

## ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ И ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ 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

Впервые показано наличие значительной изменчивости продолжительности и температурных норм развития между семьями внутри популяций насекомых. Эта изменчивость является межсемейной и поэтому имеет генетическую основу. Впервые обнаружена достоверная положительная корреляция между коэффициентом регрессии скорости развития по температуре и порогом развития яиц и личинок из различных семей. Чем большим наклоном линии регрессии скорости развития по температуре характеризуется развитие особей некоторой семьи, тем выше у этой семьи значение температурного порога развития. Эти результаты впервые доказывают наличие генетической ковариации между коэффициентом регрессии и порогом развития внутри популяций насекомых. Высказано предположение, что источником межвидовых и межпопуляционных различий температурных норм развития насекомых может быть внутривидовая наследственная изменчивость продолжительности, коэффициента регрессии и порога развития, являющаяся объектом естественного отбора. Показано, что во всех исследованных семьях и популяциях у яиц клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* коэффициенты регрессии скорости развития по температуре заметно и достоверно выше, а пороги развития ниже по сравнению со значениями этих параметров у личинок. Эти результаты, очевидно, противоречат концепции «изоморфизма скоростей развития» (в данной статье см. ссылку на работу Ярославца и др. [28]), согласно которой пороги развития всех стадий жизненного цикла вида должны быть одинаковыми, а различаться могут только наклоны линий регрессии скорости развития по температуре. Впервые показано отсутствие генетической ковариации между температурными нормами развития различных стадий жизненного цикла вида — яиц и личинок. Это означает, что коэффициент регрессии, так же как и сумма градусодней, и пороги развития наследуются у яиц и личинок независимо, и поэтому могут независимо изменяться в эволюции в соответствии со специфическими условиями среды, в которой протекают эти стадии жизненного цикла.

*Ключевые слова:* *Pyrrhocoris apterus*, температурные нормы реакции, температурный порог, термоллабильность, изменчивость, изоморфизм скорости развития.

### 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 соответствие с климатическими условиями в каждой локальной популяции [1—4]. Следует ожидать наличия подобной внутривидовой географической изменчивости и для параметров, характеризующих температурные нормы развития насекомых — коэффициент термоллабильности развития (т. е. коэффициента уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре) и темпе-

ратурного порога развития [5]. Действительно, такая изменчивость была обнаружена у ряда видов (см. обз. [5, 6]), в том числе и у клопа-солдатика [7].

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* [8], божья коровка *Coccinella septempunctata* [9], тля *Aphis nerii* [5], другая часть — изменчивость, причем эти изменения касаются как температурного порога (жужелица *Pterostichus nigrata* [10], огневка *Ostrinia nubilalis* [11]), так и коэффициента термоллабильности (комар *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* [12]) или изменения обоих параметров (му-

равьи *Lasius* и *Murgica* [13, 14], кузнечик *Melanoplus sanguinipes* [15], колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* [16]). Ясно, что по крайней мере часть видов насекомых по мере распространения по ареалу приспосабливалась к окружающим условиям путем изменения температурных норм развития.

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 Гроетерс [5], все проведенные до настоящего времени исследования продемонстрировали лишь наличие межпопуляционной изменчивости температурных норм развития у ряда видов, в то время как для доказательства наличия генетической наследуемости коэффициента термоллабильности и порога развития необходимо исследовать внутривидовую изменчивость этих параметров, являющуюся возможным объектом отбора. Такие исследования пока никем не проведены.

Поэтому мы поставили перед собой задачу выявления внутривидовой изменчивости температурных норм развития у клопа-солдатика *Rugthocoris artemis*, являющегося удобным объектом исследования благодаря простоте его сбора в природе, легкости разведения и содержания в лаборатории. Поставленную задачу можно решить путем сравнения температурных норм развития насекомых из различных семей, т. е. генетически родственных сибсов, происходящих от разных родительских пар. Такое сравнение было нами проведено для шести географических популяций клопа-солдатика.

## Материал и методика

Перезимовавшие в природе клопы были собраны в Костроме, Москве, Туле, Орле, Воронеже и п. Борисовка Белгородской обл. весной 2006 г. Их содержали в лаборатории при температуре 24 °C и продолжительности светового дня 20 ч в сутки. Такая продолжительность дня была выбрана потому, что она заведомо превышает критическую (17 ч 30 мин для клопов из Белгородской обл. по данным Волкович и Горышина [17]), а значит, не вызывает формирования диапаузы у имаго. Кормом служили семена крупнолистной. Воду давали в пробирках, закрытых ватой. Самцов и самок, выбранных случайным образом, рассаживали попарно в пластиковые чашки Петри. Потомство каждой пары, т. е. сибсов, содержали и исследовали отдельно от других таких же семей. Для исследования температурных норм развития насекомых содержали в фототермостатах с длиной 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 °C. Температура выше 28 °C не использовали, так как при повышенных температурах скорость развития слишком высока, что требует проведения более частых учетов для точного измерения продолжительности развития, а это технически трудно выполнимо. Температура ниже 20 °C неблагоприятна для развития термофильных клопов. Температуру измеряли с помощью автономных микропроцессорных датчиков Tinytalk®, которые фиксировали температуру каждый час. Это было необходимо для более точной оценки экспериментальных температур.

Дважды в сутки — утром и вечером, проводили осмотр садков с клопами и отложенные яйца экспонировали при различных температурных режимах, соблюдая при этом правила рандомизации. Точно так же два раза в сутки отмечали выход личинок из яиц. При этом ошибка измерения продолжительности развития яиц составила ±0.5 сут. Личинок обеспечивали кормом и водой и оставляли при тех же температурных режимах, в которых находились яйца, при длине дня 20 ч света в сутки. Для определения момента появления имаго садки с насекомыми осматривали один раз в сутки. В этом случае ошибка измерения продолжительности развития личинок составляла ±1.0 сут. Используемые интервалы между учетами — 0.5 и 1.0 сут не превышают величины стандартных ошибок средней продолжительности развития яиц и личинок соответственно, что удовлетворяет требованиям статистики и позволяет адекватно оценивать изменчивость измеряемых параметров [18, 19].

В результате наблюдений, получали и сравнивали продолжительности развития яиц и личинок ( $D$ ) при заданных температурах. Затем вычисляли обратные величины длительностей развития — скорости развития  $R = 1/D$ . Предполагая линейную зависимость скорости развития от температуры в пределах использованного интервала, для каждой семьи вычисляли коэффициент уравнения линейной регрессии скорости развития  $R$  по температуре  $T$ :

$$R = a + bT,$$

где  $a$  — константа и  $b$  — коэффициент линейной регрессии, он же — коэффициент термоллабильности. 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 ошибку порога 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.

Статистическую обработку данных проводили с помощью приложения Statistica 6.0. Достоверность различий между семьями по продолжительности развития особей внутри популяций определяли с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) и последующего попарного сравнения средних величин с помощью апостериорных (*post hoc*) критериев (Tukey HSD test). Для проверки нормальности распределения использовали тест Колмогорова—Смирнова. Если распределение продолжительности развития достоверно отличалось от нормального, то применяли логарифмическую трансформацию данных. Такую же трансформацию использовали, если наблюдалась существенная корреляция между средними и дисперсиями. В тех случаях, когда логарифмирование не устраняло проблемы, использовали непараметрические методы (Kruskal-Wallis ANOVA). Связь между коэффициентом регрессии и температурным порогом определяли, вычисляя коэффициент линейной корреляции Пирсона. Отдельные значения коэффициентов регрессии и температурных порогов сравнивали, используя  $t$ -тест.

Температурные нормы развития были определены для 76 семей, происходящих из 6 географических популяций (табл. 1). Количество исследованных особей в семьях варьировало от 82 до 483 для яиц и от 48 до 358 для личинок (табл. 1). В некоторых семьях в результате необычно высокой смертности насекомых не удалось получить данных для одной или, значительно реже, двух из пяти использованных температур (табл. 1). Для этих семей линии регрессии скорости развития по температуре были рассчитаны по данным для четырех или трех температур соответственно.

Таблица 1

**Значения коэффициента регрессии скорости развития по температуре и температурного (т-р) порога развития для яиц и личинок клопа-солдатика из различных семей и популяций**

Популяция	Семья	Яйца						Личинки					
		выпашие температуры (°С)	количество особей	коэффициент регрессии (сут <sup>-1</sup> · град <sup>-1</sup> ), (· 10 <sup>-3</sup> )	стандартная ошибка коэффициента регрессии (· 10 <sup>-3</sup> )	температурный порог (°С)	стандартная ошибка температурного порога (°С)	выпашие температуры (°С)	количество особей	коэффициент регрессии (сут <sup>-1</sup> · град <sup>-1</sup> ), (· 10 <sup>-3</sup> )	стандартная ошибка коэффициента регрессии (· 10 <sup>-3</sup> )	температурный порог (°С)	стандартная ошибка температурного порога (°С)
Кострома	A	—	235	12.78	0.121	14.9	0.09	—	87	39.7	1.35	16.7	0.33
	B	22, 26	119	11.51	0.078	14.2	0.07	—	—	—	—	—	—
	C	—	199	11.27	0.077	13.8	0.07	22	70	36.4	2.84	16.6	0.64
	D	—	206	11.97	0.146	14.7	0.12	—	109	40.4	1.93	18.0	0.36
	EK	28	115	12.00	0.457	14.5	0.35	—	—	—	—	—	—
	G	—	199	12.31	0.212	14.7	0.16	26	63	36.1	2.07	16.4	0.46
	H	—	269	13.96	0.148	15.8	0.10	24, 28	53	33.8	1.85	15.9	0.42
	I	—	224	12.90	0.146	15.0	0.11	—	98	39.5	1.89	17.4	0.34
	K	26	82	13.37	0.138	15.1	0.10	—	—	—	—	—	—
	L	24	149	12.63	0.227	14.8	0.19	20, 24	63	32.9	1.94	16.1	0.63
	M	—	299	14.06	0.155	15.8	0.10	20, 24	80	28.3	2.95	14.0	1.41
	P	—	212	12.64	0.153	14.8	0.12	28	119	31.8	1.43	16.2	0.33
	RF	22, 26	128	11.53	0.068	14.5	0.06	—	—	—	—	—	—
Москва	В среднем			<b>12.53</b>	<b>0.248</b>	<b>14.8</b>	<b>0.15</b>	—	—	<b>35.4</b>	<b>1.37</b>	<b>16.4</b>	<b>0.37</b>
	В среднем (5 т-р)**			<b>12.74</b>	<b>0.333</b>	<b>14.9</b>	<b>0.22</b>	—	—	<b>39.9</b>	<b>0.29</b>	<b>17.4</b>	<b>0.37</b>
	A	—	373	12.60	0.156	14.5	0.12	—	112	35.7	1.52	16.8	0.37
	B	—	449	12.37	0.087	14.4	0.07	—	358	38.8	0.78	17.2	0.15
	D	20	165	14.19	0.110	15.7	0.07	—	126	52.3	0.85	18.8	0.12
	E	20, 24	116	12.95	0.059	15.4	0.05	20, 24	88	44.9	1.56	17.8	0.31
	F	—	333	11.59	0.064	13.9	0.06	22	115	36.8	1.59	16.7	0.39
	G	—	284	10.37	0.148	13.0	0.16	—	125	38.8	1.48	16.8	0.31
	H	—	217	12.93	0.120	14.9	0.09	—	140	38.2	1.07	16.8	0.23
	I	—	331	11.22	0.104	13.7	0.09	—	260	37.8	1.03	17.2	0.20
	K	—	483	12.01	0.144	14.6	0.12	—	272	34.0	0.84	16.5	0.20
	L	—	214	11.95	0.223	14.4	0.18	—	—	—	—	—	—
	M	—	415	12.96	0.091	14.9	0.06	—	298	36.9	0.77	16.7	0.16
	N	—	383	14.06	0.120	15.6	0.07	—	169	36.0	1.00	16.9	0.22
	O	26	99	10.96	0.103	13.7	0.09	—	—	—	—	—	—
	P	—	551	11.55	0.097	13.9	0.09	—	241	37.6	1.23	17.0	0.27
	R	—	413	10.76	0.085	13.4	0.08	—	167	36.4	0.82	17.0	0.17
	S	—	217	13.39	0.101	15.1	0.07	—	118	39.0	1.87	17.8	0.36
	T	—	422	12.22	0.091	14.3	0.08	—	213	33.6	1.14	16.2	0.29
	U	—	297	11.14	0.285	13.4	0.27	—	190	42.3	0.97	17.7	0.18
V	—	230	11.31	0.107	13.7	0.10	24	120	39.7	0.92	17.2	0.19	
W	—	457	12.07	0.140	14.4	0.11	—	183	39.5	0.66	16.4	0.13	
Y	—	397	13.27	0.167	15.3	0.12	—	269	33.8	0.98	17.0	0.25	
Тула	В среднем			<b>12.18</b>	<b>0.232</b>	<b>14.4</b>	<b>0.17</b>	—	—	<b>38.5</b>	<b>1.00</b>	<b>17.1</b>	<b>0.14</b>
	В среднем (5 т-р)**			<b>12.10</b>	<b>0.231</b>	<b>14.3</b>	<b>0.17</b>	—	—	<b>38.2</b>	<b>1.10</b>	<b>17.1</b>	<b>0.15</b>
	B	—	239	11.68	0.037	14.1	0.03	—	133	40.8	1.22	16.7	0.23
	DS	20	106	11.88	0.151	14.6	0.13	—	—	—	—	—	—
	E	—	298	11.41	0.071	13.9	0.07	20	205	47.2	0.91	18.1	0.14
	F	—	248	13.15	0.278	15.0	0.20	—	149	41.8	1.16	17.3	0.22
	G	—	217	9.90	0.230	13.1	0.27	—	92	27.4	1.41	15.1	0.41
	I	—	266	11.63	0.099	14.1	0.09	28	155	40.9	1.45	16.7	0.21
K	—	207	10.22	0.118	13.1	0.13	26	111	35.1	1.29	16.8	0.30	

Таблица 1 (продолжение)

Популяция	Семья	Яйца						Личинки					
		выпашие температуры (°C)	количество особей	коэффициент регрессии (сут <sup>-1</sup> · град <sup>-1</sup> ), (· 10 <sup>-3</sup> )	стандартная ошибка коэффициента регрессии (· 10 <sup>-3</sup> )	температурный порог (°C)	стандартная ошибка температурного порога (°C)	выпашие температуры (°C)	количество особей	коэффициент регрессии (сут <sup>-1</sup> · град <sup>-1</sup> ), (· 10 <sup>-3</sup> )	стандартная ошибка коэффициента регрессии (· 10 <sup>-3</sup> )	температурный порог (°C)	стандартная ошибка температурного порога (°C)
	L	—	258	11.35	0.098	14.0	0.09	22	120	42.4	2.07	17.1	0.39
	MT	—	209	14.11	0.136	15.6	0.09	—	182	42.1	1.20	17.3	0.23
	N	28	183	14.19	0.150	15.4	0.09	28	112	40.9	2.09	17.3	0.34
	P	—	340	12.17	0.084	14.3	0.06	—	141	45.9	1.05	17.5	0.18
Орел	В среднем			<b>11.97</b>	<b>0.418</b>	<b>14.3</b>	<b>0.24</b>	—	—	<b>40.4</b>	<b>1.77</b>	<b>17.1</b>	<b>0.27</b>
	В среднем (5 т-р)**			<b>11.74</b>	<b>0.437</b>	<b>14.1</b>	<b>0.26</b>	—	—	<b>39.6</b>	<b>3.17</b>	<b>16.8</b>	<b>0.44</b>
	A	—	238	11.78	0.120	14.2	0.11	22	129	33.0	1.04	16.1	0.29
	B	—	298	11.54	0.117	14.0	0.11	—	141	39.8	1.20	16.8	0.24
	C	—	286	11.08	0.170	14.0	0.16	—	142	42.7	1.26	17.5	0.23
	D	—	295	10.50	0.084	13.3	0.09	—	94	30.7	1.55	14.4	0.49
	E	—	290	11.95	0.161	14.0	0.14	20, 26	82	37.7	1.62	16.9	0.33
	F	—	186	11.66	0.151	14.5	0.13	—	48	43.4	3.04	18.0	0.48
	G	24	147	10.48	0.184	13.4	0.21	20, 24	112	37.8	1.71	16.5	0.43
	H	—	327	12.03	0.095	14.2	0.07	—	154	39.6	0.79	16.7	0.15
	I	—	263	12.10	0.071	14.3	0.06	—	226	39.0	0.68	16.4	0.16
	K	—	167	10.01	0.280	13.1	0.32	26	98	42.7	0.69	16.9	0.13
	L	—	304	12.32	0.136	14.2	0.11	—	177	46.9	1.15	18.0	0.18
	M	—	261	11.00	0.091	13.8	0.09	22	90	39.7	2.66	17.6	0.52
O	28	161	11.59	0.123	14.2	0.10	22	72	28.6	1.91	14.1	0.70	
Воронеж	В среднем			<b>11.39</b>	<b>0.198</b>	<b>13.9</b>	<b>0.12</b>	—	—	<b>38.6</b>	<b>1.44</b>	<b>16.6</b>	<b>0.33</b>
	В среднем (5 т-р)**			<b>11.45</b>	<b>0.218</b>	<b>14.0</b>	<b>0.13</b>	—	—	<b>40.3</b>	<b>1.91</b>	<b>16.8</b>	<b>0.47</b>
	E	—	252	9.88	0.097	12.9	0.11	26	88	31.0	1.37	15.2	0.32
	F	—	268	12.18	0.169	14.5	0.14	—	155	43.2	1.06	17.1	0.21
	I	26	84	9.96	0.121	13.1	0.15	—	—	—	—	—	—
	K	—	197	11.31	0.096	13.8	0.09	20, 24	142	42.0	1.73	17.0	0.36
N	—	114	11.30	0.139	13.9	0.13	24	112	38.3	0.52	15.6	0.13	
Борисовка	В среднем			<b>10.92</b>	<b>0.440</b>	<b>13.7</b>	<b>0.28</b>	—	—	<b>38.6</b>	<b>2.74</b>	<b>16.2</b>	<b>0.49</b>
	В среднем (5 т-р)**			<b>11.17</b>	<b>0.476</b>	<b>13.8</b>	<b>0.32</b>	—	—	—	—	—	—
	A	—	281	10.46	0.128	13.4	0.13	—	—	—	—	—	—
	B	—	196	13.48	0.350	15.2	0.23	22	75	39.8	1.91	17.8	0.36
	C	—	303	10.89	0.115	13.6	0.11	—	252	37.3	1.08	16.8	0.23
	E	28	165	11.77	0.139	14.3	0.10	22	93	27.5	1.68	15.3	0.61
	G	—	262	11.26	0.080	14.0	0.07	20	117	46.5	1.56	18.2	0.27
	H	28	158	9.36	0.058	12.0	0.07	28	83	50.4	2.60	18.4	0.35
	I	—	229	10.85	0.084	13.5	0.08	26	132	36.1	0.74	16.2	0.15
	K	22, 26	105	11.30	0.081	13.7	0.07	—	—	—	—	—	—
	L	24	108	13.30	0.093	15.1	0.07	—	—	—	—	—	—
	M	—	155	11.21	0.100	13.8	0.09	—	69	37.8	2.07	17.2	0.43
	N	—	186	11.01	0.211	13.8	0.19	—	—	—	—	—	—
	O	—	92	10.99	0.124	13.9	0.12	—	68	39.8	1.46	16.6	0.30
P	—	349	10.49	0.160	13.1	0.17	—	205	43.0	0.93	17.7	0.17	
	В среднем			<b>11.26</b>	<b>0.306</b>	<b>13.8</b>	<b>0.22</b>	—	—	<b>39.8</b>	<b>2.18</b>	<b>17.1</b>	<b>2.18</b>
	В среднем (5 т-р)**			<b>11.18</b>	<b>0.302</b>	<b>13.8</b>	<b>0.20</b>	—	—	<b>39.5</b>	<b>1.30</b>	<b>17.1</b>	<b>1.30</b>

Примечание. Одной звездочкой отмечены температуры, при которых яйца и личинки некоторых семей не были исследованы, и поэтому параметры линейной регрессии скорости развития по температуре в этих семьях были рассчитаны по данным для четырех или, иногда, трех температур. Жирным шрифтом выделены средние значения температурного порога и коэффициента термоллабильности и их ошибки, подсчитаны по всем семьям либо только по семьям, исследованным при пяти температурах. Двумя звездочками отмечены средние значения коэффициентов регрессии и порогов, подсчитаны только для семей, исследованных при всех пяти температурах.

## Результаты

Дисперсионный анализ (ANOVA или Kruskal-Wallis ANOVA), проведенный отдельно для каждой географической популяции, показал достоверность влияния фактора семьи на продолжительность развития яиц и личинок (табл. 2). Сравнение отдельных семей по средней продолжительности развития было проведено при двух крайних температурах — 20 и 28 °С. Выбор именно этих температур обусловлен тем, что большинство линий регрессии скорости развития по температуре, построенных для отдельных семей, пересекаются в средней части температурного интервала (см. ниже), и поэтому следует ожидать наибольших различий между семьями по продолжительности развития именно при крайних температурах. Попарное сравнение с помощью апостериорного критерия Tukey HSD показало, что большинство или значительная часть семей достоверно различаются по средней продолжительности развития яиц и личинок при 20 и 28 °С (табл. 2). Был также проведен иерархический дисперсионный анализ (Nested ANOVA) для всего массива данных при температурах 20 и 28 °С. Он показал достоверное влияние фактора семьи на продолжительность развития яиц ( $F_{107,5181} = 87$ ,  $p < 0.01$  при 20 °С;  $F_{93,4399} = 202$ ,  $p < 0.01$  при 28 °С) и личинок ( $F_{82,1880} = 6.28$ ,  $p < 0.01$  при 20 °С;  $F_{84,02715} = 20.6$ ,  $p < 0.01$  при 28 °С) всех географических популяций.

Значения коэффициента регрессии скорости развития по температуре и температурного порога развития для яиц и личинок клопа-солдатика из различных семей и популяций представлены в табл. 1. Анализ этих данных показывает, что отдельные семьи в пределах одной популяции могут заметно различаться между собой по температурным нормам развития (сравнение популяций не входило в задачи данной работы). Поскольку в некоторых семьях коэффициенты регрессии и пороги были подсчитаны по данным для 4 или 3 температур (табл. 1), необходимо было проверить, не повлияло ли сокращение числа температур на величину этих параметров. Известно [21], что исключение крайних значений температур при расчете регрессии скорости развития насекомых по температуре может приводить к заметному увеличению угла наклона линии регрессии и величины температурного порога. Мы вычисляли средние значения коэффициентов регрессии и порогов для каждой популяции по всем семьям, а также только по семьям, исследованным при всех пяти температурах (табл. 1). Анализ полученных результатов показывает, что исключение семей, исследованных при 3—4 температурах, приводит к очень незначительным и недостоверным изменениям средних значений коэффициента регрессии и порога (табл. 1). Отсутствие влияния числа температур, вероятно, объясняется тем, что использованные нами температуры не выходят за пределы благоприятного для развития диапазона. Это позволяет нам использовать данные по семьям с неполным числом температур в общем анализе, что и сделано ниже.

Проведено попарное сравнение коэффициентов регрессии и температурных порогов развития разных

семей в пределах каждой популяции с помощью  $t$ -теста. Достоверными считали различия при  $p = 0.05$ . Для яиц достоверные различия получены в 54 и 42 случаях для коэффициента регрессии и порога соответственно из 78 сравнений (Кострома), в 178 и 173 случаях из 210 (Москва), в 46 и 45 случаях из 55 (Тула), в 58 и 40 случаях из 78 (Орел), в 8 и 8 случаях из 10 (Воронеж), в 62 и 57 случаях из 78 (Борисовка). Для личинок достоверные различия получены в 14 и 9 случаях для коэффициента регрессии и порога соответственно из 36 (Кострома), в 88 и 68 случаях из 171 (Москва), в 28 и 22 случаях из 45 (Тула), в 48 и 47 случаях из 78 (Орел), в 5 и 4 случаях из 6 (Воронеж), в 23 и 21 случаях из 36 (Борисовка).

Была обнаружена высокая положительная корреляция между значениями коэффициента регрессии и температурного порога (см. рисунок). Для всего массива данных значение коэффициента корреляции Пирсона составляет 0.97 ( $p < 0.01$ ) для яиц и 0.84 ( $p < 0.001$ ) для личинок. Коэффициенты корреляции для отдельных популяций варьировали от 0.90 до 0.99 ( $p < 0.001$ ) для яиц и от 0.82 до 0.93 ( $p$  от 0.008 до 0.001) личинок, за исключением популяции из Воронежа, где было всего четыре семьи и поэтому корреляция оказалась недостоверной.

Поскольку в некоторых семьях линии регрессии были построены по данным для 4 или 3 температур, что могло бы привести к завышению значений коэффициента термоллабильности и температурного порога [21], мы дополнительно провели корреляционный анализ в следующих вариантах: 1) с исключением семей, не представленных при 20 °С; 2) с исключением семей, не представленных при 28 °С; 3) только с семьями, которые были представлены во всех пяти температурах. При этом значения коэффициентов корреляции изменились не более чем на 0.01 и 0.05 для яиц и для личинок соответственно, при том же уровне их достоверности. Таким образом, сокращение числа температур, использованных для расчета параметров регрессии в некоторых семьях, не повлияло на общий характер зависимости между коэффициентом термоллабильности и температурным порогом.

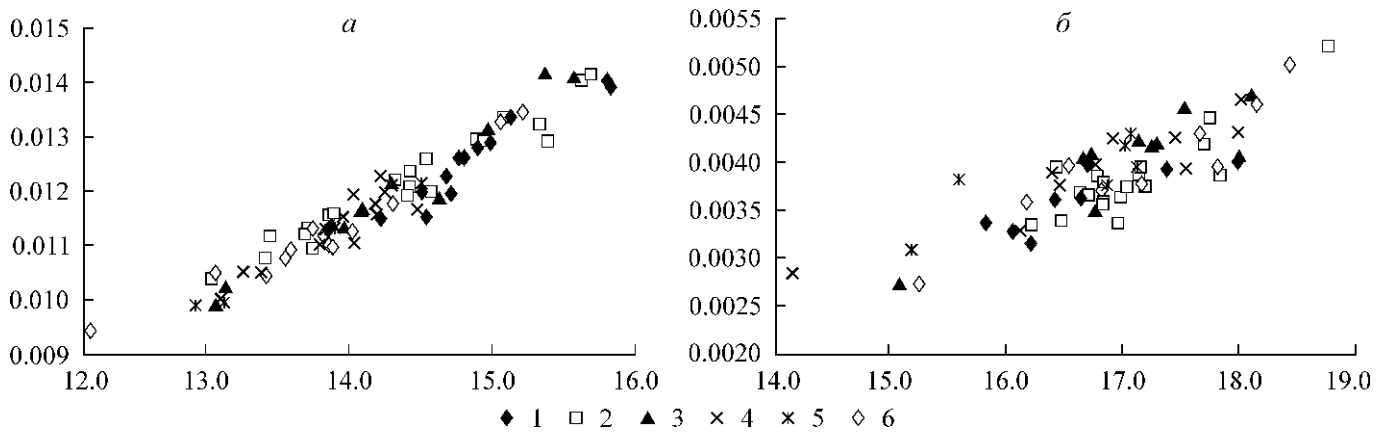
Мы также сравнили значения коэффициента регрессии и порога развития яиц личинок в каждой семье с помощью  $t$ -теста. Из 64 исследованных семей коэффициенты регрессии достоверно различались во всех случаях ( $p < 0.01$ ), а значения порогов достоверно различались ( $p < 0.05$ ) во всех семьях, кроме четырех. Таким образом, у яиц клопа-солдатика коэффициенты термоллабильности развития заметно и достоверно выше, а пороги развития ниже по сравнению со значениями этих параметров у личинок во всех семьях (табл. 2). Для выявления возможной взаимосвязи между температурными нормами развития яиц и личинок, определяемой принадлежностью к одной семье, мы провели корреляционный анализ. Оказалось, что все коэффициенты корреляции между значениями коэффициентов регрессии для яиц и личинок и между значениями порогов для яиц и личинок в разных семьях недостоверны. Коэффициенты корреляции варьировали в разных популяциях от  $-0.57$  до  $0.52$

Таблица 2

**Результаты дисперсионного анализа влияния фактора семьи  
на продолжительность развития яиц и личинок клопа-солдатика  
из различных популяций и попарного апостериорного сравнения семей  
по продолжительности развития при двух контрастных температурах**

Популяция	Стадия онтогенеза	Температура (т-ра, °С)	Значения статистик F или H для ANOVA или Kruskal-Wallis ANOVA соответственно	Результаты попарного апостериорного сравнения семей по Tukey HSD		
				число сравнений	число сравнений, различающихся достоверно	значения <i>p</i>
Кострома	Яйцо	20	$H_{15,676} = 586, p < 0.001$	3	—	—
		28	$F_{11,461} = 224, p < 0.01$	56	40	<0.02
		Все 5 т-р	$F_{7,1793} = 150, p < 0.01$	56	52	<0.02
	Личинка	20	$F_{10,138} = 11, p < 0.01$	55	21	<0.03
		28	$H_{7,228} = 92, p < 0.0001$	—	—	—
		Все 5 т-р	$F_{2,279} = 7, p < 0.001$	3	3	<0.001
Москва	Яйцо	20	$F_{32,1779} = 68, p < 0.01$	528	313	<0.02
		28	$F_{30,1438} = 200, p < 0.01$	465	366	<0.04
		Все 5 т-р	$F_{16,6380} = 70, p < 0.01$	153	140	<0.01
	Личинка	20	$F_{24,734} = 7, p < 0.01$	600	34	<0.047
		28	$H_{29,950} = 297, p < 0.001$	—	—	—
		Все 5 т-р	$F_{14,3040} = 17, p < 0.001$	105	84	<0.01
Тула	Яйцо	20	$F_{12,644} = 86, p < 0.01$	78	63	<0.01
		28	$F_{11,516} = 427, p < 0.01$	66	45	<0.03
		Все 5 т-р	$F_{8,2225} = 81, p < 0.01$	36	35	<0.004
	Личинка	20	$F_{11,257} = 6, p < 0.001$	66	8	<0.03
		28	$F_{9,236} = 32, p < 0.01$	45	19	<0.03
		Все 5 т-р	$F_{4,672} = 12, p < 0.00001$	10	10	<0.045
Орел	Яйцо	20	$F_{16,659} = 100, p < 0.01$	136	88	<0.02
		28	$F_{14,770} = 132, p < 0.01$	105	71	<0.01
		Все 5 т-р	$F_{10,2861} = 347, p < 0.01$	3	—	—
	Личинка	20	$F_{13,252} = 3, p < 0.0001$	91	4	<0.02
		28	$F_{15,445} = 29, p < 0.01$	120	46	<0.02
		Все 5 т-р	$F_{5,858} = 8, p < 0.0001$	15	12	<0.007
Воронеж	Яйцо	20	$F_{14,505} = 477, p < 0.01$	105	90	<0.001
		28	$H_{9,456} = 381, p < 0.001$	—	—	—
		Все 5 т-р	$H_{3,664} = 9, p < 0.02$	—	—	—
	Личинка	20	$H_{10,199} = 76, p < 0.001$	—	—	—
		28	$F_{8,256} = 28, p < 0.01$	37	12	<0.001
		Все 5 т-р	—	—	—	—
Борисовка	Яйцо	20	$F_{14,778} = 51, p < 0.001$	105	62	<0.001
		28	$F_{12,526} = 542, p < 0.01$	78	61	<0.001
		Все 5 т-р	$F_{8,2003} = 116, p < 0.01$	36	34	<0.02
	Личинка	20	$F_{11,260} = 5, p < 0.001$	66	5	<0.049
		28	$F_{10,492} = 24, p < 0.01$	55	12	<0.02
		Все 5 т-р	$F_{3,574} = 6, p < 0.001$	6	4	<0.001

Примечание. Попарное апостериорное сравнение семей по средней продолжительности развития яиц и личинок было возможно только при использовании параметрического дисперсионного анализа (ANOVA). В тех случаях, когда характер распределения данных и/или наличие корреляции между средними и дисперсиями требовали использования непараметрических методов (Kruskal-Wallis ANOVA), апостериорное сравнение семей оказывалось невозможным.



Коэффициент регрессии скорости развития по температуре и нижней температурный порог развития *P. apterus*.

*а* — яйца, *б* — личинки. По оси абсцисс — температурный порог ( $^{\circ}\text{C}$ ), по оси ординат — коэффициент регрессии скорости развития по температуре ( $\text{сут}^{-1} \cdot \text{град}^{-1}$ ). 1 — Кострома, 2 — Москва, 3 — Тула, 4 — Орел, 5 — Воронеж 6 — Борисовка.

( $p = 0.10\text{—}0.49$ ) и от  $-0.62$  до  $0.61$  ( $p = 0.06\text{—}0.76$ ), а в объединенной выборке составили  $-0.13$  ( $p = 0.33$ ) и  $-0.05$  ( $p = 0.72$ ) для коэффициентов регрессии и температурных порогов соответственно.

### Обсуждение

Наши исследования впервые продемонстрировали наличие значительной изменчивости продолжительности и температурных норм развития между семьями внутри популяций. Исходя из общих соображений, мы не можем ожидать достоверных различий между всеми семьями в популяции, но тем не менее для значительной части семей во всех шести исследованных популяциях наличие достоверных различий было убедительно продемонстрировано. Поскольку эти различия существуют между семьями, т. е. группами близкородственных особей, это позволяет нам сделать вывод о том, что внутривидовая изменчивость продолжительности, коэффициента термоллабильности и порога развития клопа-солдатика имеет генетическую основу. Таким образом, задачу, впервые сформулированную Гроетерсом [5], наше исследование выполнило.

Вторым важным результатом является обнаружение достоверной положительной корреляции между коэффициентом термоллабильности и порогом развития яиц и личинок, что также ранее никем не было сделано на внутривидовом уровне. Наличие такой корреляции означает, что чем большей термоллабильностью (наклоном линии регрессии скорости развития по температуре) характеризуется развитие особей некоторой семьи, тем выше у этой семьи значение температурного порога развития. Следовательно, линии регрессии скорости развития по температуре семей клопа-солдатика обычно пересекаются. Полученные результаты впервые продемонстрировали наличие генетической взаимосвязанности (ковариации) между коэффициентом термоллабильности и порогом развития.

Прямая корреляция между коэффициентом термоллабильности и порогом развития была обнаружена на

большом количестве примеров на межвидовом уровне среди беспозвоночных животных и растений [6, 21—24], а также на внутривидовом уровне (межпопуляционная географическая изменчивость) у нескольких видов насекомых [6, 13, 14, 25, 26], в том числе и у клопа-солдатика [7]. Теперь мы вправе утверждать, что источником межвидовых и межпопуляционных различий температурных норм развития насекомых может быть внутривидовая наследственная изменчивость продолжительности, термоллабильности и порога развития, являющаяся объектом естественного отбора. Этот вывод подтверждается также и тем, что с помощью искусственного отбора на сокращение термоллабильности развития нам удалось получить скоррелированные изменения температурного порога и коэффициента термоллабильности развития личинок *P. apterus* [27].

Важным результатом является доказательство наличия заметных и достоверных различий между температурными нормами развития различных стадий жизненного цикла, в данном случае яиц и личинок клопа-солдатика. Показано, что во всех исследованных семьях и популяциях у яиц клопа-солдатика коэффициенты термоллабильности развития заметно и достоверно выше, а пороги развития — ниже по сравнению со значениями этих параметров у личинок (табл. 1). Эти результаты противоречат недавно предложенной концепции «изоморфизма скоростей развития насекомых и клещей» [28], согласно которой пороги развития всех стадий жизненного цикла вида должны быть одинаковыми, а различаться могут только наклоны линий регрессии скорости развития по температуре. Мы не исключаем, что для некоторых видов насекомых и клещей действительно характерен подобный изоморфизм. Однако клоп-солдатик, а также многие виды муравьев [23, 29] очевидным образом не подчиняются этой «закономерности», что делает ее не универсальной.

Более того, полученные нами результаты продемонстрировали отсутствие достоверной корреляции как между коэффициентами термоллабильности разви-

тия, так и между порогами развития яиц или личинок клопа-солдатика. Все коэффициенты корреляции между этими параметрами невелики, недостоверны и в разных популяциях принимают как положительные, так и отрицательные значения, что говорит об отсутствии какой-либо определенной связи между изучаемыми параметрами. Иными словами, впервые показано отсутствие генетической ковариации между температурными нормами развития различных стадий жизненного цикла вида, в данном случае яиц и личинок. Это означает, что термолабильность и порог развития яиц и личинок наследуются независимо и могут, следовательно, независимо изменяться в эволюции. Поскольку яйца клопа-солдатика развиваются во влажной и прохладной подстилке (собственные наблюдения), а личинки выбирают сухие прогреваемые солнцем места [30], можно полагать, что обнаруженное отсутствие генетической ковариации между температурными нормами развития яиц и личинок имеет адаптивную экологическую основу, поскольку позволяет им эволюционировать независимо.

Эти результаты также говорят об ограниченности концепции «изоморфизма скоростей развития». Мы убеждены в том, что если экологические условия обитания разных стадий жизненного цикла вида различаются, как это имеет место у клопа-солдатика, естественный отбор должен приводить к разрушению «изоморфизма скоростей развития» (если даже он существовал у предковых форм) и формированию различных норм реакции на температуру у особей, находящихся на разных стадиях онтогенеза.

Авторы признательны Е. Б. Лопатиной за ценные замечания, позволившие значительно улучшить рукопись статьи.

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 climatic variation // *Oecologia*. 1980. V. 45. P. 202—208.
- [2] Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects // *Am. Nat.* 1981. 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 adaptations in butterflies // *Insect Life-cycle Polymorphism: Theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause*. control. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 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] Balashov S. V., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Latitudinal variation of duration and thermal requirements of development in linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Insecta, Heteroptera, Pyrrhocoridae) // *International Symposium on the Environmental Physiology of Ectotherms and Plants*, July 11—16, 2005, Roskilde, Denmark, p. 13.
- [8] 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.
- [9] Phofolo 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.
- [10] Ferenz H. Anpassungen von *Pterostichus nigrita* F. (Col., Carab.) an subarctische begingungen // *Oecologia*. 1975. V. 19. P. 49—57.
- [11] Lee D., Spence J. Developmental adaptation of European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hebnner) in Alberta // *Can. Ent.* 1987. V. 119. P. 371—380.
- [12] Trimble R. M., Smith S. M. Geographic variation in development time and predation in the treehole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // *Can. J. Zool.* 1978. V. 56. P. 2156—2165.
- [13] 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. биохим. и физиол.* 2004. Т. 40. С. 134—141.
- [14] Лопатина Е. Б., Имамгалиев А. А., Кипятков В. Е. Широтная изменчивость продолжительности и термолабильности развития куколки трех видов муравьев рода *Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) // *Энтомологический обозр.* 2002. V. 81. P. 265—275.
- [15] Dingle H., Mousseau T. A., Scott S. M. Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.) // *Oecologia*. V. 84. P. 199—206.
- [16] 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.
- [17] Волкович Т. А., Горышин Н. И. Оценка и накопление фотопериодической информации у клопа солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Pyrrhocoridae, Hemiptera) для индукции яйцекладки // *Зоол. ж.* 1978. Т. 57. С. 46—55.
- [18] Nicholson M. D. On expressing the mean of rounded data // *Biometrics*. 1979. V. 35. P. 873—874.
- [19] Shaffer P. L. Prediction of variation in development period of insects and mites reared at constant temperatures // *Environ. Entomol.* 1983. V. 12. P. 1012—1019.
- [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] *Trudgill D. L., Honek A., Li D., Straalen N. M. van.* Thermal time — concepts and utility // *Ann. Appl. Biol.* 2005. V. 146. P. 1—14.
- [25] *Groeters F. R., Shaw D. D.* Association between latitudinal variation for embryonic development time and chromosome structure in the grasshopper *Caledia captiva* (Orthoptera: Acrididae) // *Evolution.* 1992. V. 46. P. 245—257.
- [26] *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, 1847 (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecologische Nachrichten.* 2005. V. 7. P. 69—76.
- [27] *Балашов С. В., Кипятков В. Е.* Первое доказательство возможности изменения температурных норм развития насекомых в результате искусственного отбора на быстрое или медленное развитие на примере клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // *Ж. эвол. биохим. и физиол.* 2008. Т. 44. С. 162—167.
- [28] *Jarosik V., Honek A., Dixon A. F. G.* Development rate isomorphy in insects and mites // *Am. Nat.* 2002. V. 160. P. 497—510.
- [29] *Kipyatkov V. E., Lopatina E. B.* The comparative study of thermal reactions norms for development in ants // *Insectes Sociaux* (submitted)
- [30] *Honek A., Stramkova K.* Behavioral regulation of developmental cycle in *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera: Pyrrhocoridae) // *Oecologia.* 1976. V. 24. P. 277281.

Поступила 17 VII 2007

STUDY OF INTRAPOPULATION VARIABILITY OF DURATION AND THERMAL NORMS OF DEVELOPMENT OF THE LINDEN BUG *PYRRHOCORIS APTERUS* (HETEROPTERA, PYRRHOCORIDAE)

© S. V. Balashov and V. E. Kipyatkov

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

ABSTRACT

The existence of significant variability in duration and temperature norms of development has been shown for the first time between families within insect populations. This variability is inter-family and therefore has genetic basis. Revealed for the first time is the statistically significant positive correlations between the regression coefficient of the rate of development for temperature and the threshold of temperature for development of eggs and larvae from different families. The greater the slope of the regression line of the development rate for temperature, the higher the temperature threshold value in this particular family. These results demonstrate for the first time existence of genetic co-variation between the regression coefficient and the temperature threshold within the insect populations. It is suggested that the intrapopulation genetic variability in the development time, regression coefficient, and the temperature threshold for development, which is the subject of natural selection, might be the source of the interpopulation and interspecies variability of the temperature reaction norms of development. It was found that value of the linear regression coefficient of development rates for temperature were statistically significantly higher, while the temperature threshold values — lower in eggs as compared with the corresponding parameters in larvae. These results obviously are in contradiction with the concept of the «developmental rate isomorphy in insects and mites» (Jarosik et al., 2002 which claims that the temperature threshold for development should be the same for all species cycle stages, so that only slopes of the regression lines can differ. Shown for the first time was the absence of genetic co-variability of the temperature reaction norms for *Drosophila* of different life cycle stages, i. e., eggs and larvae. This means that the regression coefficient (as well as the temperature requirement of the sum of the degree-days) and the temperature threshold for development in eggs and larvae are inherited independently and thereby they can change in evolution independently according to specific environmental condition under which these life cycle stages exist.

*Key words:* *Pyrrhocoris apterus*, temperature norms of reaction, temperature threshold, thermolability, variability, isomorphism, of development rate.