места обитания. Физические характеристики. Поведение. Размножение / под ред. А. И. Быховца. Мн., 2003. 736 с.
15. Моуха Й. Бабочки. Прага, 1979. 189 с.
16. Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. Temperature requirements of some aphids and their parasites // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 431–438.
17. Ayres M. P., MacLean S. F. Jr. Molt as a component of insect development: *Galerucella sagittariae* (Chrysomelidae) and *Epirrita autumnata* (Geometridae) // Oikos. 1987. Vol. 48. P. 273–279.
18. Ахмедов Р. М. Зависимость длительности развития гусениц различных популяций восклицательной совки (*Agrotis exclamationis*) от температуры и светового режима // Вестник зоологии. 1972. № 1. С. 62–67.
19. Горышин Н. И., Ахмедов Р. М. Фотопериод и температура как факторы в развитии совки *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. Журнал. 1971. № 50, вып. 1. С. 56–66.
20. Гейсниц К. Ф., Пенязь М. А., Шапченко Д. Х. Фотопериод и температура как факторы в развитии совки *Agrotis segetum* (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. Журнал. 1971. № 50, вып. 11. С. 1674–1685.
21. Sakurai, H., Yoshida, N., Kobayashi, Ch., Takeda, S. Effects of temperature and day length on oviposition and growth of lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* // Res. Bull. Faculty College of Agriculture, Gifu University. 1991. Vol. 56. P. 45–50.
22. Watanabe M. Photoperiodic and thermal regulation of development and cold hardiness in larvae of the clover leaf weevil, *Hypera punctata* // Cryobiology. 2000. Vol. 40. P. 294–301.
23. James D. G. Effects of temperature and photoperiod on the development of *Vanessa kershawi* McCoy and *Junonia villida* Godart (Lepidoptera: Nymphalidae) // J. Aust. Ent. Soc. 1987. Vol. 26. P. 289–292.

24. Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2015. Vol. 154. P. 228–241.
25. Windig J. J. Trade-offs between melanization, development time and adult size in *Inachis io* and *Arachnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)? // *Heredity*. 1999. Vol. 82. P. 57–68.
26. Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых: учеб. пособ. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 281 с.
27. Кучеров Д. А., Купятков В. Е. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Энтомолог. обозр.* 2011. Т. 90, № 2. С. 249–271.
28. Bryant S. R., Thomas C. D., Bale J. S. Nettle-feeding nymphalid butterflies: temperature, development and distribution // *Ecol. Entomol.* 1997. Vol. 22. P. 390–398.
29. Захарова Е. Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // *Евразиатский энтомолог. журнал*. 2004. Т. 3, № 1. С. 59–65.
30. Bryant S. R., Thomas C. D., Bale J. S. Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae // *Oecologia*. 2000. Vol. 122. P. 1–10.
31. Atkinson D. Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? // *Adv. Ecol. Res.* 1994. Vol. 25. P. 1–58.
32. Bryant S. R., Thomas C. D., Bale J. S. The influence of thermal ecology on the distribution of three nymphalid butterflies // *J. Appl. Ecol.* 2002. Vol. 39. P. 43–55.
33. Lopatina E. B., Kipyatkov V. E., Balashov S. V., Dubovikoff D. A., Sokolova I. V. Adaptive latitudinal variation of the duration and thermal requirements for development in the ground beetle *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae) // *Ent. review*. 2012. Vol. 92, N 2. P. 775–790.
34. Kingsolver J. G., Massie K. R., Ragland G. J., Smith M. H. Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature—size rule // *J. Evol. Biol.* 2007. Vol. 20. P. 892–900.
35. Clemmensen S. F., Hahn D. A. Dormancy cues alter insect temperature—size relationships // *Oecologia*. 2015. Vol. 177. P. 113–121.

References

1. Nylin S., Wickman P., Wiklund C. Seasonal plasticity in growth and development of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (Satyrinae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 1989, vol. 38, pp. 155–171.
2. Nylin S., Wickman P., Wiklund C. Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable? *Biol. J. Linn. Soc.*, 1995, vol. 55, pp. 143–157.
3. Gotthard K. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *J. Evol. Biol.*, 1998, vol. 11, pp. 21–39.
4. Lopatina E. B., Kipyatkov V. E., Balashov S. V., Dubovikov D. A., Sokolova I. V. Adaptivnaya shirotnaya izmenchivost' prodolzhitel'nosti i temperaturnykh norm razvitiya zhuzhelitsy *Amara communis* (PANZ.) (Coleoptera, Carabidae) [Adaptive latitudinal variation of the duration and thermal requirements for development in the ground beetle *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae)]. *Entomol. obozr.* [Entomological Review], 2011, vol. 90, no. 4, pp. 775–790. (In Russian)
5. Ryzhkova M. V., Lopatina E. B. Plastichnost' temperaturnykh norm razvitiya u babochki dnevnoy pavliniy glaz *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae) [The plasticity of thermal reaction norms for development in the European Peacock butterfly *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae)]. *Zhurn. evoliuts. biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology], 2015, vol. 51, no. 3, pp. 192–203. (In Russian)
6. Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Vnutrividovaya izmenchivost' temperaturnykh norm razvitiya u nasekomykh: novye podkhody i perspektivy [Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: new approaches and prospects]. *Entomol. Rev.* [Entomological Review], 2010, vol. 90, no. 2, pp. 163–184. (In Russian)
7. Lopatina E. B., Imamgaliev A. A., Kipyatkov V. E. Shirotnaya izmenchivost' prodolzhitel'nosti i termolabil'nosti razvitiya kukolok trekh vidov muravev roda *Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) [Latitudinal variation of the duration and thermolability of pupal development in three species of *Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae)]. *Entomol. obozr.* [Entomological Review], 2002, vol. 81, no. 2, pp. 265–275. (In Russian)
8. Balashov S. V., Kipyatkov V. E. Izuchenie vnutripopulyatsionnoy izmenchivosti prodolzhitel'nosti i temperaturnykh norm razvitiya klopa-soldatika *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) [Study

- of intrapopulational variability of duration and temperature norms of development of the linden bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae)]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2008, vol. 44, no. 6, pp. 582–590. (In Russian)
9. Kipyatkov V., Lopatina E., Imamgaliev A. 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*, 2005, vol. 7, pp. 69–76.
 10. Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Insect Physiol.*, 2011, vol. 57, pp. 892–898.
 11. Lopatina E. B., Kipyatkov V. E., Balashov S. V., Kutcherov D. A. Vzaimodeystvie fotoperioda i temperatury — novaya forma sezonnoy regulyatsii rosta i razvitiya u nasekomykh, issledovannaya na primere zhuzhelitsy *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae) [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*, 2011, no. 47, pp. 578–592. (In Russian)
 12. Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. 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). *Eur. J. Entomol.*, 2007, vol. 4, pp. 23–31.
 13. Morgun D. V. *Bulavousye cheshuekrylye evropeyskoy Rossii i sopredel'nykh stran* [Butterflies of European Russia and neighboring countries]. Moscow, 2000. 208 p. (In Russian)
 14. Lampert K. *Atlas babochek i gusenits. Mesta obitaniya. Fizicheskie kharakteristiki. Povedenie. Razmnozhenie* [Atlas of butterflies and caterpillars. The physical characteristics. The behavior. Reproduction]. Ed. by A. I. Bykhovets. Mn., 2003. 736 p. (In Russian)
 15. Moukha Y. *Babochki* [Butterflies]. Praga, 1979, 189 p.
 16. Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. Temperature requirements of some aphids and their parasitoids. *J. Appl. Ecol.*, 1974, vol. 11, pp. 431–438.
 17. Ayres M. P., MacLean S. F. Jr. Molt as a component of insect development: *Galerucella sagittariae* (Chrysomelidae) and *Epirrita autumnata* (Geometridae). *Oikos*, 1987, vol. 48, pp. 273–279.
 18. Akhmedov R. M. Zavisimost' dlitel'nosti razvitiya gusenits razlichnykh populyatsiy voskhlitsatel'noy sovki (*Agrotis exclamationis*) ot temperatury i svetovogo rezhima [Dependence of the duration of development of caterpillars of various populations exclamation moths (*Agrotis exclamationis*) on temperature and light conditions]. *Vestnik zoologii*, 1972, no. 1, pp. 62–67. (In Russian)
 19. Goryshin N. I., Akhmedov R. M. Fotoperiod i temperatura kak faktory v razvitiy sovki *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera, Noctuidae) [Photoperiod and temperature as factors in the development of the Noctuidae *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera, Noctuidae)]. *Zool. journal* [Zoological journal], 1971, vol. 50, no. 1, pp. 56–66. (In Russian)
 20. Geyspits K. F., Penyaz' M. A., Shashenkova D. Kh. Fotoperiod i temperatura kak faktory v razvitiy sovki *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera, Noctuidae) [Photoperiod and temperature as factors in the development of the Noctuidae *Agrotis segetum* (Lepidoptera, Noctuidae)]. *Zool. journal* [Zoological journal], 1971, vol. 50, no. 11, pp. 1674–1685. (In Russian)
 21. Sakurai H., Yoshida N., Kobayashi Ch., Takeda S. Effects of temperature and day length on oviposition and growth of lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii*. *Res. Bull. Faculty College of Agriculture*, 1991, vol. 56, pp. 45–50.
 22. Watanabe M. Photoperiodic and thermal regulation of development and cold hardiness in larvae of the clover leaf weevil, *Hypera punctata*. *Cryobiology*, 2000, vol. 40, pp. 294–301.
 23. James D. G. Effects of temperature and photoperiod on the development of *Vanessa kershawi* McCoy and *Junonia villida* Godart (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Aust. Ent. Soc.*, 1987, vol. 26, pp. 289–292.
 24. Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2015, vol. 154, pp. 228–241.
 25. Windig J. J. Trade-offs between melanization, development time and adult size in *Inachis io* and *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Heredity*, 1999, vol. 82, pp. 57–68.
 26. Saulich A. Kh., Volkovich T. A. *Ekologiya fotoperiodizma nasekomykh* [Ecology of photoperiodism in insects]. St. Petersburg University Press, 2004, 281 p. (In Russian)
 27. Kutcherov D., Kipyatkov V. E. Temperaturnyy i fotoperiodicheskiy kontrol' preimaginal'nogo razvitiya shchhavevego listoeda *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae) [Control of preimaginal development by photoperiod and temperature in the dock leaf beetle *Gastrophysa viridula* (De Geer)

(Coleoptera, Chrysomelidae)]. *Entomol. Obozr.* [*Entomological Review*], 2011, vol. 90, no. 2, pp. 249–271. (In Russian)

28. Bryant S. R., Thomas C. D., Bale J. S. Nettle-feeding nymphalid butterflies: temperature, development and distribution. *Ecol. Entomol.*, 1997, vol. 22, pp. 390–398.

29. Zaharova E. Yu. Protandriya i izmenchivost' razmerov v populyatsiyakh monovol'tinnykh vidov barkhatnits (Lepidoptera: Satyridae) [Protandry and size variability in populations of monovoltine satyrid species (Lepidoptera: Satyridae)]. *Evraziatskii entomol. zhurnal* [*Euroasian entomological journal*], 2004, vol. 3, no. 1, pp. 59–65. (In Russian)

30. Bryant S. R., Thomas C. D., Bale J. S. Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia*, 2000, vol. 122, pp. 1–10.

31. Atkinson D. Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.*, 1994, vol. 25, pp. 1–58.

32. Bryant S. R., Thomas C. D., Bale J. S. The influence of thermal ecology on the distribution of three nymphalid butterflies. *J. Appl. Ecol.*, 2002, vol. 39, pp. 43–55.

33. Lopatina E. B., Kipyatkov V. E., Balashov S. V., Dubovikoff D. A., Sokolova I. V. Adaptive latitudinal variation of the duration and thermal requirements for development in the ground beetle *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae). *Ent. review*, 2012, vol. 92, no. 2, pp. 775–790.

34. Kingsolver J. G., Massie K. R., Ragland G. J., Smith M. H. Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature—size rule. *J. Evol. Biol.*, 2007, vol. 20, pp. 892–900.

35. Clemmensen S. F., Hahn D. A. Dormancy cues alter insect temperature—size relationships. *Oecologia*, 2015, vol. 177, pp. 113–121.

Статья поступила в редакцию 20 марта, принята в печать 10 мая 2015 г.

Сведения об авторах:

Рыжкова Мария Владимировна — аспирант

Лопатина Елена Борисовна — кандидат биологических наук, доцент

Ryshkova Mariya V. — post graduate student

Lopatina Elena B. — Ph.D., Associate Professor