

УДК 57.032:57.043:574.24:595.768.12

**ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ РЕАКЦИЙ  
НА ТЕМПЕРАТУРУ У НЕКОТОРЫХ ХРИЗОМЕЛОИДНЫХ ЖУКОВ  
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE, MEGALOPODIDAE)**

© 2022 г. Д. А. Кучеров,\* Е. Б. Лопатина\*\*

Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: d.kuchеров@spbu.ru (автор, ответственный за переписку);  
\*\* e-mail: elena.lopatina@gmail.com

Поступила в редакцию 27.12.2021 г.  
После доработки 19.02.2022 г.  
Принята к публикации 19.02.2022 г.

Температура и фотопериод – одни из главных абиотических факторов, регулирующих все аспекты жизненных циклов насекомых, особенно в умеренном климате. Нередко организм насекомого чувствителен не к двум этим факторам порознь, а к их совместному действию. Например, фотопериод может влиять на температурные нормы реакции, т. е. не просто на средние значения скорости развития или массы тела, а на сам характер зависимости этих признаков от температуры. Такие сложные реакции удается выявить только в экспериментах с большим числом инкубационных режимов, где разные термические условия сочетаются с разной длиной светового дня. Впрочем, у некоторых видов насекомых, обитающих в климате с выраженной сезонностью, активное развитие и рост, по-видимому, нечувствительны к фотопериоду во всем оптимальном диапазоне температур. В данной работе мы анализируем и обобщаем результаты экспериментов, проведенных с четырьмя видами жуков-фитофагов из надсем. *Chrysomeloidea*: *Chrysolina hudsonica* из канадской лесотундры, *Zeugophora subspinoso* из зеленых насаждений С.-Петербурга, *Chrysomela populi* из лесов Брянской обл. и *Cassida vittata* со свекольных полей Марокко. Эти жуки различаются по сезонным циклам, кормовым растениям и реакциям на температуру, развиваются в природе при сезонных изменениях длины светового дня, но в эксперименте их выживаемость, скорость развития и итоговая масса тела оказались нечувствительными или крайне слабо чувствительными к фотопериоду. Подобные контрпримеры позволяют лучше понять, как эволюционируют жизненные циклы насекомых, в том числе сельскохозяйственных и лесных вредителей, в сезонном климате. В заключение мы обсуждаем возможные причины обнаруженной фотопериодической стабильности и нетривиальные перспективы ее дальнейшего исследования.

*Ключевые слова:* листоеды, большеноги, фотопериод, температура, пластичность, жизненный цикл, *Cassida*, *Chrysolina*, *Chrysomela*, *Zeugophora*.

**DOI:** 10.31857/S0367144522010014

Функционирование организма насекомого, особенно в сезонном климате, всегда в той или иной степени пластично: суточная активность, поведенческая терморегу-

ляция, пищевые предпочтения, плодовитость, переход к состоянию покоя – все эти и многие другие аспекты жизненного цикла чувствительны к изменению внешних условий. Пластичность – универсальное свойство живого, которое состоит в том, что организм способен менять свою форму, состояние, скорость своих биологических процессов или образ поведения в ответ на изменения среды (West-Eberhard, 2003). Даже в течение благоприятного сезона условия редко остаются неизменными во времени и пространстве, так что способность оперативно реагировать на флуктуации экологических факторов – необходимое условие существования в изменчивом мире. Одни из важнейших и в то же время наиболее пластичных параметров в жизненном цикле насекомого – скорости роста и развития.

От темпов развития зависит, насколько полно особь использует пищевые ресурсы, которые зачастую питательны или вообще доступны лишь в определенный период года. Слишком долгое развитие повышает вероятность встречи с естественными врагами и прочими неблагоприятными факторами, но и ускоренное развитие также может сделать жертву более заметной для хищников и паразитоидов, если сопровождается активным и рискованным поиском пищи для покрытия возросших метаболических затрат (Blanckenhorn, 2000; Gotthard, 2001). Скорость развития определяет, насколько синхронно с другими членами популяции особь достигнет репродуктивного возраста и каковы, таким образом, шансы на успешное размножение, а также насколько своевременно она достигнет покоящейся стадии перед наступлением неблагоприятного сезона (Danks, 1987).

Масса тела насекомого влияет на потенциальную плодовитость и шансы выжить в период покоя или недостатка корма (и то, и другое обычно выше у более крупных особей), но также и на заметность особи для врагов (Blanckenhorn, 2000). Кроме того, для достижения большей массы тела к стадии имаго насекомым часто приходится дольше развиваться и больше питаться на стадии личинки. Таким образом, продолжительность развития и масса тела взаимосвязаны и совокупно влияют на приспособленность (Roff, 1992) – главную характеристику генотипа в естественном отборе.

Скорость физических, химических и биологических процессов как внутри насекомого, так и в его окружении в первую очередь зависит от температуры (Медников, 1977; Ratte, 1985). Кроме того, многие насекомые, особенно открытоживущие, а также связанные с ними организмы низших и высших трофических уровней, полагаются на сезонные изменения длины светового дня как надежный сигнал о скором наступлении неблагоприятных условий: например, жаркого засушливого лета (длинный день в сухих субтропиках) или морозной зимы (короткий день в холодном и умеренном климате). Широко распространены в природе и лучше всего исследованы в экологии насекомых качественные фотопериодические реакции, а именно уход в состояние покоя (диапаузу) при длине дня выше или ниже критической (Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004). Качественной такую пластичность называют потому, что фотопериод определяет экспрессию двух дискретных, альтернативных фенотипов: активного развития и состояния покоя.

Непрерывные количественные признаки, такие как скорость развития и масса тела насекомых, тоже подвержены влиянию фотопериода и температуры, т. е. могут различаться в разных фототермических условиях (Заславский, 1984). Более того, эта пластичность нередко имеет приспособительный характер. Например, сочетание низкой температуры и короткодневного фотопериода, характерное для конца вегетационного

сезона в умеренном климате, приводит у ряда видов к ускорению роста (более активному набору массы) и/или ускорению развития (более быстрому прохождению стадий онтогенеза) (Danks, 1987). Адаптивный смысл такой фотопериодической пластичности представляется очевидным: по мере приближения неблагоприятных условий насекомому выгодно накопить больше резервов для предстоящей зимовки или хотя бы успеть завершить развитие как можно быстрее. Насколько фотопериод ускоряет развитие – нередко зависит от температуры. Длина дня влияет не только и не столько на скорость физиологических процессов, сколько на ее температурную норму реакции (Кипятков, Лопатина, 2010), т. е. на характер зависимости скорости развития от температуры, либо, что то же самое, термолабильность, термочувствительность, или температурную пластичность развития. Поэтому для полноценного исследования влияния длины светового дня на преимагинальное развитие необходимо проследить ход развития при нескольких постоянных температурах.

В данной работе мы анализируем и обобщаем результаты наших лабораторных физиологических экспериментов, проведенных в разное время с собранными в природе (в Канаде, России и Марокко) четырьмя видами жуков-фитофагов из надсем. *Chrysomeloidea*. Объединяет эти эксперименты то, что ни в одном случае не удалось выявить существенное влияние длины дня на скорость развития личинок и массу тела имаго. Отсутствие выраженных количественных фотопериодических реакций видится нам не менее важным фактом, чем их наличие, ведь такие контрпримеры играют роль своеобразного контроля, позволяют по-новому взглянуть на адаптацию насекомых к абиотической среде и даже на методику подобных экспериментов и, в конечном счете, приблизиться к пониманию, почему в одних случаях фотопериодическую пластичность удастся обнаружить, а в других случаях – нет, даже среди видов, обитающих в сходных условиях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В общих чертах все эксперименты были построены по сходной схеме: жуков собирали в природе и доставляли в лабораторию, где полученные от имаго кладки яиц распределяли по фототермостатам с несколькими сочетаниями постоянной температуры и постоянного фотопериода. Температуру контролировали с помощью программы RLDataView 1.03 (Научно-исследовательская лаборатория автоматизации проектирования, Таганрог), которая также записывала фактическую температуру и сохраняла ее в памяти компьютера каждые 10 с. Вылупление личинок регистрировали один или два раза в сутки, наблюдая кладки под бинокулярным микроскопом. Личинок либо выкармливали свежесобранными листьями кормового растения, которые заменяли по мере необходимости, либо содержали на живых растениях, высаженных в горшки. Окукливание и выход имаго также отмечали один или два раза в сутки. Непитавшихся имаго взвешивали на весах CAUW-120 (CAS Corporation, Южная Корея) с точностью 0.1 мг (крупный вид *Chrysomela populi*) или Discovery DV215CD (Ohaus Corporation, США) с точностью 0.01 мг (прочие, более мелкие виды). Пол выплывших жуков определяли по гениталиям. Детали каждого эксперимента немного отличались в зависимости от биологии вида и климатических условий места сбора.

***Chrysomela populi* L.** (Chrysomelidae). Имаго и личинки питаются листьями тополей (*Populus* spp.) и ив (*Salix* spp.), яйцекладка и окукливание происходят открыто на кормовом растении, зимует взрослый жук. Имаго собрали 1 июня 2012 г. на зарастающей вырубке в окрестностях ст. Алтухово (Брянская обл., 52°40' N, 34°20' E), приблизительно в том же месте, где и для предыдущего эксперимента (Kutcherov et al., 2011). Сбор проводили вручную с подростка осины (*Populus tremula* L.). Жуков доставили в лабораторию в Санкт-Петербурге 4 июня и разделили на

13 групп. Каждую группу жуков (две самки и самец) содержали в отдельном прозрачном пластиковом контейнере объемом 250 мл со слоем влажных опилок на дне и вентиляционными отверстиями в крышке. Кормом для жуков и субстратом для откладки яиц служили свежесобранные молодые листья *P. tremula*. Контейнеры с жуками находились в фототермостате с постоянной температурой 24 °С и продолжительностью светового дня 18 ч (18L : 6D). В течение последующих 20 дней жуков осматривали дважды в сутки, утром и вечером, заменяли корм и собирали яйца. Каждую кладку яиц, не разделяя, переносили вместе с листом осины в чашку Петри диаметром 4 см. Чтобы избежать высыхания, лист с яйцами помещали на мокрую фильтровальную бумагу, которую впоследствии регулярно увлажняли. Чашки с кладками распределяли по 15 экспериментальным режимам, представлявшим сочетания пяти постоянных температур (16, 18, 21, 24 и 27 °С) и трех постоянных фотопериодов (12, 18 и 22 ч света в сутки: 12L : 12D, 18L : 6D и 22L : 2D). Основная цель эксперимента состояла в том, чтобы уточнить наши предыдущие данные, а именно использовать более оправданную экологически длину дня (18 ч) в дополнение к использованному ранее 22-часовому фотопериоду (Kutcherov et al., 2011), а также улучшить методику выращивания личинок, исключив из их рациона листья, с возрастом ставшие жесткими. Вышедших личинок переносили в чашку Петри диаметром 10 см и выкармливали молодыми осиновыми листьями, свежесть которых проверяли дважды в сутки. Куколок аккуратно отделяли пинцетом и переносили в другой контейнер на влажный ватный матрасик, где содержали вплоть до выхода имаго. Окукливание и линьку на имаго регистрировали два раза в день. Пол имаго в этом эксперименте не определяли.

***Cassida vittata*** Villers (Chrysomelidae). Имаго и личинки грызут листья сахарной и других разновидностей свеклы (*Beta vulgaris vulgaris*) и прочих амарантовых (Amaranthaceae), яйца и куколки располагаются на поверхности кормового растения, зимуют имаго. За месяц до эксперимента в лаборатории посадили корнеплоды столовой свеклы в субстрат на основе нейтрализованного торфа с перлитом и удобрением (N : P : K 800 : 900 : 800 мг/л). Свеклу выращивали по одной в глубоких горшках при комнатной температуре под люминесцентными лампами Dulux L 55 W/830 (Osram GmbH, Германия) при 16-часовом фотопериоде. Имаго собирали вручную на полях сахарной свеклы возле г. Кенитра, Марокко (34°17' N, 6°32' W) 2–4 февраля 2021 г. и доставили самолетом в С.-Петербург 8 февраля. В общей сложности было собрано 183 имаго. Жуков держали по 60–65 особей в однолитровых контейнерах из прозрачного пластика с вентиляционными отверстиями в крышке и со слоем бумажных полотенец на дне. В Марокко жуков кормили листьями сахарной свеклы, а затем листья с отложенными на них яйцами собирали ежедневно и хранили в холодильнике при 10 °С. По прибытии жуков поместили в фототермостат с температурой 22 °С и фотопериодом 12L : 12D и каждый день снабжали свежими листьями столовой свеклы. Термолабильность развития яиц изучали отдельно от постэмбриональных стадий. Яйца собирали в чашки Петри диаметром 100 мм каждые 24 ч и размещали случайным образом по 8 режимам: короткодневный фотопериод 12L : 12D в сочетании с одной из пяти температур (16, 19, 22, 25 и 28 °С) и длиннодневный фотопериод 15L : 9D в сочетании с одной из трех температур (16, 22 и 28 °С). Выход личинок и гибель яиц отмечали ежедневно. Яйца, отложенные до приезда в лабораторию, инкубировали в той же камере, где находились родительские особи. Вышедших личинок в день вылупления пересаживали с помощью препаровательной иглы на листья свеклы, по 7–12 шт. на растение (изредка 6 или 16, в зависимости от размеров растения, так как мы старались поддерживать равномерную плотность заселения), и размещали горшки с растениями по тем же восьми фототермостатам. Куколок переносили на слегка увлажненные ватные матрасики, окукливание и выход имаго отмечали ежедневно.

***Chrysolina hudsonica*** Brown (Chrysomelidae). Взрослые жуки и личинки питаются листьями тысячелистника *Achillea millefolium* L. var. *nigrescens* E. Mey. и пижмы *Tanacetum huronense* Nutt., яйцекладка происходит открыто на растении, окукливание в дерне, зимовка на стадии имаго. Восемь имаго и около 170 личинок собрали в Канаде на севере провинции Квебек в лесотундре в окрестностях дер. Кууджурапик (55°18' N, 77°44' W) 3–7 июля 2017 г. и доставили самолетом в С.-Петербург. Далее их выкормили местной разновидностью тысячелистника *Achillea millefolium* L. и создали лабораторную колонию имаго, которую поддерживали в течение

трех последующих лет, имитируя естественный суточный и годовой ход температуры и длины дня на их родине, при этом жуки находились в диапаузе 9–10 месяцев в году. Основной эксперимент проводили в 2020 г., когда лабораторная колония насчитывала 104 родительских особи. Яйца собирали раз в сутки с марта по май, в это время жуки находились в инкубаторе с охлаждением MIR-554 (Panasonic Co., Япония), где температура варьировала от +5...+14 °С ночью до +14...+21 °С днем, а световой день постепенно увеличивался с 10.5 до 15 ч (в дополнение к встроенной люминесцентной лампе в инкубатор был подведен светодиодный светильник Garwin GL-W1900). Яйца распределяли по 12 экспериментальным режимам: 8 температур (8, 11, 15, 19, 23, 25, 27 и 29 °С) при фотопериоде 18L : 6D и 2 температуры (15 и 25 °С) при фотопериоде 14L : 10D. Личинок держали по 1–5 особей в прозрачных контейнерах объемом 250 мл с вентиляционными отверстиями в крышке и со слоем сосновых опилок на дне, который поддерживали во влажном состоянии. Личинок выкармливали свежесобранными в природе листьями тысячелистника. Выход личинок, окукливание и линьку на имаго отмечали ежедневно.

***Zeugophora subspinosa* F. (Megalopodidae).** Имаго едят листья тополей и откладывают яйца в ткани листа, личинка минирует лист, окукливание в почве, зимовка на стадии предкуколки и/или имаго (см. «Обсуждение»). Взрослых жуков собрали на юго-западе С.-Петербурга в Петергофе и Стрельне (приблизительно 59°52' N, 30°0' E) на тополях *Populus* spp. в период с 24 мая по 4 июня 2016 г., в общей сложности 11 особей. В качестве кормового растения в начале марта нарезали и укоренили черенки тополя *Populus* sp., используемого в городском озеленении (вероятнее всего, декоративного гибрида), которые к маю дали обильную поросль. Горшки с живыми тополями стояли прямо в фототермостатах. Жуков сажали по 5 или 6 особей в прозрачную перфорированную пластиковую бутылку, которую надевали на лист тополя так, чтобы черешок располагался у самого горлышка, и затыкали горлышко бутылки ватной пробкой, плотно охватывающей черешок листа. Каждые 12 ч жуков в бутылке переносили в следующий фототермостат на новое растение, т. е. яйцекладка родительских особей происходила в тех же условиях, что и последующее развитие их потомства. Развитие прослеживали при длиннодневном фотопериоде 20L : 4D (четыре постоянные температуры: 17, 20, 23 и 26 °С; развитие яиц было дополнительно исследовано при 14 °С) и короткодневном фотопериоде 12L : 12D (две температуры: 17 и 26 °С). При температурах ниже 23 °С самки откладывали яйца неохотно, поэтому некоторые яйца были получены при 23 и 26 °С, а затем перенесены в более низкие температуры, где и проходило дальнейшее развитие. Поскольку яйца находились внутри листьев и имели малые размеры (около 0.3 × 0.8 мм), зафиксировать вылупление личинок можно было лишь в проходящем свете под микроскопом. Поэтому термолабильность развития яиц изучали отдельно на срезанных листьях, помещенных в чашки Петри, и только в длиннодневных условиях, осматривая листья дважды в сутки. Для остальных особей в эксперименте время вылупления осталось неизвестно. Окончив питание, личинки выходили из листа и падали в заранее подставленный контейнер с влажными опилками, где впоследствии диапаузировали или окукливались. Выход из листа, окукливание и линьку на имаго отмечали ежедневно. Пол имаго не определяли.

**Статистический анализ** проводили в программной среде R, версия 4.1.1, с помощью пакета RStudio (RStudio Team, 2020; R Core Team, 2021).

Влияние температуры и фотопериода на выживаемость оценивали следующим образом. Особь, дожившую до окончания стадии, обозначали «1», а погибшую – «0». После этого, используя пакет lme4 (Bates et al., 2015), строили обобщенную линейную смешанную модель с биномиальной структурой ошибок и логит-функцией связи. Поскольку особей практически всегда держали группами, то группу включали в модель как случайный фактор (случайный интерес). Для наглядности выживаемость также выражали через медианный (по всем группам) процент особей, успешно завершивших ту или иную стадию.

Для каждой выжившей особи в эксперименте были известны продолжительность стадий яйца, личинки, куколки, масса имаго, а также реальная температура, при которой протекало развитие. Значения продолжительности развития ( $D$ , сут) для анализа были преобразованы в скорости ( $R = 1/D$ , сут<sup>-1</sup>). Влияние температуры, фотопериода и пола на скорость развития и массу тела

оценивали с помощью линейных моделей в пакете nlme (Pinheiro et al., 2021), указав при необходимости, что дисперсия отличается в каждом температурном режиме (функция varIdent) (Pinheiro, Bates, 2000). Для каждого анализа строили две модели: смешанную (с учетом группы особей как случайного фактора) и простую (включающую только изучаемые переменные), из которых потом выбирали лучшую, исходя из разности информационных критериев Акаике  $\Delta AIC$  (Burnham, Anderson, 2002). Требования гомогенности, линейности и нормальности остатков проверяли визуально по соответствующим графикам. Параметры линейной регрессии  $a$  и  $b$  с их ошибками для каждой стадии развития брали из соответствующей модели. Нижний порог развития вычисляли как  $-a/b$ , сумму градусо-дней – как  $1/b$  (Campbell et al., 1974).

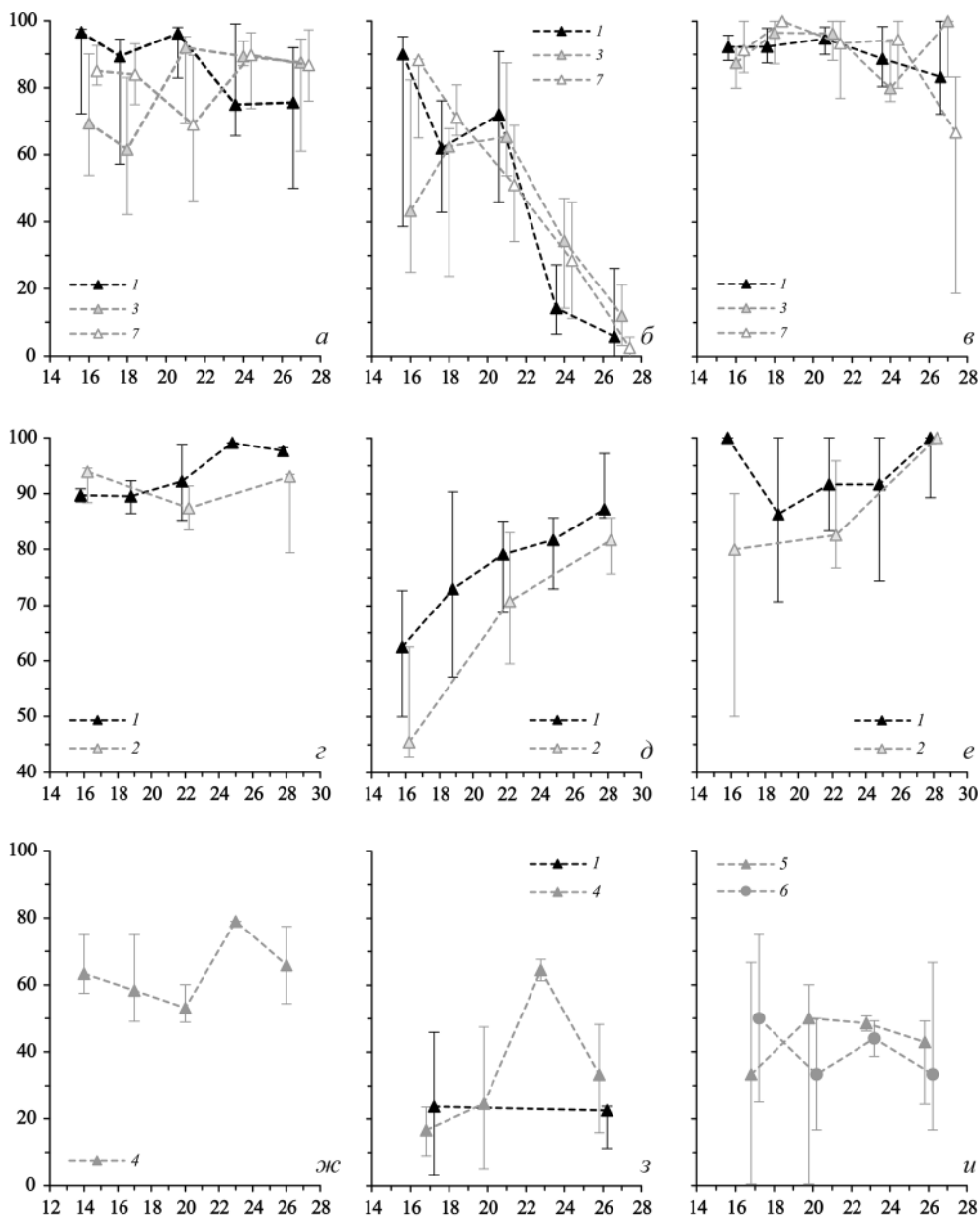
Если не указано иное, все количественные результаты в статье приведены в формате «среднее арифметическое  $\pm$  стандартное отклонение».

Фактическая температура содержания насекомых в экспериментах редко отклонялась от установленных значений более чем на  $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Для удобства чтения графиков на рис. 1 и 3 символы немного разнесены влево и вправо от установленных целых значений температуры, так что их положение по оси абсцисс не строго соответствует реальной температуре за период развития, поскольку это не принципиально для иллюстрации наблюдаемых эффектов. Кроме того, чтобы не перегружать таблицы 1, 3, 4 и 5, мы не приводим реальные значения температуры для каждой стадии в каждом режиме. На рис. 2 положение точек по оси абсцисс принципиально важно для иллюстрации результатов регрессионного анализа и потому строго соответствует средней измеренной температуре за период развития.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Chrysomela populi.** Всего в эксперименте участвовали 172 кладки, в среднем 12 кладок на режим. Фактическое число кладок в разных режимах составляло от 9 до 18 в зависимости от ожидаемой смертности при разных температурах, а также от размера самих кладок. Яиц в эксперименте в общей сложности было 7102, а средняя кладка состояла из  $42.8 \pm 12.8$  яиц (минимум 10, максимум 73). Вылупляемость личинок из яиц оказалась очень неравномерной, от 0 до 100 % в кладке, однако среднережимные показатели варьировали слабо: от 62 (18  $^{\circ}\text{C}$ , 18L : 6D) до 97 % (21  $^{\circ}\text{C}$ , 12L : 12D). Предварительный обзор данных не выявил заметной связи между процентом вылупившихся личинок и условиями содержания (рис. 1, а), поэтому дальнейший анализ мы не проводили. Напротив, выживаемость на постэмбриональных стадиях явно зависела от условий содержания (рис. 1, б, в). Температура значимо повлияла на выживание личинок (обобщенная смешанная линейная модель,  $LRT\ \chi^2 = 784.2$ ,  $p < 0.0001$ ; рис. 1, б) и, в меньшей степени, куколок ( $\chi^2 = 11.0$ ,  $p = 0.0009$ ; рис. 1, в): развивающиеся особи лучше выживали при более низких экспериментальных температурах. Фотопериод не оказал значимого влияния на выживание (личинки:  $\chi^2 = 1.3$ ,  $p = 0.2$ ; куколки:  $\chi^2 = 0.8$ ,  $p = 0.4$ ).

Отрождение личинок из яиц в кладке было синхронным, поэтому, во избежание псевдорепликации, для каждого выводка рассчитывали среднюю продолжительность развития, преобразовывали ее в скорость (1/сут) и далее анализировали выборку, составленную из таких средних. Выборки для личинок и куколок состояли из индивидуальных скоростей развития (т. е. без усреднения по группам), а принадлежность особи к выводку учитывали, используя смешанную модель. Скорость развития яиц значимо зависела от температуры (GLS ANOVA,  $F_{1,157} = 4823.8$ ,  $p < 0.0001$ ) и на пределе значимости – от фотопериода ( $F_{1,157} = 5.2$ ,  $p = 0.02$ ), а взаимодействие факторов температуры и фотопериода было незначимым ( $F_{1,157} = 0.06$ ,  $p = 0.8$ ).



**Рис. 1.** Медианная выживаемость при развитии в разных сочетаниях постоянной температуры и фотопериода яиц (*a*), личинок (*б*) и куколок (*в*) *Chrysomela populi* L.; яиц (*г*), личинок (*д*) и куколок (*е*) *Cassida vittata* Villers; яиц (*ж*), внутрилистных (*з*) и почвенных (*и*) стадий *Zeugophora subspinosa* F.

По горизонтальной оси – температура, °С; по вертикальной оси – доля выживших особей, %. Длина светового дня: 1 – 12 ч, 2 – 15 ч, 3 – 18 ч, 4 – 20 ч, 5 – 20 ч (предкуколки), 6 – 20 ч (куколки), 7 – 22 ч.

Для удобства восприятия символы, соответствующие одному температурному режиму, немного разнесены вдоль оси температур. Вертикальными отрезками обозначены верхний и нижний квартили.

При анализе термолабильности развития личинок и куколок и массы тела имаго смешанные модели (с учетом кладки как случайного фактора) имели более высокую поддержку, чем модели только с фиксированными факторами (температура и фотопериод): в каждом случае величина  $\Delta AIC$  составляла не менее 120 в пользу смешанной модели. Скорость развития личинок зависела от температуры (смешанная линейная модель, LRT  $\chi^2 = 868.1$ ,  $p < 0.0001$ ), фотопериода ( $\chi^2 = 20.1$ ,  $p < 0.0001$ ) и взаимодействия этих двух факторов ( $\chi^2 = 23.5$ ,  $p < 0.0001$ ). Скорость развития куколок сильно зависела только от температуры ( $\chi^2 = 1002.1$ ,  $p < 0.0001$ ), а влияние фотопериода ( $\chi^2 = 5.8$ ,  $p = 0.02$ ) и взаимодействия температуры с фотопериодом ( $\chi^2 = 6.1$ ,  $p = 0.01$ ) было на пределе значимости. Сходная картина была получена и для скорости полного развития от яйцекладки до выхода имаго: значимое влияние температуры ( $\chi^2 = 1477.7$ ,  $p < 0.0001$ ) и остальные эффекты на пределе значимости (фотопериод:  $\chi^2 = 5.5$ ,  $p = 0.02$ ; взаимодействие:  $\chi^2 = 3.4$ ,  $p = 0.06$ ). Масса имаго в среднем составила  $96 \pm 12.5$  мг и не зависела ни от одного из исследованных факторов (температура:  $\chi^2 = 0.5$ , фотопериод:  $\chi^2 = 0.03$ , взаимодействие:  $\chi^2 = 0.01$ , везде  $p > 0.5$ ).

В целом влияние температуры на развитие было однозначным и предсказуемым: чем выше была температура, тем раньше наступала линька на следующую стадию (табл. 1), а зависимость скорости развития от температуры в исследованном диапазоне была линейной (рис. 2, а, б; табл. 2). Влияние фотопериода было слабым и разнонаправленным. Если сопоставить продолжительности развития в табл. 1, никаких закономерных различий между фотопериодическими режимами не прослеживается, кроме едва заметной и неустойчивой тенденции к более быстрому развитию в двух длиннодневных режимах (18 и 22 ч) по сравнению с короткодневным (12 ч). Значения нижнего температурного порога и суммы градусо-дней весьма сходны в разных фотопериодических условиях (табл. 2), хотя развитие при 22 ч света в сутки отличается более высокими порогами. Если исключить данные, полученные при экстремально длиннодневном 22-часовом фотопериоде, статистическая значимость влияния фотопериода на скорость развития существенно ослабевает (кладки яиц: GLS ANOVA  $F_{1,106} = 0.6$ ,  $p = 0.4$ ; личинки: LRT  $\chi^2 = 5.9$ ,  $p = 0.02$ ; куколки:  $\chi^2 = 2.1$ ,  $p = 0.1$ ; полное развитие:  $\chi^2 = 0.0$ ,  $p > 0.9$ ), как и значимость взаимодействия факторов температуры и фотопериода (личинки:  $\chi^2 = 4.5$ ,  $p = 0.03$ ; куколки:  $\chi^2 = 1.9$ ,  $p = 0.2$ ; полное развитие:  $\chi^2 = 0.8$ ,  $p = 0.4$ ). Можно заключить, что обнаруженное влияние фотопериода не только ничтожно мало, но и почти целиком сводится к реакции личинок на слишком длинный световой день, с которым они никогда не встречаются в природе.

**Cassida vittata.** В общей сложности в эксперименте участвовало 2277 яиц и 292 личинки первого возраста. Самки этого вида щитоносок откладывают яйца по одному, что снимает проблему возможных различий между кладками, существующую у *Chrysomela populi*, но поскольку яйца, собранные одновременно, инкубировали в одной чашке, случайным фактором в смешанных моделях выступала дата сбора. При анализе выживания яиц смешанная модель имела значительно более высокую поддержку, чем модель, включающая только факторы температуры и фотопериода ( $\Delta AIC = 44.5$ ). Впрочем, выживание яиц не зависело ни от фотопериода (обобщенная смешанная линейная модель, LRT  $\chi^2 = 2.1$ ,  $p = 0.2$ ), ни от температуры ( $\chi^2 = 3.2$ ,  $p = 0.08$ ) (рис. 1, в).

При анализе выживания личинок и куколок мы использовали группирование особей по отдельным растениям свеклы в качестве случайного фактора, но для обеих стадий



**Таблица 1.** Продолжительность развития *Chrysomela populi* L. (средняя  $\pm$  стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фото- период, ч	Температура, °C				
		16	18	21	24	27
Яйцо (кладки)	12	10.8 $\pm$ 0.56 (12)	7.9 $\pm$ 0.45 (8)	5.8 $\pm$ 0.25 (12)	4.7 $\pm$ 0.33 (11)	4.0 $\pm$ 0.41 (16)
	18	10.4 $\pm$ 0.63 (9)	8.3 $\pm$ 0.34 (11)	5.9 $\pm$ 0.52 (11)	4.4 $\pm$ 0.22 (9)	3.9 $\pm$ 0.23 (11)
	22	10.3 $\pm$ 0.50 (8)	8.5 $\pm$ 0.32 (8)	5.7 $\pm$ 0.29 (12)	4.7 $\pm$ 0.29 (11)	3.9 $\pm$ 0.39 (12)
Личинка	12	23.0 $\pm$ 1.35 (194)	18.1 $\pm$ 0.62 (173)	13.2 $\pm$ 0.58 (324)	10.3 $\pm$ 0.53 (76)	9.3 $\pm$ 0.67 (68)
	18	22.6 $\pm$ 1.27 (156)	18.3 $\pm$ 2.36 (164)	13.5 $\pm$ 0.64 (266)	10.0 $\pm$ 0.39 (96)	9.0 $\pm$ 0.51 (63)
	22	21.8 $\pm$ 1.24 (170)	17.9 $\pm$ 0.87 (192)	12.9 $\pm$ 0.74 (171)	10.6 $\pm$ 0.80 (120)	8.7 $\pm$ 0.69 (18)
Куколка	12	10.1 $\pm$ 0.33 (176)	7.7 $\pm$ 0.39 (162)	5.6 $\pm$ 0.27 (302)	4.2 $\pm$ 0.36 (66)	3.5 $\pm$ 0.27 (52)
	18	9.6 $\pm$ 0.30 (135)	7.7 $\pm$ 0.31 (152)	5.6 $\pm$ 0.33 (256)	4.1 $\pm$ 0.23 (81)	3.5 $\pm$ 0.30 (56)
	22	9.5 $\pm$ 0.28 (155)	7.7 $\pm$ 0.31 (189)	5.5 $\pm$ 0.24 (156)	4.2 $\pm$ 0.29 (105)	3.3 $\pm$ 0.35 (9)
Полное развитие	12	43.7 $\pm$ 1.46 (176)	33.7 $\pm$ 0.59 (162)	24.5 $\pm$ 0.59 (302)	18.9 $\pm$ 0.44 (66)	16.5 $\pm$ 0.71 (52)
	18	42.6 $\pm$ 1.46 (135)	34.3 $\pm$ 2.14 (152)	24.9 $\pm$ 0.64 (256)	18.5 $\pm$ 0.40 (81)	16.2 $\pm$ 0.70 (56)
	22	41.5 $\pm$ 1.42 (155)	34.1 $\pm$ 0.83 (189)	24.0 $\pm$ 0.86 (156)	19.4 $\pm$ 0.88 (105)	15.7 $\pm$ 0.91 (9)

Примечание. Числа в скобках означают количество кладок или особей в режиме.

смешанная модель оказалась статистически равносильна более простой модели, включающей только фиксированные факторы ( $\Delta AIC = 2$ ), поэтому мы выбрали последнюю. Выживание личинок *C. vittata* зависело от температуры (обобщенная линейная модель, LRT  $\chi^2 = 13.3$ ,  $p = 0.0003$ ), но не от фотопериода ( $\chi^2 = 2.7$ ,  $p = 0.1$ ), а выживание куколок не зависело от обоих факторов (температура:  $\chi^2 = 3.3$ ,  $p = 0.07$ ; фотопериод:  $\chi^2 = 0.2$ ,  $p = 0.7$ ). Как видно на рис. 1, *d*, выживаемость личинок была тем выше, чем выше температура, при которой протекало их развитие. Такая же тенденция прослеживается и у куколок (рис. 1, *e*), но, по-видимому, небольшое число особей в эксперименте (табл. 3) и значительный разброс данных не позволяют подтвердить эту тенденцию статистически. Как личинки, так и куколки в целом лучше выживали в

**Таблица 2.** Параметры термолабильности развития исследованных видов жуков

Стадия	Фотопериод, ч	Параметры линейной регрессии (± стандартная ошибка)		Нижний порог развития, °C	Сумма градусо- дней, °C × сут
		$a, \text{сут}^{-1}$	$b, \text{°C}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$		
<i>Chrysomela populi</i>					
Яйцо (клад- ки)	12	-0.157 ± 0.0069	0.0157 ± 0.00037	10.0	63.9
	18	-0.163 ± 0.0072	0.0159 ± 0.00038	10.2	62.9
	22	-0.162 ± 0.0080	0.0157 ± 0.00043	10.3	63.7
Личинка	12	-0.061 ± 0.0008	0.0065 ± 0.00004	9.4	153.8
	18	-0.060 ± 0.0009	0.0065 ± 0.00005	9.3	154.9
	22	-0.063 ± 0.0011	0.0066 ± 0.00006	9.5	151.2
Куколка	12	-0.164 ± 0.0018	0.0164 ± 0.00010	10.0	60.9
	18	-0.163 ± 0.0022	0.0164 ± 0.00012	9.9	61.0
	22	-0.171 ± 0.0022	0.0168 ± 0.00013	10.2	59.5
Полное раз- витие	12	-0.035 ± 0.0003	0.0036 ± 0.00001	9.6	278.3
	18	-0.033 ± 0.0003	0.0035 ± 0.00002	9.5	286.7
	22	-0.037 ± 0.0004	0.0037 ± 0.00002	10.0	270.3
<i>Cassida vittata</i>					
Яйцо	12	-0.184 ± 0.0016	0.0153 ± 0.00010	12.0	65.3
	15	-0.185 ± 0.0018	0.0154 ± 0.00011	12.0	65.0
Личинка	12	-0.054 ± 0.0041	0.0051 ± 0.00018	10.7	198.0
	15	-0.059 ± 0.0046	0.0053 ± 0.00020	11.2	190.4
Куколка	12	-0.254 ± 0.0154	0.0190 ± 0.00071	13.4	52.5
	15	-0.225 ± 0.0085	0.0177 ± 0.00050	12.7	56.5
Личинка + куколка	12	-0.049 ± 0.0029	0.0041 ± 0.00013	11.8	242.2
	15	-0.049 ± 0.0026	0.0041 ± 0.00011	11.8	241.8
<i>Chrysolina hudsonica</i>					
Яйцо	18	-0.059 ± 0.0011	0.0091 ± 0.00007	6.6	110.4
Личинка	18	-0.024 ± 0.0007	0.0039 ± 0.00004	6.0	253.2
Куколка	18	-0.067 ± 0.0011	0.0098 ± 0.00008	6.8	101.7
Полное раз- витие	18	-0.014 ± 0.0003	0.0022 ± 0.00002	6.4	461.3
<i>Zeugophora subspinosa</i>					
Яйцо	20	-0.067 ± 0.0106	0.0093 ± 0.00056	7.3	107.9
Яйцо + пи- тающаяся личинка	20	-0.015 ± 0.0035	0.0027 ± 0.00016	5.5	370.1
Куколка	20	-0.012 ± 0.0022	0.0038 ± 0.00013	3.2	266.6

**Таблица 3.** Продолжительность развития *Cassida vittata* Villers (средняя  $\pm$  стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фото-период, ч	Температура, °C				
		16	19	22	25	28
Яйцо (отдельный эксперимент)	12	15.6 $\pm$ 0.86 (231)	10.2 $\pm$ 1.21 (162)	6.6 $\pm$ 0.69 (237)	5.5 $\pm$ 0.81 (321)	4.0 $\pm$ 0.49 (359)
	15	15.5 $\pm$ 0.99 (266)	–	6.8 $\pm$ 0.66 (280)	–	4.0 $\pm$ 0.40 (283)
Личинка	12	32.8 $\pm$ 2.42 (32)	23.1 $\pm$ 2.21 (40)	17.9 $\pm$ 1.16 (38)	13.9 $\pm$ 1.15 (37)	11.6 $\pm$ 0.79 (43)
	15	34.8 $\pm$ 3.09 (30)	–	19.3 $\pm$ 2.30 (34)	–	11.1 $\pm$ 0.62 (38)
Куколка	12	14.8 $\pm$ 1.10 (31)	9.9 $\pm$ 0.82 (33)	6.2 $\pm$ 0.59 (35)	4.5 $\pm$ 0.44 (32)	3.1 $\pm$ 0.48 (41)
	15	16.1 $\pm$ 0.97 (24)	–	6.5 $\pm$ 0.71 (28)	–	3.3 $\pm$ 0.58 (38)

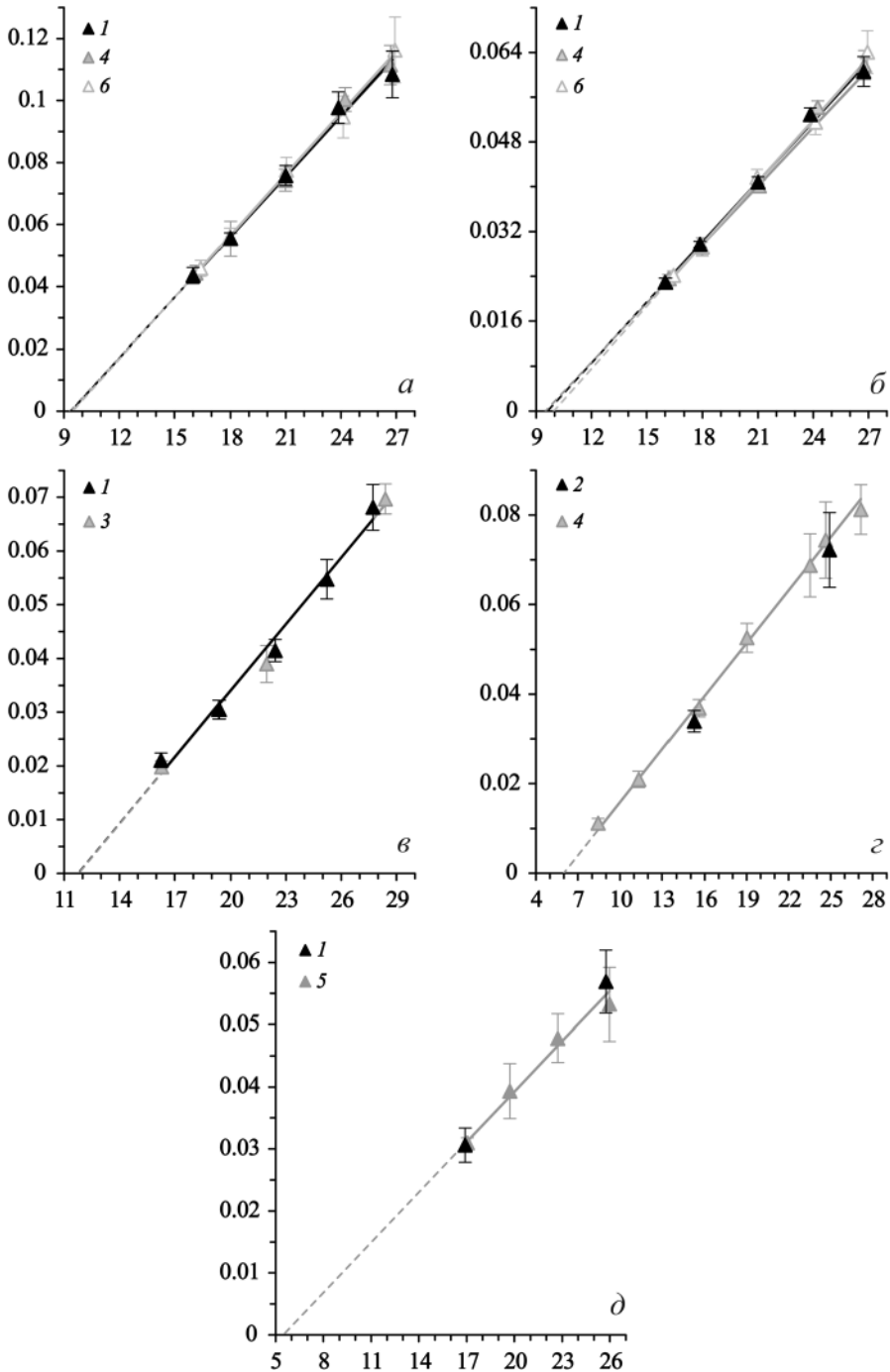
Примечание. Числа в скобках означают количество особей.

короткодневных условиях (12 ч), чем в длиннодневных (15 ч), но и эти различия тоже невелики на фоне общей вариабельности данных (рис. 1, д, е).

В связи с тем, что в фототермостатах находились живые растения в горшках, нам пришлось отказаться от системы вентиляции, которая выравнивала бы температуру по всему объему камеры. Это позволило поддерживать более высокую относительную влажность (около 50 %) и более рационально использовать ограниченный объем. При этом, однако, температура в разных частях фототермостата могла отличаться на 0.5–1.5 °C, поэтому фактическая температура развития *C. vittata* иногда существенно отличалась от установленных значений, а, следовательно, вносила дополнительный «шум» в полученные значения скорости развития.

Скорость развития яиц, личинок и куколок *C. vittata* линейно зависела от температуры в исследованном диапазоне: чем выше была температура, тем пропорционально быстрее было развитие (рис. 2, в). Термолабильность развития яиц (табл. 2 и 3) анализировали с помощью смешанной модели, где, как и в случае с выживанием, в качестве случайного фактора была дата откладки (и такая модель имела более высокую поддержку, чем модель без случайного фактора с  $\Delta AIC = 43.5$ ). Скорость развития яиц значимо зависела от температуры ( $LRT \chi^2 = 265.8, p < 0.0001$ ), а влияние фотопериода было незначимо, как и влияние взаимодействия двух этих факторов ( $\chi^2 = 0.2, p = 0.7$  в обоих случаях).

При анализе развития личинок и куколок мы также использовали группирование особей по кормовым растениям в качестве случайного фактора, и смешанные модели лучше описывали наблюдаемые данные, чем модели, включающие только фиксированные факторы ( $\Delta AIC > 15$ ). Пол не повлиял на скорость развития ни сам по себе, ни



**Рис. 2.** Температурные нормы преимагинального развития: личинки *Chrysomela populi* L. при трех фотопериодах (а) и полное развитие этого вида (б); постэмбриональное развитие *Cassida vittata* Villers при двух фотопериодах (в); личинки *Chrysolina hudsonica* Brown при

во взаимодействии с другими факторами (данные не приводим). Скорость развития личинок значимо зависела от температуры (LRT  $\chi^2 = 11.7$ ,  $p < 0.0001$ ), но не зависела от фотопериода и взаимодействия этих двух факторов (в обоих случаях  $\chi^2 = 0.6$ ,  $p = 0.4$ ). В абсолютных значениях короткодневный фотопериод несколько ускорял личиночное развитие при 16 и 22 °С, но замедлял при 28 °С по сравнению с развитием в длиннодневных условиях, хотя все эти различия не превышали стандартное отклонение (см. табл. 3) и могли объясняться вышеупомянутой неоднородностью температуры внутри фототермостатов. Скорость развития куколок значимо зависела от температуры ( $\chi^2 = 14.1$ ,  $p = 0.0002$ ) и не обнаружила значимой зависимости ни от фотопериода ( $\chi^2 = 0.2$ ,  $p = 0.7$ ), ни от взаимодействия факторов фотопериода и температуры ( $\chi^2 = 0.3$ ,  $p = 0.6$ ), хотя в короткодневных условиях развитие было немного быстрее (см. табл. 3). Параметры линейной регрессии, описывающей зависимость скорости развития всех стадий от температуры, были практически одинаковы при двух фотопериодах (см. табл. 2; рис. 2, в).

Влияние температуры, фотопериода и пола на массу имаго анализировали с помощью модели без случайных факторов, так как она была статистически равносильна ( $\Delta AIC = 2$ ) более сложной смешанной модели, а результаты обеих моделей были сходны. Масса имаго значимо зависела только от пола (GLS ANOVA,  $F_{1, 254} = 173.9$ ,  $p < 0.0001$ ) и от взаимодействия факторов пола и температуры ( $F_{1, 254} = 10.2$ ,  $p < 0.002$ ). Самки *C. vittata* были крупнее самцов ( $9.96 \pm 1.11$  мг и  $8.38 \pm 1.05$  мг соответственно), а значимое взаимодействие факторов выражалось в том, что половой диморфизм по массе тела был тем лучше выражен, чем выше была температура содержания преимагинальных стадий (рис. 3, а).

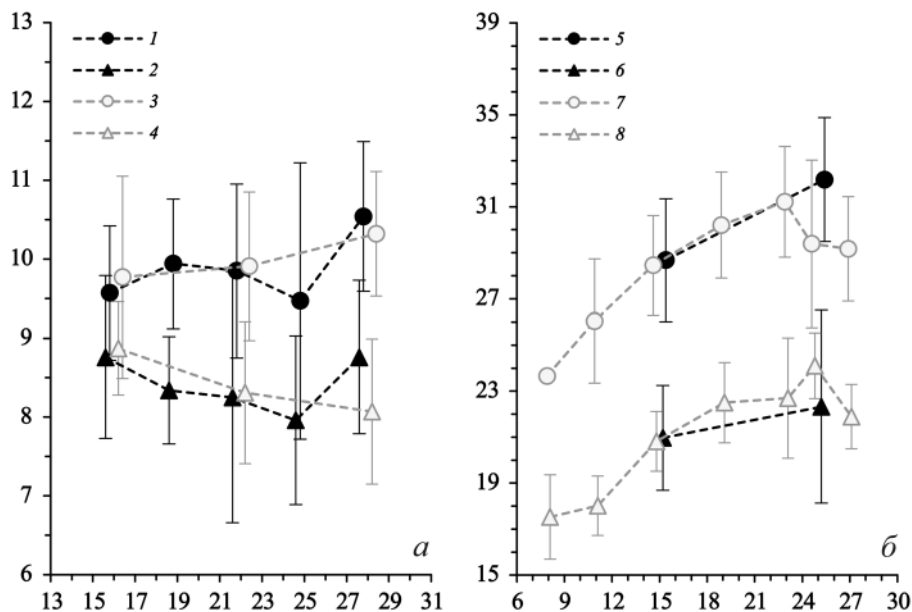
**Chrysolina hudsonica.** Независимо от температуры инкубации больше половины яиц как в эксперименте, так и в лабораторной культуре по неясной причине погибали в первые же дни и, вероятно, были не оплодотворены, поэтому оценить реальную выживаемость эмбрионов было невозможно. В общей сложности в эксперименте участвовало 628 личинок первого возраста, из которых до стадии имаго дожили 276. Ввиду малого размера групп, которыми содержали личинок, и в целом сравнительно небольшого объема выборки все статистические анализы проводили без учета случайных факторов – тем более что смешанные модели описывали данные не лучше ( $\Delta AIC = 2$ ) и давали сходный результат. Выживаемость личинок и куколок была максимальной при 11–25 °С, несколько снижаясь при более высокой и более низкой экспериментальной температуре, но обобщенная линейная модель не показала значимого влияния температуры на выживание (личинки: LRT  $\chi^2 = 2.7$ ,  $p = 0.1$ ; куколки: LRT  $\chi^2 = 0.4$ ,  $p = 0.5$ ). Влияние фотопериода на выживание личинок и куколок при двух исследованных температурах (15 и 25 °С) также было незначимо (личинки: LRT  $\chi^2 = 2.1$ ,



длиннодневном фотопериоде (ε); внутрилистные стадии *Zeugophora subspinosa* F. при длиннодневном фотопериоде (δ).

По горизонтальной оси – температура, °С; по вертикальной оси – скорость развития, сут<sup>-1</sup>. Длина светового дня: 1 – 12 ч, 2 – 14 ч, 3 – 15 ч, 4 – 18 ч, 5 – 20 ч, 6 – 22 ч.

Линии регрессии построены по всему массиву индивидуальных скоростей развития, точки с вертикальными отрезками обозначают средние значения со стандартными отклонениями и приведены для наглядности. Данные на рис. (ε) и (δ), полученные при короткодневных фотопериодах, не использовались в регрессионном анализе.



**Рис. 3.** Масса тела имаго *Cassida vittata* Villers (а) и *Chrysolina hudsonica* Brown (б), развивавшихся при разных сочетаниях температуры и фотопериода.

По горизонтальной оси – температура, °С; по вертикальной оси – масса, мг. 1 – 12 ч света в сутки, самки; 2 – 12 ч, самцы; 3 – 15 ч, самки; 4 – 15 ч, самцы; 5 – 14 ч, самки; 6 – 14 ч, самцы; 7 – 18 ч, самки; 8 – 18 ч, самцы.

Символы, соответствующие одному температурному режиму, немного разведены в стороны вдоль оси абсцисс. Вертикальными отрезками обозначены стандартные отклонения.

$p = 0.1$ ; куколки:  $LRT \chi^2 = 0.4, p = 0.5$ ). В среднем по всем режимам выживаемость личинок и куколок составила 41 и 93 % соответственно (ср. число яиц, личинок и куколок в табл. 4). *Chrysolina hudsonica* оказался способен завершать развитие в широком диапазоне постоянных температур от 8 до 27 °С, хотя особи, успешно перелинявшие на имаго при 8 °С, все же имели недоразвитые надкрылья и конечности. При самой высокой температуре 29 °С изначально было лишь 4 личинки и все они погибли, не окуклившись.

Между самками и самцами не обнаружено различий в скорости развития, поэтому все дальнейшие анализы проведены на объединенной выборке. Скорость развития всех стадий *Chrysolina hudsonica* значимо зависела от температуры (однофакторный GLS ANOVA, яйца:  $F_{1,604} = 17076, p < 0.0001$ ; личинки:  $F_{1,244} = 7827, p < 0.0001$ ; куколки:  $F_{1,230} = 16820, p < 0.0001$ ; см. табл. 4). Влияние фотопериода на развитие яиц и куколок при 15 и 25 °С оказалось незначимым (яйца:  $F_{1,331} = 0.3, p = 0.6$ ; куколки:  $F_{1,106} = 0.7, p = 0.4$ ), как и взаимодействие факторов фотопериода и температуры для всех стадий (яйца:  $F_{1,331} = 2.3, p = 0.1$ ; личинки:  $F_{1,113} = 0.6, p = 0.4$ ; куколки:  $F_{1,106} = 0.9, p = 0.3$ ). Фотопериод значимо, но слабо повлиял на скорость развития личинок ( $F_{1,113} = 7.9, p = 0.006$ ): в условиях короткого дня (14 ч) личинки развивались немного дольше. Влияние фотопериода на общую скорость развития от яйца до имаго было ожидаемо еще слабее и на пределе значимости ( $F_{1,106} = 5.1, p = 0.03$ ). Несмотря на широкий тем-

**Таблица 4.** Продолжительность развития *Stizolima hudsonica* Wtown (средняя  $\pm$  стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фотопериод, ч	Температура, °С							
		8	11	15	19	23	25	27	29
Яйцо	14	–	–	13.4 $\pm$ 0.99 (67)	–	–	5.8 $\pm$ 0.45 (75)	–	–
	18	44.1 $\pm$ 6.22 (20)	23.6 $\pm$ 1.66 (42)	12.7 $\pm$ 1.15 (84)	8.7 $\pm$ 0.74 (95)	6.5 $\pm$ 0.75 (175)	5.9 $\pm$ 0.53 (109)	5.6 $\pm$ 0.48 (77)	5.3 $\pm$ 0.50 (4)
Личинка	14	–	–	29.6 $\pm$ 2.22 (26)	–	–	14.1 $\pm$ 1.88 (21)	–	–
	18	90.1 $\pm$ 9.05 (6)	48.1 $\pm$ 4.77 (23)	27.2 $\pm$ 1.50 (32)	19.1 $\pm$ 1.31 (56)	14.7 $\pm$ 2.09 (70)	13.6 $\pm$ 1.83 (38)	12.4 $\pm$ 0.87 (21)	–
Куколка	14	–	–	12.7 $\pm$ 0.61 (25)	–	–	5.5 $\pm$ 0.53 (19)	–	–
	18	42.9 $\pm$ 1.89 (5)	22.6 $\pm$ 0.95 (21)	12.5 $\pm$ 0.55 (32)	8.4 $\pm$ 0.47 (54)	6.2 $\pm$ 0.44 (68)	5.6 $\pm$ 0.43 (34)	5.0 $\pm$ 0.48 (18)	–
Полное развитие	14	–	–	55.7 $\pm$ 2.85 (25)	–	–	25.1 $\pm$ 2.01 (19)	–	–
	18	177.3 $\pm$ 8.91 (5)	94.1 $\pm$ 5.82 (21)	52.3 $\pm$ 1.90 (32)	36.3 $\pm$ 1.84 (54)	27.3 $\pm$ 2.26 (68)	25.2 $\pm$ 1.56 (34)	22.7 $\pm$ 0.82 (18)	–

Примечание. Числа в скобках означают количество особей.

пературный диапазон, использованный в эксперименте, скорость развития не обнаружила существенных отклонений от линейной зависимости (см. табл. 2, рис. 2, з).

На массу имаго значимо повлияли температура ( $F_{1, 102} = 14.6, p = 0.0002$ ) и пол ( $F_{1, 102} = 234.1, p < 0.0001$ ), а также, на пределе значимости, – фотопериод ( $F_{1, 102} = 6.0, p = 0.02$ ). Самки были значительно крупнее самцов, и масса взрослых особей обоих полов была тем больше, чем выше температура в период развития. Различия по массе имаго между фотопериодическими режимами были очень малы и неоднозначны (рис. 3, б).

***Zeugophora subspinos***. В эксперименте по изучению термолабильности эмбрионального развития (в срезанных листьях) исходно было 92 яйца, а в эксперименте с полным развитием (в живых листьях саженцев тополя) – 499 яиц. Смешанная модель, описывающая зависимость выживания яиц от температуры инкубации в отдельном эксперименте со срезанными листьями, была статистически неотличима ( $\Delta AIC = 0.2$ ) от более простой модели без учета группы (листа) как случайного фактора, поэтому в итоговом анализе мы использовали последнюю. Выживание яиц *Z. subspinos* в исследованном диапазоне не зависело от температуры (обобщенная линейная модель, LRT  $\chi^2 = 0.02, p = 0.9$ ), и вылупляемость варьировала в разных режимах от 53 до 79 % (рис. 1, ж). Напротив, в эксперименте с живыми растениями простые обобщенные линейные модели имели более слабую поддержку ( $\Delta AIC > 3$ ), чем смешанные модели, где в качестве случайного фактора была указана принадлежность к группе особей, развивавшихся в одном листе. Выживание яиц и личинок внутри листьев зависело от температуры на пределе значимости (обобщенная смешанная линейная модель, LRT  $\chi^2 = 4.0, p = 0.045$ ) и не зависело от фотопериода ( $\chi^2 = 1.6, p = 0.2$ ). Выживаемость была максимальной при 23 °С и длинном дне, а при остальных сочетаниях температуры и фотопериода оказалась в 2–4 раза ниже (рис. 1, з). Дальнейший анализ выживаемости был возможен только для длиннодневных условий. Короткодневные условия вызвали диапаузу на стадии предкуколки (т. е. части последнего личиночного возраста, которую особь проводит, не питаясь, в подземной колыбельке), а поскольку задачей работы было исследование именно активного развития, выживаемость в период покоя у данного вида мы не изучали. В длиннодневных условиях выживание почвенных стадий не зависело от температуры (обобщенные смешанные линейные модели, предкуколки: LRT  $\chi^2 = 1.6, p = 0.2$ ; куколки:  $\chi^2 = 0.2, p = 0.7$ ) и доля выживших варьировала от 33 до 50 % (рис. 1, и).

Скорость развития яиц и в целом внутрилистных стадий значимо зависела от температуры, причем смешанные модели здесь также имели более высокую поддержку, чем модели без случайных факторов ( $\Delta AIC > 29$ ) (смешанная линейная модель, яйца *Z. subspinos* в срезанных листьях:  $\chi^2 = 44.7, p < 0.0001$ ; яйца + питающиеся личинки в живых листьях:  $\chi^2 = 79.5, p < 0.0001$ ). Влияние фотопериода на суммарную скорость развития внутрилистных стадий (яйца и личинки) было слабым и неоднозначным. Смешанная модель показала, что влияние и фотопериода как такового, и его взаимодействия с температурой находится на пределе значимости ( $\chi^2 = 3.6, p = 0.06$  и  $\chi^2 = 4.2, p = 0.04$ , соответственно). При 17 °С влияние фотопериода явно отсутствовало, а при 26 °С наблюдалось некоторое ускорение развития в короткодневных условиях по сравнению с длиннодневными (табл. 5), однако результаты регрессионного анализа (рис. 2, д) показывают, что «короткодневные» данные вполне укладываются в «длиннодневную» норму реакции. Даже если фотопериод и повлиял на скорость развития



**Таблица 5.** Продолжительность развития *Zeugophora subspinoso* F. (средняя  $\pm$  стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фото- период, ч	Температура, °C				
		14	17	20	23	26
Яйцо (отдельный эксперимент)	20	14.6 $\pm$ 1.52 (16)	11.4 $\pm$ 0.44 (22)	8.7 $\pm$ 0.44 (22)	6.8 $\pm$ 0.34 (15)	5.7 $\pm$ 0.60 (17)
Яйцо + питающаяся личинка	12	–	33.0 $\pm$ 3.49 (18)	–	–	17.7 $\pm$ 1.68 (20)
	20	–	32.3 $\pm$ 0.82 (8)	25.7 $\pm$ 2.87 (25)	21.1 $\pm$ 1.88 (42)	19.0 $\pm$ 2.61 (34)
Предкуколка	12	–	–	–	–	27.6 $\pm$ 10.59 (4)
	20	–	21.6 $\pm$ 2.05 (4)	17.3 $\pm$ 3.66 (14)	20.2 $\pm$ 6.02 (20)	20.7 $\pm$ 5.46 (9)
Куколка	12	–	–	–	–	11.5 $\pm$ 0.56 (2)
	20	–	20.0 $\pm$ 0.06 (2)	15.7 $\pm$ 0.81 (6)	13.6 $\pm$ 1.37 (9)	11.9 $\pm$ 0.58 (8)

Примечание. Числа в скобках означают количество особей.

минирующих личинок, этот эффект был очень слаб и его затруднительно обнаружить на небольшой выборке. Тем не менее, длина дня, при которой развивались личинки, несомненно повлияла на дальнейший онтогенез.

Термоллабильность развития предкуколок, развития куколок и массы имаго лучше (или, во всяком случае, не хуже) описывали простые модели без случайных факторов с  $\Delta AIC \approx 4$  в пользу простой или смешанной модели, что неудивительно, если учесть небольшое количество особей в эксперименте, доживших до данных стадий. Скорость развития предкуколок в длиннодневных условиях (20 ч) не зависела от температуры (GLS ANOVA:  $F_{1,45} = 2.9, p = 0.1$ ): продолжительность этого периода заметно варьировала внутри каждого режима, но в среднем оказалась сходной, составив 2.5 недели при 20 °C и около трех недель при остальных температурах (табл. 5). При 17 °C и 12 ч света в сутки развитие всех 18 предкуколок в эксперименте остановилось, что мы интерпретируем как диапаузу. При 26 °C и 12 ч окуклились только 4 особи из 20 (табл. 5), а остальные также диапаузировали. Развитие куколок в длиннодневных условиях значимо зависело от температуры инкубации ( $F_{1,23} = 828, p < 0.0001$ ). В отличие от предкуколок, скорость развития яиц, питающихся личинок, а также и куколок зависела от температуры линейно (рис. 2, д; см. табл. 2 и 5). Масса имаго оказалась тем выше, чем ниже была температура содержания преимагинальных стадий:

в среднем 2.6 мг при 26 °С, 2.8 мг при 23 °С, 2.2 мг при 20 °С, и 3.1 мг при 17 °С, и, несмотря на явное отклонение при 20 °С, в целом влияние температуры на массу было высоко значимо ( $F_{1,23} = 30.8, p < 0.0001$ ).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Мы исследовали одновременное влияние постоянной температуры и постоянного фотопериода на скорость преимагинального развития и массу тела имаго у четырех видов хризомелоидных жуков, обитающих в разных природных зонах. *Chrysolina hudsonica* населяет тундры и лесотундры северной Канады и Аляски (Brown, 1962; Silfverberg, 1994), *Chrysomela populi* и *Z. subspinosa* – транспалеарктические виды, распространенные от таежной зоны до степей (Bienkowski, 2004), а ареал *Cassida vittata* хоть и простирается через всю Евразию с запада на восток, но наиболее обычен этот вид в Средиземноморье, где сильно вредит посевам свеклы (Menozzi, 1930; Warchałowski, 2000; Snaiki et al., 2007; El-Dessouki et al., 2014).

Ни у одного из изученных видов фотопериод не повлиял значимо на выживаемость, у *C. vittata* не обнаружено влияния фотопериода на скорость развития, у *Chrysomela populi* и *C. vittata* – на массу тела. Влияние фотопериодических условий на скорость развития у *Chrysomela populi*, *C. vittata* и *Z. subspinosa* и на массу тела у *Chrysolina hudsonica* ничтожно в абсолютных показателях, даже когда оно близко к пределу статистической значимости (см. табл. 1, 3, 4, 5; рис. 3). У *Z. subspinosa* фотопериод вызывает качественную фенотипическую пластичность (индуцирует личиночную диапаузу), но существенно не влияет на такой количественный признак, как скорость активного развития личинок.

Выживаемость в разных экспериментальных режимах показывает, что четыре исследованные популяции занимают разные температурные ниши, закономерно сменяющие друг друга с севера на юг. Самый северный вид – субарктический *Chrysolina hudsonica* – явный температурный генералист, выживаемость которого слабо варьирует в широком температурном диапазоне, что может быть адаптивно в резко континентальном климате побережий Гудзонова залива. Петербургскую популяцию *Zeugophora subspinosa* мы исследовали при меньшем числе температур, что, конечно, ограничивает возможности для сравнения, но выживаемость данной популяции также мало зависит от температуры содержания, хотя у яиц и личинок, по-видимому, имеется термический оптимум около 23 °С (см. рис. 1, ж–и). У обеих популяций значения нижнего температурного порога развития меньше (см. табл. 2), чем у более южных *Chrysomela populi* и *Cassida vittata*. Выживаемость у *Chrysomela populi* в целом максимальна при температурах от 21 °С и ниже, а у *C. vittata* – выше 22 °С (см. рис. 1, а–е). Вероятно, такое возрастание стенотермности к югу объясняется тем, что в более теплом климате, во-первых, выше биоразнообразие и сильнее межвидовая конкуренция, что способствует большей специализации и разделению ниш, в том числе температурных. Во-вторых, возможностей для такого разделения ниш в теплом климате тоже больше как во времени (через сезонную приуроченность стадий жизненного цикла), так и в пространстве (через предпочтение определенных микроместообитаний). В более суровом и холодном климате, напротив, представляется оптимальным полное использовать все имеющиеся ресурсы, т. е. быть генералистом. Самая южная из исследованных популяций – марокканская *C. vittata* – имеет и самые большие значения нижнего температурного порога развития (см. табл. 2). Корреляция массы имаго с

температурой, напротив, не связана с географическим происхождением популяции: у обоих полов *Chrysolina hudsonica* и самок *C. vittata* имаго тем крупнее, чем выше температура содержания преимагинальных стадий (см. рис. 3), у *Z. subspinosa* (пол не определяли) и самцов *C. vittata* – наоборот, а у *Chrysomela populi* (пол также не определяли) масса не зависит от температурных условий развития.

Среди всех изученных популяций только для марокканской *C. vittata* точно известно ежегодное число поколений: на приатлантической равнине Гарб, где мы собирали материал для экспериментов, имаго выходят из диапаузы в декабре–январе, а в мае–июне жуки нового поколения уходят в облигатную диапаузу (Hilal, Smlali, 1992; Hmimina, Vendahou, 2015), т. е. развитие моновольтинное. Насколько нам известно, фенологию *Chrysolina hudsonica* никто специально не изучал, но очень короткое и прохладное лето в канадской Субарктике, относительно долгое развитие у этого листоеда (табл. 4) и продолжительная диапауза имаго (см. «Материал и методика») свидетельствуют о моновольтинном цикле. Брянская популяция *Chrysomela populi*, по косвенным данным, развивается в двух поколениях за сезон (литература по фенологии географических популяций этого и близких видов обобщена ранее: Kutcherov et al., 2011).

Опубликованные данные по вольтинизму и зимующей стадии *Z. subspinosa* противоречивы. Британские популяции моновольтинны и зимуют на стадии имаго (Сох, 1976), сибирские – также моновольтинны, но зимуют в почве на стадии личинки (Дубешко, Медведев, 1989). Недавние наблюдения в Екатеринбурге (Богачева, Замшина, 2010) и Уфе (Муравицкий, 2015) согласуются с данными из Великобритании: личинки окукливаются в середине лета и в августе наблюдается второй пик численности имаго, причем по крайней мере в Уфе жуки нового поколения приступают к яйцекладке. Наши экспериментальные результаты отчасти уточняют сезонный цикл *Z. subspinosa*: развитие личинок петербургской популяции в длиннопдневных условиях приводит к выходу имаго в том же сезоне, а в короткодневных условиях значительная часть личинок (вплоть до 100 % при низкой температуре) уходит в диапаузу, откладывая до весны окукливание и линьку на имаго. Важно отметить, что продолжительность стадии предкуколки сопоставима с длительностью всего предыдущего развития и практически не зависит от температуры (см. табл. 5), что указывает на наличие периода покоя. Иными словами, у предкуколок исходно имеется предрасположенность к неглубокому летнему покою, который переходит в глубокую зимнюю диапаузу, если личинка до этого питалась в короткодневных условиях, особенно при низкой температуре (о соотношении летней и зимней диапауз у насекомых см.: Саулич, Мусолин, 2017). Таким образом, в разных частях ареала, а также в особенно теплые или холодные годы *Z. subspinosa* может зимовать либо на стадии имаго, либо на стадии личинки. Для получения более подробной картины сезонного цикла этого вида нужны специальные эксперименты с манипуляцией фототермическими условиями на протяжении периода развития личинок из разных популяций.

Жизненный цикл у *Cassida vittata* протекает на фоне растущей длины светового дня, так что длинный день (15 ч света в сутки) сигнализирует об окончании благоприятного сезона, у остальных видов – на фоне сначала растущей и достигающей максимума длины дня (18–22 ч), а затем убывающей, так что короткодневные фотопериоды (14–12 ч) служат сигналами надвигающейся зимы. Экспериментальные температуры и фотопериоды в наших экспериментах были подобраны индивидуально для каждого вида, чтобы максимально соответствовать климату в исходном местообитании. Един-

ственным исключением было использование 22-часовой световой фазы в эксперименте с *Chrysomela populi*, так как нам было интересно реплицировать ранее проведенный эксперимент (Kutcherov et al., 2011). Впрочем, все влияние такого экстремально длинного дня свелось к чуть более быстрому и термолабильному развитию (см. табл. 1; рис. 2, б) и несколько повышенной смертности личинок и куколок при 27 °С (см. рис. 1, б, в). Наши предыдущие данные по другому листоеду, брянской популяции *Gastrophysa viridula* (DeGeer), также полученные при 22 ч света в сутки, практически совпадают с данными для чешской популяции, полученными при 18-часовом фотопериоде (Honěk et al., 2003; Кучеров, Кипятков, 2011).

Таким образом, четыре вида жуков-листоедов, обитающих в разных климатических условиях, с разными сезонными циклами, кормовыми растениями и температурными фенотипами (порогами, оптимумами, термолабильностью), развиваются в природе при естественных сезонных изменениях длины светового дня, но в эксперименте скорость их развития и итоговая (имагинальная) масса тела оказываются нечувствительными или крайне слабо чувствительными к фотопериоду. При этом в тех же или сходных по климату географических районах обитают виды насекомых, в том числе жуков, у которых скорость развития и/или масса тела, а также термолабильность этих признаков зависят от длины дня (Лопатина и др., 2011; Гусев, Лопатина, 2018; Kutcherov et al., 2018; Лопатина, Гусев, 2019). Однако известны и примеры отсутствия влияния фотопериода на температурные нормы развития и/или массы тела (Кучеров, Кипятков, 2011; Pazyuk et al., 2014). В чем может быть причина такой фотопериодической стабильности?

Во-первых, признак может не эволюционировать из-за отсутствия необходимой наследственной изменчивости или фенотипической пластичности, особенно вблизи границ ареала (Takahashi et al., 2016). В целом, как показывают эксперименты по оценке внутривидовой изменчивости (Parker, 1984) и искусственному отбору (Chippindale et al., 1997), особи насекомых широко варьируют по скорости развития, и эти различия имеют как генетическую, так и модификационную составляющую. Иными словами, скорость развития не фиксирована и может различаться как у разных генотипов, так и у одного генотипа в зависимости от условий, и поэтому отсутствие исходного материала для естественного отбора кажется маловероятным. Кроме того, в нашем предыдущем эксперименте с брянской популяцией *Chrysomela populi* (Kutcherov et al., 2011) было обнаружено влияние фотопериода и на термолабильность развития, и на массу тела, т. е. по крайней мере у этой популяции есть соответствующий запас фенотипической пластичности. Эксперименты различались тем, что в первой работе личинок выкармливали смесью листьев разного возраста (мягких и жестких), что привело к избыточной смертности, а в данной работе мы более строго контролировали качество корма, исключив из рациона жесткие листья. Такое изменение методики позволило повысить выживаемость, но нивелировало эффект фотопериода. Одновременное влияние пищи и длины дня на термолабильность преимагинального развития *Chrysomela populi* стало темой следующего проведенного нами эксперимента (Kutcherov, Lopatina, в печати).

Во-вторых, даже при наличии необходимой изменчивости признак может не эволюционировать, если не вносит существенного вклада в приспособленность (Lahti et al., 2009), и тогда фотопериодическая пластичность скорости развития или массы тела может не поддерживаться отбором по причине ее ненадобности. Для точной оценки

адаптивности фотопериодической пластичности необходимы наблюдения в полевых или полустественных условиях, а также лабораторные эксперименты с разными популяциями. Например, наши эксперименты с чешуекрылыми *Aglais io* (L.) и *Loxostege sticticalis* (L.) показали, что фотопериодическая пластичность скорости и термолабильности развития у одних популяций выражена, а у других – практически отсутствует (Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Kutcherov et al., 2015). Таким образом, фотопериодическая стабильность температурных норм развития у четырех исследованных видов хризомелойдных жуков может быть лишь свойством конкретных популяций, в которых по той или иной причине отбор на скорость развития ослаблен, и не наблюдаться в других частях ареала.

В-третьих, вызванное фотопериодом ускорение, замедление развития или изменение термолабильности (т. е. наклона нормы реакции по отношению к оси температур) может повышать приспособленность особи к климатическим факторам, но приводить к негативным скоррелированным изменениям. Например, в случаях, когда зимовка возможна лишь на строго определенной стадии, форсированное развитие при позднесезонном фотопериоде может быть сопряжено с негативными последствиями для будущего выживания и размножения особи, такими как физиологические нарушения или дефицит запасных веществ (Gotthard, 2001).

В-четвертых, эксперименты в константных условиях лишь приблизительно моделируют процессы, протекающие в естественной среде, где и температура, и длина дня, и прочие факторы непостоянны во времени и неоднородны в пространстве. Так, наблюдаемое нами статистически значимое, но чрезвычайно слабое влияние фотопериода (см. также: Kutcherov et al., 2015, 2019; Лопатина и др., 2020) может быть отголоском более сильных реакций, которые проявились бы, например, если бы насекомое испытывало значительные ночные понижения температуры и/или постепенное изменение длины светового дня.

Таким образом, когда у насекомого отсутствует отчетливая реакция на сезонный экологический фактор (длину дня) в климатическом поясе с ярко выраженной сезонностью, вопросов возникает едва ли не больше, чем при наличии разнообразных форм фенотипической пластичности. Почему жизненный цикл данной популяции устроен именно так, а не иначе? Не является ли отсутствие фотопериодической пластичности результатом действия противонаправленных векторов естественного отбора? Подавляющее большинство экофизиологических экспериментов с насекомыми традиционно проводится в константных условиях, но не упускаем ли мы из виду важные адаптации, упрощая в эксперименте изучаемые факторы среды? Поиск ответов на эти вопросы – задача будущих исследований.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований №№ 16-34-00534 (Д. А. Кучеров) и 20-04-00185 (Е. Б. Лопатина). Авторы благодарны профессору Мартину Холмструпу (Орхусский университет, Дания) за финансовую помощь в сборе материала в Канаде (проект «Genetic adaptation to freezing and thawing in enchytraeids» в рамках программы Европейской Комиссии «INTERACT»).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богачева И. А., Замшина Г. А. 2010. Современное состояние фауны дендрофильных листоедов в зеленых насаждениях г. Екатеринбурга. В кн.: Н. Н. Никитина (отв. ред.). Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы V научно-практической конференции. Ишим: Издательство ИПШ им. П. П. Ершова, выпуск 5, с. 132–135.
- Гусев И. А., Лопатина Е. Б. 2018. Температурный и фотопериодический контроль развития зеленого древесного щитника *Palomena prasina* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) в Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **97** (4): 585–606.  
<https://dx.doi.org/10.1134/S0367144518040019>
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 244 с.
- Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. 1989. Экология жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 224 с.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. Энтомологическое обозрение **89** (1): 33–61.
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития шавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 249–271.
- Лопатина Е. Б., Гусев И. А. 2019. Новая форма фенотипической пластичности температурных норм развития у клопа *Graphosoma lineatum* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae). Энтомологическое обозрение **98** (2): 255–280.  
<https://dx.doi.org/10.1134/S0367144519020035>
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. 2011. 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 **47** (6): 491–503.
- Лопатина Е. Б., Резник С. Я., Овчинников А. Н., Овчинникова А. А., Безман-Мосейко О. С., Грищенко Е. В. 2020. Фенотипическая пластичность температурных норм развития азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **99** (3): 495–519.  
<https://doi.org/10.31857/S0367144520030016>
- Медников Б. М. 1977. Температура как фактор развития. В кн.: О. Я. Граевский, Б. М. Медников (ред.). Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, с. 7–52.
- Муравицкий О. С. 2015. К познанию куколок рода *Zeugophora* (Coleoptera, Chrysomelidae) Башкортостана. Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан **9**: 91–95.
- Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015а. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **51** (3): 222–234.
- Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015б. Температурные нормы развития и их фотопериодическая модификация у брянской популяции бабочки *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Вестник Санкт-Петербургского университета **91** (3): 19–35.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2017. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: Разнообразие форм проявления, механизмов контроля и экологическое значение. Энтомологическое обозрение **96** (4): 665–703.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software **67** (1): 1–48.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bienkowski A. O. 2004. Leaf-Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New Key to Subfamilies, Genera, and Species. Moscow: Mikron-print, 278 p.
- Blanckenhorn W. U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? The Quarterly Review of Biology **75** (4): 385–407.  
<https://doi.org/10.1086/393620>
- Brown W. J. 1962. The American species of *Chrysolina* Mots. (Coleoptera: Chrysomelidae). The Canadian Entomologist **94** (1): 58–74.  
<https://doi.org/10.4039/Ent9458-1>

- Burnham K. P., Anderson D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information – Theoretic Approach. New York: Springer, xxvi + 488 p.
- Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* **11** (2): 431–438. <https://doi.org/10.2307/2402197>
- Chippindale A. K., Alipaz J. A., Chen H.-W., Rose M. R. 1997. Experimental evolution of accelerated development in *Drosophila*. I Developmental speed and larval survival. *Evolution* **51** (5): 1536–1551. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01477.x>
- Cox M. L. 1976. The Taxonomy and Biology of the British Chrysomelidae. PhD Thesis. Newcastle upon Tyne: Newcastle upon Tyne University, 404 p.
- Danks H. V. 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 432 p.
- El-Dessouki S. A., El-Awady S. M., El-Khawass K. A. M. H., Mesbah A. H., El-Dessouki W. A. A. 2014. Population fluctuation of some insect pests infesting sugar beet and the associated predatory insects at Kafr El-Sheikh Governorate. *Annals of Agricultural Science* **59** (1): 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.aos.2014.06.016>
- Gotthard K. 2001. Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: D. Atkinson, M. Thorndyke (eds). *Environment and Animal Development: Genes, Life Histories and Plasticity*. Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd., p. 287–303.
- Hilal A., Smlali M. M. 1992. Études des conditions de levée de la diapause imaginale de la casside, *Cassida vittata* Vill (Col., Chrysomelidae). *Al Awamia* **75**: 117–127.
- Hmimina M., Bendahou S. 2015. La casside de la betterave (*Cassida vittata* Wild, Col., Chrysomelidae) au Gharb: cycle de développement et stratégie de lutte. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires* **3** (3): 12–23.
- Honěk A., Jarošík V., Martinková Z. 2003. Effect of temperature on development and reproduction in *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae). *European Journal of Entomology* **100**: 295–300. <https://dx.doi.org/10.14411/eje.2003.046>
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Balashov S. V. 2018. Convergent photoperiodic plasticity in developmental rate in two species of insects with widely different thermal phenotypes. *European Journal of Entomology* **115**: 624–631. <https://dx.doi.org/10.14411/eje.2018.060>
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology* **57** (7): 892–898. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.028>
- Kutcherov D., Lopatina E. B., Yermakov S. 2019. Effects of temperature and photoperiod on the immature development in *Cassida rubiginosa* Müll. and *C. stigmatica* Sffr. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Scientific Reports* **9**: 10047. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46421-3>
- Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. 2015. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **154** (3): 228–241. <https://doi.org/10.1111/eea.12274>
- Lahti D. C., Johnson N. A., Ajie B. C., Otto S. P., Hendry A. P., Blumstein D. T., Coss R. G., Donohue K., Foster S. A. 2009. Relaxed selection in the wild. *Trends in Ecology & Evolution* **24** (9): 487–496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.010>
- Menozzi C. 1930. Insetti Dannosi alla Barbabietola (Osservazioni ed Appunti Preliminari). Genova: Stab. Tipo-Litografia Narcisi & C., 98 p.
- Parker E. D., Jr. 1984. Reaction norms of development rate among diploid clones of the parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis*. *Evolution* **38** (6): 1186–1193. <https://doi.org/10.2307/2408627>
- Pazyuk I. M., Musolin D. L., Reznik S. Ya. 2014. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis*. *Journal of Applied Entomology* **138** (1, 2): 36–44. <https://dx.doi.org/10.1111/jen.12079>
- Pinheiro J. C., Bates D. M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. New York: Springer-Verlag, Inc., xvi+528 p.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team. 2021. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-153. [Пакет R] [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>] (дата обращения 17.02.2022).

- Ratte H. T. 1985. Temperature and insect development. In: K. H. Hoffmann (ed.). *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer Verlag, p. 33–66.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing [URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения 17.02.2022)].
- Roff D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 527 p.
- RStudio Team. 2020. RStudio: Integrated Development for R. Boston: RStudio PBC. [URL: <https://www.rstudio.com/> (дата обращения 26.12.2021)].
- Silfverberg H. 1994. Chrysomelidae in the Arctic. In: P. H. Jolivet, M. L. Cox, E. Petitpierre (eds). *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. Dordrecht: Springer / Kluwer Academic Publishers, p. 503–510.
- Snaiki J., Nadif A., Ouhssine M. 2007. El establecimiento de una cartografía de algunas plagas de la remolacha azucarera de la región del Gharb en Marruecos. *Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas* **33** (4): 581–588.
- Takahashi Y., Suyama Y., Matsuki Y., Funayama R., Nakayama K., Kawata M. 2016. Lack of genetic variation prevents adaptation at the geographic range margin in a damselfly. *Molecular Ecology* **25** (18): 4450–4460. <https://doi.org/10.1111/mec.13782>
- Warchałowski A. 2000. Chrysomelidae – stonkowate (Insecta: Coleoptera), część VII. In: *Fauna Polski – Fauna Poloniae*, vol. 22. Warszawa: Polskie Towarzystwo Entomologiczne, 359 p.
- West-Eberhard M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 794 p.

PHOTOPERIODIC INSENSITIVITY OF TEMPERATURE-DEPENDENT  
DEVELOPMENT IN SOME CHRYSOMELOID BEETLES (COLEOPTERA:  
CHRYSOMELIDAE, MEGALOPODIDAE)

D. A. Kutcherov, E. B. Lopatina

*Key words:* leaf beetles, leaf-mining beetles, life history, photoperiod, plasticity, temperature, *Cassida*, *Chrysolina*, *Chrysomela*, *Zeugophora*.

SUMMARY

Temperature and photoperiod are among the major abiotic factors that control all the aspects of insect life histories, especially in temperate climates. Oftentimes, an insect is sensitive not to each of these two factors separately but rather to their joint action on the organism. For example, photoperiod can modify thermal reaction norms for development and body size, i.e., it does not simply change the average values of these traits but affects the very pattern of their temperature-dependence. Identification of such interactive effects requires a dedicated experimental design in which insects are being reared under various combinations of temperature and daylength. However, in some insect species coming from seasonal climates, active development and growth seem to be insensitive to photoperiod over the whole nonstressful temperature range. Here, we analyze and summarize the results of our laboratory experiments with four phytophagous chrysomeloid beetles: *Chrysolina hudsonica* from Canadian forest-tundra, *Zeugophora subspinosa* from urban greenbelts of St. Petersburg, *Chrysomela populi* from Bryansk forests of southwestern Russia, and *Cassida vittata* from Moroccan sugar beet plantations. These beetles differ in their seasonal occurrence, host plant preferences, and thermal phenotypes, and experience natural variation in daylength throughout their developmental period in the field. Nevertheless, under experimental conditions, their survivorship, developmental rate and body mass at maturity turn out to be insensitive or extremely weakly sensitive to photoperiod. Even though these are negative results, such counterexamples provide a key to better understanding how insect life histories evolve in seasonal climates. We conclude by discussing possible causes of the discovered photoperiodic insensitivity and some non-trivial implications of our findings for future research.