

УДК: 632.493:595.754

Влияние изменений климата на параметры фотопериодической реакции у американской белой бабочки (*Hyphantria cunea* Drury)

Х.Ф.Кулиева, Б.А.Ахмедов

Институт зоологии НАН Азербайджана
hokuma.kuliyeva@yahoo.com; barat_ahmedov@yahoo.com

В статье на основе литературных и экспериментальных данных (2003–2009 г.) проведен анализ влияния изменений климата на фотопериодическую реакцию азербайджанской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury. Установлено, что в новых условиях, с одной стороны, увеличивается благоприятный для активного развития период, а с другой – возрастает скорость развития отдельных онтогенетических фаз, что создает возможность перехода от бивольтинизма к тривольтинному циклу развития с образованием дополнительных неполных поколений в переходных зонах (Баку-Апшерон).

Ключевые слова: климатические условия, фотопериодические реакции, американская белая бабочка.

The influence of climatic changes on parameters of photoperiodic reaction in the American fall webworm (*Hyphantria cunea* Drury)

Kh.F.Kuliyeva, B.A.Akhmedov

In this paper we review available literature and experimental data (2003–2009) on the influence of climate change on photoperiodic reactions of Azerbaijan population of the *Hyphantria cunea* Drury. It has been revealed, that under new conditions, on one hand, the favorable seasonal period for development is getting longer and, on another hand, rates of growth of some developmental stages increase. All this affects voltinism and promotes transition from bivoltinism to trivoltinism as well as production of additional incomplete generations in transition zones (Baku-Apsheron).

Key words: climatic conditions, photoperiodic reactions, American fall webworm.

Введение

Глобальное изменение климата в последние десятилетия подтверждается анализом многих физико-химических показателей внешней среды (Houghton, 2004; Рамсторф, Шельнхубер, 2009; Соколов, 2010). Реакции насекомых на изменение климата чрезвычайно разнообразны и иногда весьма неожиданны (Мешкова, 2009). Накопленный к настоящему времени объем информации позволяет выделить несколько категорий таких реакций у насекомых. Они включают изменения ареалов, численности, фенологии, вольтинизма, морфологии, физиологии, поведения, особенностей во взаимоотношениях с другими видами и в структуре сообществ (Мешкова, 2009; Musolin, 2007). Среди публикаций чаще встречаются работы, касающиеся изменения ареалов и фенологии отдельных видов, поскольку эти категории реакций легче отметить, и они являются наименее противоречивыми индикаторами ответа на изменения, происходящие в природе (Parmesan, 2001; Shoo et al., 2006; Thomas, 2010).

В данной статье нами представлены литературные сведения и результаты многолетних наблюдений, которые позволяют проанализировать влияние потепления климата на физиологические реакции азербайджанской популяции американской белой бабочки.

Материал и методы исследования

Материалом для исследований служили различные фазы американской белой бабочки (АББ), собранные в течение длительного времени (2003–2009 г.) в различных пунктах (Баку-Апшерон и Куба-Хачмасская зона) северо-восточной части Азербайджана (Кулиева, 2006а, б, 2010; Кулиева, Агамалиев, 2009). Опыты и наблюдения проводились как на лабораторных, так и на природных популяциях вредителя. Регистрировались суммы эффективных температур для каждой фенофазы и даты появления стадии развития – в единичном и массовом количестве. Изменчивость фенологии оценивались по изменчивости основного критерия при фенологическом прогнозе – суммы эффективных температур, необходимых для прохождения отдельных стадий развития в различных экоусловиях. Начало отрождения гусениц II поколения в очаге заражения определяли путем наблюдения за началом вылета летних бабочек в садках из проволочной сетки или в пологе на ветке,

с последующим добавлением к этой дате 10–12 дней на спаривание, кладку и развитие яиц. В садки (или в марлевый полог на ветвях шелковицы) помещали первых гусениц пятого-шестого возрастов I поколения и докармливали их до окукливания свежими листьями шелковицы.

Фотопериодические реакции при константных режимах были исследованы при среднесуточной температуре воздуха 18–20°C (осенний материал II и частично III поколения), влажности воздуха 75–85 %, а также в пределах высоких температур – 29–31,4°C и влажности воздуха 55–70 % (летний материал). Действие светового фактора наблюдали в вариантах 0, 8, 12, 14, 16, 24 часов света в сутки. Во всех вариантах использовали материал из единой кладки. В работе было использовано 2 варианта контроля: 1) 30–50 гусениц в стеклянных емкостях, покрытых бумагой; 2) куст шелковицы, охваченный марлевым пологом (садки на ветвях) и перевязанный в месте соединения с основным стволом. Длительность развития гусеничной фазы учитывали с момента вылупления до метаморфоза в куколку. Изменение массы, длины гусениц определяли до и после линьки на последующий возраст, а у куколок с момента окукливания до вылета имаго. Куколок содержали в пронумерованных пробирках и коробочках (3×3), что позволяло точно учитывать скорость развития, динамику массы, а у гусениц – время линьки и прекращения питания. По скорости развития различали 2 группы: быстро и медленно развивающиеся особи. Число впадающих в диапаузу куколок АББ подсчитывали по количеству медленно развивающихся особей, а также по состоянию стеммы, жирового тела.

Результаты и обсуждение

На примере различных видов доказано, что потепление климата приводит к более раннему возобновлению сезонного развития весной, ускоренному развитию в течение летнего периода, более позднему прекращению активности осенью и уходу на зимовку. При этом виды с факультативной диапаузой и поливольтинным сезонным циклом смогли увеличить количество ежегодных поколений. Это стало возможным в результате изменения суммы эффективного тепла (Волкович, Саулич, 1984; Numata et al., 1993; Musolin, Saulich, 2001). Разработана модель, на основе которой с учетом средних значений нижнего температурного порога и суммы эффективных температур у более чем 400 видов насекомых, клещей и нематод определили количество дополнительных поколений у беспозвоночных при потеплении климата (Yamamura, Kiritani, 1998). Из этих данных видно, что повышение температуры на 1°C позволит дать дополнительное полное поколение только трипсам, перепончатокрылым, клещам, и два поколения – тлям, тогда как у большинства других групп рассмотренных насекомых количество завершенных поколений останется прежним (рис. 1, а). При повышении температуры на 2°C полное дополнительное поколение будут давать чешуекрылые, полужесткокрылые, равнокрылые (за исключением тлей) и нематоды. В среднем два ежегодных дополнительных поколения будут давать в этих условиях двукрылые и перепончатокрылые, три – трипсы и клещи, четыре – тли (рис. 1, б). Доказано, что вольтинизм у конкретной популяции в природных условиях все же меняется. Эта особенность связана с изменением реакций, регулирующих сезонные явления, в частности такие, как формирование диапаузы, скорость роста и т.д. (Мешкова, 2009; Соколов, 2010).

Впервые детальное изучение влияния изменений климата на параметры фотопериодических реакций (ФПР) осуществлено на разных географических популяциях комара *Wyeomyia smithii* (Diptera, Culicidae) в Северной Америке (Bradshaw, Holzapfel, 2001). Сравнение порогов ФПР между 1972 г. и 1996 г. стало возможным для семи популяций и показало, что во всех этих случаях значение порогов, определенных в 1996 г., оказалось ниже, чем в 1972 г. Средняя разница в парах составила 14,8±4,4 мин (статистически значимая разница). При этом для каждой популяции автором была определена ее широта, определена зависимость порога ФПР от географической широты популяции и приведен ковариационный анализ. Он показал, что линия географического тренда более поздних порогов ФПР (1996 г.) имеет более острый угол наклона, чем линия более ранних порогов ФПР (1972 г.). Это свидетельствует о том, что сдвиг к более коротким («южным») порогам со временем усилился больше в северных широтах. А именно, у популяции, обитающей на широте 50° с.ш., критический порог понизился с 15 ч 47 мин (в 1972 г.) до 15 ч 11 мин (1996 г.), что соответствует 9-дневной задержке в формировании диапаузы осенью.

На основе этих экспериментов, выполненных в идентичных и строго контролируемых условиях, сделан вывод о том, что наследственно закрепленные изменения параметров ФПР являются следствием изменения климата, и изменения такого уровня могут происходить очень быстро (уже через 5 лет). Авторы подчеркивают, что все известные к настоящему времени генетические

изменения в ответ на текущее потепление климата отражают селекцию, связанную с оптимизацией времени наступления тех или иных сезонных событий (таких фенофаз, как возобновление активности, сезонного покоя и т.д.). При этом ни в одном случае не было показано, что генетические изменения затрагивают температурные оптимумы или устойчивость к высоким температурам (Bradshaw, Holzapfel, 2008).

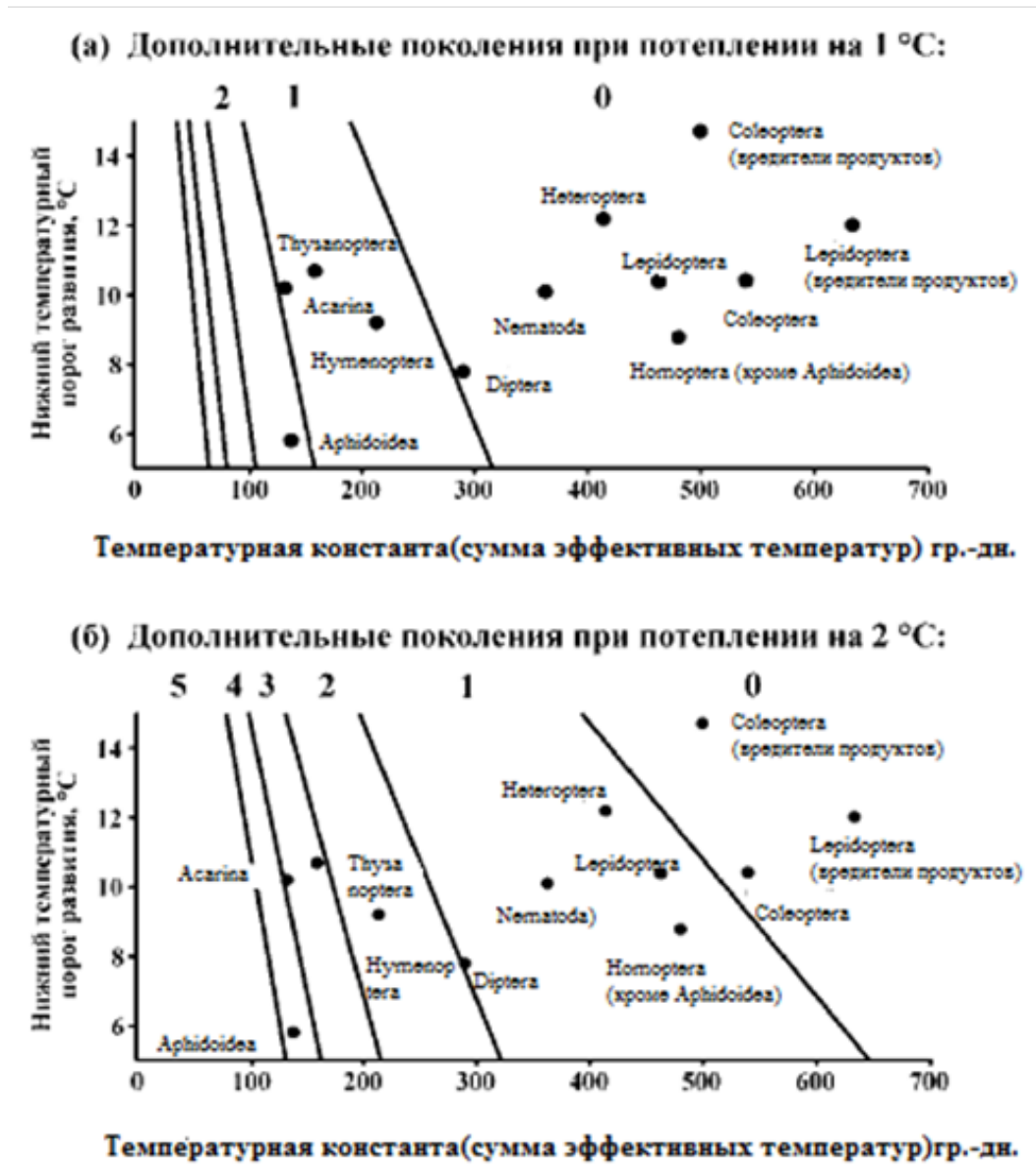


Рис. 1. Влияние потепления климата на вольтинизм беспозвоночных (по: Yamamura, 1998): цифры над графиками указывают расчетное количество дополнительных ежегодных поколений, которое могут иметь представители разных групп при потеплении климата, соответственно, на 1 (а) и 2°С (б)

Возникает вопрос, как реагируют южные популяции на подобные климатические изменения? Длительное время нами проводятся исследования по изучению эколого-физиологических особенностей, т.е. физиологических реакций у различных видов насекомых (Кулиева, 2012). Полученные экспериментальные сведения убедительно указывают на специфичность этих реакций в

зависимости от видовой принадлежности и условий развития вредителя, причем получены интересные данные по гормональному контролю этих реакций.

Физиологические реакции, контролируемые сезонный цикл развития американской белой бабочки, имеют важное значение для разработки методов борьбы в новых условиях обитания данного вредителя. В Азербайджан этот вид проник в начале 70-х годов XX века и впервые обнаружен в окрестностях Кубинского р-на (41°22' с.ш. и 48°30' в.д.). Позже этот вид быстро распространился на юг – до 40°27'49" с.ш. и 49°57'27" в.д. (Апшеронский полуостров). В настоящее время данный адвентивный вид развивается только в северо-восточной зоне и пока не обнаружен в западных и южных регионах республики. И хотя разница в развитии отдельных фаз вредителя между куба-хачмасской и апшеронской популяциями составляет не более 5–7 дней, были отмечены существенные изменения в индукции диапаузы: характерная для апшеронской популяции летняя диапауза не была отмечена у куба-хачмасской популяции (Кулиева, 2012).

Для изыскания более точного метода определения сроков развития и на основе эколого-физиологических показателей прогнозирования появления данного вредителя нами изучены особенности многолетней фенологии и динамики численности с учетом суммы эффективных температур (табл. 1). Составление суммы эффективных температур при «пороге» развития 9° и календарные сроки появления бабочек и отрождения гусениц в природе показали, что имеются незначительные отклонения по годам. Причем развитие III поколения в природе непосредственно связано с наличием необходимой суммы эффективных температур. А именно, при несоответствующей сумме эффективных температур (СЭТ) развитие этого поколения происходит до гусениц второго (2004 г.) или четвертого-пятого (2006 г.) возрастов (Кулиева 2006, а, б).

На протяжении всей зоны (Кусары, Куба, Хачмасский р-ны) американская белая бабочка давала полных два поколения в год. В этом регионе за летний сезон СЭТ набирается около 2300 гр.-дн. выше 10°C (пороги развития: яйцо +9...+10°C, гусеницы +10,7°C и куколка +9,5...+10,5°C). Это количество тепла превышает СЭТ, необходимую для двух поколений этого вида. Однако индукция диапаузы у куколок второго поколения останавливает дальнейшее активное развитие куба-хачмасской популяции, тогда как апшеронская популяция вредителя продолжает свое развитие (табл. 1). СЭТ в различные годы на Апшероне (2003–2009 гг.) изменяется в пределах 2875,7–3374,6 гр.-дн выше 9°C, что позволяет американской белой бабочке развиваться в трех поколениях (до фазы куколки) (Кулиева, 2012). При несоответствующей СЭТ развитие третьего поколения АББ происходит до гусениц второго (1995 г.) и четвертого возрастов (1998 г.) (Кулиева, 2006а, б, 2010; Кулиева, Агамалиев, 2009).

Календарные сроки вылета бабочек, отрождения гусениц АББ изменяются в зависимости от СЭТ (табл. 1). Такая ситуация сохраняется многие годы, в результате чего в северо-восточной части Азербайджана сформировались две популяции *H. cunea*, часть особей в которых завершает три поколения за сезон.

По мнению большинства исследователей, температурные нормы развития в обобщенном виде включают такие взаимосвязанные понятия, как нижний порог развития (НПР), скорость развития и СЭТ, необходимую для завершения всего жизненного цикла или отдельного его этапа. Имеются сведения о том, что в пределах 39,4° с.ш. (северная бивольтинная) и 35,4° с.ш. (южная тривольтинная) НПР для всех стадий развития *H. cunea* различается мало, но СЭТ, необходимая для завершения развития гусениц северной популяции, больше, чем южной (Gomi, 1996). Обе популяции имеют разное число гусеничных возрастов: часть гусениц в своем развитии проходят шесть возрастов (1-й тип), другая – семь (2-й тип). Однако в северной популяции гусеницы с семью возрастными составляющими составляют 14,5%, а в южной таких гусениц значительно меньше – только 3,4%. При этом особи 1 типа развивались одинаково быстро, а особи 2-го типа развивались дольше и в шестом, и в седьмом возрастах (Gomi, 1996). По мнению автора, одним из механизмов перехода АББ к тривольтинному циклу, является изменение продолжительности развития гусениц в VI и VII возрастах в совокупности с уменьшением доли гусениц 2-го типа (с семью возрастными). В целом это приводит к сокращению всего преимагинального развития и создает преимущества для завершения трех поколений за вегетационный сезон.

Во время изучения влияния длины дня на физиологические показатели гусениц апшеронской популяции АББ при переменной температуре нами было установлено, что разница в 1–1,6°C во время развития первого и второго поколений непосредственно влияет на формирование VII возраста в гусеничной фазе (Кулиева, 2006а, б; 2012). А именно, как в контрольном, так и в опытных вариантах (за исключением 12-часового фотопериода) в первом поколении (среднесуточная температура

воздуха 23–29,4°C) гусеницы развивались лишь до VI возраста; во втором поколении (среднесуточная температура воздуха 22,3–31°C) гусеницы во всех вариантах успешно смогли завершить свое развитие до VII возраста.

Таблица 1.
Календарные сроки вылета бабочек, отрождения гусениц и расчетные данные суммы эффективных температур у *H. cunea* (при «пороге» + 9°C)

Год	I поколение				II поколение				III поколение			
	Начало вылета бабочек		Начало отрождения гусениц		Начало вылета бабочек		Начало отрождения гусениц		Начало вылета бабочек		Начало отрождения гусениц	
	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ	дата	СЭТ
2004	5/V	132,0	2/VI	274,5	10/VII	900,0	21/VII	965,3	20/VIII	861,0	2/IX	258,0
2005	2/V	129,8	2/VI	280,5	4/VII	945,0	3/VIII	955,8	10/VIII	736,3	23/VIII	448,0
2006	1/V	134,2	1/VI	295,0	8/VII	957,0	20/VII	931,0	15/VIII	782,8	28/VIII	504,0

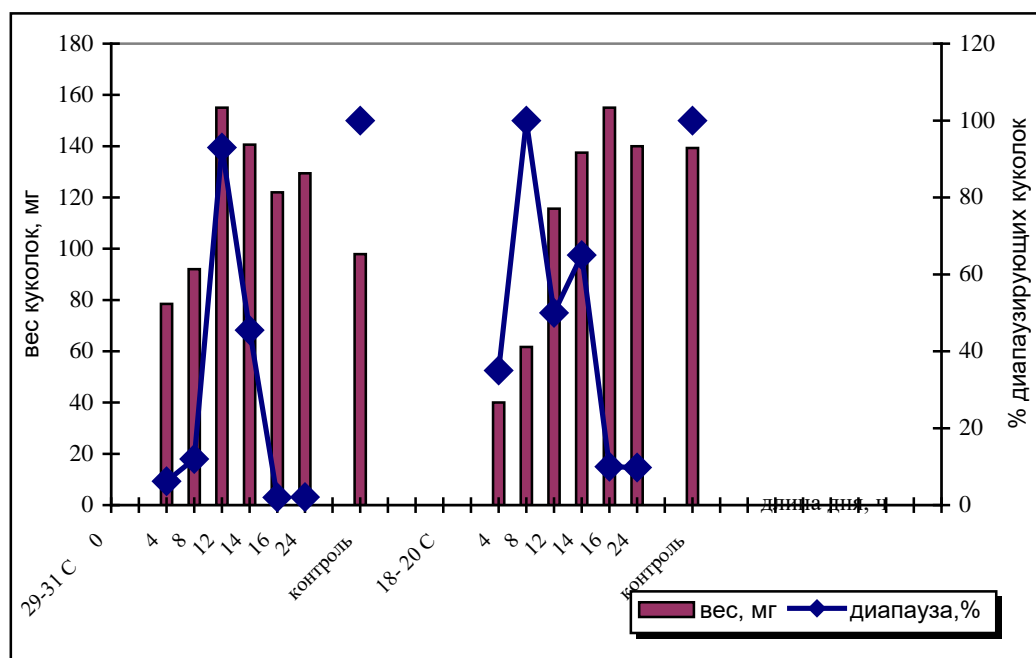


Рис. 2. Фотопериодическая регуляция веса куколок и кукольной диапаузы у американской белой бабочки при разных температурах (2006 г.)

Примечание: условия содержания гусениц в природных вариантах (контроль) – длина дня 14 ч 46 мин – 14 ч 33 мин, влажность воздуха 55–70 %, температура 29–31,4°C, и соответственно: 12 ч 23 мин – 10 ч 03 мин, 75–85 %, 18–20°C.

Сопоставление литературных (Gomi et al., 2007) и полученных нами данных показало, что у популяций, перешедших к тривольтинному сезонному циклу развития, изменяются параметры фотопериодических реакций. Установлено, что экологическая изменчивость ФПР американской белой бабочки проявляется неодинаково при различном сочетании внешних условий, на фоне которых она осуществляется (рис. 2). В пределах температуры 29–31,4°C критическая длина дня – 45,5%, находится между 13–15 ч фотопериодами. Фотопериоды выше 15 часов в сутки вызывают резкое снижение числа диапаузирующих особей (летняя диапауза), а при 18°C фотопериодическая реакция проявляется значительно сильнее: зимняя диапауза вызвана длиннодневной (15–24 ч) реакцией.

Критическая длина дня при этом находится между 4–11 часами (1-ый пик) и 13–15 ч (2-ой пик). Последующие фотопериоды от 16 до 24 ч способствуют снижению количества диапаузирующих особей (зимняя диапауза). Очень часто фотопериодическая реакция сохраняет свое действие и после наступления диапаузы, хотя обычно в измененном виде. Эта реакция (в сочетании с температурой воздуха) в природных условиях определяет длительность и время прекращения диапаузы летнего типа, а в областях с теплой зимой, как в Азербайджане (10–15°C), – и зимней диапаузы (Кулиева, 2012).

Возникает вопрос – изменились ли температурные нормы развития под влиянием длины дня во время перехода популяции к тривольтинному циклу?

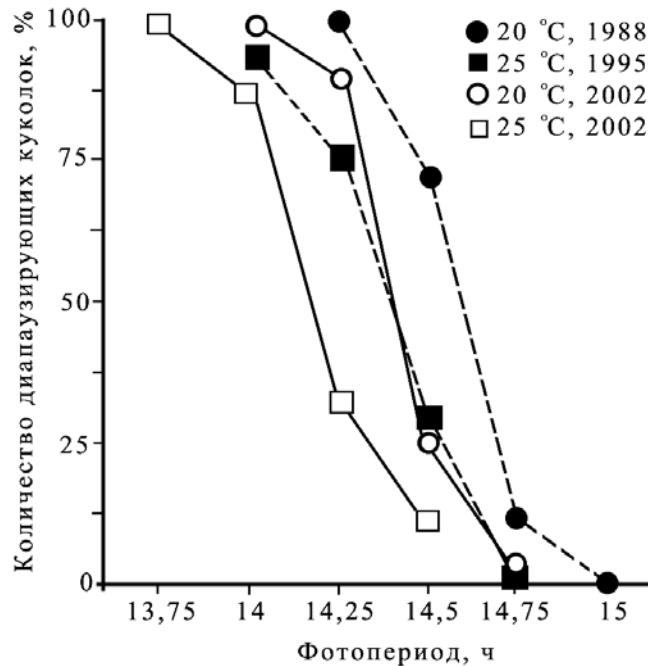


Рис. 3. Изменение параметров фотопериодической реакции *Huphantria cunea* по результатам исследований разных лет (по Gomi et al., 2007): сплошные линии – результаты 2002 г., пунктирные – 1998 (при 20°C) и 1995 г. (при 25°C)

Да, было установлено, что скорость развития гусениц американской белой бабочки возрастает в длиннодневных условиях (продолжительность гусеничной фазы при 16 ч – 23 дня, а при 8 ч – 16 дней), но остается постоянной в короткодневных условиях, в которых формируется диапауза (Кулиева, 2006а).

Несомненно, во всех случаях определяющее значение имеют изменения, происходящие в окружающей среде. Сопоставление данных за период с 1975 по 2005 г. показало, что сумма эффективных температур выше 10,6°C (нижний порог развития американской белой бабочки) возросла с 2032 до 2259 гр.-дн. (рис. 4).

Таким образом, из представленного анализа данных видно, что под влиянием потепления климата происходит закономерная эколого-географическая дифференциация популяций американской белой бабочки как по температурным нормам развития, так и по параметрам ФПР.

Сумма эффективных температур для завершения одного поколения у популяции, перешедшей к тривольтинному циклу, уменьшается до 725 гр.-дн. При этом возросшие температурные ресурсы местности и сокращение видового температурного константа в сумме обеспечивают завершение трех поколений, причем даже в еще недавно переходной зоне, где вид мог развиваться как в двух, так и в трех поколениях (Апшеронский полуостров).

Учитывая то, что параметры ФПР также претерпевают некоторые изменения (рис. 3), то длина дня не препятствует активному развитию куколок в третьем поколении американской белой бабочки. Пока остается неясным, какую роль в этих процессах играют сезонная динамика качества корма и

другие факторы, связанные с изменением климата. Есть такое предположение (Musolin et al., 2010), что потепление климата не всегда будет позитивно влиять на сезонную динамику развития видов и стимулировать увеличение количества реализуемых генераций. А именно, потепление климата может поставить насекомых в условия, при которых они будут испытывать термальный стресс, что может негативно сказаться на их росте и развитии.

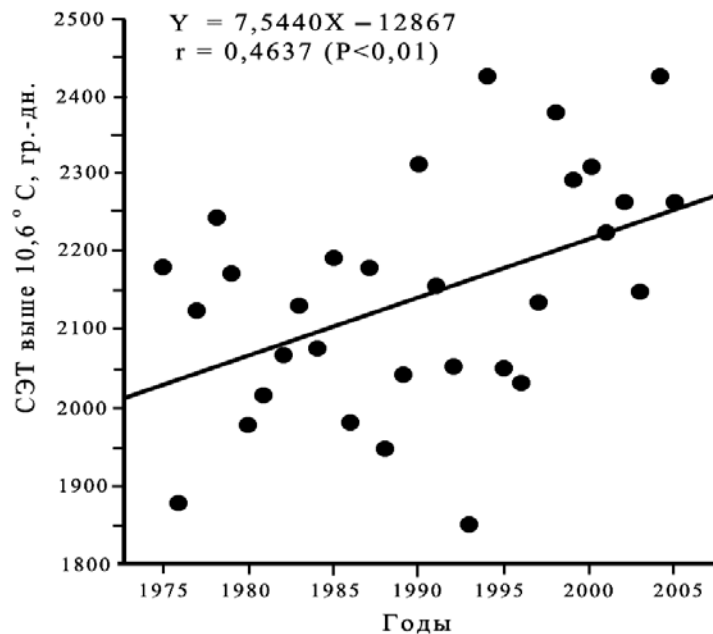


Рис. 4. Годовая сумма эффективных температур выше нижнего порога развития американской белой бабочки *Hyphantria cunea* (10,6°C) (по Gomi et al., 2007)

Заключение

Изменение климата влияет на сезонный цикл развития и физиологические реакции американской белой бабочки. Как следует из приведенных данных, в новых условиях увеличивается благоприятный для активного развития период, а также возрастает скорость развития отдельных стадий в онтогенезе, формируются дополнительные возраста в гусеничной фазе, создается возможность перехода к тривольтинному циклу развития с образованием неполного поколения в переходной зоне (Баку-Апшерон). Таким образом, происходящие экологические изменения приводят к нарушению сбалансированной структуры биоценоза, а это может способствовать в дальнейшем непредсказуемым и негативным последствиям.

Список литературы

- Волкович Т.А., Саулич А.Х. Анализ развития капустной белянки в Белгородской области // Фенологическая индикация и фенопрогнозирование. Мат. V Всесоюз. совещания. – Алма-Ата, 1984. – С. 99–100. /Volkovich T.A., Saulich A.Kh. Analiz razvitiya kapustnoy belyanki v Belgorodskoy oblasti // Fenologicheskaya indikatsiya i fenoprognozirovaniye. Mat. V Vsesoyuz. soveshchaniya. – Alma-Ata, 1984. –S. 99–100./
- Кулиева Х.Ф. Сигнализация сроков развития апшеронской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury (*Lepidoptera*, *Arctiidae*) // Мат. науч. конф. «Актуальные проблемы в биологии XXI веке». – Баку, 2010. – С. 132–140. /Kuliyeva Kh.F. Signalizatsiya srokov razvitiya apsheronской populyatsii amerikanskoй beyoy babochki *Hyphantria cunea* Drury // Mat. nauch. conf. "Aktualnyye problemy v biologii XXI veke". – Baku, 2010. – S. 132–140./
- Кулиева Х.Ф. Фотопериодические особенности летней диапаузы у апшеронской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury // Вестник БГУ. – 2006а. – №3. – С. 64–78. /Kuliyeva Kh.F. Fotoperiodicheskiye osobennosti letney diapauzy u apsheronской populyatsii amerikanskoй beyoy babochki *Hyphantria cunea* Drury // Vestnik BGU. – 2006a. – №3. – С. 64–78./
- Кулиева Х.Ф. Экологические особенности формирования летней диапаузы у апшеронской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury // Тр. Ин-та зоологии НАН Азербайджана. –

2006b. – Т.28. – С. 385–396. /Kuliyeva Kh.F. Ekologicheskiye osobennosti formirovaniya letney diapauzy u apsheronskoy populyatsii amerikanskoy beloy babochki *Hyphantria cunea* Drury // Tr. In-ta zoologii NAN Azerbaydzhana. – 2006b. – Т.28. – С. 385–396./

Кулиева Х.Ф. Эколого-физиологические основы прогноза развития вредных насекомых. Прогнозирование развития Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae в Азербайджане. – LAMBERT Akademik Publishing GmbH&Co.KG, 2012. – 155p. /Kuliyeva Kh.F. Ekologo-fiziologicheskiye osnovy prognoza razvitiya vrednykh nasekomykh. Prognozirovaniye razvitiya Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae v Azerbaydzhanе. – LAMBERT Akademik Publishing GmbH&Co.KG, 2012. – 155p./

Кулиева Х.Ф., Агамалиев Ф.Г. Соотношение реакций, определяющих диапаузу у апшеронской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea* Drury // Вестник БГУ. – 2009. – №4. – С. 70–78. /Kuliyeva Kh.F., Agamaliyev F.G. Sootnosheniye reaksiiy, opredelyayushchikh diapauzu u apsheronskikh populyatsiy amerikanskoy beloy babochki *Hyphantria cunea* Drury // Vestnik BGU. – 2010. – №4. – С. 70–78./

Мешкова В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. – Харьков: Планета-принт, 2009. – 396с. /Meshkova V.L. Sezonnoye razvitiye khvoyelistogryzushchikh nasekomykh. – Kharkov: Planeta-print, 2009. – 396s./

Рамсторф Ш., Шельнхубер Х.Й. Глобальное изменение климата: диагноз, прогноз, терапия. – М.: ОГИ, 2009. – 272с. /Ramstorf Sh., Shelnkhuber Kh.Y. Globalnoye izmeneniye klimata: diagnoz, prognoz, terapiya. – М.: OGI, 2009. – 272s./

Соколов Л.В. Климат в жизни растений и животных. – СПб.: ТЕССА, 2010. – 344с. /Sokolov L.V. Klimat v zhizni rasteniy i zivotnykh. – SPb.: TESSA, 2010. – 344s./

Bradshaw W.E., Holzapfel C.M. Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters // Molecular Ecology. – 2008. – Vol.17. – P. 157–166.

Bradshaw W.E., Holzapfel C.M. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2001. – Vol.98. – P. 14509–14511.

Gomi T. A mechanism for the decrease in developmental period of a trivoltine population of *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) // Applied Entomology and Zoology. – 1996. – Vol.31. – P. 217–223.

Gomi T., Nagasaka M., Fukuda T., Hagihara H. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2007. – Vol.125. – P. 179–184.

Houghton J. Global warming. The complete briefing. – Cambridge: Cambridge University Press, 2004. – 382p.

Musolin D.L. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // Global Change Biology. – 2007. – Vol.13. – P. 1565–1585.

Musolin D.L., Saulich A.Kh. Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera: Pentatomidae) in the forest-steppe zone // Entomologia Generalis. – 2001. – Vol.25, no 4. – P. 255–264.

Musolin D.L., Tougou D., Fujisaki K. Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // Global Change Biology. – 2010. – Vol.16. – P. 73–87.

Numata H., Saulich Kh., Volkovich T.A. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions // Zoological Science. – 1993. – Vol.10, no 3. – P. 521–527.

Parmesan C. Detection of range shifts: General methodological issues and case studies using butterflies // «Fingerprints» of climate change: adapted behaviour and shifting species ranges / G.-R.Walter, C.A.Burga, P.J.Edwards (eds.). – N.Y.: Kluwer Academic, Plenum Publishers, 2001. – P. 57–76.

Shoo L.P., Williams S.E., Hero J.M. Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? // Austral Ecology. – 2006. – Vol.31. – P. 22–29.

Thomas C.D. Climate, climate change and range boundaries // Diversity and Distributions. – 2010. – Vol.16. – P. 488–495.

Yamamura K., Kiritani K. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zone // Applied Entomology and Zoology. – 1998. – Vol.33. – P. 289–298.

Представлено: З.М.Мамедов / Presented by: Z.M.Mamedov
Рецензент: Н.Ю.Полчанінова / Reviewer: N.Yu.Polchaninova
Подано до редакції / Received: 06.04.2015