

**ПЕРВОЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВО ВОЗМОЖНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ  
ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ В РЕЗУЛЬТАТЕ  
ИСКУССТВЕННОГО ОТБОРА НА БЫСТРОЕ ИЛИ МЕДЛЕННОЕ РАЗВИТИЕ  
НА ПРИМЕРЕ КЛОПА-СОЛДАТИКА *Pyrrhocoris apterus*  
(HETEROPTERA, PYRRHOCORIDAE)**

© С. В. Балашов, В. Е. Кипятков

Кафедра энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета Санкт-Петербург, Россия  
E-mail: balashow@pochta.ru

**Резюме**

В течение 3—4 поколений проводили отбор наиболее быстро или медленно развивавшихся при 28 °С нимф в четырех семьях клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. В каждом поколении определяли продолжительность развития нимф при 5 константных температурах от 20 до 28 °С. По этим данным вычисляли коэффициент линейной регрессии скорости развития для каждого поколения. В результате отбора средняя продолжительность развития нимф достоверно сокращалась или увеличивалась в соответствии с его направлением. Установлено, что искусственный отбор по продолжительности развития изменяет не только этот параметр, но также и температурные нормы развития насекомых. При отборе на быстрое развитие наклон линии регрессии (т. е. значение коэффициента регрессии) достоверно увеличивался, т. е. развитие становилось более зависимым от температуры. Температурный порог развития при этом, как правило, повышался. При отборе на медленное развитие значения коэффициента регрессии и порога уменьшались, но эти различия не были достоверными. Влияние искусственного отбора по продолжительности развития на температурные нормы развития насекомых обнаружено впервые.

*Ключевые слова:* *Pyrrhocoris apterus*, температурная норма реакции, термальные параметры развития, искусственный отбор.

**Введение**

Согласно теории жизненных циклов, физиологические нормы реакции пойкилотермных организмов на температуру, должны зависеть от климата, т. е. проявлять адаптивную географическую изменчивость, поскольку естественный отбор оптимизирует параметры развития и размножения, приводя их в соответствии с климатическими условиями в каждой локальной популяции [1—4]. Следует ожидать наличия подобной внутривидовой географической изменчивости и для параметров, характеризующих температурные нормы развития насекомых — коэффициента термолабильности развития (т. е. коэффициента уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре), температурного порога развития [5]. Действительно, такая изменчивость была обнаружена у ряда видов (обз. [5, 6]).

В литературе имеется много работ, посвященных исследованию температурных норм развития насекомых из различных популяций одного вида. При этом часть

видов демонстрирует значительную стабильность норм развития на всем ареале, например златоглазка *Chrysopa oculata* [7], божья коровка *Coccinella septempunctata* [8], тля *Aphis nerii* [5], другая часть — изменчивость, причем эти изменения касаются как температурного порога — жужелица *Pterostihus nigrita* [9], огневка *Ostrinia nubilalis* [10], так и коэффициент термолабильности — комар *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* [11], или изменения обоих параметров — муравей *Lasius niger* [12], кузнечик *Melanoplus sanguinipes* [13], колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* [14]. Ясно, что, по крайней мере часть видов насекомых по мере распространения по ареалу приспосабливалась к окружающим условиям путем изменения температурных норм развития посредством естественного отбора.

Адаптивный смысл внутривидовой географической изменчивости температурных норм развития насекомых до сих пор недостаточно ясен. Отсутствуют четкие доказательства того, что она возникает вследствие естественного отбора. Как справедливо указывает Гротерс [5], все проведенные до настоящего времени ис-

следования продемонстрировали лишь наличие межпопуляционной изменчивости температурных норм развития у ряда видов, в то время как для доказательства наличия генетической наследуемости коэффициента термобилильности и порога развития необходимо исследовать внутривидовую изменчивость этих параметров, являющуюся возможным объектом отбора, или же доказать возможность их изменения путем искусственного отбора. Такие исследования пока никем не проведены.

В литературе очень мало работ, посвященных искусственному отбору на длительность развития насекомых [15, 16]. Некоторые исследования посвящены скоррелированным изменениям длительности развития при отборе по признаку размеров тела [17, 18].

Целью данной работы было изучение возможного влияния искусственного отбора на температурные нормы развития насекомых. Была поставлена задача выяснить, как будут изменяться коэффициент термобилильности и температурный порог развития при отборе на большую или меньшую скорость развития личинок при какой-либо одной температуре.

### Материал и методика

В качестве объекта исследования был использован клоп-солдатик *Rugthosoris artemis*, вполне отвечающий нашим требованиям благодаря легкости его разведения и содержания в лаборатории. Имаго клопов были собраны Москвой весной 2006 г. В течение двух поколений культуру клопов содержали в лаборатории при 24 °С и продолжительности дня 20 ч света в сутки, а затем использовали в эксперименте. Самцов и самок рассаживали попарно в чашки Петри. Кормом служили семена липы крупнолистной. Воду давали в пробирках, закрытых ватой. Один раз в сутки проводили осмотр и отложенные яйца переносили в фототермостаты с продолжительностью дня 20 ч и температурными режимами 20.0 ± 0.5, 22.0 ± 0.5, 24.0 ± 0.5, 26.0 ± 0.5 и 28.0 ± 0.5 °С. Температур выше 28 °С не использовали, так как при повышенных температурах скорость развития слишком высока, что требует проведения более частых учетов для более точного измерения продолжительности развития, а это технически трудно выполнимо. Температура ниже 20 °С крайне неблагоприятна для развития термофильных клопов. Температуру измеряли с помощью автономных микропроцессорных датчиков Tinytalk®, которые фиксировали температуру каждый час. Это необходимо для более точной оценки экспериментальных температур. Личинок обеспечивали кормом и водой и оставляли в тех же температурных режимах, в которых находились яйца, при продолжительности дня 20 ч света в сутки, которая была выбрана потому, что она заведомо превышает критическую (17 ч 30 мин для клопов популяции из Белгородской обл., по данным Волковича и Горышина [19]), а следовательно, не вызывает формирования диапаузы у имаго. Для определения момента появления имаго нимф осматривали один раз в сутки. В этом случае ошибка измерения продолжительности развития нимф составляла ±1 сут.

Потомство от трех самок и трех самцов из исходной культуры было использовано для создания трех экспериментальных линий (семей), внутри которых в дальнейшем происходило разведение и отбор. В первом поколении разведения для каждой семьи были определены исходные параметры зависимости продолжительности развития нимф

от температуры — коэффициент термобилильности и порог развития (см. ниже). В этом же поколении был начат отбор. Отбор на более быстрое или более медленное завершение нимфального развития проводили среди особей, развивавшихся при температуре 28 °С. Для этого для продолжения линий в первом случае использовали только особей, личиночное развитие которых заканчивалось в течение 2 сут после первого окрылившегося имаго из данной кладки яиц. Во втором случае отбирали клопов с наиболее медленным развитием — 5—6 особей, развивавшихся из одной кладки, которые окрылялись последними.

В результате наблюдений получали и сравнивали продолжительность развития нимф ( $D$ ) при заданных температурах. Выпадающие значения отбрасывали по критерию, равному нормированному отклонению выпада. Затем вычисляли обратные величины длительностей развития — скорости развития  $R = 1/D$ . Предполагая линейную зависимость скорости развития температуры в пределах использованного интервала, вычисляли два коэффициента уравнения линейной регрессии скорости развития  $R$  по температуре  $T$ :

$$R = a + bT,$$

где  $a$  — константа,  $b$  — коэффициент линейной регрессии, он же — коэффициент термобилильности. Значение нижнего температурного порога ( $t_0$ ) определяли, экстраполируя линию регрессии до  $R = 0$ , по формуле:  $t_0 = -a/b$ . Стандартные ошибки константы и коэффициента регрессии были получены из регрессионного анализа, а ошибки  $t_0$  вычисляли по формулам, приведенным в специальной литературе [20]. Эти вычисления выполняли, используя специальную программу DevRate 4.1 (© V. E. Kipyatkov, 2006), реализованную в приложении Quattro Pro 9.0.

Для оценки достоверности изменений длительности развития в результате отбора в течение нескольких поколений использовали регрессионный анализ, реализованный в приложении Statistica 6.0. Достоверность различий между поколениями по продолжительности развития особей определяли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) и последующего попарного сравнения средних величин с помощью апостериорных (*post hoc*) критериев (Turkey HSD test), используя приложение Statistica 6.0. В тех случаях, когда в эксперименте реальные средние значения температуры между выборками отличались, для проведения статистического анализа длительности развития для каждой особи пересчитывали по отношению к стандартным температурам (20, 22, 24, 26 и 28 °С), используя полученное в экспериментах соответствующее уравнение линейной регрессии.

Для проверки нормальности распределения использовали тест Колмогорова—Смирнова. Если распределение продолжительностей развития достоверно отличалось от нормального, то использовали логарифмическую трансформацию данных. Такую же трансформацию применяли, если наблюдалась существенная корреляция между средними и дисперсиями. В тех случаях, когда логарифмирование не устраняло проблемы, использовали непараметрические методы (Kruskal-Wallis test). Для проверки гомогенности дисперсий использовали тест Бартлетта. Значения коэффициентов регрессии и температурных порогов сравнивали, используя критерий Стьюдента.

### Результаты

В результате гибели насекомых нам не удалось получить данные по продолжительности развития во всех пяти температурных режимах в некоторых поко-

Таблица 1

**Изменение средней продолжительности развития нимф при температуре 28 °С в трех семьях клопа-солдатика в результате искусственного отбора на быстрое и медленное развитие**

Семьи	Показатели	Поколение отбора					
		F <sub>0</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>5</sub>
Семья I (отбор на быстрое развитие)	Средняя продолжительность	22.8	22.1	24.8	20.5	20.2	20.3
	Статистическая ошибка	0.26	0.42	0.35	0.30	0.25	0.39
	Число особей	47	28	103	48	46	11
Семья I (отбор на медленное развитие)	Средняя продолжительность	22.8	—	23.8	25.5	—	—
	Статистическая ошибка	0.26	—	0.60	0.50	—	—
	Число особей	47	—	7	14	—	—
Семья II (отбор на быстрое развитие)	Средняя продолжительность	23.9	26.6	22.9	21.4	21.6	—
	Статистическая ошибка	0.31	1.34	0.21	0.33	0.28	—
	Число особей	48	7	175	40	8	—
Семья III (отбор на медленное развитие)	Средняя продолжительность	21.9	—	26.2	24.9	26.4	—
	Статистическая ошибка	0.27	—	0.40	0.50	0.44	—
	Число особей	47	—	83	30	31	—

Примечание. Прочерк стоит в тех случаях, когда ует не производился.

лениях отбора. В этих случаях мы не могли вычислить параметры уравнения регрессии. Особенно значительная смертность наблюдалась при отборе на медленное развитие, видимо, потому, что среди отстающих в развитии насекомых было много недостаточно жизнеспособных особей. Поэтому при отборе на медленное развитие удалось оценить изменения термолабильности развития только в двух случаях. В первую очередь нас интересовал вопрос, повлиял ли отбор на продолжительность развития нимф при температуре 28 °С (табл. 1), а затем, изменились ли при этом температурные нормы развития (табл. 2). Дальнейший анализ результатов для удобства проведен по семьям.

Семья I. С этой семьей удалось провести пять поколений отбора на быстрое и три поколения на медленное развитие. Нимфы исходного, второго, третьего и четвертого поколений развивались при пяти температурах; первого — при 20, 22 и 28 °С, пятого — при 20, 22, 26 и 28 °С. При отборе на быстрое развитие в ряду поколений действительно происходило сокращение продолжительности развития нимф при 28 °С (табл. 1), достоверность которого подтвердил регрессионный анализ ( $F_{1,281} = 30.976$ ,  $p < 0.001$ ; коэф. регрессии  $-0.74 \pm 0.26$ ). Дисперсионный анализ также обнаружил достоверное влияние фактора поколения на среднюю продолжительность развития нимф

Таблица 2

**Изменение температурных норм развития нимф в трех семьях клопа-солдатика в результате отбора на быстрое и медленное развитие**

Семья	Направление отбора	Поколение отбора	Коэффициент регрессии ± стандартная ошибка	Температурный порог ± стандартная ошибка (°С)	Количество особей
Семья I	На быстрое развитие	F <sub>0</sub>	0.0037 ± 0.00073 <sup>ab</sup>	16.7 ± 0.15 <sup>a</sup>	299
		F <sub>1</sub>	0.0032 ± 0.00105 <sup>ab</sup>	15.6 ± 0.36 <sup>ab</sup>	166
		F <sub>3</sub>	0.0042 ± 0.00139 <sup>a</sup>	17.0 ± 0.25 <sup>b</sup>	204
		F <sub>4</sub>	0.0045 ± 0.00169 <sup>b</sup>	17.6 ± 0.29 <sup>a</sup>	124
	На медленное развитие	F <sub>2</sub>	0.0034 ± 0.00281	15.9 ± 0.71	27
Семья II	На быстрое развитие	F <sub>0</sub>	0.0033 ± 0.00072 <sup>ab</sup>	16.3 ± 0.18 <sup>ab</sup>	294
		F <sub>2</sub>	0.0042 ± 0.00127 <sup>a</sup>	17.6 ± 0.30 <sup>a</sup>	253
		F <sub>3</sub>	0.0042 ± 0.00146 <sup>b</sup>	17.2 ± 0.26 <sup>b</sup>	136
Семья III	На медленное развитие	F <sub>0</sub>	0.0039 ± 0.00078	17.1 ± 0.15	354
		F <sub>3</sub>	0.0036 ± 0.00163	17.8 ± 0.30	112

Примечание. Одинаковые буквенные индексы указывают на достоверные отличия между параметрами ( $p < 0.05$ ) при сравнении с помощью теста Стьюдента внутри каждой семьи.

(ANOVA;  $F_{3,755} = 73.229$ ,  $p < 0.01$ ). Линия регрессии скорости развития по температуре были получены для второго—четвертого поколений. Сравнение температурных норм развития в ряду поколений показывает, что коэффициент термоллабильности заметно и достоверно увеличился к третьему и четвертому поколениям отбора, а температурный порог достоверно выше исходного во втором и четвертом поколениях.

При отборе на медленное развитие в качестве исходного было использовано то же самое поколение, что и для отбора на быстрое развитие. Параметры развития в первом поколении не были определены. Нимфы второго поколения развивались при указанных выше пяти температурах, третьего — при 24, 26, 28 °C. В результате отбора происходило увеличение длительности развития нимф при 28 °C, достоверность которого во втором и третьем поколениях показал регрессионный анализ ( $F_{1,66} = 24.529$ ,  $p < 0.001$ ; коэф. регрессии  $0.85 \pm 0.34$ ). Линия регрессии скорости развития по температуре была получена только для второго поколения, поскольку в третьем поколении нимфы завершили развитие только при 24, 26, 28 °C. Значения коэффициента термоллабильности и порога развития во втором поколении оказались немного ниже по сравнению с исходным поколением отбора, но эти различия недостоверны. Тем не менее дисперсионный анализ обнаружил в целом достоверное влияние фактора поколения на продолжительность развития при трех верхних температурах (24, 26, 28 °C) ( $F_{2,199} = 29.7286$ ,  $p < 0.000001$ ).

Семья II. С этой семьей был проведен отбор только на быстрое развитие в течение четырех поколений. Нимфы исходного, второго и третьего поколений развивались при всех пяти температурах, первого при 20 и 28 °C, четвертого при 24, 26 и 28 °C. Регрессионный анализ показал, что в ряду поколений происходило достоверное сокращение длительности развития нимф при 28 °C ( $F_{1,276} = 24.018$ ,  $p < 0.0001$ ; коэф. регрессии  $-0.78 \pm 0.31$ ). Дисперсионный анализ выявил достоверное влияние фактора поколения на среднюю продолжительность развития нимф ( $F_{2,668} = 27.738$ ,  $p < 0.000001$ ). Линии регрессии скорости развития по температуре были получены только для второго и третьего поколений. Сравнение температурных норм развития показывает, что значения коэффициента термоллабильности и порога развития были заметно и достоверно выше по сравнению с исходными уже во втором, а также третьем поколениях отбора.

Семья III. В этой семье проводили отбор на медленное развитие в течение четырех поколений. Параметры развития в первом поколении не были определены. Нимфы исходного и третьего поколений развивались при пяти температурах, второго при 24 и 28 °C, четвертого только при 28 °C. Результатом отбора стало увеличение длительности развития нимф при температуре 28 °C (табл. 2), достоверность которого во втором—четвертом поколениях подтвердил регрессионный анализ ( $F_{1,189} = 41.969$ ,  $p < 0.0001$ ; коэф. регрессии  $1.10 \pm 0.33$ ). Достоверность различий по продолжительности развития при 28 °C между всем и поколениями показал также и Kruskal-Wallis test

( $H_{3, N=191} = 74.58$ ,  $p < 0.0001$ ). Линия регрессии скорости развития по температуре была получена только для третьего поколения. Значение коэффициента термоллабильности в третьем поколении оказалось немного ниже, а порога развития немного выше по сравнению с исходным поколением отбора, но эти различия недостоверны. Тем не менее дисперсионный анализ обнаружил достоверные различия средней продолжительности развития нимф при всех пяти температурах между исходным и третьим поколениями (ANOVA:  $F_{1,456} = 84.8$ ,  $p < 0.001$ , Tukey Hsd 0.000009).

## Обсуждение

Первым результатом наших исследований является демонстрация эффективности искусственного отбора по продолжительности нимфального развития у *P. artemus*. Этот результат, хотя он в контексте данной работы очень важен, следует считать достаточно тривиальным, поскольку из опыта селекции следует, что искусственный отбор должен приводить к желаемому результату, если только в популяции есть наследственная изменчивость по данному признаку. Продолжительность развития — очень важный адаптивный и несомненно наследуемый признак, на который отбор может эффективно влиять [3].

Значительно более интересным результатом является доказательство того, что отбор по продолжительности развития изменяет не только этот параметр, но влияет при этом и на термоллабильность развития, т. е. изменяет степень зависимости скорости развития от температуры. При отборе на быстрое развитие наклон линии регрессии скорости развития по температуре (т. е. значение коэффициента линейной регрессии) увеличивается, т. е. развитие становится более зависимым от температуры, более термоллабильным. Температурный порог развития при этом, как правило, повышается. Этот эффект нам удалось доказать с высокой степенью достоверности (табл. 2). Можно полагать, что отбор на медленное развитие должен приводить к обратному эффекту — уменьшению термоллабильности развития и понижению температурного порога.

Влияние искусственного отбора по продолжительности развития на коэффициент термоллабильности и порог развития обнаружено нами впервые, поскольку нам не удалось найти в литературе каких-либо указаний на возможные эффекты действия искусственного отбора на температурные нормы развития насекомых. В работе Нейфаха и соавторов [15] при отборе *Drosophila melanogaster* на быстрое эмбриональное развитие при температуре 32 °C инбредные линии демонстрировали небольшое увеличение скорости развития при 32 и 25 °C по сравнению с контрольной линией, но при 17 °C такие различия отсутствовали. Коэффициенты регрессии скорости развития по температуре, вычисленные нами по данным, приведенным в этой работе, составили до отбора  $0.054 \pm 0.128$  и после отбора  $0.058—0.060 \pm 0.118—0.122$ . Следовательно, угол наклона линий регрессии в результате отбора увеличился. Однако, поскольку скорость развития яиц была из-

мерена только при трех температурах и при этом полученные средние значения плохо соответствуют линейному уравнению регрессии, различия между коэффициентами регрессии недостоверны. Авторы данной работы не обсуждают возможное влияние отбора на термолабильность развития, обнаруженное нами при анализе их данных.

Очень важной особенностью обнаруженного эффекта действия отбора является сопряженность изменений коэффициента термолабильности и порога развития: при увеличении угла наклона линии регрессии порог, как правило, увеличивается, и наоборот. Интересно, что для насекомых в целом и для муравьев в частности выявлена положительная корреляция между коэффициентом термолабильности и порогом развития как на межвидовом [21—23], так и на межпопуляционном (внутривидовом) уровне [6, 24]. Предполагается, что между коэффициентом термолабильности и порогом существует некая генетическая или физиологическая связь, однако это ничем не доказано. Для доказательства наличия генетической взаимосвязанности коэффициента термолабильности и порога необходимо исследовать внутривидовую изменчивость этих параметров, чего пока никто не сделал [5]. Полученные нами в данной работе результаты показывают, что у *P. artemis* при действии искусственного отбора продолжительности нимфального развития коэффициент термолабильности и температурный порог развития изменяются согласованно, что косвенно доказывает их генетическую взаимосвязанность.

Доказательство наличия генетической ковариации между коэффициентом термолабильности и температурным порогом развития очень важно для более глубокого понимания процессов микроэволюционной адаптации популяций насекомых к локальным климатическим условиям. Например, предположим, что в популяции *P. artemis* происходит отбор на более быстрое развитие при относительно высоких температурах. Такая ситуация возможна, если благоприятный для развития сезон короткий и выживают преимущественно быстро развивающиеся особи, которые эффективнее используют непродолжительные периоды с высокой температурой, например, в северной части ареала или в прохладный год. Такое объяснение приемлемо для нашего объекта, так как известно, что клопы-солдатики активно выбирают места с более благоприятными для них температурами [25]. Однако отбор на более быстрое развитие при высоких температурах будет приводить к увеличению угла наклона линии регрессии скорости развития по температуре и, следовательно, к повышению порога и замедлению развития при более низких температурах. Это может быть неблагоприятно для особей, развитие которых происходит в более прохладных условиях, например в конце летнего сезона. В результате этого могут возникать так называемые компенсации (trade-offs), тормозящие действие отбора и приводящие к компромиссным ситуациям [5].

По мнению Икемото [26], при образовании родственных видов насекомых от предковой формы происходит изменение коэффициента и порога в соответст-

вии с термическими условиями ниш, занимаемых новыми видами. Это согласуется с полученными нами данными и свидетельствует о существовании механизмов эволюционных изменений температурных норм развития насекомых путем изменения термолабильности и температурного порога развития.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 06-04-49383) и Совета по грантам президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ (проект НШ-7130.2006.4).

### Список литературы

- [1] Roff D. A. Optimizing development time in a seasonal environment: the «ups and downs» of clinical variation // *Oecologia*. 1980. V. 45. P. 202—208.
- [2] Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects // *Am. Nat.* 1981. C. V. 117. P. 1—23.
- [3] Stearns S. C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992.
- [4] Nylin S. Seasonal plasticity and life-cycle adaptation in butterflies // *Insect life-cycle Polymorphism: Theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control* / Ed. H. V. Danks. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Acad. Publ. 1994. P. 41—67.
- [5] Groeters F. R. Geographic conservatism of development rate in the milkweed-oleander aphid, *Aphis nerii* // *Acta Oecol.* 1992. V. 13. P. 649—661.
- [6] Honek A. The relationship between thermal constants for insect development: a verification // *Acta Soc. Zool. Bohem.* 1996. V. 60. P. 115—152.
- [7] Nechols J. R., Tauber M. J., Tauber C. A. Geographical variability in ecophysiological traits controlling dormancy in *Chrysopa oculata* (Neuroptera: Chrysopidae) // *J. Insect Physiol.* 1987. V. 33. P. 627—633.
- [8] Phoofolo M. W., Obrycki J. J. Comparative life-history studies of nearctic and palearctic populations of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // *Environ. Entomol.* 1995. V. 24. P. 581—587.
- [9] Ferenz H. Anpassungen von *Pterostichus nigrata* F. (Col., Carab.) an subarctische begingungen // *Oecologia*. 1975. V. 19. P. 49—57.
- [10] Lee D., Spence J. Developmental adaptation of European corn borer (*Ostrinia nubilialis* Hebnner) in Alberta // *Can. Ent.* 1987. V. 119. P. 371—380.
- [11] Trimble R. M., Smith S. M. Geographic variation on development time and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // *Can. J. Zool.* 1978. V. 56. P. 2156—2165.
- [12] Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б., Имамгалиев А. А., Широкова Л. А. Влияние температуры на выращивание первого расплода самками-основательницами муравья *Lasius niger* L (Hymenoptera: Formicidae): широтная изменчивость нормы реакции // *Ж. эвол. биохимии и физиол.* 2004. Т. 40. С. 134—141.
- [13] Dingle H., Mousseau T. A., Scott S. M. Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.) // *Oecologia*. 1990. V. 84. P. 199—206.
- [14] Tauber C. A., Tauber M. J., Nechols J. R. Thermal requirements for development in *Chrysopa oculata*: a geographically stable trait // *Ecology*. 1987. V. 68. P. 1479—1487.
- [15] Нейфах А. А., Минин А. А., Озерова С. Г., Абрамова Н. А. Свойства инбредных линий *Drosophila melano-*

- gaster, полученных из популяции, селектированной на повышенную скорость эмбрионального развития // Генетика. 1996. Т. 32. С. 1206—1212.
- [16] Prasad N. G., Shakarad M., Anitha D., Rajamani M., Joshi A. Correlated responses to selection for faster development and early reproduction in *Drosophila*: the evolution of larval traits // *Evolution*. 2001. V. 55. P. 1363—1372.
- [17] Partridge L., Langelan R., Fowler K., Zwaan B., French V. Correlated responses to selection on body size in *Drosophila melanogaster* // *Gene Res.* 1999. V. 74. P. 43—54.
- [18] Teuschl Y., Reim C., Blanckenhorn W. U. Correlated responses to artificial body size selection in growth, development, phenotypic plasticity and juvenile viability in yellow dung flies // *J. Evol. Biol.* 2007. V. 20. P. 87—103.
- [19] Волкович Т. А., Горышин Н. И. Оценка и накопление фотопериодической информации у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae, Hemiptera) для индукции яйцекладки // *Зоол. журн.* 1978. Т. 57. С. 46—55.
- [20] Campbell A., Mackauer M. Thermal constants for development of the pea aphid (Homoptera: Aphididae) and some its parasites // *Can. Ent.* 1975. V. 107. P. 419—423.
- [21] Honek A., Kocourek F. Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends // *Oecologia*. 1988. V. 76. P. 455—460.
- [22] Honek A. Geographical variation in thermal requirements for insect development // *Eur. J. Entomol.* 1996. V. 93. P. 303—312.
- [23] Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Comparative study of temperature dependence of development in ants // *Books of abstracts. Proc. V Eur. Cong. Entomol.* 1998. P. 224—225.
- [24] Kipyatkov V., Lopatina E., Imamgaliev A. Duration and thermal reaction norms of development are significantly different in winter and summer brood pupae of the ants *Myrmica rubra* Linnaeus, 1758 and *M. ruginodis* Nylander, 1846 (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecologische Nachrichten*. 2005. V. 7. P. 69—76.
- [25] Honek A., Sramkova K. Behavioral regulation of developmental cycle in *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera: Pyrrhocoridae) // *Oecologia*. 1976. V. 24. P. 277—281.
- [26] Ikemoto K. Possible existence of a common temperature and a common duration of development among members of a taxonomic group of arthropods that underwent special adaptation to temperature // *Appl. Entomol.* 2003. V. 38. P. 487—492.

Поступила 20 III 2007

THE FIRST PROOF OF A POSSIBILITY OF CHANGE OF TEMPERATURE NORMS OF INSECT DEVELOPMENT AS A RESULT OF ARTIFICIAL SELECTION FOR RAPID OR SLOW DEVELOPMENT BY THE EXAMPLE OF THE RED SOLDIER BUG *PYRRHOCORIS APTERUS* (HETEROPTERA: PYRRHOCORIDAE)

© S. V. Balashov and V. E. Kipyatkov

Department of Entomology, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

ABSTRACT

For 3—4 generations, selection of the most rapidly and slowly developing nymphs at 28 °C was performed on four families of the red soldier bug *Pyrrhocoris apterus* L. In each generation, duration of development of nymphs was determined at 5 constant temperatures from 20 °C to 28 °C. From these data there were calculated the linear regression coefficient of the development rate for temperature (the coefficient of the thermolability of development) and the temperature development threshold for each generation. As a result of the selection the mean duration of the nymph development was shortened or increased statistically significantly depending on its direction. The artificial selection for the development duration has been established to change not only this parameter, but also the temperature norms of the insect development. At selection for rapid development the regression line slope (i. e., the regression coefficient value) increased statistically significantly, i. e., development became more dependent on temperature. The temperature threshold of development increased. At selection for slow development the values of the regression coefficient and of the threshold decrease, but these differences were not statistically significant. The effect of artificial selection for duration of development on temperature norms of insect development has been revealed for the first time.

*Key words:* *Pyrrhocoris apterus*, temperature norm of reaction, terminal parameters of development, artificial selection.