

Санкт-Петербургский государственный университет

Ермаков Степан Александрович

Температурные нормы развития трех видов жуков-листоедов рода *Cassida* (Chrysomelidae,
Cassidinae)

Выпускная квалификационная работа
по направлению подготовки «Экология и природопользование»
основная образовательная программа магистратуры «Биоразнообразие и охрана природы»

Работа выполнена на кафедре энтомологии в лаборатории
физиологической и эволюционной экологии насекомых
Санкт-Петербургского государственного университета

Научный руководитель:
доцент кафедры энтомологии, к.б.н.,
Лопатина Елена Борисовна

Санкт-Петербург

2018

Оглавление

Введение

1. Обзор литературы

- 1.1. Температура
- 1.2. Термопреферендум
- 1.3. Влияние высоких и низких температур
- 1.4. Температурные нормы развития
- 1.5. Межвидовая изменчивость температурных норм развития
- 1.6. Свет
- 1.7. Фотопериодизм
- 1.8. Влияние фотопериодических условий на температурные нормы развития

2. Объект и методы исследования

- 2.1. Преимущество жуков листоедов как лабораторных объектов
- 2.2. Экологический очерк семейства
- 2.3. Материалы и методика

3. Результаты исследования

- 3.1. Сравнение параметров жизненного цикла
- 3.2. Температурные нормы развития
 - 3.2.1. Сравнение температурных норм развития яиц
 - 3.2.2. Сравнение температурных норм развития личинок и куколок
 - 3.2.3. Сравнение разных видов

4. Обсуждение

- 4.1. Продолжительность и температурные нормы развития преимагинальных стадий
- 4.2. Влияние фотопериодических условий на развитие личинок и куколок
- 4.3. Влияние температурных и фотопериодических условий на вес имаго
- 4.4. Сравнение температурных норм развития онтогенетических стадий
- 4.5. Прикладное значение фотопериодической модификации температурных норм развития

Выводы

Список литературы

Приложение

Введение

Все живые организмы подвержены влиянию условий среды обитания, в частности – абиотическим факторам, по отношению к которым они могут проявлять фенотипическую пластичность, ради обеспечения своего функционирования и жизнеспособности. Одним из способов изучения взаимодействия организма с окружающей средой служит описание его норм реакции. Норма реакции представляет собой зависимость изменения фенотипических параметров от факторов окружающей среды. Выявление путей, которыми идёт дивергенция норм реакции, представляет одно из новейших и актуальнейших направлений в современных эколого-эволюционных исследованиях.

Для подобных исследований замечательным объектом изучения служат насекомые, так как они распространены практически повсеместно и чрезвычайно разнообразны. Широкие ареалы и формирование популяций одного вида в разных точках земного шара благоприятствуют проведению обширных исследований. Кроме этого, многие насекомые имеют большое практическое значение, так как многие из них являются паразитами, вредителями сельскохозяйственных культур и переносчиками заболеваний. В то же время многие являются полезными энтомофагами, защищающими растения от вредителей, и опылителями. Достаточно вспомнить экономическую важность тутового шелкопряда *Bombyx mori*, и речь о пользе насекомых можно дальше уже не вести.

Важной чертой насекомых, как объекта исследования, является то, что большинство из них обитают в наземно-воздушной среде, которая характеризуется самым большим диапазоном изменения абиотических факторов. Кроме того, эктотермность насекомых делает их зависимыми от температурных условий среды, которые обеспечивают протекание всех физиологических процессов. Одной из форм зависимости является влияние температуры на скорость развития особей, которое описывается температурными нормами развития организма.

Параметры, которые описывают температурные нормы развития – это нижний температурный порог развития и коэффициент линейной регрессии (или коэффициент термолабильности). Нижний температурный порог развития, по сути, является экстраполяцией линии регрессии на ось абсцисс. Это температура, при которой скорость развития приближается к нулю, то есть развитие не происходит. Коэффициент линейной регрессии характеризует наклон линии регрессии к оси абсцисс и степень зависимости скорости развития от температуры. Данные параметры характеризуют линейную

зависимость скорости развития насекомых от температуры. Важным плюсом является то, что термальные константы несут понятный биологический смысл, и могут быть легко вычислены математически. Они могут быть использованы в сравнительных эволюционно-экологических исследованиях.

Исследования последних лет внесли значительный вклад в развитие и понимание межвидовой изменчивости температурных норм развития, а также изменчивости температурных параметров внутри вида – географической, сезонной, межсемейной и т.д. Эти исследования пролили свет на эволюцию жизненных циклов насекомых и путей приспособления к условиям среды. Однако проблема влияния температурного фактора на живые организмы еще очень далека от своего разрешения и, по всей видимости, она будет актуальна в экологии еще долгое время.

. Недостаточно исследовано комплексное влияние экологических факторов и их взаимодействие. Так на клопе-солдатике *Pyrrhocoris apterus* было показано модифицирующее влияние фотопериода на температурные нормы развития. Различные фотопериодические условия не только ускоряли развитие, но при этом приводили к изменению наклона линии регрессии к оси абсцисс и нижнего температурного порога развития, что может иметь несомненное адаптивное значение. Обзор литературных данных в этой работе и дальнейшие исследования в этом ключе показали, что фотопериодическая модификация температурных норм развития широко распространена среди насекомых. Также становится ясно, что взаимодействие температуры и длины дня и их взаимное влияние на скорость развития очень разнообразно. Для выявления всего этого многообразия необходимы дальнейшие исследования.

Именно поэтому нами были поставлены **цели**: 1) Изучить влияние различных температурных и фотопериодических условий на развитие трех видов жуков-листоедов рода *Cassida* (*C. rubiginosa*, *C. vibex*, *C. stigmatica*); 2) Сравнить температурные нормы развития изучаемых видов; 3) Выявить характер изменения нормы реакции на температуру в зависимости от фотопериодических условий.

Для достижения этой цели мы поставили следующие **задачи**:

1. Получить данные по продолжительности развития жуков при двух фотопериодах (12 и 18 ч света в сутки) и пяти температурах (16, 19, 22, 25 и 28 °C).
2. Вычислить параметры термолабильности развития и оценить, каким образом фотопериодические условия изменяют норму реакции на температуру у каждого вида.

1. Обзор литературы

Насекомые, как и любые организмы на нашей планете взаимодействуют с окружающей средой, а также с особями своего, либо чужого вида. Характер этих взаимодействий, а также количественные их характеристики, которые можно измерить, и определяют, будет тот или иной вид развиваться и преумножать свою численность. Экологические факторы, действующие на организмы, подразделяют на абиотические, т.е. факторы неживой природы, и биотические, связанные с взаимоотношениями между организмами. В данной работе мы изучали воздействия абиотических факторов на развитие жуков-листоедов, в связи с этим этот аспект и будет наиболее полно раскрыт.

Любой организм, в ходе эволюции претерпевает изменения, связанные с адаптацией к среде обитания, будь то морфологические, биохимические и т.д. Класс насекомых в этом плане очень показателен, так как по подсчетам считается наиболее многочисленным и чрезвычайно распространенным, охватывая большое количество экологических ниш и вырабатывая к определенным условиям необходимые адаптации.

К наиболее важным факторам развития относятся: влажность, атмосферное давление, сила тяжести, геомагнитное поле, электрические факторы, а также самые важные – температура и свет.

1.1. Температура.

Температура – один из наиболее важных факторов, влияющий на развитие хладнокровных животных, к коим относятся и насекомые. Для насекомых, обитающих в воде этот фактор также важен, но водные условия более стабильны и колебания этого параметра могут быть не столь значительны, в то время как на суше он более подвергнут изменениям. Растения оказывают большое влияние на температуру окружающей среды, повышая температуру воздуха, благодаря поглощению солнечных лучей в дневные часы. В тоже время в условиях низкой влажности и высокой температуры окружающего воздуха из-за транспирационной способности растений температура вблизи них может быть ниже на 15°C. Наиболее резкие изменения температуры заметны в пустыне, так как почва не занятая растительностью быстрее нагревается, но также при заходе Солнца и быстрее охлаждается. Чем глубже находится почвенный слой, тем меньше его температурные колебания, а значит, температура будет ближе к среднегодичному уровню, с чем и связано закапывание насекомых для зимовок (Чернышев, 1996).

Нагрев поверхности земли также связан с ландшафтом, а точнее с расположением склона по отношению к Солнцу, следовательно, на склонах южной экспозиции с большей инсоляцией наблюдается и более высокая температура.

Из всего этого следует, что насекомые имеют большие возможности для выбора наиболее подходящих условий, соответствующих их температурным предпочтениям. Поэтому температура, при которой живет и развивается насекомое, может существенно отличаться от метеорологического показателя (Чернышев, 1996).

Температура может оказывать как непосредственное воздействие на насекомых, так и являться сигнальным фактором. Во-первых, повышение температуры увеличивает скорость метаболизма и скорость двигательных реакций, а во-вторых, изменения температурных условий, которые воспринимаются терморцепторами, стимулируют насекомое искать более подходящее место. Как слишком низкие, так и слишком высокие температуры подавляют активность. Соответственно, температура может почти полностью определять поведение насекомых в арктических условиях, где активность возможна лишь в течение короткого промежутка времени. В умеренной зоне насекомые неактивны из-за слишком низких температур поздней осенью зимой и весной, а в отдельные дни и летом, а в пустынной зоне активность отсутствует почти ежедневно в летнее время из-за слишком высоких температур. Диапазон температур, в пределах которого возможна активность, конечно, различен для разных видов (Чернышев, 1996).

Насекомые активно ищут участки с наиболее благоприятной для них температурой. Яркий пример связанных с температурой ежесуточных вертикальных миграций дает поведение большой хлопковой тли *Acyrtosiphon gossypii* Mordv. на растениях хлопчатника (Чернышев и др., 1981). В течение суток тли совершают миграции по стеблю и листьям: в наиболее жаркие часы уходят к нижней части растения, а в ночное и утреннее время собираются около точек роста, где у растения наблюдается наиболее высокая температура. В связи с этим днем они находятся при температурах на 10-15°C ниже, чем температура воздуха, а ночью – на 2-3°C выше. Эти миграции позволяют существенно сгладить суточные колебания температуры. Подобные перемещения по растениям описаны и для многих других насекомых.

Очень большое значение в регуляции температуры тела насекомых имеет их окраска. Типичные для многих дневных насекомых металлические окраски отражают излишнюю солнечную радиацию. Ночью особенно неблагоприятны темные окраски, так как они способствуют потере тепла. Поэтому в среднем ночные насекомые заметно светлее, чем дневные (Тыщенко, 1986).

1.2. Термопреферендум

Изучение термопреферендума, или предпочитаемого температурного режима насекомыми, сводится к довольно простой схеме – созданию температурного градиента в последовательно расположенных камерах. Распределение насекомых в камерах показывает, какая температура является для них наиболее благоприятной. (Чернышев, 1996).

Ряд данных по термопреферендуму хорошо соответствует экологии объектов (Кауфман, 1995). Некоторые пещерные ногохвостки скапливаются в зоне с той же температурой, которая имеет место в пещерах (+6-15° С). Обитающие в лесах виды щетинохвосток рода *Machilis* имеют оптимум ниже +17° С, а синантропные *Lepisma* предпочитают зону +15-20° С. Насекомые, активные летом, всегда предпочитают более высокую температуру, чем весенние или осенние (Россолимо, Рыболов, 1994).

Предпочитаемая температура несколько увеличивается с возрастом имаго.

Вызывает интерес то, что термопреферендум почти не связан с ареалом вида. Предпочтения одной и той же температуре могут отдавать виды как северного, так и южного происхождения (Бабенко, 1993). Это является подтверждением закона выравнивания среды, который говорит о том, что насекомые ищут в любой географической зоне микроучастки с наиболее подходящим для них микроклиматом.

Термопреферендум может изменяться в течение суток. Как правило, насекомые, независимо от образа их жизни, днем предпочитают более высокую температуру, чем ночью. Такие изменения термопреферендума были отмечены у трихограммы, ряда жуков и некоторых других насекомых. Суточные изменения термопреферендума не всегда связаны с суточными миграциями. Так, у водных личинок комаров *Anopheles*, круглосуточно находящихся в одной и той же части водоема у поверхности воды, предпочитаемая температура днем выше, чем ночью и утром. А личинки *Chironomus* ночью поднимаются из холодного придонного ила в более теплые поверхностные слои воды. Поэтому ритм их термопреферендума имеет противоположное направление предыдущему, и днем они предпочитают более низкие температуры, чем ночью (Кауфман, 1980, 1983).

1.3. Влияние высоких и низких температур.

Жизнь любого насекомого возможна только в определенном температурном интервале. Р.С.Ушатинская выделила шесть следующих температурных зон (Ушатинская, 1957):

1) Зона активной жизни лежит в среднем в пределах от 3 до 40°. Примерно в середине этой зоны – температуры, обеспечивающие минимальную смертность и максимальную плодовитость насекомых.

2) Нижняя зона переживания (зона холодого оцепенения). Здесь возможность выжить зависит от уровня температуры, продолжительности ее воздействия и, конечно, от вида насекомого.

3) Нижняя смертельная (летальная) зона, в которой происходит замерзание и кристаллизация жидкостей тела, а также повреждение кристаллами льда протоплазмы клеток. Эти необратимые изменения несколько различны у разных видов.

4) Зона витрификации, в которой жидкость, вместо того, чтобы образовывать кристаллы, становится витрифицированной, т.е. подобной стеклу. Витрификация возможна далеко не у всех насекомых. При этом происходит приостановка всех жизненных процессов, аналогичная анабиозу. В таком состоянии насекомое может вынести охлаждение почти до абсолютного нуля. Однако витрифицированная жидкость неустойчива и может постепенно кристаллизоваться.

5) Верхняя зона переживания (зона теплового шока). Так же как и в нижней зоне переживания, продолжительность жизни насекомых зависит от уровня температуры и длительности ее воздействия.

6) Верхняя смертельная зона, в которой происходят необратимые явления: коагуляция белков и инактивация ферментов (Ушатинская, 1957).

Для противостояния низким температурам насекомые выработали ряд приспособлений

Во-первых, это уменьшение общего количества воды в теле и связывание ее коллоидами. О значении снижения количества воды для повышения холодостойкости насекомых свидетельствует такой факт. Зимующие гусеницы златогузки содержат в теле до 69% воды и выдерживают температуру -14° до 158 дней. Активные же гусеницы в летнее время содержат более 80% воды и могут переносить ту же низкую температуру не более 1,5 – 4 часов (Чернышев, 1996).

Во-вторых, это увеличение содержания жира. Так, у тех же зимующих гусениц златогузки содержание жира доходит до 6%, в то время как летом оно примерно 4%.

В-третьих, это увеличение количества резервных углеводов, особенно гликогена, являющегося гидрофильным коллоидом.

В-четвертых, это повышение концентрации различных веществ, растворенных в жидкостях тела. Известно, что 1 моль любого вещества на 1 литр раствора понижает температуру замерзания последнего почти на 2°. Эффект от нескольких веществ, находящихся в жидкости, суммируется. Среди таких веществ можно назвать некоторые сахара (трегалоза, глюкоза, фруктоза), специальные белки и аминокислоты. Кроме того, в теле зимующих насекомых нередко в большом количестве (до 25% от массы тела) присутствует широко используемый в технике антифриз – глицерин или аналогичные ему по действию вещества (Чернышев, 1996).

Рекорд холодостойкости принадлежит виду комаров–дергунов *Polypedilum vanderplanki*, которые обитают в горных районах Африки. Личинки в сухом виде за счет криптобиоза способны выдерживать температуру почти абсолютного нуля (-270°) при этом сохранять выживаемость порядка 80% (Okuda, 2006).

Большую сложность для насекомых представляет противостояние высоким температурам, ведь чрезмерное повышение температур приводит к нарушениям метаболизма, связанным с денатурацией белков, входящих в состав различных ферментов. Какое-то время насекомые способны поддерживать температуру тела ниже температуры окружающего воздуха за счет испарения влаги, которое усиливается в результате разрушения высокой температурой воскоподобной оболочки тела (Тыщенко, 1986). Естественно, что этот эффект определяется влажностью воздуха. Так, черные тараканы во влажном воздухе быстро погибают при $+38^{\circ}\text{C}$, а в сухом, обеспечивающем испарение, воздухе выживают какое-то время и при $+48^{\circ}$. В некоторых случаях температура тела может быть понижена размазыванием по телу капель жидкости, выделяемых из ротового или анального отверстий (Чернышев, 1996).

Результатом специальных физиологических приспособлений является способность некоторых насекомых жить в горячих вулканических источниках при температуре воды до $+65^{\circ}$. Таковы личинки некоторых мух–прибрежниц *Parydra aquila* *Fallen* и львинок *Odontomyia microleon* (*L.*) (Лобкова, 2010). Полной им противоположностью являются насекомые, активные на снегу в зимнее время. Для них губительна комнатная температура ($+20^{\circ}\text{C}$). Сходным образом температура $+35^{\circ}\text{C}$ за минуты убивает обитающих в пещере при постоянной температуре $+11^{\circ}\text{C}$ кузнечиков (Чернышев, 1996).

1.4. Температурные нормы развития

Проблему влияния температурного фактора нельзя считать до конца решенной, в связи с ее многогранностью (Медников, 1977). Для любого организма свойственны только ему лично границы температурного развития. Для насекомых этот диапазон обычно лежит в пределах от +5 С° до +35 С°. Фактически даже температуры, близкие к крайним значениям, вызывают нарушение жизненных процессов, а вместе с этим происходит и нарушение роста и повышение смертности особей. Организмы обладают свойством изменять скорость жизненных процессов при изменении температуры можно назвать термолабильностью (Кожанчиков, 1961; Медников, 1977) или термочувствительностью.

Изучение любого явления подразумевает под собой, прежде всего математическую и количественную оценку. Поэтому чтобы выразить зависимость скорости развития от температуры, Рене Реомюр в 1735 году наметил связь между скоростью развития и температурой. Им было признано, что организмы не могут развиваться ниже определенных температур и что сумма температур необходимая для завершения развития есть величина довольно постоянная (Dixon *et al.*, 2009). Реомюр отметил, что было бы интересно сравнить сумму градусов тепла необходимую для созревания зерен растений в жарких и холодных странах. Таким образом, зародилась концепция связи между скоростью развития и температурой (Bonhomme, 2000).

В 1894 году Мерриам сформулировал законы распространения животных и растений на север и на юг в зависимости от температуры (Kendeigh, 1932). В основном основываясь на предыдущих работах, проведенных в природных условиях, он предположил, что температура является самым важным фактором, ограничивающим распространение организмов. Мерриам считал, что распространение растений и животных ограничивается общим количеством тепла в течение периода роста и размножения (Kendeigh, 1932).

Лишь в прошлом веке формула Реомюра была дополнена новой важной константой – биологическим нулем или нижним термическим порогом развития (Медников, 1977). А начиная с работ Блунка (1914, 1923) и Людвига (1928), сумма градусо-дней стала широко использоваться в исследованиях насекомых (Jarošík *et al.*, 2002; Кипятков, Лопатина, 2010).

Продолжительность развития вычисляют по следующей формуле:

$$D = K / (t - t_0) \quad (1)$$

где D – продолжительность развития, сут.; K – константа, $^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут.}$; t – температура, $^{\circ}\text{C}$; t_0 – температурный порог развития, $^{\circ}\text{C}$.

Параметр K часто называют суммой эффективных температур или суммой градусо-дней. Название «сумма эффективных температур» не отражает способ вычисления и размерность данного параметра. Поэтому мы используем название «сумма градусо-дней» (Медников, 1977; Кипятков, Лопатина, 2010).

Графически уравнению (1) соответствует гипербола (рис. 1). Каждая ее точка при проекции на оси координат отсекает площадь, равную K , т.е. сумме градусо-дней. В соответствии с уравнением (1) продолжительность развития гиперболически возрастает при понижении температуры и становится бесконечной при достижении температуры t_0 . Значит, при пороговой температуре развитие не происходит (Саулич, Волкович, 2004; Кипятков, Лопатина, 2010).

Уравнение (1) можно преобразовать следующим образом:

$$K = D \cdot (t - t_0) \quad (2)$$

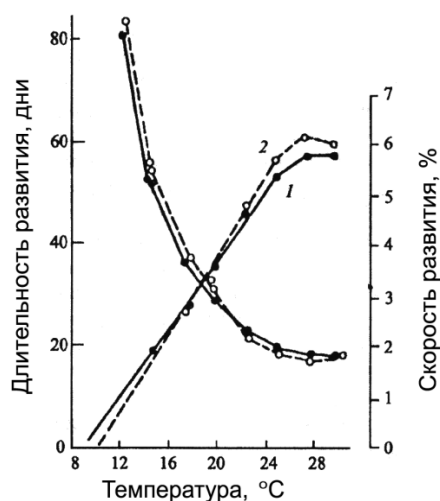


Рисунок 1. Влияние температуры на продолжительность развития и скорость развития гусениц *Spilosoma lubricipeda* (по Данилевский, 1957). 1 – ленинградская популяция, 2 – сухумская популяция.

Отсюда следует, что произведение продолжительности развития и эффективной температуры, т.е. температуры, которая превышает температурный порог развития, является величиной постоянной.

Развитие можно охарактеризовать другой величиной – скоростью. Скорость развития является обратной величиной продолжительности развития. Поэтому гиперболическая зависимость продолжительности развития от температуры преобразуется в линейную зависимость (уравнение 3).

$$R = 1/D = b(t - t_0) = a + bt \quad (3)$$

где a – константа, $D^{-1}; b$ – коэффициент линейной регрессии скорости развития по температуре. Размерность скорости развития составляет D^{-1} , например сут^{-1} . Скорость при этом выражает долю полного развития за единицу времени. Уравнению (3) соответствует прямая линия (рис. 1). Это означает, что скорость развития тем больше, чем выше температура.

График уравнения (3) характеризует температурную норму реакции особей по скорости развития.

Коэффициент линейной регрессии скорости развития по температуре b имеет размерность $D^{-1} \cdot T^{-1}$, т.е., например, $\text{сут}^{-1} \cdot \text{град}^{-1}$. Он показывает, на какую величину изменяется скорость развития при уменьшении или увеличении температуры на один градус. Параметр b равен тангенсу угла наклона прямой по отношению к оси абсцисс (рис. 1). То есть чем выше значение коэффициента линейной регрессии, тем больше угол наклона линии регрессии к оси абсцисс и тем сильнее степень зависимости скорости развития от температуры. Следовательно, коэффициент линейной регрессии b характеризует термолабильность или термочувствительность развития, из-за этого его называют также коэффициентом термолабильности развития (Кожанчиков, 1961; Медников, 1977).

Константа a является интерсептой уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре. Она определяет точку пересечения линии регрессии с осью ординат, поэтому часто имеет отрицательное значение.

Линия регрессии, которая представляет собой прямую линию, пересекает ось абсцисс в точке t_0 , которую называют нижним температурным порогом развития (рис. 1). При достижении нижнего температурного порога скорость развития приближается к нулю, т.е. развитие прекращается. Если скорость развития равна нулю, то из уравнения (3) следует, что температурный порог развития равен:

$$t_0 = -a/b \quad (4), \text{ где } a = -bt_0 \quad (5)$$

тогда подставив в уравнение (2) вместо D обратную величину скорости развития из уравнения (3), можно вывести следующую формулу:

$$K = 1/b \quad (6)$$

Сумма градусо-дней является параметром, который определяется уравнением линейной регрессии и который зависит от продолжительности развития при всех температурах и от порога развития. Поэтому для каждого данного эксперимента может

существовать только одно значение суммы градусо-дней. Неправильно вычислять значение параметра K для каждой экспериментальной температуры по средней продолжительности развития при данной температуре и температурному порогу, вычисленному по всем точкам (Кипятков, Лопатина, 2010).

Рассмотренные выше параметры, а именно порог развития, коэффициент линейной регрессии и сумма градусо-дней, характеризуют линейную зависимость скорости развития насекомых от температуры. Эти параметры часто называют температурными константами развития, хотя уже давно известно, что они изменчивы и константами как таковыми не являются (Кипятков, Лопатина, 2010). Тепловые константы, вычисленные по этой модели, могут быть использованы для сравнения популяций и выявления влияния филогении, географии, размеров тела, питания, и других ограничений на продолжительность развития насекомых (Jarošík *et al.*, 2002).

Однако оценка термолабильности таким способом не лишена недостатков. Линейная модель зависимости скорости развития насекомых от температуры имеет смысл только в диапазоне температур, благоприятных для роста и жизнедеятельности. Вне этого диапазона линейность нарушается, так как при высоких температурах наблюдается замедление развития, а при низких – скорость развития выше, чем предсказывает линейная модель. Реальная зависимость скорости развития эктотермных организмов от температуры описывается графиком сигмоидной формы (рис. 2). Поэтому для точного описания зависимости скорости развития от температуры было предложено множество нелинейных моделей (например, Stinner *et al.*, 1974; Logan *et al.*, 1976; Sharpe, DeMichele, 1977; Schoolfield *et al.*, 1981; Harcourt, Yee, 1982; Lactin *et al.*, 1995; Briere *et al.*, 1999).

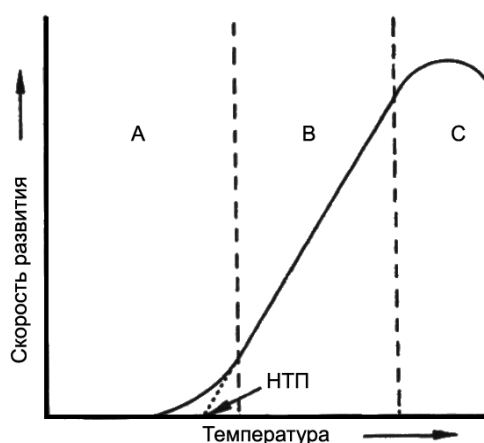


Рисунок 2. График, описывающий реальную зависимость скорости развития от температуры (по Campbell *et al.*, 1974). Сумма градусо-дней применима только в интервале температур В, благоприятных для роста и жизнедеятельности.

Также следует отметить, что сумма градусо-дней не имеет смысла без расчета температурного порога развития (Bonhomme, 2000). При достижении температуры достаточной близкой к пороговой, график скорости развития приобретает вид экспоненциальной кривой. Становится очень сложно определить, когда именно скорость развития равна нулю. С помощью данного метода мы получаем температурный порог развития посредством продления линии регрессии до пересечения с осью абсцисс. Он не совпадает с реальным значением нижнего температурного порога. Температурный порог – это достаточно условный показатель, и он применим только в рамках линейной модели. Реальную пороговую температуру можно найти более точными методами (Саулич, Волкович, 2004), но эти методы довольно трудоемки и реальное значение температурного порога не попадает в диапазон эффективных температур и не имеет отношения к прямолинейной зависимости. Отсюда следует, что даже если удалось определить реальный температурный порог развития, то его значение нельзя использовать для расчета суммы градусо-дней.

Также серьезным недостатком линейной модели является невозможность однозначного определения диапазона температур, в пределах которого скорость развития будет линейно возрастать с увеличением температуры (Кипятков, Лопатина, 2010). Включение в эксперимент и анализ температур близких к пороговым, приводит к занижению порога и коэффициента регрессии (Саулич, 1999, по Кипятков, Лопатина, 2010). Все это ведет к тому, что линейная модель имеет ограничения и для ее использования необходимо соблюдать ряд условий. Точки, заметно отклоняющиеся от линейной зависимости, следует исключать. Необходимо строго соблюдать требования, которые описаны в ряде работ (Campbell *et al.*, 1974; Shaffer, 1983) по минимальному объему выборок, числу экспериментальных температур и статистическим методам.

С другой стороны, широкое применение линейной модели определяется тем, что в диапазоне температур, благоприятном для развития и роста, зависимость скорости развития от температуры практически не отличается от линейной зависимости. Линейная модель обладает целым рядом преимуществ. Термальные «константы» имеют понятный биологический смысл, и их легко определить математически. Достаточно данных при 3-5 экспериментальных температурах в пределах оптимальной зоны, нет необходимости проводить эксперимент при большем количестве температур. При этом есть возможность вычислять статистические ошибки для всех основных параметров (Campbell *et al.*, 1974). В настоящее время накоплено достаточно большое количество фактического материала по многим видам насекомых, необходимого для сравнительных исследований.

1.5. Межвидовая изменчивость температурных норм развития

В 1988 году Хонек и Кокаурек (Honěk, Kocourek, 1988) на насекомых, питающихся тлями, показали существование отрицательной корреляции между значением нижнего температурного порога и суммы градусо-дней: чем ниже у насекомых определенного вида значение порога, тем выше у них значение суммы градусо-дней. Так как сумма градусо-дней - это обратная величина коэффициента линейной регрессии или коэффициента термоллабильности развития, то виды с низкими температурными порогами имеют низкую термоллабильность. В 1990 году эти же исследователи (Honěk, Kocourek, 1990), проанализировав литературные данные по 294 видам из 9 отрядов, проверили взаимосвязь между нижним температурным порогом и суммой градусо-дней для всего класса Insecta. Они показали, что на уровне отрядов эта корреляция существует для всех стадий преимагинального развития.

На примере растений и нематод было показано, что виды из тропических регионов имеют более высокие температурные пороги, по сравнению с видами, обитающими в умеренных широтах (Trudgill, Perry, 1994; Trudgill, 1995). Было дано следующее объяснение этой зависимости. Организмы, из тропических регионов имеют более высокие температурные пороги, так как у них более высокий температурный оптимум развития. То есть в направлении с юга на север может происходить параллельный сдвиг нормы реакции на температуру, который предполагает развитие в более низком диапазоне температур. Вторая трактовка состоит в том, что большие значения температурного порога приводят к увеличению угла наклона линии регрессии к оси абсцисс и, соответственно, к уменьшению суммы градусо-дней. Траджилл и Перри объясняют наличие отрицательной взаимосвязи между нижним температурным порогом и суммой-градусо-дней с точки зрения адаптации к условиям различного климата. Виды из высоких широт, имеющие более низкие пороги развития и меньшие значения коэффициента термоллабильности, развиваются быстрее при низких температурах, по сравнению с видами из более низких широт.

Действительно, позже, в 1996 году, Хонек (Honěk, 1996) в своих исследованиях обнаружил отрицательную корреляцию между температурными параметрами развития и географической широтой для насекомых. Он показал, что нижний температурный порог уменьшается с увеличением географической широты. По всей видимости, в эволюции между температурным порогом и суммой градусо-дней происходят компенсаторные взаимодействия. Это приводит к тому, что у каждого вида возникает своя собственная

экологическая стратегия приспособления к термическим условиям среды (Trudgill *et al.*, 2005).

1.6. Свет

Свет в большей степени, чем тот или иной абиотический фактор, несет сигнальную функцию, и насекомые, регулирующие свою жизнедеятельность так, чтобы быть заранее готовыми к изменениям условий среды, способны воспринимать и оценивать сезонные изменения длины светового дня и сильно зависят от уровня освещенности окружающего пространства.

Источниками света в природе являются солнце, луна, дающая тот же солнечный свет, но отраженный и несколько измененный, свечение верхних слоев атмосферы, заметное только в ночное время, а также свет звезд. К этому можно прибавить также и свечение некоторых насекомых. Жизнь насекомого полностью адаптирована к естественным источникам света, интенсивность излучения которых на земной поверхности регулярно и закономерно изменяется, но не смогли адаптироваться к таким редким источникам света как лесные пожары, а также большинство не адаптировалось к источникам искусственного света, количество которых от года в год увеличивается (Чернышев, 1996).

Прямое воздействие света на насекомых наблюдается довольно редко. Исследователями отмечено, что вспышка яркого света, например фотографическая, иногда приводит к гибели мелких насекомых (тлей, перепончатокрылых), по-видимому из-за возникающего нервного шока (Чернышев, 1996).

Для многих личинок, обитающих в непроницаемых для ультрафиолетового излучения субстратах, оно оказывается губительным. У обитающих открыто насекомых, покровы пигментированы, нередко способны хорошо отражать свет, и практически непроницаемы для ультрафиолетового излучения (Чернышев, 1996).

Постоянное яркое освещение (более 1000 лк), как правило, отрицательно сказывается на жизнеспособности насекомых, особенно на продолжительности жизни имаго. Наоборот, постоянная темнота может быть вполне благоприятной для жизни насекомых, в природе активных при дневном свете и столь различных, как трихограмма, дрозofiла или тли (Чернышев и др., 1986).

Уровень освещенности определяет способность насекомых к полету, так как для него требуется дистантная ориентация. Насекомое обычно не летает, если оно не способно различать окружающие его предметы, которые могут быть препятствием на его пути.

Четким доказательством этому служит практически полное отсутствие в пещерах, куда не проникает дневной свет, каких-либо летающих насекомых. Исключением являются комары-долгоножки, проникающие глубоко в пещеры, а также некоторые мелкие мухи, зимующие в темноте, но недалеко от входа. Но это связано с изменением полета, так как комары-долгоножки, летят очень медленно и пользуются осязанием, а мухи перемещаются ползком или короткими прыжками. Поэтому данное исключение из правила, скорее является его подтверждением (Чернышев, 1996).

Снижение освещенности до сумеречной является почти непреодолимым препятствием для полета большинства дневных насекомых. Ночные же способны к полету при очень низких освещенностях благодаря выработанным специальным приспособлениям их зрительного аппарата. Громадные сборы летающих насекомых, проведенные в Англии на Ротамстедской станции, показали, что именно уровень освещенности является главным фактором, определяющим время лета насекомых, по заверению некоторых исследователей (Lewis, Taylor, 1965).

1.7. Фотопериодизм

Из всего выше сказанного можно сделать вывод, что свет как фактор окружающей среды играет важную роль в жизни насекомого. До этого мы рассматривали его с точки зрения изменения поведения, но свет выполняет другие функции.

Впервые влияние длины светового дня на развитие организмов были получены в 20-х годах 20 века, когда установили, что ряд процессов у растений, насекомых и птиц связан с фотопериодом – суточным ритмом освещенности, продолжительностью светового дня и соотношением между темным и светлым временем суток. Даже небольшие различия в продолжительностях светлого и темного периодов суток, могут оказывать огромное влияние на живые организмы, порой даже большее, чем температура или пища (Саулич, Волкович, 2004).

К сожалению, как обычно бывает, данное открытие не получило должного внимания, и второе рождение интереса к нему связано с работами нашего отечественного ученого А.С.Данилевского и его сотрудников.

Явлению, заключающемуся в зависимости сезонного развития от длины светового дня, решено было дать название фотопериодизм. Дальнейшее исследование показало, что данное явление имеет общебиологическое значение, и оно является основным фактором, поддерживающим временную организацию всех живых систем (Саулич, Волкович, 2004)..

Фотопериодическая реакция – это реакция организма на длину светового дня в суточном цикле. Длина светового дня равна интервалу времени, между моментами, когда освещенность становится выше пороговой и когда она падает ниже этого порога, при этом пороговая освещенность невелика и равна 0,1 лк. Это является типично сумеречной освещенностью, поэтому облачность и непогода в природе не влияет на длину светового дня.

Для чего же служит фотопериодическая реакция? По результатам многих исследований фотопериодическая генетическая изменчивость приводит к своеобразному расслоению популяции, а точнее появлению дополнительных поколений. Таким образом, при короткой длине светового дня осенью, когда внешние температурные условия благоприятны, у популяции появляется возможность увеличить свою численность. При неблагоприятных условиях, не успевшие завершить развитие особи погибают, но как основа остаются диапазирующие линии с меньшим числом поколений, как, например, у малярийного комара рода *Anopheles* (Виноградова, 1960).

Возможны два типа: длиннодневная и короткодневная реакция. Для насекомых умеренных широт наиболее распространенным типом фотопериодической реакции является длиннодневный, который обеспечивает активное развитие при длинном дне, и формирование диапаузы при коротком. Противоположная зависимость развития от длины светового дня наблюдается при короткодневном типе фотопериодической реакции. Подобная реакция обнаруживается чаще всего у видов тропического и субтропического происхождения. Кроме того встречаются реакции промежуточного типа.

Все данные явления возможны благодаря способности насекомых накапливать фотопериодическую информацию на стадии онтогенеза, к длине светового дня. У каждого вида восприятие фотопериодических сигналов осуществляется на определенной стадии онтогенеза от яйца до имаго, которая обычно предшествует стадии, на которой данный вид диапаузирует (Saunders, 1976; Саулич, Волкович, 2004). Продолжительность и положение чувствительной стадии в большинстве своем определяют характер всего сезонного развития и адаптивных возможностей вида.

Основной экологической характеристикой фотопериодической реакции является фотопериодический порог, иначе именуемый критическим фотопериодом. Это длина дня, при которой у половины особей формируется диапауза (Саулич, Волкович, 2004).

Чувствительная стадия является обязательным компонентом фотопериодической реакции. Происходит накопление фотопериодических сигналов и формирование пакета фотопериодической информации. Число фотопериодических циклов, вызывающих диапаузу или активное развитие 50% особей, именуется критическим пакетом

фотопериодической информации (Горышин, Тыщенко, 1972) или англоязычным аналогом *required day number* (Saunders, 1976). Этот показатель отражает количество дней необходимых для индукции диапаузы или активного состояния у 50% особей, после наступления альтернативной длины дня, и вместе с фотопериодическим порогом является важным элементом фотопериодической реакции насекомых.

Завершения процесса становления диапаузы не всегда удается установить. В этом случае, хорошим индикатором служит уровень выживаемости особей при пониженной температуре. В случае клопа *Podisus* наибольшая выживаемость наблюдается у особей, перенесенных в холод через 17-19 суток после имагинальной линьки, из чего можно заключить, что именно к этому времени заканчивается преддиапаузное питание, а вместе с ним и окончательное формирование состояния диапаузы.

1.8. Влияние фотопериодических условий на температурные нормы развития

Первые факты о влиянии длины дня на развитие живых организмов были получены в 1920 году в США. Уайтман Гарнер и Генри Аллард отметили, что культивируемые растения табака не цвели в природе в течение лета (Anderson, 2006). Исследуя в дальнейшем это явление, было отмечено что в зимнее время в тепличных условиях цветение табака происходит. Впоследствии в течение лета они покрывали полевые растения черной тканью, чтобы искусственно сократить длину дня. Такой подход дал результаты – растения начали цвести. Гарнер и Аллард заключили, что длина дня контролирует цветение растений (Anderson, 2006).

Первые же экспериментальные доказательства влияния длины дня на развитие насекомых были получены вскоре после открытия фотопериодических реакций у растений (Саулич, Волкович, 2004). Однако первые работы Марковича, Шелла и Когуре, в которых была показана роль фотопериодической реакции для насекомых, не были своевременно признаны, и проблема оценки фотопериодизма в экологии насекомых задержалась на неопределенный срок (Данилевский, 1961).

Лишь с выяснением первостепенного значения длины светового дня для формирования сезонных адаптаций насекомых, проблема фотопериодической регуляции развития приобрела в энтомологии определенный и практический смысл. В конце 50-х годов XX в. одновременно и независимо несколькими авторами (Адрианова, 1948; Данилевский и Гейспиц, 1948; Данилевский, 1948; Dickson, 1949) была показана роль сезонных изменений длины дня в регуляции диапаузы и сезонного ритма развития

насекомых. С этого времени исследования в области фотопериодизма насекомых интенсивно развивались (Данилевский, 1961).

На сегодняшний день известно, что фотопериодические реакции распространены среди широкого круга животных, от коловраток до млекопитающих. Фотопериод выступает важным и надежным фактором, в функции которого входит регуляция жизненных циклов у многих организмов. Например, у полихет контролирует переход от соматического роста к развитию репродуктивной системы; у иглокожих - длина дня влияет на гаметогенез; у птиц - служит сигналом к миграциям (Данилевский, 1961; Tauber *et al.*, 1986; Bradshaw, Holzapfel, 2007).

У насекомых наибольшее значение имеет фотопериодическая реакция, регулирующая индукцию диапаузы. Однако существует много работ, в которых описано влияние длины дня на массу тела, на окраску, на плодовитость, на продолжительность и скорость развития и т.д. (Резник, 2010; Лопатина и др. 2011б; Kutcherov *et al.*, 2011).

При исследовании влияния фотопериодических условий на продолжительность развития насекомых, авторы чаще всего проводили эксперименты при одной, реже двух температурах и при короткодневном и длиннодневном фотопериодах (например, Tauber *et al.*, 1986; Musolin, 1996; Taniguchi, Tomioka, 2003). Значительно реже использовались более сложные экспериментальные сценарии, которые включали несколько температурных и фотопериодических режимов (например, Gotthard *et al.*, 2000; Musolin *et al.*, 2004).

В работе 2007 года (Lopatina *et al.*, 2007) было исследовано влияние пяти температур и трех фотопериодов на продолжительность развития клопа-солдатика *Pyrhocoris apterus*. Было впервые показано, что фотопериод может оказывать модифицирующее воздействие на температурные нормы развития насекомых. Короткодневный фотопериод ускорял развитие личинок при температурах ниже 24°C, по сравнению с длиннодневным, а при температурах выше 24°C наблюдалась обратная картина. При этом при сокращении длины дня происходило градуальное снижение коэффициента регрессии и порога, то есть снижение термолабильности развития клопов. Такая реакция способствует более быстрому развитию личинок при более низких температурах и, тем самым, помогает достигнуть стадии имаго, на которой клопы зимуют.

Многообразие форм фотопериодической модификации температурных норм развития проанализировано в обзорах Lopatina *et al.*, 2007, Kutcherov *et al.*, 2011, Лопатина и др., 2011б.

Работа в этом направлении продолжается (Лопатина и др., 2011б; Кучеров, Кипятков, 2011; Kutcherov *et al.*, 2011, 2015; Рыжкова, Лопатина, 2015а,б). За последнее

время на двух видах чешуекрылых –*Loxostege sticticalis* и *Inachis io* было продемонстрировано, что изменение температурных норм развития под влиянием фотопериодических условий может быть выражено в разной степени у разных географических популяций одного и того же вида (Kutcherov *et al.*, 2015; Рыжкова, Лопатина, 2015б). Кроме того, на клопе-солдатике *Pyrrhocoris apterus* показано, что фотопериодическая модификация температурных норм развития в разных географических популяциях может носить противоположный характер (Lopatina, 2015).

Однако, необходимы дальнейшие многочисленные исследования, чтобы понять все многообразие влияния длины дня на температурные нормы развития. Данная работа приблизила нас к этому, позволив понять характер модификации температурных норм развития под воздействием фотопериода у жуков-листоедов рода *Cassida*.

2. Объект и методы исследования.

2.1. Преимущество жуков-листоедов как лабораторных объектов

Жуки-листоеды обладают рядом преимуществ, благодаря которым они прекрасно подходят для изучения всех аспектов температурных норм развития

1. Жуки-листоеды – одно из крупнейших семейств насекомых. Описано уже почти 50 000 видов по всему земному шару, из них около 1 200 – в России (Зайцев, Медведев, 2009). Их биология изучена достаточно хорошо, по сравнению с другими семействами, связано это не только с их обширностью, но и с тем, что ряд видов являются вредными для сельского хозяйства. В частности, число видов листоедов, у которых исследованы температурные нормы развития, составляет уже почти полсотни.

2. Листоеды, по своему образу жизни, в большей мере придерживаются открытых местообитаний, это значит, что они особенно зависят от климатических условий, в особенности от температуры и длины светового дня.

3. Жуки в большинстве своем имеют средние размеры и заметную окраску. Многие виды являются широко распространенными и массовыми, что делает их поимку не такой трудоемкой, и можно избежать использования ловушек.

4. Листоеды очень плодовиты, в том числе в лабораторных условиях, что обеспечивает достаточное количество материала для экспериментов.

5. Личинки самых обычных видов, открыто питающиеся на поверхности листьев, неприхотливы и не требуют создания особых условий для развития. Их легко содержать целыми выводками в чашках Петри. Они малы сами по себе и не нуждаются в большом объеме, поэтому в одной термостатированной камере можно одновременно содержать многие десятки особей. Правда, есть существенные минусы, и недостаток объекта заключается в его пищевых предпочтениях. Личинки листоедов достаточно прожорливы, а свежие листья быстро портятся, поэтому корм в чашках нужно заменять очень часто, и он всегда должен находиться в значительном избытке.

Возможность проведения экспериментов с листоедами определяется наличием кормовой базы и зависит от времени произрастания кормовых растений, ведь не каждое из них можно культивировать в лабораторных условиях или создать и рассчитать его запас на зимнее время. Круглогодичное лабораторное содержание листоедов требует разработки специальных питательных сред, какие предложены, например, для восточного щавелевого листоеда *Gastrophysa atrocyanea* (Ojima *et al.*, 2005).

2.2 Экологический очерк семейства

Листоеды (Chrysomelidae) вместе с жуками-усачами (Cerambycidae) и несколькими малочисленными семействами, сочетающими признаки обеих групп, образуют надсемейство Chrysomeloidea, монофилия которого уже долгое время остаётся общепризнанной (Reid, 1995, Hunt *et al.*, 2007). Представители Chrysomelidae очень разнообразны по внешнему виду и экологии. Большинство подсемейств оформились ещё в конце мелового периода, а их успех в значительной мере обусловлен связями с покрытосеменными растениями (Farrell, 1998; Farrell, Sequeira, 2004; Grimaldi, Engel, 2005). Козволюция вряд ли играла здесь существенную роль, поскольку экологическая радиация Chrysomeloidea началась в то время, когда на Земле уже процветали разнообразные группы покрытосеменных (Gómez-Zurita *et al.*, 2007).

Шипоноски и щитоноски (Cassidinae) включают свыше 200 родов и около 6000 видов (Chaboo, 2007). Шипоноски особенно разнообразны и многочисленны в Неотропической области. Имаго многих видов несут на поверхности тела длинные заострённые кутикулярные выросты; личинки в большинстве случаев минируют листья различных растений, в основном однодольных, или, в тропиках, обитают в листовых пазухах и влагиалищах, между прилегающими друг к другу листьями или внутри стеблей (Jolivet, 1988; Зайцев, Медведев, 2009). Экология шипоносок изучена недостаточно. Исследованные виды отличаются довольно долгим преимагинальным развитием, особенно живущие внутри свёрнутых листьев: до четырёх месяцев у *Cephaloleia fenestrata* (Johnson, 2004) и около года у ряда других видов (Chaboo, 2007). Однако и минёры обычно успевают завершить лишь одно поколение за сезон (Lee *et al.*, 2009), реже несколько (Delucchi, 2001). Щитоноски – всесветно распространённые листоеды с широким телом, обычно сильно распластанным по краям. Весь их жизненный цикл проходит открыто на растении, а развитие значительно быстрее, чем у шипоносок. Личинки покрывают себя чехликом из экскрементов и шкурок младших возрастов. Встречаются на широком спектре растений из разных семейств, преимущественно двудольных, но у отдельных видов часто наблюдается узкая специализация. В умеренном поясе щитоноски обычно моновольтинны (Дубешко, Медведев, 1989; Сох, 1994), в более тёплом климате развиваются во многих поколениях (Hill, Hulley, 1995; Gandolfo *et al.*, 2008).

Мы изучили температурные нормы развития трех видов щитоносок рода *Cassida*: *Cassida rubiginosa*, *Cassida vibex* и *Cassida stigmatica*. Поэтому необходимо гораздо полнее раскрыть биологию и экологию этих видов.

Cassida rubiginosa Müll (Щитоноска зеленая бодяковая) – голарктический вид, распространенный в таежной и степной зоне, особенно многочислен в сухих степных южных и восточных районах. Короткое время весной и поздней осенью встречается только в древесных насаждениях или в высокотравных участках, где в подстилке зимуют жуки. Очень рано, еще в апреле, происходит расселение с последующей концентрацией на залежах, засоренных бодяком посевах, на сухих лугах с чертополохом и татарником. Во второй половине мая на бодяке, чертополохе, татарнике и отчасти лопухе происходит откладка яиц кучками по несколько (3-8) яиц, которые самка прикрывает общей пленкой. Откладка яиц продолжается до середины июля. Личинки питаются на растениях, располагаясь группами и одиночно на нижней поверхности листа в июне и июле, где с конца июня начинается окукливание. Куколки встречаются до середины августа, но уже с конца июня происходит выход молодых жуков. Последние при раннем выходе в течение 15-25 дней питаются на этих же растениях, при позднем выходе питание жуков проходит очень короткое время, а затем они мигрируют в древесные насаждения и постепенно залегают на зимовку. За период тепла в умеренной зоне дают одно поколение (Ward, Pienkowski, 1978). Повышенное размножение наблюдалось в более сухие и жаркие годы. Скопление жуков приводило к сильному угнетению растений. Повреждения каких-либо культур семейства сложноцветных не отмечалось (Bienkowski, 2004, Палий, Клепикова, 1957).

Cassida vibex L. (Щитоноска темношовная васильковая) – довольно редка. Чаще всего жуки встречаются в лесах паркового типа на водоразделах, иногда в молодых разреженных насаждениях с кустарником и травяным ярусом лугового типа; значительно реже жуки попадаются на открытых пространствах залежного характера. Зимуют жуки в растительной подстилке лесов. Откладка яиц происходит в июне и июле на листья и стебли лопуха и шероховатого василька (*Centaurea scabiosa*). Личинки питаются листьями лопуха, листьями и кожицей стеблей василька, располагаясь на нижней поверхности листьев в июне и июле, окукливаются в июле. Во второй половине июля выходят молодые жуки, питание которых осенью бывает особенно длительным – вплоть до конца сентября, когда другие виды уже полностью ушли в подстилку. На других сложноцветных питание жуков не наблюдается (Палий, Клепикова, 1957). Вид распространен в таежной и степной зоне, транспалеарктический вид. За теплый сезон в умеренной зоне способен давать только одно поколение (Bienkowski, 2004).

Cassida stigmatica Suffr. (Щитоноска зубчатая пижмовая) – обычный, а временами и массовый вид, составляющий от 1,9 до 4,2% фауны подсемейства. Обычно жуки многочисленны в лесостепной зоне и зоне тайги, в степных районах встречаются

довольно редко. Имеет широкое распространение в Европе, Казахстане, Китае, Сибири, а также на Кавказе. Жуки обитают в сухих парковых лесах, обычно на песках и на сухих лугах. Реже их можно встретить на заливных лугах на порослях пижмы (*Tanacetum vulgare*). Откладка яиц наблюдается в начале июня; личинки питаются на пижме в июне, июле, окукливаются в июле, а со второй половины июля выходят молодые жуки. За сезон тепла вид дает одно поколение. На культурных сложноцветных не наблюдаются (Bienkowski, 2004, Палий, Клепикова, 1957).

2.3 Материалы и методика

Эксперимент по изучению температурных норм развития проводили летом 2017 года в лаборатории физиологической и эволюционной экологии насекомых Санкт-Петербургского государственного университета. Имаго *C. rubiginosa* и *C. vibex* были собраны в окрестностях Брянска с 19 по 24 мая с листьев лопуха (*Arctium* spp.) и в меньшей степени бодяка (*Cirsium arvense*). Имаго *C. stigmatica* собирали с пижмы (*Tanacetum vulgare*).

Жуков транспортировали в контейнерах в лабораторию в Петергофе, где и проходили эксперименты. Поскольку в течение недели сборов жуки откладывали яйца, эти яйца собирали и хранили в холодильнике при 10°C, а затем использовали для эксперимента по изучению постэмбрионального развития. Кладки для исследования температурных норм развития яиц были получены в лаборатории. Для этого жуков держали в прозрачных пластиковых контейнерах объёмом 0,5 л, с отверстиями в крышке, в которых корм заменяли через 2-е суток. Отложенные жуками яйца собирали каждый день. Кладки разных видов помещались в отдельные чашки Петри диаметром 40 мм, а затем три чашки Петри помещали в чашку Петри диаметром 100 мм, дно которой мы покрывали влажной ватой, для поддержания необходимой влажности. Кладки распределялись по десяти экспериментальным режимам. Были использованы термостатированные камеры с постоянными температурами 16, 19, 22, 25, 28°C и двумя фотопериодическими режимами – длинный день (18 часов света в сутки) и короткий день (12 часов света в сутки). В сумме 10 экспериментальных режимов. После выхода личинок из яиц их пересаживали от 2-5 штук в бакпечатку, в которую предварительно помещали на дно смоченную водой салфетку и кормовое растение. В случае с *C. rubiginosa* и *C. vibex* это был лопух, а для *C. stigmatica* – пижма. Куколок переносили в отдельные бакпечатки. Появившихся молодых имаго до начала их питания взвешивали на электронных аналитических весах VL-210 с точностью до 0.01 мг. Взвешенных имаго хранили в

морозильной камере при -18°C для последующего определения пола, так как половой диморфизм по морфологическим признакам у щитоносок не выражен. После размораживания у каждого жука слегка сжимали брюшко пинцетом, одновременно разрезая скальпелем боковую мембрану между склеритами. Таким образом, удавалось наблюдать гениталии: эдеагус у самца и яйцеклад с придатками у самки.

Температура в камерах поддерживалась с точностью $0.1 - 0.3^{\circ}\text{C}$. Каждые 10 секунд компьютер регистрировал ее значение. Реальные температуры для каждой термостатированной камеры были рассчитаны на основе показаний регистрирующих устройств. В Приложениях 1, 2 и 3 приведены реальные значения температур, при которых развивались различные онтогенетические стадии исследуемых видов жуков.

Для вычисления всех параметров, характеризующих температурные нормы развития, была использована стандартная методика, применяемая в нашей лаборатории (Кипятков, Лопатина, 2010). Скорость развития R определяли для каждой особи, включённой в эксперимент, как величину, обратную продолжительности её развития ($R = 1/D$). После этого проводили регрессионный анализ по всей совокупности индивидуальных скоростей развития, полученных при всех экспериментальных температурах T , и вычисляли константу a и коэффициент регрессии b по уравнению:

$$R = a + bT$$

И затем высчитывали их статистические ошибки (Campbell et al., 1974; Sokal, Rohlf, 1995).

Нижний температурный порог развития, при котором скорость развития равна нулю, вычисляли по формуле:

$$T = -\frac{a}{b}$$

Сумму градусо-дней или сумму эффективных температур, находили как обратную величину коэффициента регрессии ($\frac{1}{b}$). Стандартные ошибки рассчитаны согласно Кэмпбеллу и др. (Campbell et al., 1974).

Все вычисления выше и их первичная статистическая обработка осуществлены в специально разработанной форме DevRate 4.4 (© В. Е. Кипятков, 1998–2010), реализованной в приложении QuattroPro 9.0 (© Corel Corporation 1998–2000). Значимость различий между видами и особями разного пола по параметрам жизненного цикла (продолжительность развития, масса тела, относительной скорости роста особей) при действии различных температурных и фотопериодических условий оценивали, применяя дисперсионный анализ ANOVA. В случае необходимости он был дополнен попарными *post-hoc* сравнениями по HSD-тесту Тьюки. Продолжительности развития,

использованные в дисперсионном анализе, были перерасчитаны по уравнению регрессии для целых значений температуры. При проведении дисперсионного анализа учитывали тот факт, что он чувствителен к наличию корреляции между средними и дисперсиями. Поэтому везде, где приведены результаты дисперсионного анализа, подразумеваются проверенная по тесту Колмогорова-Смирнова нормальность распределения и подтвержденная тестом Левена гомогенность дисперсий. При выявлении корреляции дисперсии и средней применяли логарифмическую трансформацию данных (Sokal, Rohlf, 1995). Если такая трансформация не помогала, то использовали непараметрический тест Kruskal-Wallis. Уровень значимости для множественных сравнений α обычно принимали равным 0,05. Для того, чтобы выявить степень зависимость веса особей от температурных и фотопериодических условий их содержания, был использован коэффициент линейной корреляции Пирсона. Сравнение температурных порогов и коэффициентов термолабильности развития проводили с помощью критерия Стьюдента (t -тест), используя стандартные ошибки этих параметров.

3. Результаты исследования

3.1. Сравнение параметров жизненного цикла

На рисунке 3 представлена выживаемость особей *C. rubiginosa*, *C. vibex* и *C. stigmatica*, на протяжении всего эксперимента. Для всех видов характерна более низкая выживаемость при температурах 16 и 19°C. Для выживаемости особей особое значение играл баланс между температурой и влажностью. Переизбыток влаги особенно в условиях низких температур приводил к высокой доли смертности. При высоких температурах, наблюдалось пересыхание и недостаток влаги, который приводил к порче корма, что сказывалось на выживаемости личинок, особенно младших возрастов.

Наименьшая выживаемость среди исследованных видов была отмечена у *C. stigmatica*, а наибольшая у *C. vibex*. Стоит отметить, что выживаемость особей в большинстве случаев оказалась выше в условиях длинного светового периода.

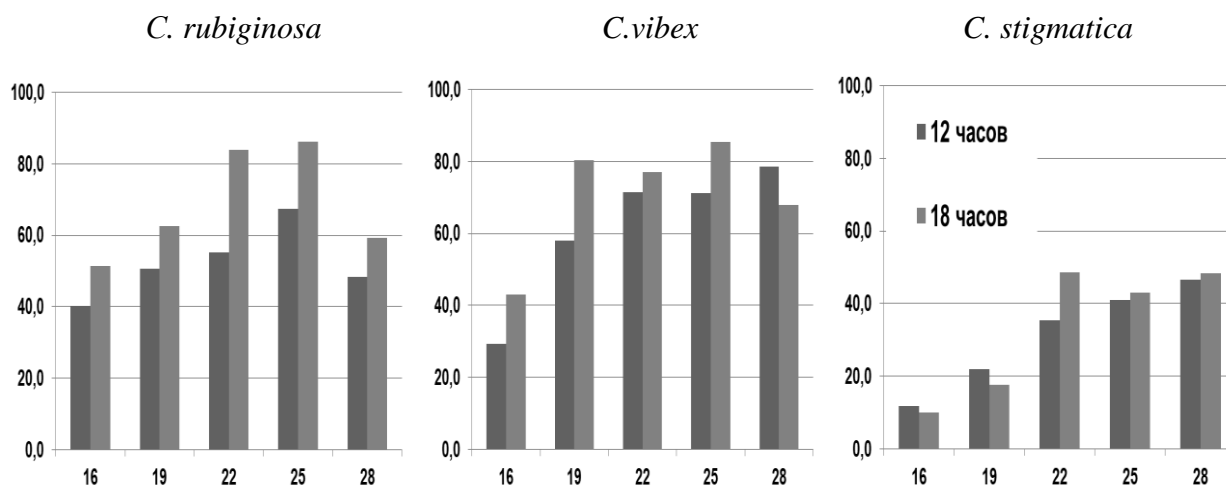


Рисунок 3. Общая выживаемость преимагинальных стадий трех видов жуков-листоедов *Cassida* за весь период проведения эксперимента.

Полученные данные по продолжительности развития разных стадий онтогенеза и весу имаго жуков-листоедов *C. rubiginosa*, *C. vibex*, *C. stigmatica* в различных температурных и фотопериодических приведены в табл. 1, 2, 3 приложения.

Развитие яиц

Данные по продолжительности развития яиц не отвечают требованиям, необходимым для проведения дисперсионного анализа (см. методику). Поэтому мы использовали непараметрический тест Кускал-Уолис.

Фотопериодические условия не влияли на продолжительность развития яиц ни у одного вида:

$H(1, N=831)=0.0059275$ при $p=0.9386$ для *C. rubiginosa*;

$H(1, N=584)=0.1981647$ при $p=0.6562$ для *C. vibex*;

$H(1, N=799)=0.0065375$ при $p=0.9356$ для *C. stigmatica*

Поэтому для дальнейшего анализа мы объединили данные по продолжительности развития яиц в двух фотопериодических режимах для каждого вида.

Значимое влияние на продолжительность развития яиц оказали температурные условия – с ростом температуры продолжительность развития сокращалась

$H(4, N=831)=787.6174$ при $p=0.000$ для *C. rubiginosa*;

$H(4, N=584)=555.1255$ при $p=0.000$ для *C. vibex*;

$H(4, N=799)=744.9479$ при $p=0.000$ для *C. stigmatica*

Виды значимо различались между собой по продолжительности развития яиц:

$H(2, N=2214)=78.02619$ при $p=0.0000$

Однако, различия между *C. rubiginosa* и *C. stigmatica* оказались на пределе значимости ($p=0.014$). Наиболее продолжительное развитие характерно для яиц *C. vibex* (рис. 4 и Приложение табл. 2).

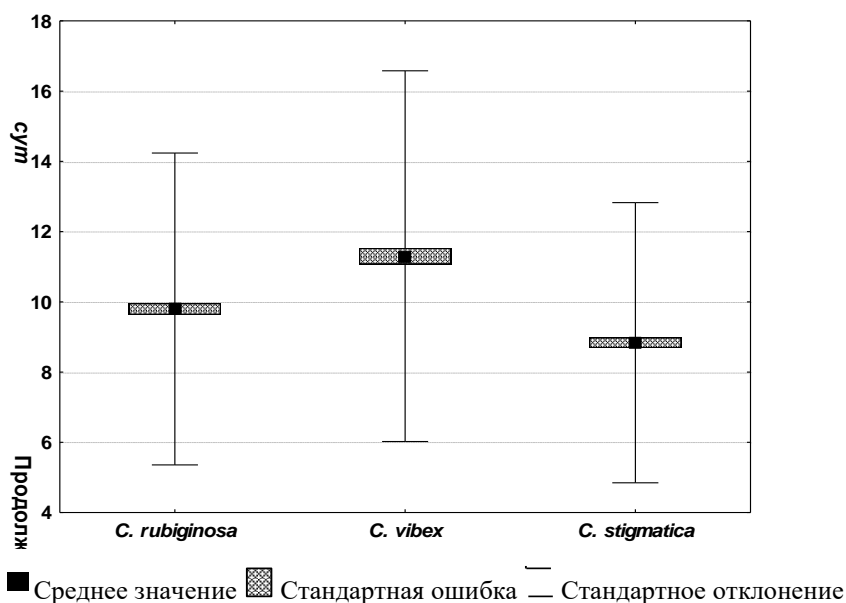


Рисунок 4. Средняя продолжительность развития яиц трех видов жуков-листоедов *Cassida* в сумме по всем температурным режимам.

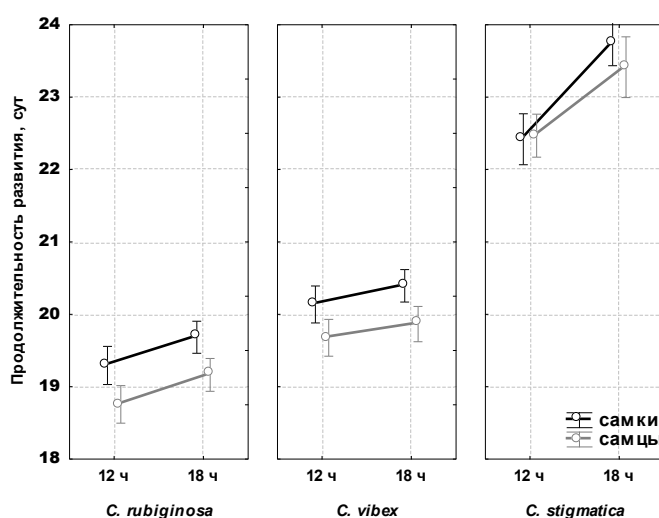
Развитие личинок

Дисперсионный анализ показал, что значимое влияние на продолжительность развития личиночной стадии оказывает видовая принадлежность исследуемого объекта ($F_{2,1476}=637, p<0.0000$), фотопериодические ($F_{1,1476}=101, p<0.0000$) и температурные ($F_{4,1476}=8859, p<0.0000$) условия, при которых развивались особи, а также пол особей ($F_{1,1476}=26, p<0.0000$).

Показано достоверное взаимодействие следующих факторов: фотопериод x вид ($F_{2,1476}=7, p=0.0006$), температура x вид ($F_{8,1476}=4, p=0.0003$), температура x фотопериод ($F_{4,1476}=29, p<0.0000$). Отмечено достоверное взаимодействие трех факторов ($F_{8,1476}=7, p<0.0000$) – вид x фотопериод x температура.

Для всех видов воздействие температуры на продолжительность развития личинок проявлялось единообразно, т.е. с увеличением температуры происходило сокращение продолжительности развития.

Хотя в целом личинки самцов во всех режимах развивались несколько быстрее, чем личинки самок (рис. 5 и Приложение табл. 1, 2, 3), различия по продолжительности их развития при попарном сравнении по LSD-тесту Фишера были обнаружены лишь в нескольких температурных режимах: в короткодневном фотопериодическом режиме для *C. rubiginosa* при 19 и 28 °C ($p<0.013$ и $p<0.004$, соответственно) и для *C. stigmatica* при 28°C ($p<0.001$); в длиннодневном фотопериодическом режиме только для *C. vibex* при 25°C ($p=0.0001$). Кроме того, при рассмотрении данных для каждого вида отдельно, дисперсионный анализ показал отсутствие влияния пола на продолжительность развития личинок *C. stigmatica* ($F_{1,398}=1.5, p=0.225$). Поэтому для дальнейшего анализа мы объединили данные для самцов и самок для каждого вида.



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 5. Средняя продолжительность развития личинок самок и самцов у жуков-листоедов рода *Cassida* в двух фотопериодических режимах (суммарно по всем температурам).

Продолжительность развития личинок значительно различалась у разных видов ($F_{2,1476}=637, p<0.0000$). Наиболее быстрое развитие при всех температурных режимах характерно для *C. rubiginosa* (Приложение табл. 1), а наиболее медленное – для *C. stigmatica* (Приложение табл. 3).

Попарное сравнение продолжительностей развития личинок по LSD-тесту Фишера между видами показало, что значимые различия отсутствуют в следующих случаях (рис. б):

Короткий день:

при 19°C *C. rubiginosa* и *C. vibex* ($p=0.1063$);

при 28°C *C. rubiginosa* и *C. vibex* ($p=0.5696$).

Длинный день:

при 16°C *C. rubiginosa* и *C. vibex* ($p=0.6688$).

Во всех остальных случаях все различия значимы при $p<0.0000$

Фотопериодические условия оказали значимое влияние на продолжительность развития личинок у всех видов: для *C. rubiginosa* $F_{1,551}=13.9$, при $p=0.0002$; для *C. vibex* $F_{1,549}=44$, $p<0.0000$; для *C. stigmatica* $F_{1,408}=61.5$ при $p<0.0000$. Однако проявление этого влияния несколько различалось у разных видов.

У *C. rubiginosa* попарное сравнение с помощью LSD-теста Фишера между фотопериодами показало значимые различия при 16, 19 и 28°C ($p<0.0037$, $p<0.0000$ и $p<0.0000$, соответственно). При этом в низких температурах развитие быстрее происходило в короткодневном фотопериоде, а при 28°C – в длиннодневном (Приложение табл. 1). Ускорение развития личинок в короткодневном фотопериоде было максимальным при 16°C и составляло 14%. В длиннодневном режиме личинки развивались быстрее, чем в короткодневном, при 28°C на 2%.

Продолжительность развития личинок *C. rubiginosa* при коротком и длинном дне в сумме по всем температурным режимам составила в среднем 19,0 сут и 19,4 сут соответственно.

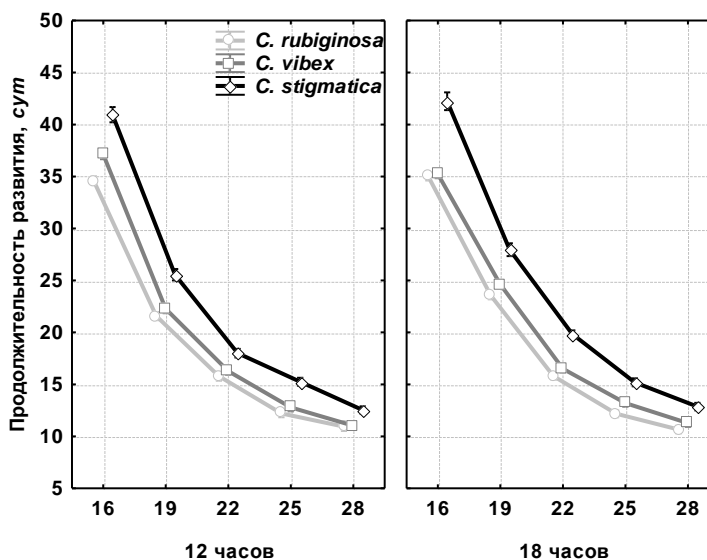
У *C. vibex* развитие личинок происходило быстрее в короткодневном фотопериоде при всех температурах (Приложение табл. 2). Попарное сравнение с помощью LSD-теста Фишера показало значимые различия при 19 и 25°C ($p=0.0000$ и $p=0.0006$ соответственно). Ускорение развития личинок в короткодневном фотопериоде было максимальным при 16°C и минимальным при 28°C. и составляло 8% и 2%, соответственно.

Продолжительность развития личинок *C. vibex* при коротком и длинном дне в сумме по всем температурным режимам составила в среднем 19,9 сут и 20,2 сут соответственно.

У *C. stigmatica* попарное сравнение продолжительностей развития личинок с помощью LSD-теста Фишера между фотопериодами, показало значимые различия при 16, 19 и 22°C ($p=0.0071$, $p<0.0000$ и $p<0.0000$ соответственно). Во всех температурных режимах развитие быстрее происходило при коротком дне (Приложение табл. 3). Как и в

двух предыдущих случаях ускорение развития личинок в короткодневном фотопериоде было максимальным при 16°C и минимальным при 28°C и составляло 17% и 2%, соответственно.

Продолжительность развития личинок *C.stigmatica* при коротком и длинном дне в сумме по всем температурным режимам составила в среднем 22,5 сут и 23,6 сут соответственно.



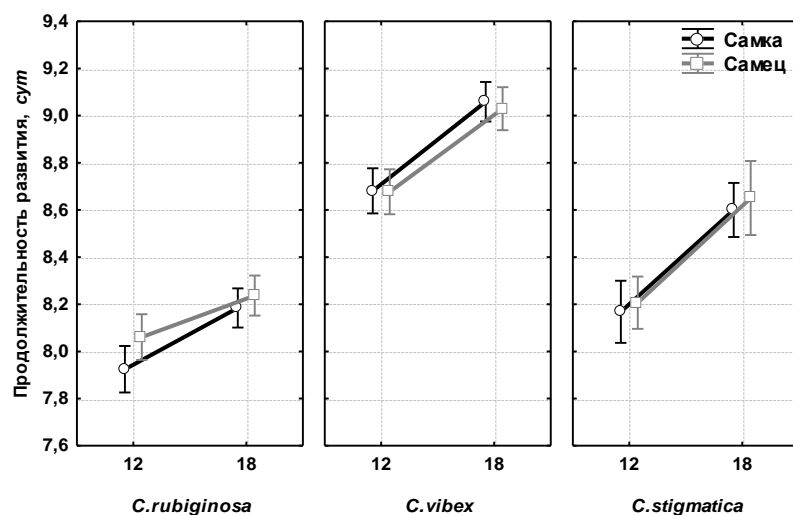
Примечание: Вертикальными линиями отмечены стандартные отклонения

Рисунок 6. Продолжительность развития личинок трех видов жуков-листоедов *Cassida*.

Развитие куколок

Дисперсионный анализ показал, что значимое влияние на продолжительность развития личиночной стадии оказывает видовая принадлежность исследуемого объекта ($F_{2,1476}=196.3, p<0.0000$), фотопериодические ($F_{1,476}=89.4, p<0.0000$) и температурные ($F_{4,1476}=9726.4, p<0.0000$) условия. В отличие от личиночной стадии значимое влияние пола на продолжительность развития куколок отсутствует, поэтому для дальнейшего анализа мы объединили данные по продолжительности развития куколок самок и самцов (рис 7).

Показано достоверное взаимодействие следующих факторов: температура x вид ($F_{8,1476}=7.1, p=0.0000$), температура x фотопериод ($F_{4,1476}=14.7, p<0.0000$). Отмечено достоверное взаимодействие трех факторов ($F_{8,1476}=3, p=0.0027$) – вид x фотопериод x температура.

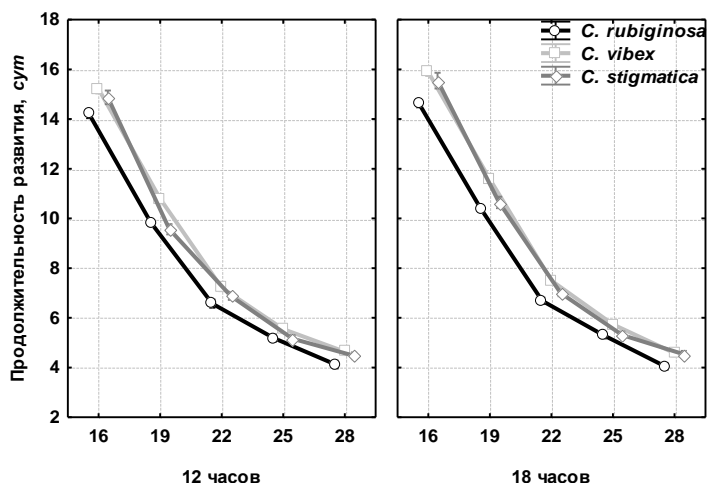


Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 7. Средняя продолжительность развития куколок самок и самцов у жуков-листоедов рода *Cassida* в двух фотопериодических режимах (суммарно по всем температурам).

Для всех видов воздействие температуры на продолжительность развития куколок проявлялось единообразно, т.е. с увеличением температуры происходило сокращение продолжительности развития.

Исследуемые виды значительно различаются по продолжительности развития куколок ($F_{2,1476}=196.3, p<0.0000$). Наиболее быстрое развитие характерно для куколок *C. rubiginosa*, (рис. 8 и Приложение табл. 1), а наиболее медленное – для куколок *C. vibex* (рис. 8 и Приложение табл. 2).



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 8. Продолжительность развития куколок у трех видов жуков-листоедов рода *Cassida*.

Попарное сравнение продолжительностей развития куколок по LSD-тесту Фишера между видами показало отсутствие значимых различий в следующих случаях:

Длинный день:

при 16°C *C. rubiginosa* и *C. stigmatica* ($p=0.1165$);

при 16°C *C. vibex* и *C. stigmatica* ($p=0.1058$)

при 19°C *C. rubiginosa* и *C. stigmatica* ($p=0.1197$);

при 25°C *C. rubiginosa* и *C. stigmatica* ($p=0.8701$).

Короткий день:

при 16°C *C. vibex* и *C. stigmatica* ($p=0.5873$).

Во всех остальных режимах различия были значимы при $p<0.001$.

Фотопериодические условия оказали значимое влияние на продолжительность развития куколок у всех видов: для *C. rubiginosa* - $F_{1,551}=21.6$, при $p<0.0000$; для *C. vibex* - $F_{1,549}=60$, $p<0.0000$; для *C. stigmatica* - $F_{1,408}=22.6$ при $p<0.0000$. У всех видов в короткодневном фотопериодическом режиме куколки развиваются быстрее, чем в длиннодневном, при всех температурах (Приложение табл. 1, 2, 3).

У *C. rubiginosa* попарное сравнение продолжительностей развития куколок при длинном и коротком дне с помощью LSD-теста Фишера показало значимые различия при 16, 19 и 25 °C ($p<0.0000$, $p=0.0028$ и $p<0.0000$ соответственно) (Приложение табл. 1). Как и в случае с личинками ускорение развития куколок в короткодневном фотопериоде было максимальным при 16°C и минимальным при 28°C и составляло 9% и 1%, соответственно.

Продолжительности развития куколок *C. rubiginosa* в сумме по всем температурам для длиннодневного и короткодневного фотопериода составила 8.0 сут и 8.2 сут соответственно.

У *C. vibex* попарное сравнение продолжительностей развития куколок при длинном и коротком дне с помощью LSD-теста Фишера показало значимые различия при 16, 19, 22 и 25°C ($p<0.0000$, $p<0.0000$, $p<0.0051$ и $p<0.0000$) (Приложение табл. 2). Ускорение развития куколок в короткодневном фотопериоде было максимальным при 16°C и минимальным при 28°C и составляло 12% и 1%, соответственно.

Продолжительности развития куколок *C. vibex* в сумме по всем температурам для длиннодневного и короткодневного фотопериода составила 8.7 сут и 9.1 сут соответственно.

У *C. stigmatica* попарное сравнение продолжительностей развития куколок при длинном и коротком дне с помощью LSD-теста Фишера показало значимые различия при 19 и 25°C ($p<0.0000$ и $p<0.0003$). (Приложение табл. 3). Ускорение развития куколок в

короткодневном фотопериоде было максимальным при 16°C и минимальным при 28°C и составляло 7% и 3%, соответственно.

Продолжительности развития куколок *C. stigmatica* в сумме по всем температурам для длиннодневного и короткодневного фотопериода составила 8.2 сут и 8.6 сут соответственно.

Вес особей

Средний вес самцов и самок трех видов *Cassida* в различных температурных и фотопериодических условиях представлен в табл. 1, 2, 3 приложения.

Дисперсионный анализ показал, что значимое влияние на вес особей оказывает видовая принадлежность ($F_{2,1476}=1404.1, p<0.0000$), фотопериодические ($F_{1,1476}=6.9, p=0.0089$), температурные ($F_{4,1476}=4.2, p<0.0021$) условия и пол особей ($F_{1,1476}=1381.1, p<0.0000$).

Показано достоверное взаимодействие таких факторов как: вид x фотопериод ($F_{2,1476}=5.6, p=0.0038$), вид x температур ($F_{8,1476}=8.4, p<0.0000$) и фотопериод x температура ($F_{4,1476}=5.9, p<0.0010$).

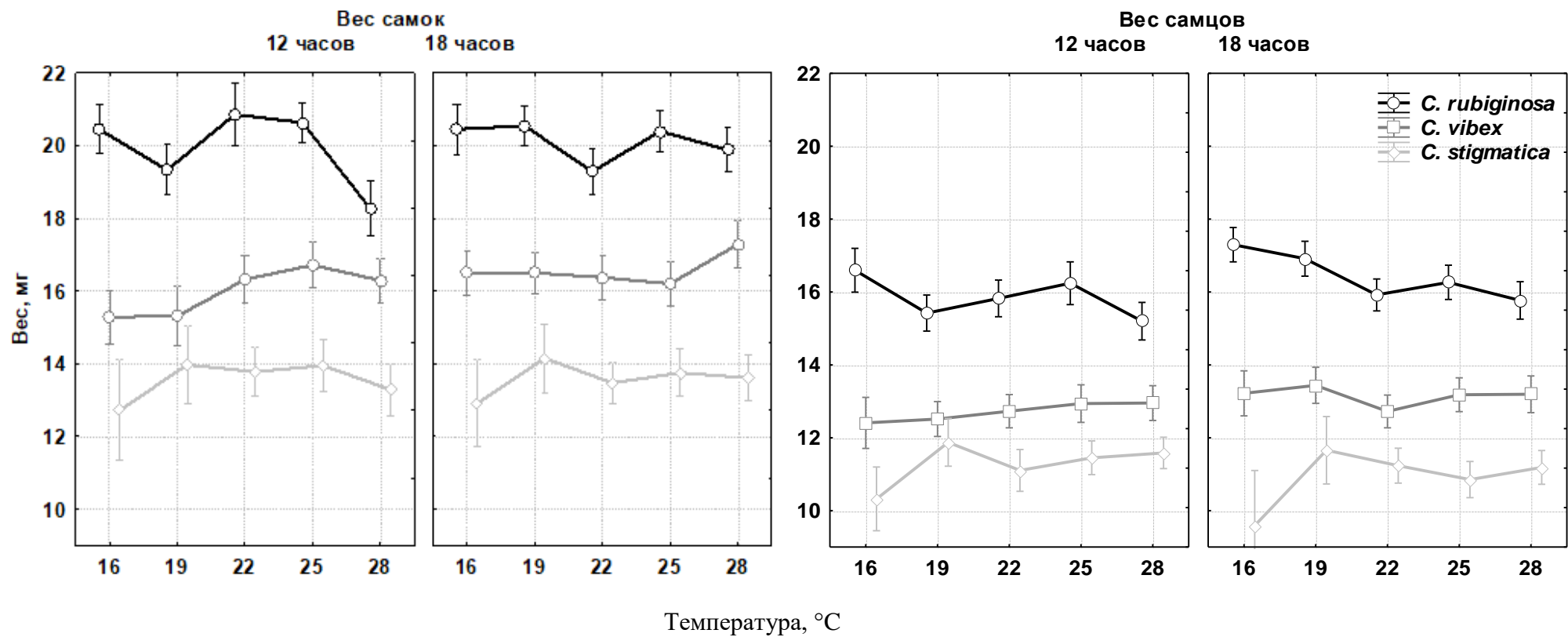
В целом у всех видов самки гораздо крупнее самцов (от $p<0.0000$ до $p<0.0042$) при всех исследованных температурных и фотопериодических режимах. Виды значимо отличались друг от друга по размеру особей. Наибольший вес самок и самцов и при короткодневном, и длиннодневном фотопериоде был отмечен у *C. rubiginosa* (рис.9 и Приложение табл. 1), а наименьший – у *C. stigmatica* (рис. 9 и Приложение табл. 3).

Дисперсионный анализ показал значимое влияние пола ($F_{1,541}=541.9, p=0.0000$), фотопериода ($F_{1,541}=7.1, p=0.0080$) и температуры ($F_{1,541}=8.4, p=0.0000$) на вес имаго *C.rubiginosa*.

Попарное сравнение температурных режимов при одном фотопериоде с помощью LSD-тест Фишера показало значимые различия по весу особей в следующих случаях:

Короткий день, самки:
16 °C и 19 °C ($p<0.0343$), 28°C ($p<0.0001$)
19 °C и 22°C ($p=0.0160$), 25°C ($p=0.0107$),
28°C ($p=0.0494$ – на границе значимости)
22°C и 28°C ($p<0.0000$)
25°C и 28 °C ($p<0.0000$).
Короткий день, самцы:
16°C и 19°C ($p=0.0156$), 28°C ($p=0.0035$)
25°C и 28°C ($p=0.0248$).

Длинный день, самки:
16°C и 22°C ($p=0.0357$)
19°C и 22°C ($p=0.0155$)
22°C и 25°C ($p=0.0286$).
Длинный день, самцы:
16°C и 22°C($p<0.0006$), 25°C ($p=0.0166$),
28 °C ($p=0.0005$)
19°C и 22°C ($p=0.0116$), 28°C ($p<0.0084$).



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 9. Вес имаго трех видов жуков-листоедов *Cassida* в различных температурных и фотопериодических режимах.

На рисунке 9 видно, что вес самок, и самцов незначительно снижается с возрастанием температуры. И в длиннодневных, и в короткодневных условиях выявлена очень слабая отрицательная корреляция веса имаго и температуры (табл. 1). С повышением температуры наиболее значительно снижается вес самцов в длиннодневном фотопериодическом режиме ($r = -0.30$).

Попарное сравнение температурных режимов по LSD-тесту Фишера при коротком и длинном дне показало значимые различия по весу особей в следующих случаях:

Самки: при 19°C ($p=0.0198$), 22°C ($p<0.0142$), 28°C ($p<0.0014$)

Самцы: при 19°C ($p=0.0004$).

В целом, вес имаго *C. rubiginosa* в сумме по всем температурным режимам составил в среднем 19.9 ± 0.2 и 20.1 ± 0.2 мг для самок и 15.8 ± 0.2 и 16.4 ± 0.1 мг для самцов, при коротком и длинном дне, соответственно, т. е. особи, развивавшиеся в короткодневных условиях, оказались мельче (Приложение табл. 1).

Таблица 1. Зависимость веса имаго трех видов жуков-листоедов *Cassida* от температуры содержания преимагинальных стадий.

Вид	Фотопериод	Пол	Коэффициент корреляции, r ($p<0.05$)
<i>C. rubiginosa</i>	Короткодневный	Самка	-0.15
		Самец	-0.15
	Длиннодневный	Самка	-0.07
		Самец	-0.30
<i>C. vibex</i>	Короткодневный	Самка	0.26
		Самец	0.14
	Длиннодневный	Самка	0.09
		Самец	-0.02
<i>C. stigmatica</i>	Короткодневный	Самка	-0.01
		Самец	0.18
	Длиннодневный	Самка	0.05
		Самец	0.04

Дисперсионный анализ показал значимое влияние пола ($F_{1,537}=681.5$, $p<0.0000$), фотопериода ($F_{1,537}=16.3$, $p<0.0000$) и температуры на грани значимости ($F_{1,537}=2.5$, $p<0.0452$) на вес имаго *C. vibex*.

Попарное сравнение температурных режимов при одном фотопериоде с помощью LSD-тест Фишера показало значимые различия по весу особей в следующих случаях:

Короткий день, самки:

16°C и 22°C ($p=0.0220$), 25°C ($p<0.0015$), 28 °C ($p=0.0268$);

19°C и 22°C ($p<0.0287$), 25°C ($p=0.0025$), 28 °C ($p=0.0349$).

В короткодневном фотопериоде вес самцов не различался ни в одном температурном режиме.

Длинный день, самки:

22°C и 28°C ($p<0.0375$);

25°C и 28°C ($p=0.0074$).

Длинный день, самцы:

19°C и 22 °C ($p=0.0325$).

На рисунке 9 видно, что в условиях короткого дня вес самок и самцов незначительно увеличивается с возрастанием температуры. При коротком дне выявлена незначительная положительная корреляция веса имаго и температуры (табл. 1). При длинном дне зависимость веса имаго от температурных условий содержания преимагинальных стадий практически отсутствует и у самок, и у самцов (рис 9. и табл. 1).

Попарное сравнение температурных режимов по LSD-тесту Фишера при коротком и длинном дне показало значимые различия по весу особей в следующих случаях:

Самки: 16°C ($p=0.0268$), 19°C ($p<0.0105$), 28°C ($p<0.0167$).

Для самцов значимых различия по весу особей, развивавшихся в различных фотопериодических условиях, не отмечено.

В целом, вес имаго *C. vibex* в сумме по всем температурным режимам составил в среднем 16.1 ± 0.1 и 16.6 ± 0.1 мг для самок и 12.7 ± 0.1 и 13.1 ± 0.1 мг для самцов, при коротком и длинном дне, соответственно, т. е. особи, развивавшиеся в короткодневных условиях, оказались мельче (Приложение табл. 2).

Дисперсионный анализ показал значимое влияние пола ($F_{1,398}=339$, $p<0.0000$) и температуры ($F_{1,398}=5.2$, $p<0.0000$) на вес *C. stigmatica*. В отличие от остальных видов отсутствовало влияние фотопериода ($F_{1,398}=1.7$, $p=0.1929$) на вес *C. stigmatica*.

Попарное сравнение температурных режимов при одном фотопериоде с помощью LSD-тест Фишера показало значимые различия по весу особей в следующих случаях:

Короткий день, самки:

16°C и 19°C ($p=0.0316$), 22°C ($p=0.0336$),
25°C ($p=0.0186$)

Короткий день, самцы:

16°C и 19°C ($p<0.0001$), 22°C ($p<0.0297$),
25°C ($p<0.0014$), 28°C ($p<0.0004$)

Длинный день, самки:

19°C и 22 °C ($p=0.0235$).

16°C и 19°C ($p<0.0240$);

Длинный день, самцы:

16°C и 19°C ($p<0.0012$), 22°C ($p<0.0030$),

25°C ($p=0.0206$), 28°C, ($p=0.0036$);

19°C и 25°C ($p=0.0462$).

На рисунке 9 и из таблицы 1 можно увидеть, что у *C. stigmatica* практически отсутствует связь веса имаго с температурными условиями выращивания преимагинальных стадий. Только у самцов в короткодневных условиях наблюдалось очень слабое возрастание веса особей с ростом температуры ($r = 0.18$).

При попарном сравнении температурных режимов по LSD-тесту Фишера при коротком и длинном дне было отмечено отсутствие различий по весу между самками, которые выросли в короткодневных и длиннодневных фотопериодических условиях. Для самцов различия были обнаружены только при 25°C ($p=0.0169$), при этом вес особей, выросших в условиях короткого дня был больше (Приложение табл. 3).

В целом, вес *C. stigmatica* в сумме по всем температурным режимам составил в среднем 13.6 ± 0.1 и 13.6 ± 0.1 мг для самок и 11.4 ± 0.1 и 11.1 ± 0.1 мг для самцов, при коротком и длинном дне, соответственно.

3.2. Температурные нормы развития

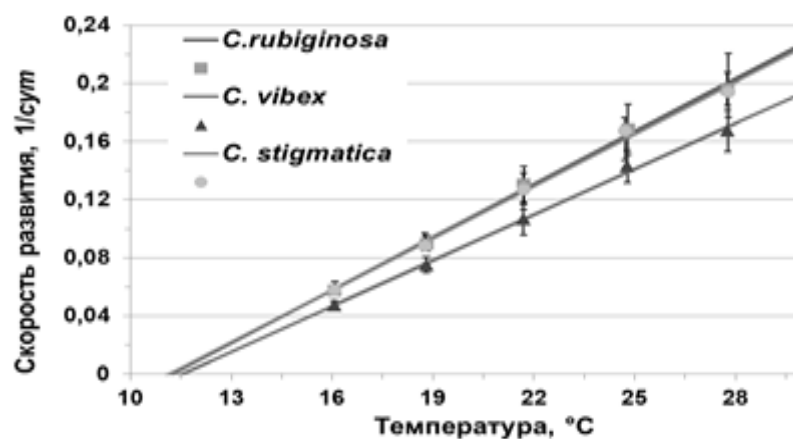
В таблице 2 представлены данные по температурным нормам развития для каждой онтогенетической стадии изученных видов *Cassida*.

Сравнение значений температурных порогов и коэффициентов регрессии по критерию Стьюдента (t -тесту) проводились при уровне вероятности $p < 0.05$.

3.2.1. Сравнения температурных норм развития яиц

Температурные нормы развития яиц каждого вида были получены по данным для двух фотопериодических режимов в сумме, т. к. фотопериодические условия не оказали значимого влияния на продолжительность развития яиц (см. выше). Попарное сравнение порогов развития с помощью t -теста выявило значимые различия между следующими видами: *C. rubiginosa* и *C. vibex* ($t=2.2$); *C. vibex* и *C. stigmatica* ($t=2.2$). В обоих случаях пороги развития яиц *C. vibex* были несколько выше (рис. 10).

Сравнение коэффициентов регрессии для яиц показало, что значимо различаются *C. rubiginosa* и *C. vibex* ($t=11.9$); *C. vibex* и *C. stigmatica* ($t=8.9$). В обоих случаях термолабильность развития яиц *C. vibex* была ниже (рис. 10).



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 10 . Линии регрессии скорости развития яиц по температуре для трех видов жуков-листоедов *Cassida*.

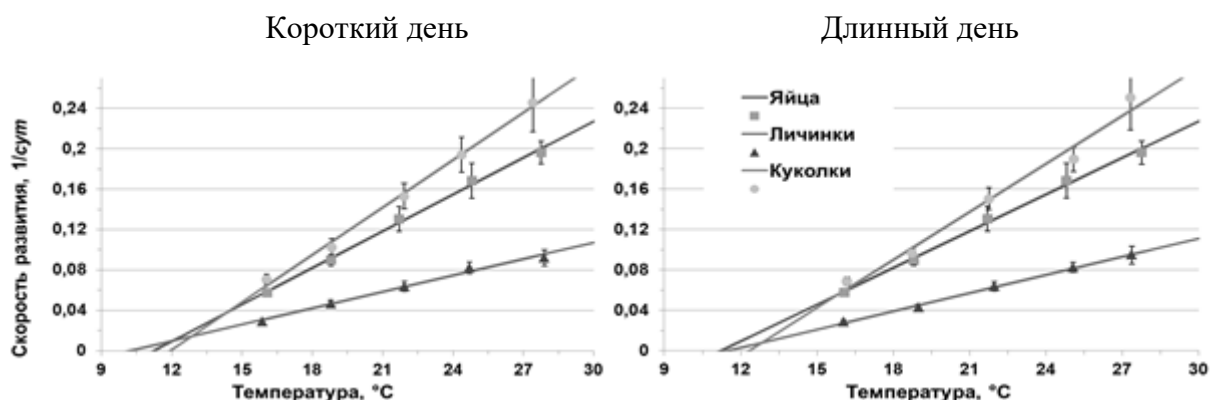
3.2.2. Сравнения температурных норм развития личинок и куколок.

У *C. rubiginosa* и у *C. vibex* температурные нормы развития личинок самок и самцов при сравнении по *t*-тесту значимо не различались. Кроме того, дисперсионный анализ показал отсутствие влияния пола на продолжительность развития личинок *C. stigmatica* ($F_{1,398}=1.5, p=0.225$). Дисперсионный анализ не выявил значимого влияния пола на продолжительность развития куколок у всех трех видов ($F_{1,1476}=2.3, p=0.1325$). Поэтому в дальнейшем сравнение температурных норм развития личинок и куколок между видами, а также исследование влияния фотопериодических условий содержания на температурные нормы развития этих онтогенетических стадий для каждого вида, мы проводили для самок и самцов в сумме.

C. rubiginosa

По сравнению с личинками яйца *C. rubiginosa* отличались более высокой термолабильностью развития, как при коротком ($t=51.5$), так и при длинном дне ($t=50.9$) (см. рис. 11 и табл. 2). Температурный порог развития яиц был значимо больше, чем у личинок, находящихся при короткодневном фотопериоде ($t=4.6$), и не отличался от температурного порога личинок, развивавшихся при длиннодневном фотопериодическом режиме ($t<2.0$) (табл. 2).

Также отмечены достоверные различия температурных норм развития яиц и куколок. И при коротком, и при длинном дне, пороги ($t=3.4$ и $t=5.8$ соответственно) и термолабильность развития, т. е. значение коэффициента регрессии ($t=12.1$ и $t=13.5$ соответственно), были гораздо выше у куколок, чем у яиц (рис. 11 и табл. 2).



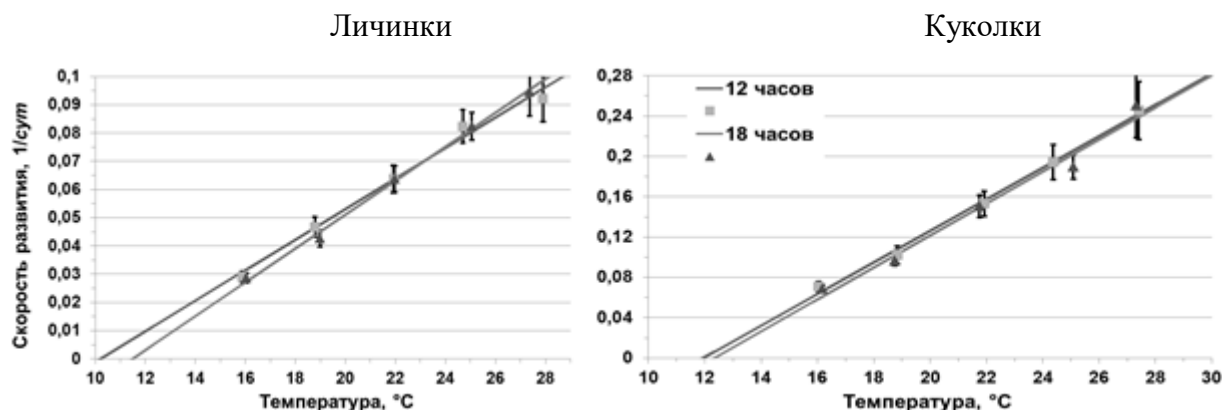
Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 11. Линии регрессии скорости развития по температуре для трех стадий онтогенеза *C. rubiginosa* в различных фотопериодических режимах.

По сравнению с личинками куколки при короткодневном и длиннодневном фотопериодических режимах отличались более высокой термоллабильностью развития ($t=35.1$ и $t=36.4$ соответственно) и более высокими значениями порогов ($t=6.2$ и $t=3.8$ соответственно) (рис. 11 и табл. 2).

Температурные пороги и термоллабильность развития личинок *C. rubiginosa*, находящихся в разных фотопериодических режимах, значимо различались ($t=5.2$ и $t=5.1$ для значения порогов и коэффициентов регрессии, соответственно). Личинки из длиннодневного фотопериода имели пороги и коэффициенты термоллабильности выше, чем личинки из короткодневного фотопериода (рис. 12 и табл. 2).

Температурные нормы развития куколок из разных фотопериодических режимов значимо не различались (рис. 12 и табл. 2).



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 12. Температурные нормы развития личинок и куколок *C. rubiginosa* в двух фотопериодических режимах.

Таблица 2. Температурные нормы развития разных онтогенетических стадий исследованных жуков-листоедов рода *Cassida*.

Вид	Стадия онтогенеза	Пол	Фотопериод	Температурный порог	Коэффициент регрессии
<i>C. rubiginosa</i>	Яйца	-	Суммарно	$11,22 \pm 0,087$	$0,0121 \pm 0,00009$
	Личинка	Самка	Короткодневный	$10,18 \pm 0,298$	$0,0053 \pm 0,00012$
			Длиннодневный	$11,49 \pm 0,208$	$0,0059 \pm 0,00011$
		Самец	Короткодневный	$10,22 \pm 0,282$	$0,0055 \pm 0,00012$
			Длиннодневный	$11,53 \pm 0,177$	$0,0061 \pm 0,00009$
		В сумме	Короткодневный	$10,20 \pm 0,207$	$0,0054 \pm 0,00008$
			Длиннодневный	$11,50 \pm 0,139$	$0,0060 \pm 0,00007$
	Куколка	Самка	Короткодневный	$11,84 \pm 0,246$	$0,0156 \pm 0,00036$
			Длиннодневный	$12,44 \pm 0,244$	$0,0161 \pm 0,00037$
		Самец	Короткодневный	$12,03 \pm 0,289$	$0,0157 \pm 0,00043$
			Длиннодневный	$12,21 \pm 0,236$	$0,0156 \pm 0,00036$
		В сумме	Короткодневный	$11,93 \pm 0,189$	$0,0156 \pm 0,00027$
			Длиннодневный	$12,33 \pm 0,169$	$0,0159 \pm 0,00026$
	<i>C. vibex</i>	Яйца	-	Суммарно	$11,53 \pm 0,108$
Личинка		Самка	Короткодневный	$10,46 \pm 0,243$	$0,0053 \pm 0,00009$
			Длиннодневный	$10,73 \pm 0,203$	$0,0052 \pm 0,00008$
		Самец	Короткодневный	$10,29 \pm 0,249$	$0,0053 \pm 0,00010$
			Длиннодневный	$10,95 \pm 0,242$	$0,0054 \pm 0,00011$
		В сумме	Короткодневный	$10,36 \pm 0,174$	$0,0053 \pm 0,00007$
			Длиннодневный	$10,85 \pm 0,158$	$0,0053 \pm 0,00007$

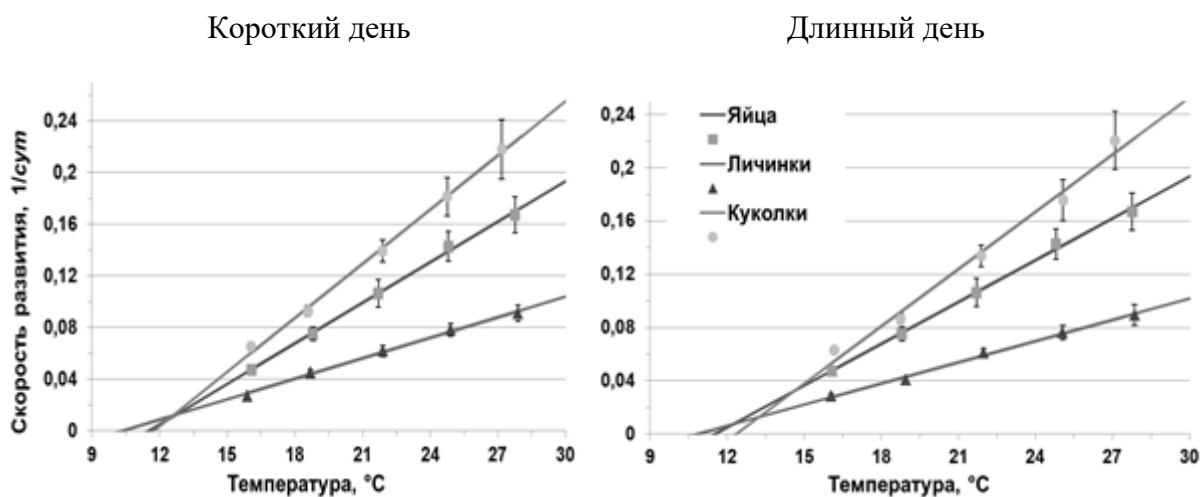
<i>C. stigmatica</i>	Куколка	Самка	Короткодневный	$11,49 \pm 0,275$	$0,0136 \pm 0,00032$
			Длиннодневный	$12,41 \pm 0,191$	$0,0145 \pm 0,00028$
		Самец	Короткодневный	$11,97 \pm 0,248$	$0,0143 \pm 0,00032$
			Длиннодневный	$12,29 \pm 0,252$	$0,0141 \pm 0,00034$
		В сумме	Короткодневный	$11,74 \pm 0,184$	$0,0139 \pm 0,00023$
			Длиннодневный	$12,35 \pm 0,154$	$0,0143 \pm 0,00021$
	Яйца	-	Суммарно	$11,16 \pm 0,130$	$0,0119 \pm 0,00013$
	Личинка	Самка	Короткодневный	$8,65 \pm 0,553$	$0,004 \pm 0,00015$
			Длиннодневный	$11,14 \pm 0,276$	$0,0047 \pm 0,00009$
		Самец	Короткодневный	$10,28 \pm 0,373$	$0,0046 \pm 0,00012$
			Длиннодневный	$10,91 \pm 0,449$	$0,0046 \pm 0,0015$
		В сумме	Короткодневный	$9,70 \pm 0,316$	$0,0043 \pm 0,00009$
Длиннодневный			$11,07 \pm 0,245$	$0,0047 \pm 0,00008$	
Куколка	Самка	Короткодневный	$12,33 \pm 0,306$	$0,0158 \pm 0,00042$	
		Длиннодневный	$11,75 \pm 0,326$	$0,0142 \pm 0,00038$	
	Самец	Короткодневный	$11,15 \pm 0,372$	$0,0138 \pm 0,00040$	
		Длиннодневный	$11,98 \pm 0,421$	$0,0145 \pm 0,00049$	
	В сумме	Короткодневный	$11,63 \pm 0,259$	$0,0146 \pm 0,00031$	
		Длиннодневный	$11,85 \pm 0,257$	$0,0143 \pm 0,00030$	

Примечание: Приведены средние значения параметров температурных норм развития. Приведена стандартная ошибка средней.

C. vibex

Также как и у предыдущего вида, для яиц *C. vibex* была характерна более высокая термолабильность и более высокие пороги развития по сравнению с личинками ($t=41.9$ и $t=42.0$ для значений коэффициентов регрессии и $t=5.7$ и $t=3.5$ для порогов при коротком и длинном дне, соответственно) (рис. 13 и табл. 2)

При короткодневном и длиннодневном фотопериоде наклон линии регрессии скорости развития по температуре для яиц *C. vibex* был значимо ниже, чем для куколок ($t=12.1$ и $t=13.5$ для значений коэффициентов регрессии при коротком и длинном дне, соответственно) (рис. 13 и табл. 2). Температурные пороги для яиц и куколок значимо различались только в длиннодневном фотопериодическом режиме. При этом порог куколок был гораздо выше ($t=4.4$) (табл. 2).



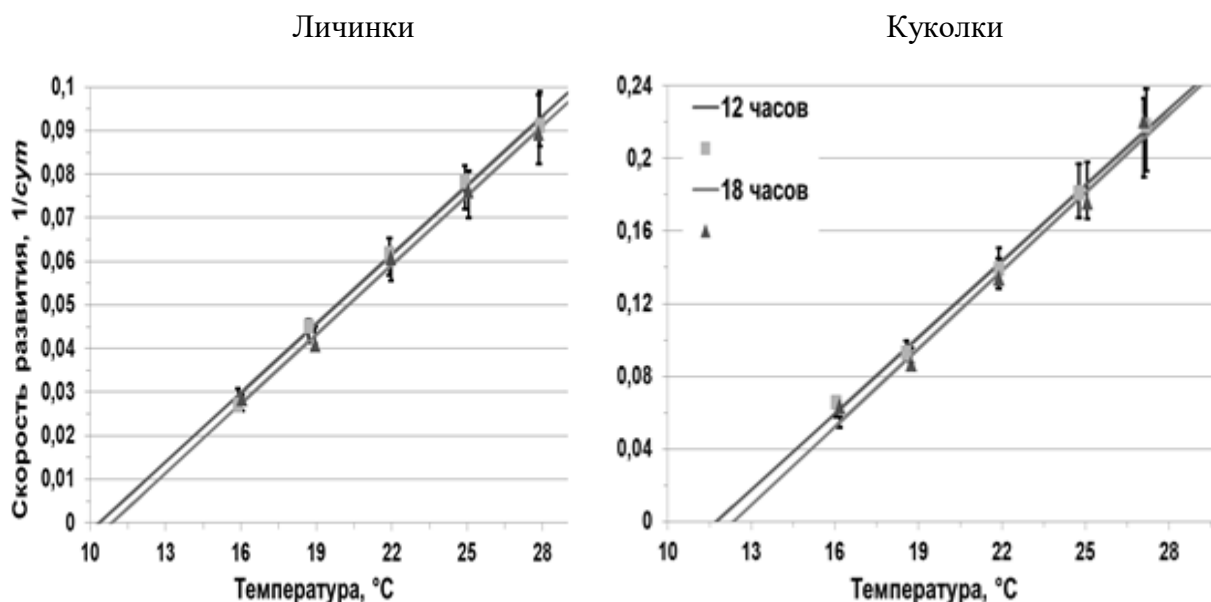
Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 13. Линии регрессии скорости развития по температуре для трех стадий онтогенеза *C. vibex* в различных фотопериодических режимах.

В обоих фотопериодических режимах температурные пороги и коэффициенты термолабильности развития куколок были значимо выше, чем у личинок ($t=5.5$ и $t=6.7$ для порогов и $t=36.4$ и $t=40.0$ для коэффициентов регрессии при коротком и длинном дне, соответственно) (табл. 2).

Температурный порог личинок, развивавшихся в короткодневном фотопериодическом режиме, был несколько ниже (на границе значимости – $t=2.1$), чем у личинок из длиннодневного фотопериодического режима. (табл. 2). При этом линии регрессии не различались по углу наклона и проходили практически параллельно (рис. 14 и табл. 2).

Температурные пороги развития куколок при коротком дне были значимо ниже, чем при длинном ($t=2.5$) (табл. 2), однако, также как и у личинок, углы наклона линий регрессии значимо не различались (рис. 14 и табл. 2).



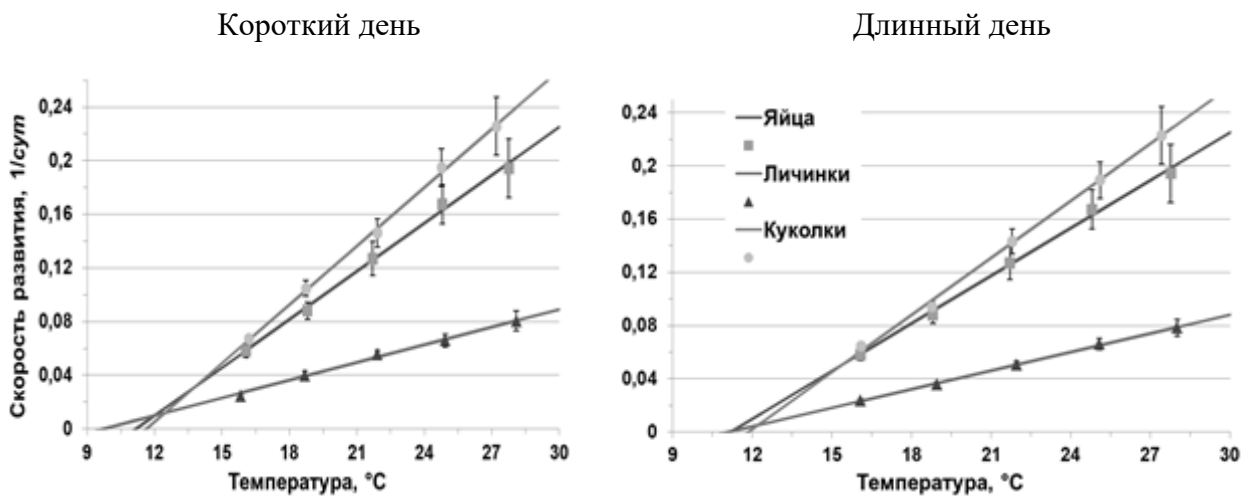
Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 14. Температурные нормы развития личинок и куколок *C. vibex* в двух фотопериодических режимах.

C. stigmatica

У *C. stigmatica* развитие яиц по сравнению с личинками отличалось более высокой термоллабильностью, как при коротком ($t=47.1$), так и при длинном дне ($t=47.1$) (рис. 15 и табл. 2). Температурные пороги развития яиц были значительно больше, чем у личинок, при короткодневном фотопериоде ($t=4.3$) и не отличались при длиннодневном ($t=0.3$) (табл. 2).

При сравнении коэффициентов регрессии куколок и яиц *C. stigmatica* при короткодневном и длиннодневном фотопериоде, Угол наклон линии регрессии скорости развития по температуре для яиц был значительно ниже, чем для куколок, как при коротком, так и при длинном дне ($t=7.8$ и $t=7.2$ соответственно) (рис. 15 и табл. 2). Температурные пороги развития яиц и куколок значительно различались только при длиннодневном фотопериодическом режиме. При этом порог развития куколок был гораздо выше ($t=2.4$) (табл. 2).



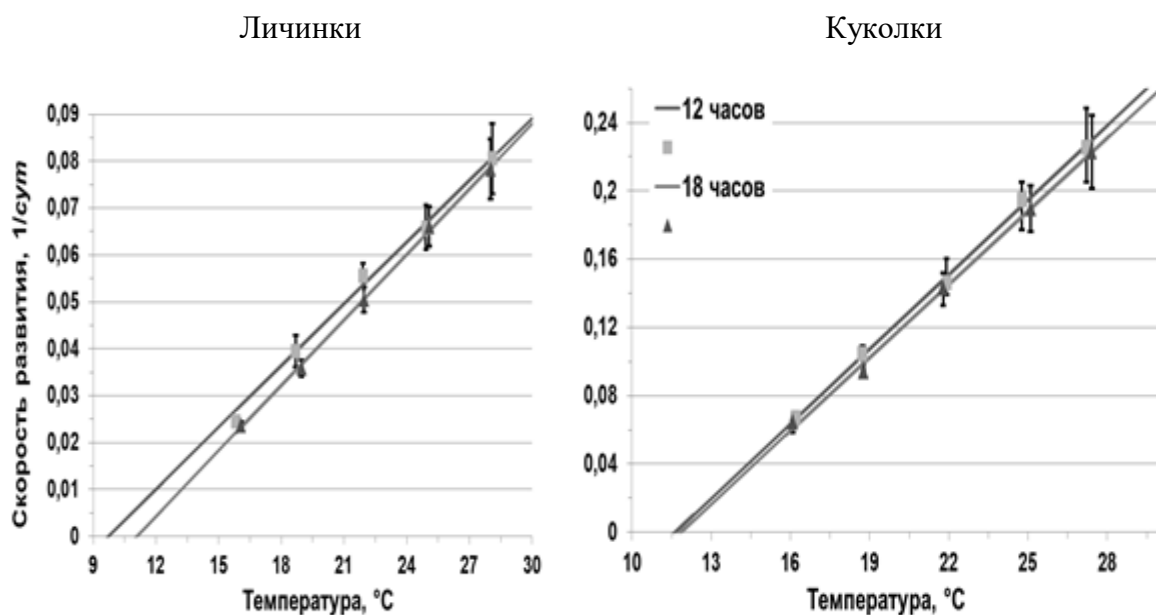
Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 15. Линии регрессии скорости развития по температуре для трех стадий онтогенеза *C. stigmatica* в различных фотопериодических режимах.

В обоих фотопериодических режимах температурные пороги и коэффициенты термоллабильности развития куколок были значимо выше, чем у личинок ($t=4.7$ и $t=2.2$ для порогов и $t=31.6$ и $t=30.9$ для значения коэффициентов регрессии, при коротком и длинном дне, соответственно) (рис. 15 и табл. 2).

У *C. stigmatica* температурный порог ($t=3.4$) и термоллабильность развития (на границе значимости $t=2.1$) личинок в короткодневном фотопериодическом режиме были значимо ниже, чем у личинок из длиннодневного фотопериода (рис. 16).

Температурные нормы развития куколок в двух фотопериодических режимах значимо не различались (табл.2).



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 16. Температурные нормы развития личинок и куколок *C. stigmatica* в двух фотопериодических режимах.

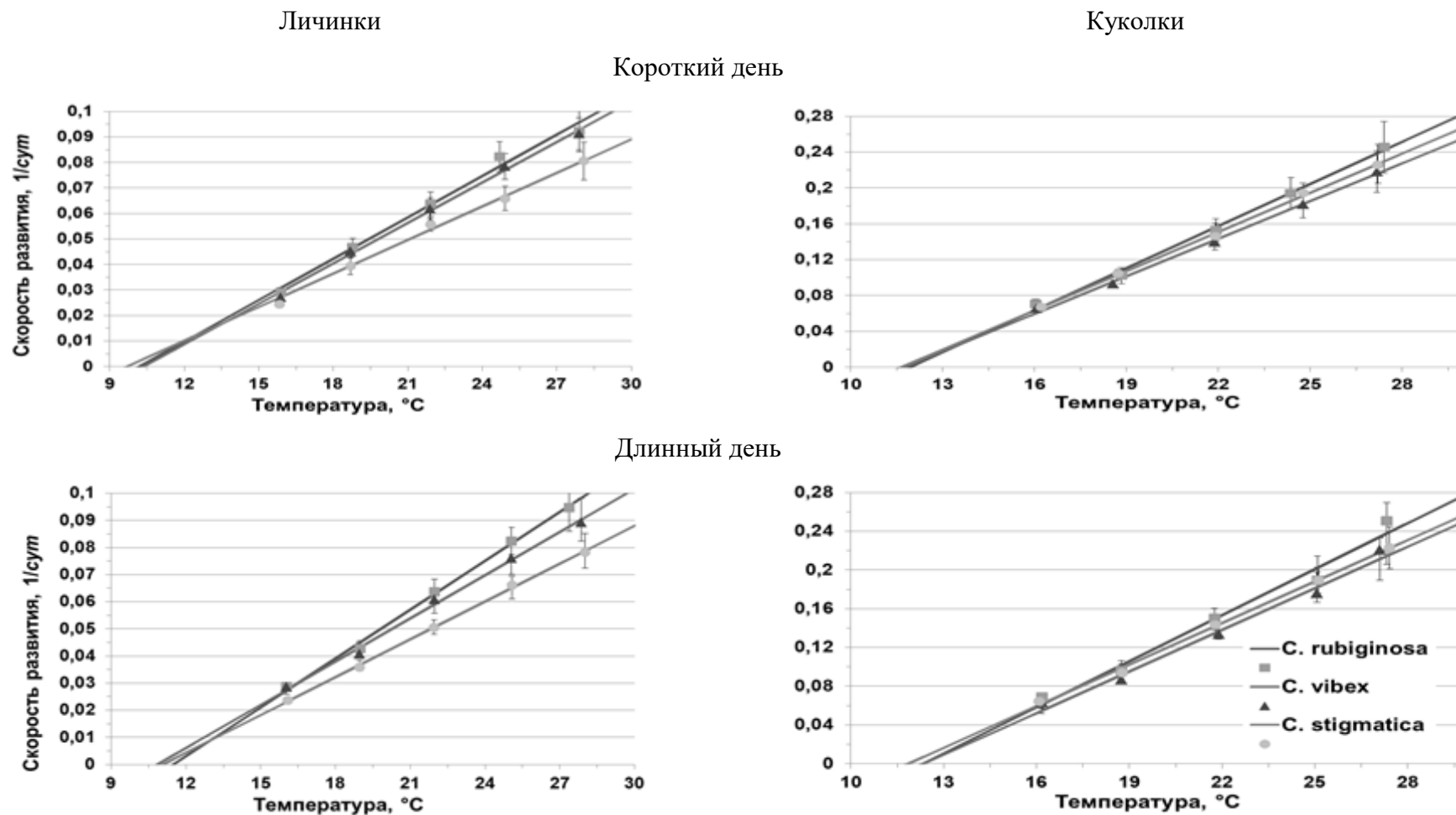
3.2.3. Сравнения разных видов.

В короткодневном фотопериодическом режиме термоллабильность развития личинок *C. rubiginosa* и *C. vibex* значимо не различалась, а термоллабильность развития личинок *C. stigmatica* была значимо ниже, чем у *C. rubiginosa* ($t=7.8$) и у *C. vibex* ($t=7.8$). При этом температурные пороги развития личинок у всех трех видов в условиях короткого дня не различались (рис. 17, табл. 2).

В короткодневном режиме термоллабильность развития куколок *C. rubiginosa* была значимо выше, чем у *C. vibex* ($t=4.6$) и *C. stigmatica* ($t=2.6$), а термоллабильность развития куколок *C. vibex* и *C. stigmatica* не различалась. При коротком дне температурные пороги развития куколок у всех трех видов не различались (рис. 17, табл. 2).

В длиннодневных фотопериодических условиях термоллабильность развития личинок *C. rubiginosa* была значимо выше, чем у *C. vibex* ($t=6.8$) и *C. stigmatica* ($t=11.9$). При этом температурный порог развития личинок *C. vibex* достоверно ниже ($t=3.1$), чем у *C. rubiginosa*, а температурные пороги *C. rubiginosa* и *C. stigmatica* не различались. Кроме того, при длинном дне термоллабильность развития личинок *C. vibex* была значимо выше, чем у *C. stigmatica* ($t=5.9$), но между видами отсутствовали достоверные различия в температурных порогах (рис. 17, табл. 2).

В длиннодневном режиме термоллабильность развития куколок *C. rubiginosa* была достоверно выше, чем у *C. vibex* ($t=4.5$) и у *C. stigmatica* ($t=3.9$). При длинном дне, также как и при коротком, температурные пороги развития куколок всех трех видов не различались (рис. 17, табл. 2).



Примечание: вертикальными линиями показаны стандартные отклонения.

Рисунок 17. Температурные нормы развития онтогенетических стадий трех видов жуков-листоедов рода при двух фотопериодах.

4. Обсуждение

4.1. Продолжительность и температурные нормы развития преимагинальных стадий

При проведении эксперимента выживаемость особей в целом, была ниже при температурах 16 и 19°C. Высокая смертность, прежде всего, связана с балансом влажности и температуры, и при низких температурных условиях особи чаще гибли от переувлажнения, а при высоких из-за высыхания корма. Наиболее пригодными были режимы со средними температурами, где условия были лучше всего сбалансированы. Наименьшая выживаемость была отмечена у *C. stigmatica*, а наибольшая у *C. vibex*. При этом в большинстве температурных режимах выживаемость была выше при длиннодневном фотопериоде (рис. 3).

В ходе исследования трех видов жуков-листоедов рода *Cassida* были выявлены межвидовые различия по продолжительности развития различных онтогенетических стадий, хотя в естественной среде эти жуки обитают в сходных экологических условиях и имеют одинаковые жизненные циклы – моновольтинизм и имагинальная диапауза.

Наибольшая термолабильность и самые короткие сроки развития всех онтогенетических стадий оказались характерными для *C. rubiginosa*.

Наибольшая продолжительность и наименьшая термолабильность развития яиц и куколок были обнаружены у *C. vibex* (приложение табл. 2) При этом температурный порог развития яиц оказался самым высоким среди изученных видов. Значимых различий по температурным нормам развития яиц *C. rubiginosa* и *C. stigmatica* не обнаружено. Температурные пороги развития куколок разных видов значимо не различались (табл. 2).

Среди изученных видов быстрее всего в условиях короткого и длинного дня развивалась личинки *C. rubiginosa*, при этом обладая наибольшим значением температурного порога и наиболее высокой термолабильностью а медленнее всего – личинки *C. stigmatica*, у которых оказались самые низкие значения порога и термолабильности развития (табл. 2).

Стоит отметить, что *C. rubiginosa* был самым крупным из всех изученных видов. Можно сделать вывод, что скорость роста личинок у этого вида была наибольшей. В то же время *C. stigmatica* оказался самым мелким с наименьшей скоростью роста личинок.

В ходе исследования было определено, что продолжительность развития личинок самцов *C. rubiginosa* и *C. vibex* была меньше, чем личинок самок, а у *C. stigmatica* личинки самок и самцов практически не различалась по длительности развития (Приложение табл.1, 2, 3). В исследовании же североамериканской популяции *C.*

rubiginosa (Ward, Pienkowski, 1978) самки развивались быстрее самцов. Также стоит отметить, что личинки и куколки жуков североамериканской популяции развивались дольше, по сравнению с жуками брянской популяцией. Такие различия по продолжительности онтогенеза могут быть связаны с тем, что *C. rubiginosa* дает только одно поколение и на широте 38° (североамериканская популяция), и на широте 53° (брянская популяция). Однако в первом случае летний сезон значительно длиннее, поэтому жуки развиваются достаточно долго, чтобы формирование имагинальной диапаузы произошло в конце теплого периода при более низких температурах.

4.2. Влияние фотопериодических условий на развитие личинок и куколок

Для каждого вида в ходе исследования была отмечена устойчивая тенденция к диспропорциональному ускорению развития личинок и куколок в короткодневных фотопериодических условиях. У личинок *C. vibex* ускорение при 16°C и 28°C составляло 8% и 2%, у *C. stigmatica* 17% и 2%, соответственно. При этом у личинок *C. vibex* и *C. stigmatica* температурные пороги развития в условиях короткого дня были ниже, чем при длинном. Термолабильность развития личинок у *C. stigmatica* была ниже при коротком дне, а у *C. vibex* – практически не изменялась, линии регрессии скорости развития по температуре были параллельны. Поэтому ускорение развития личинок *C. stigmatica* при низких температурах было более выраженным, чем у личинок *C. vibex*.

Фотопериодическая пластичность температурных норм развития личинок *C. rubiginosa* имела иной характер. При 16°C ускорение развития составляло 14 % и развитие происходило быстрее в условиях короткого дня, однако при 28°C развитие происходило быстрее уже при длинном дне, а ускорение было равно 2%. Линии регрессии скорости развития личинок по температуре пересекались при 25°C, поэтому ниже этой температуры личинки развивались быстрее при коротком дне, а выше – при длинном. Значит, в короткодневных условиях происходило снижение температурного порога и термолабильности развития личинок *C. rubiginosa*. Подобное изменение температурных норм развития под влиянием сокращающейся длины дня впервые было описано у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Lopatina et al., 2007).

Для куколок всех видов также характерно диспропорциональное ускорение развития при короткодневных фотопериодических условиях. Как и у личинок, наибольшее ускорение достигается при минимальной из использованных температур, а наименьшее – при максимальной. Ускорение при коротком дне составляло: у *C. rubiginosa* - 9% и 1%, у *C. vibex* – 12% и 1%, у *C. stigmatica* – 7% и 3%, при 16°C и 28°C, соответственно.

Ускорение развития куколок в короткодневном режиме меньше, чем у личинок. Вероятнее всего, оно является следствием воздействия короткодневных фотопериодических условий на развитие личинок, которое привело к появлению более мелких особей. Прямое влияние фотопериодических условий на развитие куколок представляется маловероятным.

Снижение термолабильности и порогов в короткодневных фотопериодических условиях делает возможным развитие личинок и куколок при понижении температуры окружающей среды в конце лета и в начале осени. Это обеспечивает своевременное завершение онтогенеза в преддверии неблагоприятных условий, сигналом к которым является сокращение светового дня.

4.3. Влияние температурных и фотопериодических условий на вес имаго

Из всех исследованных видов влияние температуры на вес, наиболее ярко проявилось у *C. rubiginosa*. У этого вида наблюдалась тенденция к снижению веса имаго с ростом температуры в обоих фотопериодических режимах (табл. 1). Наиболее значительно происходило снижение веса самцов при длиннодневном фотопериоде.

У *C. vibex* обнаружена несколько иная тенденция. У этого вида отмечено незначительное увеличение веса имаго с ростом температуры при коротком дне, а при длинном – изменения веса практически отсутствовали. У *C. stigmatica* связь веса имаго с температурными условиями практически отсутствует (табл. 1).

В целом у всех видов вес имаго практически не зависел от температурных и фотопериодических условий содержания личинок и куколок (рис. 9). Однако можно заметить, что у *C. rubiginosa* и *C. vibex* самки и самцы были несколько мельче при короткодневном фотопериоде. Таким образом, более быстрое развитие привело к появлению более мелких особей. В то же время у *C. stigmatica* подобного явления не отмечено. Самки, выросшие в разных фотопериодических условиях, не различались по весу, а вес самцов оказался несколько ниже в условиях длинного дня.

В связи с отсутствием исследований по влиянию температуры на вес у видов подсемейства щитоносок Cassidinae, сравнения проводили с результатами по некоторым другим исследованным видам жуков-листоедов. У тополевого листоеда *Chrysomela populi* (Kutcherov *et al*, 2011) и щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (Кучеров, Кипятков, 2011) было отмечено появление более крупных особей в короткодневных фотопериодических условиях. Кроме того, у этих видов происходит снижение веса особей при повышении температуры. Подобное явление описано у многих видов жуков-листоедов (например, см. Hong-Song *et al*, 2014, Kutcherov, 2015, 2016) Таким образом, у

жуков-листоедов зависимость веса от температурных условий часто подчиняется правилу, известному в иностранной литературе как «temperature-size rule» (Atkinson, 1994; Walters, Hassall, 2006), согласно которому, размеры тела эктотермных животных больше при низких температурах. Как можно видеть, в нашем исследовании это правило выполняется только у *C. rubiginosa*, а у *C. vibex* и *C. stigmatica* наблюдается другая взаимосвязь веса и температуры. Отклонение от правила «температура-размер» было обнаружено у жука-листоеда *Entomoscelis americana* (Lamb, Gerber, 1985) – с ростом температуры у этого вида происходит увеличение размеров имаго.

Таким образом, температурная и фотопериодическая пластичность веса жуков-листоедов может проявляться по-разному у разных видов. Поэтому говорить о каких-то общих для всего семейства закономерностях еще рано.

4.4. Сравнение температурных норм развития онтогенетических стадий

В условиях короткого и длинного дня у всех видов температурные пороги и термолабильность развития уменьшалась в ряду куколки – яйца – личинки. Пороги изменялись в пределах следующих значений для каждого вида (табл. 2):

Короткий день	Длинный день
<i>C. rubiginosa</i> от 10.20 до 11.93;	<i>C. rubiginosa</i> от 11.50 до 12.33;
<i>C. vibex</i> от 10.36 до 11.74;	<i>C. vibex</i> от 10.85 до 12.35;
<i>C. stigmatica</i> от 9.70 до 11.63	<i>C. stigmatica</i> от 11.07 до 11.83

Можно заметить, что для всех видов характерны более низкие температурные пороги в условиях короткого дня (табл. 2).

В исследованиях североамериканской популяции *C. rubiginosa* (Ward, Pienkowski, 1978) термолабильность развития онтогенетических стадий снижалась в той же последовательности, что и у наших видов, а данные по температурным порогам отличались от наших. Температурные пороги для разных онтогенетических стадий жуков из североамериканской и брянской популяции составляли соответственно: яйца – 12.2 и 11.2°C, личинки – 8.7 и 11.5°C, куколки – 10.7 и 12.3°C. Как видно температурные пороги развития личинок и куколок жуков из брянской популяции оказались выше, чем у североамериканских, почти на 2 градуса, а температурный порог развития яиц – ниже на 1 градус. Также как и в нашем исследовании, у североамериканской популяции жуков пороги развития личинок были наименьшими, как это обычно и бывает у наиболее продолжительных онтогенетических стадий. В то же время у североамериканских жуков максимальные пороги были отмечены у яиц, а у брянских жуков – у куколок. Таким

образом, наблюдается межпопуляционная изменчивость параметров термолабильности развития, более выраженная на стадиях личинки и куколки

При сравнении температурных норм развития исследованных нами видов с другими видами из подсемейства щитоносок (*Cassidinae*), можно отметить, что у *Gratiana boliviana* (Diaz et al, 2008) и *G. graminea* значения температурных порогов развития яиц ($t_0=11.25$ и $t_0=11.2$, соответственно) сходны с полученными нами данными для видов рода *Cassida*. Однако последующие онтогенетические стадии сильно отличались от изученных нами видов *Cassida* по температурным нормам развития. У *G. boliviana* температурные пороги развития личинок и куколок ($t_0=12.92$ и $t_0=13.67$ соответственно) были гораздо выше, чем у наших видов. Для личинок порог был выше в среднем на 2.5°C , а для куколок – 1.7°C . Однако пороги развития у *G. graminea* (для личинок - $t_0=9.6$ и для куколок - $t_0=9.3$) были значительно ниже по сравнению с тремя видами *Cassida*. Разница для личинок составляла от 0.65 до 1°C , а для куколок от 2.44 до 2.83°C . Стоит также отметить, что у *G. boliviana* наименьший температурный порог среди онтогенетических стадий отмечен у яиц, а у *G. Graminea* – у куколок, что в обоих случаях отличается от полученных нами результатов. Термолабильность развития стадий онтогенеза *G. boliviana* снижается в той же последовательности, что и у наших видов, однако у *G. graminea* порядок видоизменяется, и наибольшая термолабильность характерна для яиц. Данные межвидовые и межродовые различия ярко иллюстрируют изменчивость параметров термолабильности развития в подсемействе щитоносок (*Cassidinae*). Поэтому дальнейшее изучение представителей этого подсемейства представляет большой интерес.

4.5. Прикладное значение фотопериодической модификации температурных норм развития

При проведении фенологических исследований и прогнозирования числа поколений какого-либо вида в течение сезона, при анализе биотопического распределения или характера географического распространения видов обычно используют сумму градусо-дней, необходимую для завершения преимагинального развития, которая является величиной, обратной коэффициенту термолабильности, и порог развития, традиционно полагая их значения константными для каждого вида. В свете наших результатов нельзя просто ориентироваться на литературные данные о сумме градусо-дней и пороге, полученные при одном фотопериоде, или вообще неизвестно при каких условиях и на каком корме. Необходимо учитывать возможность модификации температурных норм развития под воздействием изменяющихся фотопериодических

условий, например, изменение в течение сезона температурного порога развития и суммы градусо-дней, значения которых могут увеличиваться, уменьшаться или оставаться неизменными. Новые примеры проявления пластичности температурных норм развития, в особенности под влиянием изменяющейся длины дня, у насекомых с разнообразными сезонными циклами позволят выявить общие закономерности проявления внутрипопуляционной изменчивости температурных норм развития, значение её для регуляции сезонного развития насекомых и в микроэволюционных процессах.

Выводы

- 1) Виды различаются по продолжительности и термолабильности развития всех онтогенетических стадий.
 - Наименьшая продолжительность и наибольшая термолабильность развития отмечена у *C. rubiginosa*, отличающегося наиболее крупными размерами особей.
 - У всех видов самки развиваются лишь немного дольше самцов, хотя значительно крупнее по размеру.
 - У всех видов значение температурных порогов и термолабильности развития онтогенетических стадий снижается в ряду куколки – яйца – личинки.
- 2) У всех видов вес имаго практически не зависит от температурных и фотопериодических условий содержания личинок и куколок.
- 3) У всех видов наблюдается устойчивая тенденция к диспропорциональному (более выраженному при низких температурах) ускорению развития личинок и куколок в короткодневных фотопериодических условиях.
 - Температурные пороги развития личинок и куколок немного ниже в короткодневном режиме.
 - В короткодневном режиме происходит некоторое снижение термолабильности развития личинок *C. rubiginosa* и *C. stigmatica*, а у *C. vibex* она почти не изменяется.
 - У всех видов термолабильность развития куколок не зависит от фотопериодических условий содержания – линии регрессии скорости развития по температуре почти параллельны.

- 4) Можно предположить, что в более северных областях, с более коротким сезоном развития значение фотопериода как сигнального фактора будет возрастать, и фотопериодическая пластичность температурных норм развития будет выражена более отчетливо.

Благодарности

Выражаю глубочайшую признательность своему научному руководителю, к.б.н. Е. Б. Лопатиной за помощь в разработке методики эксперимента, интерпретации и анализе полученных данных, а также написании настоящей работы. Я благодарен А. П. Несину и И.А. Гусеву ценные советы по проведению эксперимента и помощь в его реализации, О. М. Никитину – за техническое оснащение. Особые слова благодарности хочется сказать к.б.н. Д. А. Кучерову за помощь в сборе материала для эксперимента, его проведении и обработки полученных данных.

Список литературы

1. Бабенко А.Б., 1993. Термопреферендумы коллембол из арктических тундр Таймыра // Зоол. журн., 72 (4): 41-52.
2. Виноградова, Е.Б., Влияние фотопериодизма на наступление имагинальной диапаузы у кровососущих комаров. // The ontogeny of insects. Praha, 1960. С. 257-259.
3. Диссертации о Земле <http://earthpapers.net/biologiya-i-ekologiya-anopheles-plumbeus-steph-i-aedes-geniculatus-oliv-v-usloviyah-dagestana#ixzz5GY4ayc3Z>
4. Горышин Н. И., Тыщенко Г. Ф. Экспериментальный анализ процесса фотопериодической индукции диапаузы унасекомых // Тр. Биол. НИИ ЛГУ. 1972. Т. 21. С. 68—89.
5. Данилевский, А.С. 1957. Фотопериодизм как фактор образования географических рас у насекомых. // Энтомол. обзор. 36:6–27.
6. Данилевский, А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. // Ленинград: Изд-во ЛГУ, 243 с.
7. Дубешко, Л.Н. и Л.Н. Медведев. 1989. Экология жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. Изд-во Иркутск. ун-та.
8. Зайцев, Ю.М. и Л.Н. Медведев. 2009. Личинки жуков-листоедов России. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
9. Кауфман Б.З. Суточная ритмика фотопреферендума комаров *Aedes communia* De Geer на разных стадиях развития. – Кровососущие членистоногие Европейского Севера, Петрозаводск, с . 96-102
10. Кауфман Б.З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов некоторых беспозвоночных животных Автореф. Дис. Канди-та биол. наук: 03.00.08. – Петрозаводск, 1983. – 19 с.
11. Кауфман Б.З. Преферентное поведение беспозвоночных. Петрозаводск, 1995, 175 с.
12. Кипятков, В. Е. и Е. Б. Лопатина. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. // Энтомологическое обозрение, т.89, вып. 1, с. 33-61.
13. Кожанчиков, И.В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. // М.: Высшая школа.
14. Кучеров, Д. А. и В. Е. Кипятков. 2011. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De

- Geer*) (Coleoptera, Chrysomelidae). // Энтомологическое обозрение, XC, 2, с. 249-271.
15. Лобкова Л.Е. 2010. Мониторинг насекомых Долины гейзеров до и после природной катастрофы 3.06.07 г. // IX Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток 20–22 октября 2010 г.: Материалы конференции. Владивосток: Дальнаука, 243–248.
 16. Лопатина, Е. Б., Кипятков, В. Е., Балашов, С. В. и Д. А. Кучеров. 2011б. Взаимодействие фотопериода и температуры - новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara Communis* (Coleoptera: Carabidae). // Журнал эволюционной биохимии и физиологии, т. 47, №6, с. 491-503.
 17. Медников, Б.М. 1977. Температура как фактор развития. // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С. 7–52.
 18. Палий, В.Ф., Клепикова, П.И. Экология щитоносок (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) Центрально-черноземной полосы РСФСР с описанием куколок наиболее распространенных видов // Энтомологическое обозрение, XXXVL, вып 1, 1957. с. 115-127.
 19. Резник, С.Я. 2010. О влиянии корма и фотопериода на развитие личинок *Harmonia axiridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). // Энтомологическое обозрение, LXXXIX, 2, с. 273-278.
 20. Россолимо Т.Е., Рыболов Л.Б. Термопреферендум жесткокрылых (Coleoptera) из гипоарктических районов // Зоологический журнал. 1994., 73(09). 54-64
 21. Рыбалов Л.Б. Динамика состава и трофической структуры почвенных беспозвоночных в сукцессионных экогенетических рядах // Особенности животного населения почв Московской области. М.: Наука, 1994. - С. 19-43.
 22. Рыжкова, М. В. и Е. Б. Лопатина. 2015а. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). // Журнал эволюционной биохимии и физиологии, т. 51, №3.
 23. Рыжкова, М. В. и Е. Б. Лопатина. 2015б. Температурные нормы развития и их фотопериодическая модификация у брянской популяции бабочки *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. С. 19-35.
 24. Саулич, А. Х. и Т. А. Волкович. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. // СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та.

25. Тыщенко В.П. Физиология насекомых. Учебное пособие для студентов университетов, обучающихся по специальности «Биология». — М.: Высшая школа, 1986. — 303 с.
26. Ушатинская Р.С. Основы холодостойкости насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1957, 314 с.
27. Чернышев В.Б., Девяткин А.Л., Ахатов А.К. (составители). Культуры насекомых и клещей в СССР. М., МГУ. 1988. 181 с. (Деп. в ВИНТИ 22.11.88, номер 8234–В88).
28. Чернышев, В.Б., Самков, М.Н., Афолина, В.М. Лет насекомых на свет во время полного солнечного затмения 31 июля 1981 т. II Зоол. журн. 1985. Т. 62, вып.9. С. 1431–1433.
29. Чернышев В.Б. Экология насекомых. Учебник. – М.: Изд-во МГУ, 1996 – 304 с.: ил.
30. Anderson, N. O. 2006. Flower breeding and genetics issues challenges and opportunities for the 21st century. // Dordrecht, the Netherlands: Springer.
31. Atkinson, D. Temperature and organism size – a biological law for ectoterms? // Adv. Ecol. Res. 1994. Vol. 25. P. 1 – 58.
32. Bienkowski, A.O. 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New key to subfamilies, genera, and species. М.: Mikron-print Publ. 278 p.
33. Bonhomme, R. 2000. Bases and limits to using 'degree.day' units. // Eur. J. Agron. 13:1–10.
34. Bradshaw, W.E. and C.M. Holzapfel. 2007. Evolution of Animal Photoperiodism. // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38:1–25.
35. Brière, J. F., Pracros, P., LeRoux, A. Y. and J. S. Pierre. 1999. A novel model of temperature dependent development for arthropods. // Environmental Entomology, 27, 94–101.
36. Campbell, A., Fraser, B. D., Gilbert, N., Gutierrez, A. P. and M. Mackauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. // J. Appl. Ecol. Vol. 11. P. 431–438.
37. Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 305:1–250.
38. Cox, M.L. 1994. Diapause in the Chrysomelidae // Jolivet, P.H., M.L. Cox, and E. Petitpierre (eds.). Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Acad. Publ.
39. Delucchi, V. 2001. Biology and control of *Dicladispa gestroi* Chapuis (Col., Chrysomelidae). J. Appl. Ent. 125:493–500.

40. Diaz, R., Overholt W., Samayoa A., Sosa F., Cordeau D., Medal J.(2008) 'Temperature-dependent development, cold tolerance, and potential distribution of *Gratiana boliviana* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent of tropical soda apple, *Solanum viarum* (Solanaceae)', *Biocontrol Science and Technology*, 18: 2, 193 — 207
41. Dixon, F. G. A., Honěk, A., Keil, P., Kotela, M. A. A., Šizling, A. L., Jarošík, V. 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. // *Functional Ecology* 23, 257–264.
42. Farrell, B.D. 1998. "Inordinate fondness" explained: why are there so many beetles? *Science* 281:555–558.
43. Farrell, B.D., and A.S. Sequeira. 2004. Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution* 58:1984–2001.
44. Gandolfo, D., J.C. Medal, and J.P. Cuda. 2008. Effects of temperature on the development and survival of *Metritona elatior* (Coleoptera: Chrysomelidae) immatures. *Florida Entomol.* 91:491–493.
45. Gómez-Zurita, J., T. Hunt, F. Koplíku, and A. P. Vogler. 2007. Recalibrated tree of leaf beetles (Chrysomelidae) indicates independent diversification of angiosperms and their insect herbivores. *PLoS ONE* 2(4):e360.
46. Gotthard, K., Nylin, S. and Ch. Wiklund. 2000. Individual state controls temperature dependence in a butterfly (*Lasiommata maera*). // *Proc. R. Soc. B* 267:589–593.
47. Grimaldi, D. and M.S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge Univ. Press.
48. Harcourt, D. G. and J. M. Yee. 1982. Polynomial algorithm for predicting the duration of insect life stages. // *Environmental Entomology*, 11, 581–584.
49. Hill, M.P., and P.E. Hulley. 1995. Biology and host range of *Gratiana spadicea* (Klug, 1820) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), a potential biological control agent for the weed *Solanum sisymbriifolium* Lamarck (Solanaceae) in South Africa. *Biol. Control* 5:345–352.
50. Honěk, A. 1996. Geographical variation in thermal requirements for insect development. // *Eur. J. Entomol.* 93:303–312.
51. Honěk, A., and F. Kocourek. 1988. Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia* 76:455-460.
52. Hunt T., J. Bergsten, Z. Levkanicova, A. Papadopoulou, O. St. John, R. Wild, P.M. Hammond, D. Ahrens, M. Balke, M.S. Caterino, J. Gómez-Zurita, I. Ribera, T.G. Barraclough, M. Bocakova, L. Bocak, and A.P. Vogler. 2007. A comprehensive

- phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science* 318: 1913–1916.
53. Jarošík, V., Honěk A., and A.F.G. Dixon. 2002. Developmental rate isomorphy in insects and mites. // *Am. Nat.* 160:497–510.
 54. Jolivet, P. 1988. Food habits and food selection of Chrysomelidae. Bionomic and evolutionary perspectives // Jolivet, P., E. Petitpierre, and T.H. Hsiao (eds.). *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Acad. Publ.
 55. Johnson, D.M. 2004. Life history and demography of *Cephaloleia fenestrata* (Hispiinae: Chrysomelidae: Coleoptera). *Biotropica* 36:352–361.
 56. Kendeigh, S.C. 1932. A study of Merriam's temperature laws. // *Wilson Bulletin*. 44:129–143.
 57. Kutcherov, D. Thermal reaction norms can surmount evolutionary constraints: comparative evidence across leaf beetle species // *Ecology and Evolution* 2016; 6(14): 4670– 4683.
 58. Kutcherov, D. A., Lopatina, E. B. and V. E. Kipyatkov. 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). // *Journal of Insects Physiology*, p. 892-898.
 59. Kutcherov, D. A., Saulich, A. H., Lopatina, E. B. and M. V. Ryzhkova. 2015. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Crambidae). // *Entomologia Experimentalis et Applicata*, p. 228-241.
 60. Lactin, D. J., Holliday, N. J., Johnson, D. L. and R. Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. // *Environmental Entomology*, 24, 68–75.
 61. Lamb, R., Gerber, G., Effects of temperature on the development, growth, and survival of larvae and pupae of a north-temperate chrysomelid beetle // *Oecologia (Berlin)* (1985) 67: 8-18
 62. Lee, Ch.-F., J. Świętojańska, and Ch. L. Staines. 2009. *Prionispa houjayi* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Oncocephalini), a newly recorded genus and new species from Taiwan, with a description of its immature stages and notes on its bionomy. *Zool. Stud.* 48:558–568
 63. Lewis, T., Taylor, L.R. Diurnal periodicity of flight by insects.// *Trans. R. Ent. Soc. London*. 1965. Vol.116, № 15. P.393^79.

64. Logan, J.A., Wollkind, D.J., Hoyt, S.C. and L. K. Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. // *Environmental Entomology*, 5, 1133–1140.
65. 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) // *Eur. J. Entomol.* Vol. 104. P. 23–31.
66. Lopatina, E. 2015. Environmental plasticity of thermal reaction norms for development in true bugs: intergenerational and interpopulational differences. // 6th Intern. Symp. Environ. Physiol. Ectotherms and Plants (ICEPEP6) (Aarhus, Denmark, xx-yy August). Abstracts, p. 41.
USA Veronica Manrique • Rodrigo Diaz • William A. Overholt
67. Manrique, V., Diaz, R., Overholt W. Temperature-dependent development, diapause and cold tolerance of *Gratiana graminea*, a potential biological control agent of *Solanum viarum* in Florida // *BioControl* (2012) 57:581–589
68. Musolin, D. L. 1996. Photoperiodic induction of aestivation in the stink bug *Picromerus bidens* (Heteroptera, Pentatomidae). A Preliminary Report. // *Entomological Review*, Vol. 76, No. 8, pp. 1058–1060
69. Musolin, D. L., Tsytsulina, K. and K. Ito. 2004. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthocoridae) and its implications for biological control. // *Biol. Control*, 31:91–98.
70. Ojima, N., S. Ikeda, O. Koike, K. Fujita, and K. Suzuki. 2005. Continuous rearing of an entomoresource, the leaf beetle, *Gastrophysa atrocyanea* Motschulsky (Coleoptera: Chrysomelidae) on artificial diets. *Appl. Entomol. Zool.* 40:119–124.
71. Okuda, T.; Watanabe, M.; Sychev, V.; Novikova, N.; Gusev, O.; Saigusa, M. (Jul 2006). «*Polypedilum vanderplanki*: an anhydrobiotic insect as a potential tool for space biology». 36th COSPAR Scientific Assembly in Beijing
72. Reid, C. A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the *Chrysomelidae sensu lato* (Chrysomeloidea) // Pakaluk, J., and S.A. Ślipiński (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Museum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
73. Saunders, D. S. *Insect Clocks*, Oxford, Pergamon Press, 1976.
74. Schoolfield, R. M., Sharpe, P. J. H. and C. E. Magnuson. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. // *Journal of Theoretical Biology*, 88, 719–731.

75. Shaffer, P. L. 1983. Prediction of variation in development period of insects and mites reared at constant temperatures. // Environm. Entomol. Vol. 12. P. 1012–1019.
76. Sharpe, P. J. H. and W. De Michele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. // Journal of Theoretical Biology, 64, 649–670.
77. Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. // W. H. Freeman and Co., New York.
78. Stinner, R.E., Gutierrez, A.P. and G. D. Butler. 1974. An algorithm for temperature dependent growth rate simulation. // Canadian Entomologist, 106, 519–524.
79. Taniguchi, N. and K. Tomioka. 2003. Duration of development and number of nymphal instars are differentially regulated by photoperiod in the cricket *Modicogryllus siamensis* (Orthoptera: Gryllidae). // Eur. J. Entomol. 100: 275-281.
80. Tauber, M.J., Tauber, C.A. and S. Masaki. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. // Oxford University Press, New York.
81. Trudgill, D. L. 1995. Why do tropical poikilothermic organisms tend to have higher threshold temperature for development than temperate ones? // Funct. Ecol. 9:136-137.
82. Trudgill, D. L., Honěk, A. and N. M. Van Straalen. 2005. Thermal time – concepts and utility. // Annals of Applied Biology (2005), 146:1–14.
83. Trudgill, D. L., and J. N. Perry. 1994. Thermal time and ecological strategies - a unifying hypothesis. // Ann. Appl. Biol. 125:521-532.
84. Walters R.J., Hassal M. The temperature-size rule in ectotherms: may a general explanation exist after all? // Amer. Nat. 2006. Vol. 167. P.510 - 523.
85. Ward R.H., Pienkowski R.L. Biology of *Cassida rubiginosa*, a Thistle-Feeding Shield Beetle // Entomological Society of America, 1978., p. 585 – 591.

Таблица 1. Продолжительность развития на различных стадиях онтогенеза *C. rubiginosa* в различных температурных и фотопериодических условиях.

Длина дня (ч)	Пол	Температура, °С					
		16,1	18,8	21,7	24,8	27,8	
12	Продолжительность развития яиц, сут						
		18,3	10,9	7,9	6,1	5,1	
	Температура, °С						
		15,9	18,8	21,9	24,7	27,9	
	Продолжительность развития личинок, сут						
	Самки	34,8 ± 0,48 (26)	22,2 ± 0,58 (24)	15,8 ± 0,21 (15)	12,3 ± 0,14 (38)	11,3 ± 0,22 (21)	
	Самцы	34,4 ± 0,63 (19)	21,0 ± 0,23 (28)	15,8 ± 0,29 (27)	12,0 ± 0,22 (20)	10,6 ± 0,16 (26)	
	Суммарно	34,6 ± 0,38 (45)	21,6 ± 0,31 (52)	15,8 ± 0,20 (42)	12,2 ± 0,12 (58)	10,9 ± 0,14 (47)	
	Продолжительность развития куколок, сут						
	Самки	13,9 ± 0,12 (26)	9,9 ± 0,12 (24)	6,6 ± 0,16 (15)	5,2 ± 0,09 (38)	4,1 ± 0,13 (21)	
	Самцы	14,6 ± 0,14 (19)	9,8 ± 0,11 (28)	6,6 ± 0,12 (27)	5,1 ± 0,14 (20)	4,2 ± 0,12 (26)	
	Суммарно	14,2 ± 0,09 (45)	9,8 ± 0,08 (52)	6,6 ± 0,09 (42)	5,2 ± 0,08 (58)	4,1 ± 0,09 (47)	
	Вес имаго, мг						
	Самки	20,45 ± 0,371 (26)	19,33 ± 0,386 (24)	20,86 ± 0,488 (15)	20,63 ± 0,306 (38)	18,30 ± 0,412 (21)	
	Самцы	16,60 ± 0,433 (19)	15,42 ± 0,357 (28)	15,82 ± 0,364 (27)	16,24 ± 0,422 (20)	15,20 ± 0,371 (26)	
	Суммарно	18,82 ± 0,400 (45)	17,22 ± 0,372 (52)	17,62 ± 0,414 (42)	19,12 ± 0,352 (58)	16,57 ± 0,392 (47)	
	18	Температура, °С					
			16,2	18,9	21,6	24,9	28,0
Продолжительность развития яиц, сут							
		16,8	11,5	7,6	5,9	5,1	

Температура, °С					
	16,0	19,0	22,0	25,1	27,4
Продолжительность развития личинок, сут					
Самки	35,6 ± 0,48 (25)	23,9 ± 0,41 (37)	15,8 ± 0,20 (31)	12,3 ± 0,10 (38)	10,8 ± 0,22 (32)
Самцы	34,5 ± 0,31 (31)	23,1 ± 0,23 (30)	15,8 ± 0,24 (36)	12,0 ± 0,14 (31)	10,4 ± 0,26 (26)
Суммарно	35,0 ± 0,28 (56)	23,5 ± 0,25 (67)	15,8 ± 0,16 (67)	12,2 ± 0,09 (69)	10,7 ± 0,14 (58)
Продолжительность развития куколок, сут					
Самки	14,6 ± 0,12 (25)	10,4 ± 0,09 (37)	6,7 ± 0,11 (31)	5,3 ± 0,09 (38)	4,0 ± 0,11 (32)
Самцы	14,6 ± 0,11 (31)	10,4 ± 0,11 (30)	6,7 ± 0,10 (36)	5,3 ± 0,11 (31)	4,1 ± 0,12 (26)
Суммарно	14,6 ± 0,08 (56)	10,4 ± 0,07 (67)	6,7 ± 0,07 (67)	5,3 ± 0,07 (69)	4,0 ± 0,08 (58)
Вес имаго, мг					
Самки	20,45 ± 0,378 (25)	20,54 ± 0,311 (37)	19,28 ± 0,339 (31)	20,39 ± 0,306 (38)	19,88 ± 0,334 (32)
Самцы	17,30 ± 0,339 (31)	16,91 ± 0,345 (30)	15,91 ± 0,314 (36)	16,27 ± 0,339 (31)	15,77 ± 0,371 (26)
Суммарно	18,70 ± 0,359 (56)	18,92 ± 0,328 (67)	17,48 ± 0,328 (67)	18,54 ± 0,323 (69)	18,04 ± 0,352 (58)

Примечание: В скобках указано количество особей. Приведены средние значения параметров жизненного цикла. Приведена стандартная ошибка средней.

Таблица 2. Продолжительность развития на различных стадиях онтогенеза *C. vibex* в различных температурных и фотопериодических условиях.

Длина дня (ч)	Пол	Температура, °С				
		12		16,0	18,7	21,8
Продолжительность развития яиц, сут						
		22,0	12,9	10,0	7,2	6,1
Температура, °С						
		15,9	18,7	21,9	24,9	27,9
Продолжительность развития личинок, сут						
	Самки	37,6 ± 0,29 (21)	22,9 ± 0,32 (17)	16,3 ± 0,26 (27)	12,8 ± 0,24 (30)	11,1 ± 0,24 (32)
	Самцы	36,5 ± 0,36 (14)	21,9 ± 0,24 (30)	16,3 ± 0,23 (33)	12,9 ± 0,26 (26)	10,8 ± 0,24 (30)
	Суммарно	37,1 ± 0,23 (35)	22,3 ± 0,20 (47)	16,3 ± 0,18 (60)	12,8 ± 0,18 (58)	11,0 ± 0,17 (62)
Продолжительность развития куколок, сут						
	Самки	15,2 ± 0,11 (21)	10,7 ± 0,13 (17)	7,2 ± 0,10 (27)	5,6 ± 0,09 (30)	4,7 ± 0,09 (32)
	Самцы	15,2 ± 0,14 (14)	10,8 ± 0,09 (30)	7,2 ± 0,09 (33)	5,6 ± 0,10 (26)	4,6 ± 0,09 (30)
	Суммарно	15,2 ± 0,09 (35)	10,8 ± 0,08 (47)	7,2 ± 0,07 (60)	5,5 ± 0,07 (58)	4,6 ± 0,07 (62)
Вес имаго, мг						
	Самки	15,28 ± 0,316 (21)	15,32 ± 0,352 (17)	16,32 ± 0,279 (27)	16,72 ± 0,264 (30)	16,29 ± 0,256 (32)
	Самцы	12,41 ± 0,388 (14)	12,51 ± 0,265 (30)	12,73 ± 0,252 (33)	12,94 ± 0,284 (26)	12,95 ± 0,265 (30)
	Суммарно	14,13 ± 0,376 (35)	13,53 ± 0,325 (47)	14,34 ± 0,287 (60)	14,96 ± 0,297 (56)	14,67 ± 0,283 (62)
18	Температура, °С					
		16,1	18,9	21,6	24,9	28,0
	Продолжительность развития яиц, сут					

	20,5	13,9	8,9	6,9	5,9
Температура, °С					
	16,0	19,0	22,0	25,1	27,4
Продолжительность развития личинок, сут					
Самки	35,7 ± 0,24 (31)	24,6 ± 0,22 (37)	16,6 ± 0,24 (30)	13,6 ± 0,24 (32)	11,4 ± 0,25 (28)
Самцы	34,4 ± 0,32 (18)	24,5 ± 0,25 (28)	16,4 ± 0,23 (34)	12,8 ± 0,24 (32)	11,2 ± 0,26 (27)
Суммарно	35,2 ± 0,19 (49)	24,6 ± 0,17 (65)	16,5 ± 0,17 (64)	13,2 ± 0,17 (64)	11,3 ± 0,18 (55)
Продолжительность развития куколок, сут					
Самки	16,0 ± 0,09 (31)	11,6 ± 0,09 (37)	7,5 ± 0,09 (30)	5,6 ± 0,09 (32)	4,5 ± 0,10 (28)
Самцы	15,6 ± 0,12 (18)	11,6 ± 0,10 (28)	7,5 ± 0,09 (34)	5,8 ± 0,09 (32)	4,6 ± 0,10 (27)
Суммарно	15,9 ± 0,07 (49)	11,6 ± 0,06 (65)	7,5 ± 0,06 (64)	5,7 ± 0,06 (64)	4,6 ± 0,07 (55)
Вес имаго, мг					
Самки	16,51 ± 0,261 (31)	16,50 ± 0,238 (37)	16,37 ± 0,265 (30)	16,20 ± 0,256 (32)	17,28 ± 0,274 (28)
Самцы	13,22 ± 0,342 (18)	13,44 ± 0,274 (28)	12,72 ± 0,249 (34)	13,18 ± 0,256 (32)	13,19 ± 0,279 (27)
Суммарно	15,30 ± 0,318 (49)	15,18 ± 0,276 (65)	14,43 ± 0,278 (64)	14,69 ± 0,278 (64)	15,27 ± 0,299 (55)

Примечание: В скобках указано количество особей. Приведены средние значения параметров жизненного цикла. Приведена стандартная ошибка средней.

Таблица 3. Продолжительность развития на различных стадиях онтогенеза *C. stigmatica* в различных температурных и фотопериодических условиях.

Длина дня (ч)	Пол	Температура, °С				
		12		16,0	18,8	21,8
Продолжительность развития яиц, сут						
		18,3	11,2	8,6	6,1	5,1
Температура, °С						
		15,8	18,7	21,9	24,9	27,6
Продолжительность развития личинок, сут						
	Самки	41,0 ± 0,53 (6)	24,7 ± 0,41 (10)	18,1 ± 0,25 (26)	15,3 ± 0,28 (22)	13,0 ± 0,27 (23)
	Самцы	40,9 ± 0,43 (9)	26,1 ± 0,32 (16)	17,9 ± 0,28 (21)	15,2 ± 0,22 (32)	12,2 ± 0,21 (37)
	Суммарно	40,9 ± 0,34 (1)	25,6 ± 0,26 (26)	18,0 ± 0,19 (47)	15,3 ± 0,17 (54)	12,5 ± 0,17 (60)
Продолжительность развития куколок, сут						
	Самки	15,1 ± 0,18 (6)	9,6 ± 0,14 (10)	6,9 ± 0,09 (26)	5,0 ± 0,09 (22)	4,2 ± 0,09 (23)
	Самцы	14,7 ± 0,15 (9)	9,5 ± 0,14 (16)	6,9 ± 0,10 (21)	5,2 ± 0,08 (32)	4,6 ± 0,07 (37)
	Суммарно	14,9 ± 0,12 (15)	9,6 ± 0,09 (26)	6,9 ± 0,07 (47)	5,2 ± 0,06 (54)	4,5 ± 0,06 (60)
Вес имаго, мг						
	Самки	12,72 ± 0,448 (6)	13,97 ± 0,347 (10)	13,77 ± 0,215 (26)	13,95 ± 0,234 (22)	13,29 ± 0,229 (23)
	Самцы	10,32 ± 0,366 (9)	11,87 ± 0,274 (16)	11,10 ± 0,239 (21)	11,45 ± 0,194 (32)	11,58 ± 0,180 (37)
	Суммарно	11,28 ± 0,419 (15)	12,68 ± 0,318 (26)	12,58 ± 0,237 (47)	12,46 ± 0,221 (54)	12,24 ± 0,210 (60)
18	Температура, °С					
		16,2	18,7	21,6	24,9	28,0
	Продолжительность развития яиц, сут					

	16,8	11,6	7,4	6,0	5,3
Температура, °С					
	16,1	19,0	22,0	25,1	28,0
Продолжительность развития личинок, сут					
Самки	42,4 ± 0,46 (8)	28,2 ± 0,36 (13)	19,9 ± 0,21 (37)	15,4 ± 0,25 (27)	12,9 ± 0,24 (30)
Самцы	41,8 ± 0,75 (3)	27,5 ± 0,46 (8)	19,8 ± 0,24 (30)	15,0 ± 0,24 (28)	12,9 ± 0,22 (32)
Суммарно	42,2 ± 0,39 (11)	27,9 ± 0,28 (21)	19,9 ± 0,16 (67)	15,2 ± 0,18 (55)	12,9 ± 0,17 (62)
Продолжительность развития куколок, сут					
Самки	15,4 ± 0,16 (8)	10,7 ± 0,12 (13)	7,0 ± 0,07 (37)	5,3 ± 0,09 (27)	4,6 ± 0,08 (30)
Самцы	15,9 ± 0,26 (3)	10,5 ± 0,16 (8)	7,0 ± 0,08 (30)	5,3 ± 0,08 (28)	4,5 ± 0,10 (32)
Суммарно	15,5 ± 0,14 (11)	10,6 ± 0,10 (21)	7,0 ± 0,06 (67)	5,3 ± 0,06 (55)	4,5 ± 0,06 (62)
Вес имаго, мг					
Самки	12,91 ± 0,387 (8)	14,15 ± 0,304 (13)	13,47 ± 0,180 (37)	13,76 ± 0,211 (27)	13,61 ± 0,200 (30)
Самцы	9,59 ± 0,633 (3)	11,66 ± 0,387 (8)	11,23 ± 0,200 (30)	10,85 ± 0,207 (28)	11,19 ± 0,194 (32)
Суммарно	12,00 ± 0,489 (11)	13,20 ± 0,354 (21)	12,47 ± 0,198 (67)	12,28 ± 0,219 (55)	12,36 ± 0,206 (62)

Примечание: В скобках указано количество особей. Приведены средние значения параметров жизненного цикла. Приведена стандартная ошибка средних.