

УДК 595.7:575.2:591.543

© В. Е. Кипятков и Е. Б. Лопатина

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ У НАСЕКОМЫХ: НОВЫЕ ПОДХОДЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

[V. E. Kipyatkov a. Lopatina E. B. INTRA-SPECIFIC VARIATION OF THERMAL REACTION
NORMS FOR DEVELOPMENT IN INSECTS: NEW APPROACHES AND PERSPECTIVES]

Одной из важнейших форм зависимости эктотермных организмов от термических условий среды обитания является влияние температуры на скорость роста и продолжительность развития особей. Эта форма фенотипической пластичности организма характеризуется его температурными нормами реакции (Roff, 1980, 1992; Groeters, 1992; Nylin, 1994). В данной работе коротко рассмотрены основные параметры, характеризующие влияние постоянных температур на продолжительность развития насекомых. Основное внимание уделено относительно новому направлению в эволюционной экологии – изучению внутривидовой изменчивости температурных норм развития.

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ: ЛИНЕЙНАЯ МОДЕЛЬ

Широко известно (Кожанчиков, 1961; Горышин, 1966; Медников, 1966, 1977; Campbell et al., 1975; Wagner et al., 1984 и др.), что в пределах благоприятных для жизнедеятельности температур продолжительность развития насекомых и других эктотермных организмов обнаруживает приблизительно гиперболическую зависимость от температуры (см. рис 1, а, 7). Основное уравнение, или “гипербола Блунка” (Blunck, 1914; 1923), как его называют в русской литературе, выглядит следующим образом:

$$D = \frac{K}{T - T_0} \quad (1)$$

где D – продолжительность развития в днях, часах и т. п., T – температура, при которой происходит развитие, T_0 – температурный, или термальный, порог развития, и K – константа. Уравнение (1) фактически отображает температурную норму реакции особей данного вида, популяции, семьи и т. п. по продолжительности развития. В соответствии с ним продолжительность развития гиперболически возрастает при понижении температуры и становится бесконечно большой при достижении температуры T_0 (рис. 2). Из этого следует, что при пороговой температуре развитие не происходит. С гиперболическими уравнениями трудно работать на практике, их сложно изображать и неудобно сравнивать.

Гиперболическую зависимость легко преобразовать в линейную при использовании обратной величины функции. Поэтому, если мы определим скорость развития (R) как обратную величину его продолжительности ($R = 1/D$), то уравнение (1) можно преобразовать в линейную форму:

$$(2) \quad R = a + bT$$

где a – константа и b – коэффициент линейной регрессии скорости развития по температуре. Скорость развития при таком ее определении выражает долю полного развития, осуществляющуюся за единицу времени, например за одни сутки. В более ранних работах, вероятно для достижения большей образности, скорость измеряли в процентах от полного развития, умножая $1/D$ на 100 % (см. рис. 1, 6). В настоящее время принято более корректное выражение скорости в долях от единицы (рис. 2). Размерность скорости развития составляет D^{-1} , например $сут^{-1}$.

График уравнения (2) отображает (рис. 2) температурную норму реакции особей данного вида, популяции, семьи и т. п. по скорости развития. Он представляет собой прямую линию, пересекающую ось абсцисс в точке T_0 . Таким образом, температурный порог – это температура, при которой скорость развития равна нулю. Иногда этот порог также называют “нижним”, подразумевая, что существует еще и “верхний” порог (см. рис. 1 а), однако природа последнего совершенно иная и поэтому его лучше называть верхним пределом развития.

Константа a в уравнении (2) является интерсептой уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре и определяет точку пересечения линии регрессии с осью ординат, поэтому она обычно имеет отрицательное значение. Размерность константы та же, что и у скорости развития, т. е. D^{-1} .

Коэффициент линейной регрессии скорости развития по температуре b имеет размерность $D^{-1} \times T^{-1}$ (например, $сут^{-1} \times град^{-1}$) и определяет, на какую величину изменяется

скорость развития при увеличении или уменьшении температуры на один градус.

Фактически он является тангенсом угла наклона линии регрессии к оси абсцисс (рис. 2). Чем больше угол наклона линии регрессии к оси абсцисс (т. е. чем выше значение коэффициента b), тем сильнее с изменением температуры изменяется скорость развития, и наоборот.

Следовательно, коэффициент регрессии b – это очень важный параметр, характеризующий степень зависимости скорости развития от температуры, или, иначе, термолабильность развития. Поэтому его можно называть также коэффициентом термолабильности развития (Кожанчиков, 1946, 1961; Медников, 1966, 1977).

Температурный порог развития определяют из уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре с помощью формулы, которую легко вывести, приравняв в уравнении (2) скорость развития к нулю:

$$T_0 = -a/b \quad (3)$$

Из линейной зависимости скорости развития от температуры следует так называемое “правило постоянства суммы эффективных температур”. Действительно, уравнение (1) может быть преобразовано как:

$$D \times (T - T_0) = K \quad (4)$$

Отсюда следует, что произведение продолжительности развития на так называемую эффективную, т. е. превышающую порог температуру, есть величина постоянная и равная K . Если в разные дни развития среднесуточная температура была неодинаковой, то формула (4) преобразуется следующим образом:

$$\sum_{n=1}^{n=D} d \times (T_n - T_0) = K \quad (5)$$

где d – величина, имеющая размерность единицы, используемой для измерения продолжительности развития, обычно это одни сутки; D – число суток развития.

Параметр K имеет размерность $T \times D$, например, *сут* \times *град*. Поэтому правильнее всего называть эту величину “сумма градусо-дней”. Часто используемое название “сумма эффективных температур” неверно по существу, поскольку не отражает способ вычисления и размерность данного параметра. Несмотря на то что математическая сущность и размерность параметра K точно определены уравнениями (4) и (5), эти уравнения редко пригодны для его прямого вычисления, главным образом по причине естественной изменчивости продолжительности развития. Сумма градусо-дней является обратной величиной коэффициента регрессии, и ее корректное вычисление следует выполнять по формуле:

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

Вывести эту формулу можно, подставив в уравнение (4) вместо D обратную величину скорости развития из уравнения (2) и учитывая, что согласно уравнению (3) $a = -bT_0$.

Совершенно неправильно, как это делают некоторые авторы (Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004), вычислять значения K для каждой экспериментальной температуры, используя полученную при данной температуре среднюю продолжительность развития и температурный порог, вычисленный по всем точкам или взятый из литературных источников. Сумма градусо-дней – это фактически “коллективный” параметр, определяемый уравнением регрессии и зависящий от продолжительности развития при всех температурах и от порога развития, специфичного для того же уравнения регрессии. Поэтому для каждой данной выборки (эксперимента) может существовать только одно значение суммы градусо-дней, вычисляемое по формуле (6) (Медников, 1966, 1977; Campbell et al., 1974; Honěk, Kocourek, 1988, 1990; Honěk, 1996a, 1996b).

Параметры, характеризующие линейную зависимость скорости развития насекомых от температуры, или, иначе, температурные нормы развития, а именно порог развития, коэффициент регрессии (термолабильности) и сумму градусо-дней, нередко по традиции именуют температурными константами развития, хотя уже давно стало ясно, что эти параметры изменчивы и константами в биологическом смысле не являются. Следует также заметить, что поскольку сумма градусо-дней является обратной величиной коэффициента регрессии, то одновременное их использование без специальной необходимости излишне.

НЕЛИНЕЙНЫЕ МОДЕЛИ

Классическая линейная модель очень точно описывает зависимость скорости развития насекомых от температуры в области благоприятных для их активной жизнедеятельности температур. Однако вне этого диапазона линейность нарушается: скорость развития оказывается выше предсказываемой линейной моделью при более низких температурах и ниже – при более высоких (рис. 1, б б). Таким образом, реальная зависимость скорости развития эктотермных организмов от температуры имеет вид уплощенной сигмоиды (рис. 3), центральная часть которой, немного ниже и немного выше точки перегиба, очень мало отличается от прямой линии (Davidson, 1944; Campbell et al., 1975; Ratte, 1985), что и дает возможность применять в этой области линейную аппроксимацию (Campbell et al., 1975; Wagner et al., 1984).

Необходимо отметить, что при температуре, соответствующей порогу развития, вычисленному по уравнению линейной регрессии, скорость развития в действительности не

равна нулю. Таким образом, этот порог является условным параметром, применимым только в рамках линейной модели. Реальный физиологический порог развития, при котором скорость развития действительно равна нулю, должен быть заметно ниже (рис. 1, 3). Однако его точное определение в эксперименте практически невозможно, поскольку при околопороговых температурах развитие протекает очень медленно, а выживаемость насекомых невелика (Campbell et al., 1975; Wagner et al., 1984; Ratte, 1985). Метод непрямого определения физиологического порога, предложенный Де Вильде (De Wilde, 1950), очень трудоемок и позволяет получать лишь очень приблизительные оценки (см. Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004). Кроме того, следует подчеркнуть, что значение физиологического порога, даже если его удалось определить, ни в коем случае не может быть использовано для расчета суммы эффективных температур, как полагали некоторые авторы. Для этой цели пригодно лишь значение порога, определенное методом линейной регрессии по уравнению (3).

При достаточно высоких температурах наблюдается не только отклонение от линейности, но даже заметный рост продолжительности и уменьшение скорости развития (рис. 1, 3, 6). Это послужило основанием для утверждений о наличии так называемого “оптимума развития”, т. е. температуры, при которой скорость развития максимальна, и “верхнего порога развития”, при достижении которого развитие прекращается (Blunck, 1923; Ludwig, 1928; Wagner et al., 1984; Ratte, 1985). Однако практически у всех исследованных видов даже при температуре “оптимума развития” уже значительно повышается смертность, а определение “верхнего порога развития” оказывается вообще невозможным, поскольку при таких высоких температурах насекомые не выживают (Wagner et al., 1984). Все имеющиеся факты говорят о том, что температурный оптимум развития насекомых примерно совпадает с областью линейной зависимости скорости развития от температуры (Campbell et al., 1975; Винберг, 1983; Ratte, 1985; Trudgill et al., 2005).

Для точного описания зависимости скорости развития от температуры предложено множество нелинейных моделей, начиная от так называемого уравнения цепной линии Яниша до более современных “биофизических” моделей. По своей математической природе они могут быть экспоненциальными, степенными, логистическими, сигмоидными, гауссовскими и др. (см. обзоры: Горышин, 1966; Медников, 1977; Wagner et al., 1984). Подробное рассмотрение различных нелинейных моделей выходит за рамки данной работы.

Единственным преимуществом нелинейных моделей является возможность точного расчета скоростей развития при температурах, далеких от оптимума, когда это необходимо (Taylor, 1981; Wagner et al., 1984; Маршаков, 1984; Lamb, 1992). Однако применение этих

моделей в исследованиях и тем более в практике фенологического прогноза ограничивает множество факторов.

1. Трудность выбора подходящей модели из множества существующих; критерии для такого выбора неясны (Wagner et al., 1984; Маршаков, 1984).

2. Необходимость экспериментального определения скорости развития при многих температурах, что трудоемко и особенно трудно осуществить при температурах заметно ниже и выше оптимума.

3. Необходимость экспериментального определения "оптимума", т. е. максимальной скорости развития, что сделать также нелегко.

4. Отсутствие параметров, имеющих ясное биологическое значение, таких как порог развития и число градусо-дней.

5. Трудность или невозможность проведения сравнительных исследований на большом количестве видов.

Преимущества линейной модели

Возможность широкого применения линейной модели определяется тем, что зависимость скорости развития от температуры у большинства видов насекомых (хотя и не у всех) практически не отличается от линейной в благоприятном для развития диапазоне температур (Campbell et al., 1975; Wagner et al., 1984; Lamb, 1992). Линейная модель обладает следующими основными преимуществами.

1. Математическая простота.

2. Легкость расчета всех параметров с помощью регрессионного анализа.

3. Отсутствие необходимости проводить эксперименты при многих значениях температуры, особенно слишком низких или высоких – достаточно 3–5 значений в пределах оптимальной зоны.

4. Возможность вычислять статистические ошибки для всех основных параметров (Campbell et al., 1974).

5. Понятный адаптивный экологический смысл термальных констант.

6. Наличие материала для сравнительных исследований (в настоящее время накоплены данные по сотням видов насекомых).

Благодаря этим особенностям линейная модель, несмотря на ее приближенность, очень широко используется в исследованиях по экологии насекомых (Campbell et al., 1975; Wagner et al., 1984; Trudgill et al., 2005). Правило суммы эффективных температур

оказывается приемлемым в большинстве случаев (Lamb, 1992; Honěk, 1996) и на практике дает достаточно хорошие прогнозы развития популяций вредителей (Pruess, 1983).

Особенно перспективно использование линейной модели и термальных констант в сравнительных исследованиях жизненных циклов насекомых. Коэффициент регрессии скорости развития по температуре и его обратная величина – сумма градусо-дней – позволяют сравнивать виды по их температурным требованиям и степени термолабильности развития. Порог развития, определяемый из уравнения регрессии, хотя и является условным параметром, тем не менее, также удобен для сравнения видов. Есть все основания полагать, что его значение тесно связано с величиной реального физиологического порога (Lamb, 1992). Очевидно, что если у одного вида вычисленный по уравнению регрессии порог на несколько градусов ниже, чем у другого, то и реальные физиологические пороги у этих видов различаются примерно так же. Это и создает возможность для объективного сравнения видов.

Серьезным недостатком линейной модели является невозможность однозначного определения диапазона температур, в пределах которого эта модель применима. Если в анализ включаются слишком низкие или слишком высокие температуры, при которых у данного вида зависимость заметно отклоняется от линейной, это приводит к занижению значений порога и коэффициента регрессии (Wermelinger, Seifert, 1998; Саулич, 1999). На основе анализа большого массива литературных данных Хонек (Honěk, 1990) показал, что чем более низкие температуры использованы в эксперименте, тем в среднем меньшие значения порога и коэффициента регрессии получаются при расчетах для одного и того же вида. Поэтому при проведении экспериментов и обработке их результатов необходимо строго контролировать соответствие объема полученных данных требованиям линейности, для чего существуют специальные статистические тесты (Campbell et al., 1975; Shaffer, 1983; Sokal, Rohlf, 1995). Точки, заметно отклоняющиеся от линейной зависимости, следует исключать. Необходимо строго соблюдать описанные в специальной литературе (Campbell et al., 1975; Shaffer, 1983) требования по минимальному объему исследуемых выборок, числу экспериментальных температур и статистическим процедурам.

Межвидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых

В конце XX в. был достигнут значительный прогресс в исследовании температурных норм развития насекомых: были обнаружены общие закономерности межвидовой изменчивости термальных констант (Honěk, Kocourek, 1988, 1990; Honěk, 1996a). Оказалось, что между значениями суммы градусо-дней и температурного порога в целом существует

отрицательная корреляция, т. е. при понижении порога сумма градусо-дней, как правило, увеличивается, и наоборот. Одновременно это показывает наличие положительной корреляции между порогом и коэффициентом регрессии, поскольку последний является обратной величиной суммы градусо-дней. Труджилл и Перри (Trudgill, Perry, 1994; Trudgill, 1995) предложили функциональное объяснение этой зависимости. Видам, обитающим в более высоких широтах, выгодно обладать более низкими порогами развития, что делает развитие возможным при более низких температурах, но одновременно приводит к уменьшению коэффициента термолабильности. Таким образом, по мнению этих авторов, обнаруженная на межвидовом уровне отрицательная корреляция между значениями порога и суммы градусо-дней объясняется существованием видов, адаптированных к обитанию на разных широтах, т. е. в условиях различного климата.

Действительно, Хоньку (Honěk, 1996b) удалось выявить значимую отрицательную корреляцию между температурным порогом и географической широтой местности, в которой обитает вид. Напротив, для суммы градусо-дней была обнаружена тенденция к увеличению с юга на север, оказавшаяся значимой лишь для стадии яйца. Наши исследования на муравьях Палеарктики (Lopatina, Kiryatkov, 1998) позволили обнаружить те же закономерности. Выявлена значимая положительная корреляция между величинами коэффициента регрессии и температурного порога развития, а также установлено, что виды, обитающие в более южных областях, имеют в среднем более высокую термолабильность развития и более высокие пороги развития по сравнению с видами, распространенными севернее (рис. 4).

Логика рассуждений Труджилла и Перри (Trudgill, Perry, 1994) основана на предположении о том, что между суммой градусо-дней (коэффициентом регрессии) и порогом развития существует какая-то генетическая или физиологическая связь. Поэтому в эволюции при увеличении коэффициента регрессии, как правило, порог также возрастает, и наоборот, величина порога уменьшается при снижении термолабильности (Trudgill et al., 2005). Доказательства наличия генетической ковариации между коэффициентом регрессии и порогом впервые получены в наших исследованиях (см. далее).

Таким образом, важнейшая закономерность межвидовой изменчивости температурных норм развития у насекомых заключается в том, что у более северных видов линии регрессии скорости развития по температуре имеют в среднем меньший наклон к оси абсцисс, что связано с меньшими значениями коэффициента регрессии и порога. Сумма градусо-дней в направлении с юга на север в среднем увеличивается. Подобную внутривидовую изменчивость температурных норм реакции мы относим к первому типу широтной изменчивости (рис. 5, а).

Существует ли внутривидовая изменчивость температурных норм развития?

В первой половине XX в. практически общепринятым было представление о внутривидовой стабильности термальных констант, характеризующих влияние температуры на продолжительность развития насекомых. В значительной степени именно поэтому они именовались константами и рассматривались как стабильные физиологические признаки, определяемые видоспецифичными свойствами белков, цитоплазмы клеток и т. п. (Bělehrádek, 1935; Кожанчиков, 1946, 1961; Горышин, 1966). Некоторые исследователи, однако, отмечали, что температурные нормы развития личинок могут изменяться в зависимости от питания и других внешних факторов (Ludwig, 1928).

Вопрос о существовании внутривидовой географической изменчивости термальных констант был впервые исследован Данилевским (1957, 1961) на примере двух видов чешуекрылых – *Acronycta rumicis* и *Spilosoma menthastri*. Рисунки, приведенные в этих работах, демонстрируют небольшие, но вполне определенные различия по термолабильности развития между исследованными географическими популяциями (рис. 6). Тем не менее, Данилевский (1961 : 133) пишет: “Можно отметить лишь несколько более замедленное развитие сухумских гусениц, в связи с чем вычисленная для них сумма эффективных температур почти на 10 % больше, чем для белгородских и ленинградских. Но такие отклонения лежат в пределах допустимой экспериментальной ошибки”. Позднее Кэмпбелл с соавторами, обсуждая данные Данилевского, заметили, что эти различия хотя и невелики, но вполне значимы статистически (Campbell et al., 1974).

На основании своих исследований и некоторых литературных данных Данилевский (1961 : 137) приходит к выводу об “...относительном постоянстве температурных требований активных стадий внутривидовых географических популяций...” и фактически рассматривает термальные константы как стабильный видовой признак. Представление о “видовом ранге температурных норм развития” поддерживалась некоторыми авторами до самого последнего времени (Саулич, 1999 : 258).

Во второй половине XX в. развитие эволюционной экологии поставило под сомнение правильность представлений о неизменности температурных норм развития внутри видов. Если температурные нормы различны у близких видов, то они также могут различаться у подвидов, экотипов и локальных популяций. Теория жизненных циклов (Stearns, 1992; Roff, 1992) предсказывала существование адаптивной внутривидовой изменчивости температурных норм развития. Согласно этой теории все основные параметры жизненного цикла, в том числе и физиологические нормы реакции эктотермных организмов на

температуру, должны зависеть от климата, поскольку естественный отбор оптимизирует параметры развития и размножения в каждой популяции, приводя их в соответствие с локальными климатическими условиями (Roff, 1980; Taylor, 1981; Nylin, 1994).

Действительно, внутривидовая географическая изменчивость температурных норм развития была обнаружена у целого ряда видов (Campbell et al., 1974; Дружелюбова, 1976; Groeters, 1992), список которых приведен Хонеком (Honěk, 1996b). Появились также данные о внутривидовой изменчивости температурных норм развития насекомых, связанной с питанием различными видами корма (Горышин и др., 1988) или развитием на разных хозяевах (Padua et al., 1996), а также с сезонными различиями – наличием или отсутствием диапаузы в предшествующем развитии (Кожанчиков, 1961; Morris, Fulton, 1970; Nechols et al., 1983; Turnock et al., 1983, 1985; Саулич, Волкович, 2004).

Очень интересно, что во многих работах были получены данные о значительном постоянстве термальных констант в пределах видовых ареалов (Lamb et al., 1987; Nechols et al., 1987; Tauber et al., 1987; Groeters, 1992; Mogi, 1992, и др.), что на первый взгляд подтверждает точку зрения Данилевского (1961). Здесь следует заметить, что в некоторых из этих публикаций небольшие различия между географическими популяциями все-таки обнаруживаются, но оказываются либо статистически незначимыми, либо, по мнению авторов этих работ, слишком малыми для того, чтобы обсуждать их возможное значение.

Учитывая предсказания теории жизненных циклов и фактические данные о наличии внутривидовой изменчивости у многих насекомых, следует признать, что для объяснения географической стабильности норм реакции на температуру уже недостаточно просто квалифицировать эти нормы как видовой признак, а требуется выявление специальных механизмов, обеспечивающих его стабильность. Для объяснения отсутствия внутривидовой изменчивости температурных норм развития был выдвинут целый ряд гипотез (Roff, 1980; Nechols et al., 1987; Tauber et al., 1987; Groeters, 1992), подробное рассмотрение которых выходит за рамки данной работы. С точки зрения теории жизненных циклов наибольший интерес представляют гипотезы, объясняющие отсутствие адаптивной географической изменчивости термолабильности развития компромиссным характером действия естественного отбора, обусловленным наличием компенсаций (trade-offs). Полезное в некоторых случаях увеличение скорости развития при более высоких температурах неизбежно ведет к уменьшению ее при более низких температурах, а также к повышению температурного порога развития (вследствие взаимосвязанности порога и коэффициента термолабильности), что может оказаться невыгодным. В результате отбор приводит к компромиссному результату, что и обуславливает отсутствие географической изменчивости термолабильности и порога развития (Nechols et al., 1987; Tauber et al., 1987; Groeters, 1992).

Литературные данные и взгляды исследователей на внутривидовую изменчивость температурных норм развития противоречивы (Groeters, 1992). В одних случаях широтная изменчивость соответствует первому типу (рис. 5, а), т. е. оказывается такой же, как и на межвидовом уровне (Heron, 1972; Benson et al., 1994), в других же – имеет прямо противоположный характер (Brenner et al., 1981; Obrycki, Tauber, 1982), т. е. согласно нашей классификации соответствует второму типу (рис. 5, б). Адаптивный смысл внутривидовой географической изменчивости термолабильности и порога развития до сих пор недостаточно ясен. Наши исследования позволили лучше понять это явление.

Новая методика определения термальных констант

На наш взгляд, противоречивость фактов и мнений относительно внутривидовой изменчивости термолабильности и порога развития насекомых объясняется следующими основными причинами.

1. Различия температурных норм развития между разными популяциями или иными выборками особей одного вида обычно невелики (Campbell et al., 1974), и только на этом основании многие авторы вслед за Данилевским (1957, 1961) делают вывод об отсутствии внутривидовой изменчивости (Groeters, 1992; Jarošik et al., 2002b).

2. Статистические ошибки коэффициента регрессии, суммы градусо-дней и порога развития в исследованиях, проведенных традиционными методами, обычно не определяют, а если и вычисляют, то они оказываются очень значительными. Поэтому в большинстве исследований статистическую значимость обнаруженных различий не удается доказать.

Такое положение в значительной степени является следствием традиционной методики определения термальных констант, основанной на использовании средних продолжительностей развития, вычисленных для каждой экспериментальной температуры. Получив эти средние, вычисляют их обратные значения, т. е. средние скорости развития при каждой температуре, наносят их на график и аппроксимируют прямой линией – либо визуально, либо с помощью регрессионного анализа. При этом многие авторы вообще не вычисляют статистические ошибки термальных констант (Горышин, 1966; Медников, 1966; Ratte, 1985; Honěk, Kocourek, 1988; Groeters, 1992; Саулич, 1999; Saska, Honěk, 2003; Саулич, Волкович, 2004). Если же ошибки вычисляют, то они оказываются очень значительными (рис. 7, а) вследствие малого объема выборки, равного в данном случае числу экспериментальных температур (Campbell et al., 1974). В связи с этим было высказано предположение, что термальные константы и в особенности порог развития в принципе невозможно определить настолько точно, чтобы можно было доказать статистическую

значимость небольших различий, обнаруживаемых между внутривидовыми популяциями или стадиями жизненного цикла (Jarošik et al., 2002). На этом основании была сформулирована концепция “изоморфизма скоростей развития”, постулирующая наличие единого температурного порога для всех стадий жизненного цикла вида (Jarošik et al., 2002, 2003; Saska, Honěk, 2003).

Между тем принципиально иная методика, основанная на использовании индивидуальных скоростей развития, определенных у разных особей при каждой экспериментальной температуре, была предложена еще в 1974 г. (Campbell et al., 1974). Вплоть до последнего времени почти никто почему-то не следовал этим рекомендациям, хотя работу Кэмпбелла с соавторами постоянно цитируют. Начиная с 1998 г., мы работаем по данной методике, причем значительно ее усовершенствовали.

Основное отличие новой методики от традиционной заключается в том, что скорость развития определяют для каждой особи, включенной в эксперимент, как величину, обратную продолжительности ее развития. После этого проводят регрессионный анализ по всей совокупности индивидуальных скоростей развития, полученных при всех экспериментальных температурах, и вычисляют константу a и коэффициент b уравнения линейной регрессии с их статистическими ошибками (Campbell et al., 1974; Sokal, Rohlf, 1995), а затем по уравнениям (3) и (6) вычисляют температурный порог и сумму градусо-дней. Статистические ошибки температурных констант определяют по специальным формулам (Campbell et al., 1974). Вследствие большого объема выборки, определяемого в данном случае числом особей, а не количеством значений температуры в эксперименте (Campbell et al., 1974), значения стандартной ошибки получаются значительно меньшими, чем при использовании традиционной методики (рис. 7, б).

Для точной оценки термальных констант необходимо определить продолжительность развития не менее чем 50 особей при каждой из 3 или 4 постоянных температур, заведомо не выходящих за пределы диапазона линейности (Campbell et al., 1974). Мы предпочитаем использовать 5 температур, что позволяет при необходимости снизить минимальный размер выборки при каждой температуре до 30 особей. Однако следует помнить, что чем больше исследовано особей, тем меньше значения стандартной ошибки всех изучаемых параметров. Для анализа и статистической оценки столь больших массивов данных мы применяем разработанную В. Е. Кипятковым программу DevRate 4.3, реализованную в приложении QuattroPro 9.0.

В соответствии с требованиями статистики при определении продолжительности развития интервал между учетами не должен превышать величины стандартного отклонения (а лучше – половины стандартного отклонения) измеряемой величины (Nicholson, 1979;

Shaffer, 1983). Следовательно, во многих случаях необходимо проводить учеты не менее двух раз в сутки, что очень трудоемко. Поэтому мы разработали новый метод автоматической регистрации продолжительности развития непитающихся стадий жизненного цикла насекомых. Он заключается в мониторинге развития насекомых путем регулярного фотографирования планшета с разложенными по лункам яйцами или куколками с помощью цифровой камеры. Автоматическое фотографирование производится каждый час или даже чаще, что позволяет после анализа снимков вычислять продолжительность развития яиц и куколок с точностью не ниже ± 1 ч. Подобная точность определения продолжительности развития была недостижима для большинства более ранних исследований.

Для получения более надежных результатов чрезвычайно важна точность измерения и регулирования температуры в экспериментах. Нами впервые в России разработаны и внедрены в практику лабораторного эколого-физиологического эксперимента современные технические средства регулирования и измерения температуры, основанные на использовании контроллеров аналогового и цифрового ввода-вывода для лабораторной автоматизации серий RL и NL с датчиками температуры DS1820 (поставщик НИЛ АП, Таганрог). Это оборудование позволяет осуществлять регистрацию и регулирование температуры в фототермостатах с помощью компьютера. При этом регистрация температуры осуществляется с точностью 0.0625 °С непрерывно или с любой необходимой частотой, что позволяет получать абсолютно надежные значения среднесуточной температуры. Компьютерный контроль температуры вместе с термокамерами, сочетающими неинерционное нагревание и охлаждение путем вдувания холодного воздуха, дает возможность поддерживать в экспериментах постоянные температурные режимы с точностью ± 0.1 °С. Такая точность регулирования почти на порядок превышает параметры оборудования предыдущего поколения и более чем достаточна для изучения температурных норм развития насекомых.

В итоге применение новой методики со всеми дополнениями и уточнениями дало возможность значительно повысить точность вычисления термальных констант и уменьшить значения их стандартных ошибок на порядок, а в некоторых случаях даже более (рис. 7). Эта методика позволила нам фактически впервые обнаруживать значимые различия между термальными константами, характеризующими температурные нормы развития насекомых из различных популяций (Лопатина и др., 2002; Kipyatkov, Lopatina, 2002; Кипятков и др., 2004), семей (Балашов, Кипятков, 2008б) и поколений (Балашов и др., 2007). Были также получены новые данные о фенотипической пластичности температурных норм развития, т. е. о возможности их изменения под действием факторов внешней среды – фотопериодических

условий (Lopatina et al., 2007), пищи (Балашов и др., 2007) и сезона года (Kiryatkov et al., 2005).

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

1. Внутривидовая географическая изменчивость

В наших исследованиях были получены принципиально новые результаты, позволившие прийти к заключению, что нормы реакции муравьев на температуру изменяются в соответствии с локальными особенностями климата: продукция яиц, выращивание расплода, рост и развитие особей становятся более зависимыми от температуры в северных регионах (Kiryatkov, Lopatina, 2002; Лопатина и др., 2002; Кипятков и др., 2004). Это соответствует большему углу наклона графика нормы реакции к оси абсцисс у северных популяций, т. е. второму типу широтной изменчивости температурных норм реакции (рис. 5, б). Таким образом, северные популяции муравьев демонстрируют адаптации к более быстрому развитию при относительно высоких температурах, т. е. фактически являются более термофильными и stenotherмными по сравнению с южными популяциями.

Точно такие же широтные изменения нормы реакции на температуру были обнаружены нами ранее в исследованиях по дыханию муравьев рода *Myrmica* (Elmes et al., 1999; Nielsen et al., 1999). Оказалось, что дыхание рабочих муравьев с более высоких широт характеризуется более высокими значениями коэффициента Q₁₀, и поэтому их метаболизм протекает интенсивнее по сравнению с особями из южных районов при высоких температурах, но менее интенсивен при низких температурах. Таким образом, дыхательный метаболизм северных муравьев в большей степени зависит от температуры, что также соответствует большему углу наклона графика нормы реакции к оси абсцисс (рис. 5, б). Эти выводы хорошо согласуются с высокой термофильностью муравьев. Их существование в зоне умеренного климата стало возможным прежде всего благодаря социальному образу жизни и способности создавать в своих гнездах наиболее благоприятные температурные условия для развития потомства за счет либо активной терморегуляции, либо выбора наиболее теплых микростадий и специальной конструкции гнезд, обеспечивающей их прогревание солнцем.

Дальнейшие более полные исследования показали, что закономерности широтной изменчивости температурных норм развития у муравьев рода *Myrmica* значительно сложнее, чем это представлялось на первый взгляд (Kiryatkov et al., 2005a, 2005b; Kiryatkov, Lopatina,

2006; Кипятков, Лопатина, 2007). Например, значения температурного порога развития и коэффициента линейной регрессии скорости развития по температуре у личинок и куколок возрастают с юга на север примерно до Полярного круга, а затем на северной границе ареала снижаются (рис. 8, б, в). В то же время у яиц столь заметного снижения этих параметров на Крайнем Севере не происходит (рис. 8, а). Совершенно невозможно объяснить описанные закономерности на основе простого утверждения о том, что “на юге тепло, а на севере холодно”.

В поисках адаптивного значения обнаруженной изменчивости мы исследовали фенологию развития колоний и микроклимат гнезд муравьев рода *Myrmica* в интервале широт от 50° (Белгород) до 69° (Мурманск) с. ш. Для исследования суточной и сезонной динамики температуры в гнездах муравьев были использованы автономные микропроцессорные регистраторы температуры Tinytalk® II. Они измеряют температуру в месте нахождения через заданные промежутки времени и накапливают в памяти данные, полученные в течение длительных периодов (до 10–12 месяцев). Эти исследования еще не завершены, но уже дали интересные результаты (Lopatina, Kipyatkov, 2006; Лопатина, Кипятков, 2007). Оказалось, что в июне и июле, когда муравьи выращивают основную часть расплода, среднесуточные температуры в гнездах северных муравьев почти такие же, как у южных, за исключением крайней северной точки – Мурманска, где в гнездах заметно прохладнее (рис. 9, а). При этом максимальные дневные температуры в июне и июле даже возрастают с юга на север, вновь за исключением Мурманска (рис. 9, б). Такие изменения микроклимата объясняются происходящими вдоль широтного градиента с юга на север адаптивными изменениями в предпочтении микроместообитаний и структуре гнезд, обеспечивающими лучшее поглощение гнездами солнечного тепла.

Полученные результаты впервые показали, какое адаптивное значение может иметь широтная изменчивость температурных норм развития, существующая у муравьев рода *Myrmica*. В направлении с юга на север коэффициенты регрессии скорости развития по температуре для всех стадий жизненного цикла муравьев в целом возрастают (рис. 8), а следовательно, увеличивается наклон линий регрессии к оси абсцисс, так же как и порог развития (рис. 10). Следует заметить, что у всех 3 исследованных видов линии регрессии различных географических популяций пересекаются в области 14–16 °С (рис. 10). Это означает, что в более северных популяциях по сравнению с более южными скорость развития выше при относительно более высоких температурах (выше точек пересечения линий регрессии), но ниже при относительно более низких температурах (ниже точек пересечения линий регрессии). Таким образом, северные популяции муравьев демонстрируют адаптации к более быстрому развитию при относительно высоких

температурах. Повышенная термолабильность развития в северных популяциях муравьев позволяет им эффективнее использовать более высокие дневные температуры для ускоренного выращивания расплода. Такие температурные условия по нашим данным действительно существуют в гнездах муравьев на севере (рис. 9). Однако на Крайнем Севере, вблизи границы распространения муравьев рода *Myrmica*, где климатические условия уже не позволяют им создавать столь благоприятный микроклимат в гнездах (рис. 9), высокая термолабильность развития больше не является адаптивной. В этих условиях более выгодным может быть уменьшение термолабильности, позволяющее развиваться быстрее при более низких температурах. Поэтому термолабильность развития личинок и куколок на Крайнем Севере понижается (рис. 8, б, в). Труднее объяснить, почему такое уменьшение термолабильности на Крайнем Севере не происходит у яиц (рис. 8, а). Возможно, это связано с заметными различиями в термопреферентуме и характере вертикального распределения различных категорий расплода в гнезде муравьев. Известно, что муравьи размещают яйца в более глубоких и прохладных горизонтах гнезда, тогда как личинки располагаются выше, а куколки – в самых прогреваемых участках. Поэтому именно личинки и куколки могут в большей мере использовать для ускоренного развития дневные максимумы температуры, и для них степень термолабильности развития может быть более важным адаптивным признаком.

Еще один достаточно подробно изученный нами объект – это клоп-солдатик *Pyrhocoris apterus*. Исследования выявили очень сложную картину широтной изменчивости продолжительности и температурных норм развития яиц и личинок этого вида (рис. 11, 12) и позволили сформулировать гипотезы о ее адаптивном значении (Balashov et al., 2005). В интервале широт от 43 до 48° с. ш. в направлении с юга на север происходит увеличение коэффициента регрессии скорости развития по температуре и порога развития яиц и личинок (рис. 11). Это означает, что с юга на север увеличивается наклон линий регрессии к оси абсцисс. Поэтому в северных популяциях развитие насекомых происходит быстрее при относительно высоких температурах. В результате продолжительность развития яиц и личинок в этом интервале широт в целом сокращается с юга на север при всех температурах (рис. 12). Это, вероятно, способствует сохранению бивольтинности в более северных популяциях, вплоть до 48–50° с. ш.

В районах севернее 50° с. ш., где лишь небольшая часть особей дает второе поколение, продолжительность развития личинок к северу значительно увеличивается при всех температурах (рис. 12, в, г) и проявляется тенденция к уменьшению коэффициента регрессии для развития личинок (рис. 11, в). Мы видим возможную причину такого характера широтной изменчивости в том, что по мере уменьшения продолжительности теплого сезона

в направлении с юга на север доля насекомых, развивающихся по моновольтинному циклу, постепенно увеличивается. Поскольку значительная часть особей в более северных популяциях не может дать 2 поколения, отбор действует против быстрого развития и связанных с ним издержек (Roff, 1980). Это и приводит к увеличению средней продолжительности развития (рис. 12, в, г) и уменьшению термолабильности развития личинок (рис. 11, в) вдоль широтного градиента от 50 до 58° с. ш.

В районах севернее 50° с. ш. яйца клопа-солдатика развиваются в целом медленнее, чем на широтах 45–48° с. ш., при температурах выше 24 °С (рис. 12, б), но заметно быстрее при более низких температурах и особенно при 20 °С (рис. 12, а). Более быстрое развитие яиц при относительно низких температурах может быть адаптацией к микроклимату местообитаний, в которых проходит развитие яиц в северных районах. Клопы-солдатики откладывают яйца в подстилку и почву. При этом они, конечно, могут выбирать более или менее прогреваемые солнцем места, однако среднесуточные температуры в местах развития яиц, несомненно, всегда заметно ниже тех, при которых могут развиваться личинки. Маловероятно, что эти температуры заметно превышают 20 °С. Ясно, что в этих условиях для насекомых из северных популяций важнее способность яиц быстрее развиваться при невысоких температурах, что мы и наблюдаем в действительности. Поэтому значения коэффициента регрессии и порога развития яиц на севере ареала, по-видимому, не зависят или слабо зависят от широты (рис. 11, а, б).

Мы обнаружили также виды насекомых с очень постоянными в пределах ареала нормами реакции на температуру. Так, у мух-каллифорид *Calliphora vicina*, *C. vomitoria* и *C. uralensis* широтная изменчивость температурных норм развития в исследованном интервале широт (около 9°) на Северо-Западе России в целом очень невелика, имея сходный характер: коэффициент термолабильности и пороги развития проявляют слабую тенденцию к увеличению с юга на север. Однако между многими географическими популяциями мух этих видов значимые различия отсутствуют (Несин, Кипятков, 2007).

2. Сезонная изменчивость

В экспериментах с муравьями *Myrmica rubra* и *M. ruginodis* была обнаружена неизвестная ранее форма сезонной изменчивости продолжительности и температурных норм развития куколок. Установлено, что куколки рабочих, образующиеся в начале лета из перезимовавших личинок (зимний расплод), у обоих видов в среднем немного крупнее и развиваются значимо дольше (на 7–12 % у *M. ruginodis* и 9–11 % у *M. rubra*) по сравнению с куколками, которые появляются во второй половине лета из личинок, выходящих из

отложенных весной яиц (летний расплод). При этом линии регрессии скорости развития по температуре для куколок летнего расплода имеют больший угол наклона к оси абсцисс, что говорит о большей термолабильности их развития по сравнению с куколками зимнего расплода (Kiryatkov et al., 2005).

В исследованиях на клопе-солдатике *Pyrrhocoris apterus* была обнаружена значимая изменчивость продолжительности и температурных норм развития яиц и личинок в двух последовательных поколениях, что также можно рассматривать как форму сезонной изменчивости (Балашов и др., 2007). В этой же работе было показано, что температурные нормы развития личинок клопа-солдатика изменяются в зависимости от качества пищи. При питании личинок семенами подсолнечника (менее благоприятный корм) термолабильность и порог были значимо ниже, чем при питании семенами липы (более благоприятный корм).

3. Температурные нормы развития на различных стадиях жизненного цикла

Установлено, что у клопа-солдатика *P. apterus* коэффициенты регрессии скорости развития по температуре у яиц во всех случаях заметно и значимо выше, а пороги развития – ниже по сравнению со значениями этих параметров у личинок (Балашов, Кипятков, 2008б). Температурные нормы развития также различны у яиц, личинок и куколок многих видов муравьев (Loratina, Kiryatkov, 1998). Эти результаты очевидно противоречат концепции “изоморфизма скоростей развития” (Jarošik et al., 2002), согласно которой пороги развития всех стадий жизненного цикла вида должны быть одинаковыми, а различаться могут только наклоны линий регрессии скорости развития по температуре. Впервые также доказано отсутствие достоверной корреляции между коэффициентами термолабильности развития и между порогами развития яиц и личинок в семьях 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 доказано 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 градусо-дней) и порог развития яиц и личинок наследуются независимо и поэтому могут независимо изменяться в ходе эволюции вида в соответствии со специфическими условиями среды, в которой существует насекомое на этих стадиях жизненного цикла.

Мы полагаем, что “изоморфизм скоростей развития” не является всеобщей закономерностью среди насекомых. В тех группах, например у божьих коровок (Jarošik et al.,

2002) или жужелиц (Saska, Honěk, 2003), все стадии жизненного цикла которых протекают в одних и тех же местообитаниях и при сходных термических условиях, изоморфизм экологически оправдан. Но если экологические условия на разных этапах жизненного цикла резко различны, как у клопа-солдатика, то температурные нормы развития этих стадий могут заметно различаться. Такой вывод находится в полном согласии с теорией жизненных циклов.

4. Влияние величины куколок на температурные нормы их развития

В экспериментах А. П. Несина на синей мясной мухе *Calliphora vicina* обнаружена зависимость продолжительности и термолабильности развития куколок от их массы. Продолжительность развития более мелких куколок заметно и значимо меньше при всех температурах, превышающих порог развития, а коэффициент термолабильности их развития значимо выше (т. е. больше угол наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс), чем у более крупных особей (рис. 13). При этом температурные пороги развития мелких и крупных куколок практически не различаются. Выявлена значимая корреляция между массой тела и продолжительностью развития куколок при всех 5 температурах, при которых проводился эксперимент. Пол личинки и наличие диапаузы в ее предшествующем развитии не оказывают влияния на продолжительность и температурные нормы развития куколок. Интересно, что наши исследования на муравьях (Kiryatkov et al., 2005) косвенно подтверждают тезис о влиянии размеров куколок на продолжительность и температурные нормы их развития: в среднем более мелкие куколки летнего расплода развиваются быстрее и отличаются большей термолабильностью по сравнению с более крупными весенними куколками.

Размеры (масса тела) особей у насекомых нередко обнаруживают положительную связь с продолжительностью их развития на личиночной стадии, что имеет вполне понятное физиологическое объяснение (Ratte, 1985; Atkinson, 1994). В таких случаях продолжительность развития личинки является фактором, влияющим на ее размер в конце периода роста. Однако, насколько нам известно, никто не задавался вопросом о возможности обратной зависимости, т. е. о том, может ли масса тела влиять на продолжительность развития? Такой вопрос можно поставить только по отношению к не питающимся и не растущим стадиям жизненного цикла – яйцам и куколкам, обладающим некоторой начальной массой, которая может лишь уменьшаться в процессе развития. Влияние исходной массы тела куколок на скорость и температурные нормы их развития обнаружено у насекомых впервые. Это открывает новое перспективное направление исследований.

5. Фотопериодическая регуляция температурных норм развития

В исследованиях (Lopatina et al., 2007), проведенных на клопе-солдатике *Pyrhocoris apterus*, впервые для насекомых было обнаружено влияние фотопериодических условий на температурный порог и термолабильность развития. В экспериментах с насекомыми из 4 географических популяций было показано, что при уменьшении длины дня изменяется характер зависимости продолжительности развития от температуры – происходит снижение температурного порога и коэффициента термолабильности развития личинок. Таким образом, в условиях короткого дня развитие личинок становится менее термолабильным, но зато оно быстрее протекает при относительно низких (ниже 24 °C) температурах. Это приводит к полезному в конце лета ускорению развития личинок, позволяя им успешно достичь диапаузирующей стадии имаго до наступления осени.

В литературе накоплено много фактов, свидетельствующих о влиянии фотопериодических условий на продолжительность развития насекомых (Данилевский, 1961; Danks, 1987; Саулич, Волкович, 2004). Авторы большинства этих работ исследовали воздействие фотопериодов (чаще всего длиннодневного и короткодневного) на развитие насекомых при одной, реже двух температурах. Традиционная точка зрения предполагает, что различные фотопериоды могут “ускорять” или “задерживать” развитие насекомых, что может быть адаптивно для синхронизации жизненного цикла с сезонностью климата (Данилевский, 1961; Danks, 1987; Nylin, 1994; Саулич, Волкович, 2004). Проведенные нами исследования на клопе-солдатике впервые показали, что фотопериодические условия не просто ускоряют или тормозят рост и развитие насекомых, а изменяют температурные нормы развития. Вследствие этого действие фотопериодов на развитие не однозначно: при одних температурах они могут его ускорять по сравнению с другими фотопериодами, но при других температурах будет наблюдаться обратный эффект. На графике этот эффект проявляется во взаимном расположении линий регрессии скорости развития по температуре, характеризующих нормы реакции при различных фотопериодах (Lopatina et al., 2007).

Анализ литературы позволил найти несколько публикаций, авторы которых проводили эксперименты при различных фотопериодах и двух либо трех значениях температуры. Используя данные этих авторов, мы вычислили значения температурных констант при различных фотопериодах у нескольких видов насекомых и во всех случаях обнаружили искомый эффект (Lopatina et al., 2007). Он не был замечен предшественниками в результате обычной инертности мышления. Никто просто не задумывался о том, что продолжительность развития зависит от фотопериодических условий и основана на

соответствующих изменениях температурных норм развития. Полученные результаты позволяют утверждать, что влияние фотопериода на температурные нормы развития широко распространено среди насекомых. При воздействии короткодневных или длиннодневных фотопериодов происходит не просто ускорение или замедление развития, как принято считать, а изменение нормы реакции на температуру в целом.

6. Наследование температурных норм развития и возможность их изменения под действием искусственного отбора

В исследованиях (Балашов, Кипятков, 2008б), проведенных в популяциях клопа-солдатика *Pyrhocoris apterus*, обнаружена значительная изменчивость продолжительности и температурных норм развития яиц и личинок. Эта изменчивость межсемейная, что говорит о ее в целом наследственном характере. Второй важный результат – обнаружение положительной корреляции между коэффициентом регрессии скорости развития по температуре и порогом развития особей (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. Следовательно, линии регрессии скорости развития по температуре семей клопа-солдатика обычно пересекаются. Положительная корреляция между температурным порогом и коэффициентом термолабильности на внутривидовом уровне обнаружена нами также в опытах на муравьях (Кипятков et al., 2005а, 2005б). Эти результаты впервые доказывают наличие генетической взаимосвязанности (ковариации) между коэффициентом регрессии и порогом развития в популяциях насекомых.

Как справедливо указывал Гроетерс (Groeters, 1992), все проведенные до настоящего времени исследования продемонстрировали лишь наличие межпопуляционной изменчивости температурных норм развития. В то же время для доказательства генетической взаимосвязанности между коэффициентом регрессии и порогом необходимо исследовать внутривидовую изменчивость, являющуюся необходимым условием для осуществления естественного отбора, и доказать наличие генетической ковариации по этим двум признакам. Эта задача была впервые решена в наших исследованиях.

Установлено также, что искусственный отбор на более быстрое или более медленное завершение клопами онтогенеза при 28 °С приводит к заметному и достоверному изменению температурных норм развития нимф (Балашов, Кипятков, 2008а). При отборе на более быстрое развитие температурный порог и коэффициент термолабильности увеличиваются, что на графике отражается в уменьшении угла наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс. В результате нимфы развиваются быстрее при более высоких

температурах, но медленнее – при более низких. Отбор на более медленное развитие приводит к обратному эффекту (Балашов, Кипятков, 2008а).

Значимые различия между разными семьями клопа-солдатика по продолжительности, коэффициенту регрессии и температурному порогу развития, наличие генетической ковариации между коэффициентом термолабильности и порогом развития, а также возможность изменения термолабильности с помощью отбора свидетельствуют о роли наследственного компонента в изменчивости температурных норм развития. Эти исследования позволяют утверждать, что источником межвидовых и межпопуляционных различий температурных норм развития насекомых может быть внутрипопуляционная наследственная изменчивость продолжительности, коэффициента регрессии и порога развития, являющаяся объектом естественного отбора.

Заключение

Изучение внутривидовой изменчивости температурных норм развития насекомых – это перспективное направление эволюционной экологии и теории жизненных циклов. Обнаружение значимой внутри- и межпопуляционной изменчивости термальных констант у нескольких видов насекомых ставит перед исследователями ряд важных задач. Во-первых, следует получить доказательства наследования температурных норм развития и возможности их изменения в результате искусственного отбора на нескольких видах насекомых из различных таксонов, чтобы продемонстрировать всеобщность этого явления. Во-вторых, необходимы комплексные исследования термальных констант, фенологии сезонного развития и микроклимата местообитаний в различных географических популяциях видов. Это позволит оценить адаптивность внутривидовой изменчивости термальных констант и выявить микроэволюционные механизмы ее возникновения и поддержания в результате действия естественного отбора. Необходимо также найти причины географической стабильности термальных констант у некоторых видов насекомых, например, таких как мухи рода *Calliphora*. И наконец, важнейшей задачей является исследование фенотипической пластичности температурных норм развития, т. е. возможности их изменения под действием факторов внешней среды, в частности, фотопериодических условий.

Благодарности

Наши многолетние исследования были поддержаны грантами INTAS 94-2072, РФФИ (97-04-48987, 00-04-49003, 03-04-48854, 05-04-48596, 06-04-49383, 08-04-00090), Федеральной программы “Университеты России” (07.01.026, 07.01.327) и Совета по грантам Президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ (№ 00-15-97934, НШ-2234.2003.4, НШ-7130.2006.4, НШ-963.2008.4). Неопубликованные данные экспериментальных исследований по клопу-солдатику и мухам рода *Calliphora* любезно предоставлены С. В. Балашовым и А. П. Несиным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов С. В., Кипятков В. Е. Изучение внутривидовой изменчивости продолжительности и температурных норм развития клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2008. Т. 44, вып. 6. С. 582–590.
- 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) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2008. Т. 44, вып. 2. С. 162–167.
- Балашов С. В., Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е. Изменчивость продолжительности и термолабильности развития яиц и нимф клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) в двух последовательных поколениях // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2007. Вып. 2. С. 11–21.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, вып. 1. С. 31–42.
- Горышин Н. И. Техническое оснащение экологических исследований в энтомологии. (Измерение и регулирование физических факторов среды). Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1966. 235 с.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Вагнер М., Борисенко И. А. Роль температуры и фотопериода в контроле развития хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 8. С. 1148–1161.
- Данилевский А. С. Сезонные ритмы и внутривидовая географическая дифференциация у насекомых // Вестн. ЛГУ, сер. биол. 1957. Вып. 21. С. 93–105.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых // Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Дружелюбова Т. С. Влияние температуры и света на развитие географических популяций подгрызающей совки *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera Noctuidae) // Энтотомол. обозр. 1976. Т. 55, вып. 2. С. 277–285.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. Адаптивные изменения структуры сезонного цикла вдоль широтного градиента могут влиять на величину колонии и размеры тела муравьев рода *Murmyca* (Hymenoptera, Formicidae) // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тез. докл. XIII съезда Русск. энтотомол. общ-ва, Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. Краснодар, 2007. С. 146–147.
- 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 // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2004. Т. 40, вып. 2. С. 134–141.
- Кожанчиков И. В. К вопросу о жизненном термическом оптимуме. VIII. О лабильности процессов развития насекомых в отношении термических влияний // Зоол. журн. 1946. Т. 25, вып. 1. С. 27–35.
- Кожанчиков И. В. Методы исследований экологии насекомых. М.: Высшая школа, 1961. 286 с.
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е. Внутривидовая широтная изменчивость температурных норм развития, предпочтения микроместообитаний и температуры гнезд у муравьев рода *Murmyca* (Hymenoptera, Formicidae) // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тез. докл. XIII съезда Русск. энтотомол. общ-ва, Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. Краснодар, 2007. С. 201–202.
- Лопатина Е. Б., Имамгалиев А. А., Кипятков В. Е. Широтная изменчивость продолжительности и термолабильности развития куколок трех видов муравьев рода

- Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) // Энтотол. обзор. 2002. Т. 81, вып. 2. С. 265–275.
- Медников Б. М. Эволюционные аспекты термолабильности развития насекомых // Усп. совр. биол. 1966. Т. 61, вып. 2. С. 247–259.
- Медников Б. М. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М., 1977. С. 7–52.
- Маршаков В. Г. Влияние постоянных и переменных температур на длительность и скорость развития насекомых // Энтотол. обзор. 1984. Т. 63, вып. 4. С. 649–657.
- Несин А. П., Кипятков В. Е. Внутривидовая изменчивость и стабильность температурных норм развития куколок у синих мясных мух *Calliphora vicina* R.-D. и *C. vomitoria* L. (Diptera, Calliphoridae) // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тез. докл. XIII съезда Русск. энтопол. общ-ва, Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. Краснодар, 2007. С. 251–252.
- Саулич А. Х. Правило суммы эффективных температур: недостатки и возможности использования // Энтотол. обзор. 1999. Т. 78, вып. 2. С. 257–274.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб: Изд-во СПбГУ, 2004. 273 с.
- Atkinson D. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. 1994. Vol. 25. P. 1–58.
- 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) // Internat. Sympos. Environm. Physiology of Ectotherms and Plants, July 11–16, 2005, Roskilde, Denmark. Roskilde University, 2005. P. 13.
- Bělehrádek J. Temperature and Living Matter // Protoplasma Monograph. Vol. 8, Berlin: Borntraeger, 1935. 277 p.
- Benson E. P., Zungoli P. A., Smith L. E. Comparison of developmental rates of two separate populations of *Periplaneta fuliginosa* (Dictyoptera: Blattidae) and equations describing development, preoviposition, oviposition // Env. Entomol. 1994. Vol. 23. P. 979–986.
- Blunck H. Die Entwicklung von *Dytiscus marginatus* L. vom Ei bis zur Imago // Zeitschr. Wiss. Zool. 1914. Bd. 111. S. 76–151.
- Blunck H. Die Entwicklung von *Dytiscus marginatus* L. vom Ei bis zur Imago. II Teil. Die Metamorphose // Zeitschr. Wiss. Zool. 1923. Bd. 121. S. 279–321.
- Brenner R. J., Cupp E. W., Bernardo M. J. Growth and development of geographic and crossbred strains of colonized *Simulium decorum* (Diptera: Simuliidae) // Can. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 2072–2079.
- Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. Temperature requirements of some aphids and their parasites // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 431–438.
- Danks H. V. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 1987. IX + 439 p.
- Davidson J. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures // J. Anim. Ecol. 1944. Vol. 13. P. 26–38.
- De Wilde J. Development embryonnaire et postembryonnaire du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata*) en fonction du temperature // Proc. VIII Internat. Congr. Entomol., Stockholm, 1948. The University of Stockholm, 1948. P. 310–321.
- Elmes G. W., Wardlaw J. C., Nielsen M. G., Kipyatkov V. E., Lopatina E. B., Radchenko A. G., Barr B. Site latitude influences on respiration rate, fat content and the ability of worker ants to rear larvae: A comparison of *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) populations over their European range // Eur. J. Entomol. 1999. Vol. 96. P. 117–124.
- Groeters F. R. Geographic conservatism of development rate in the milkweed-oleander aphid, *Aphis nerii* // Acta Oecol. 1992. Vol. 13. P. 649–661.
- Heron R. J. Differences in post diapause development among geographically distinct populations

- of the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Hymenoptera: Tenthredinidae) // *Can. Entomol.* 1972. Vol. 104. P. 1307–1312.
- Honěk A. The relationship between thermal constants for insect development: a verification // *Acta Soc. Zool. Bohem.* 1996. Vol. 60. P. 115–152.
- Honěk A. Geographical variation in thermal requirements for insect development // *Eur. J. Entomol.* 1996. Vol. 93. P. 303–312.
- Honěk A., Kocourek F. Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends // *Oecologia.* 1988. Vol. 76. P. 455–460.
- Honěk A., Kocourek F. Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants // *Zool. Jb. Syst.* 1990. Bd. 117. P. 401–439.
- Jarošík V., Honěk A., Dixon A. F. G. Developmental rate isomorphy in insects and mites // *Amer. Naturalist.* 2002. Vol. 160. P. 497–510.
- Jarošík V., Polechová J., Dixon A. F. G., Honěk A. Developmental isomorphy in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) // *Proc. 8th Internat. Symp. Ecol. of Aphidophaga: Biology, Ecology and Behaviour of Aphidophagous Insects*, Ponta Delgada: University of Azores. 2003. P. 55–64.
- Kipyatkov V., Lopatina E. Latitudinal variation of seasonal cycle patterns may affect colony and body size in *Myrmica* ants. // *Proc. XV IUSI Congress, Washington DC, USA, 30 July – 4 August 2006.* Washington, 2006. P. 32.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Reaction norm in response to temperature may change to adapt rapid brood development to boreal and subarctic climates in *Myrmica* ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Eur. J. Entomol.* 2002. Vol. 99. P. 197–208.
- 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) // *Myrmecol. News.* 2005. Vol. 7. P. 69–76.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B., Imamgaliev A. A. Climatic adaptation via latitudinal variation of thermal reaction norms for brood development in ants of the genus *Myrmica* // *Internat. Sympos. Environm. Physiology of Ectotherms and Plants, July 11–16, 2005,* Roskilde, Denmark. Roskilde University, 2005. P. 1–2.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B., Imamgaliev A. A. Ants of the genus *Myrmica* adapt to local climates by changing the duration and the thermal reaction norms of their brood development // *Proc. 3rd Europ. Congress on Social Insects, St. Petersburg, Russia, 22–27 August 2005.* St. Petersburg, 2005. P. 152.
- Lamb R. J. Developmental rate of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) at low temperatures: implications for estimating rate parameters for insects // *Environm. Entomol.* 1992. Vol. 21. P. 10–19.
- Lamb R. J., MacKay P. A., Gerber G. H. Are development and growth of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, in North America adapted to local temperatures? // *Oecologia.* 1987. Vol. 72. P. 170–177.
- Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. First demonstration of the influence of photoperiod on the thermal requirements for development in insects and in particular the linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae) // *Eur. J. Entomol.* 2007. Vol. 104. P. 23–31.
- Lopatina E., Kipyatkov V. Variation of thermal requirements for development, habitat preferences and nest temperature along a latitudinal cline in *Myrmica* ants // *Proc. XV IUSI Congress, Washington DC, USA, 30 July – 4 August 2006.* Washington, 2006. P. 58.
- Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Comparative study of temperature dependance of development in ants // *Book of Abstracts, Proc. VIth Eur. Congr. Entomol. Ceske Budejovice, August 23–29, 1998.* Ceske Budejovice, 1998. P. 224–225.
- Ludwig D. The effect of temperatures on the development of an insect (*Popilia japonica*

- Newman) // *Physiol. Zoology*. 1928. Vol. 1. P. 358–389.
- Mogi M. Temperature and photoperiod effects on larval and ovarian development of New Zealand strains of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1992. Vol. 85. P. 58–66.
- Morris R. F., Fulton W. C. Heritability of diapause intensity in *Hyphantria cunea* and correlated fitness responses // *Can. Ent.* 1970. Vol. 102. P. 927–938.
- 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. Vol. 33. P. 627–633.
- Nechols J. R., Tauber M. J., Tauber C. A., Helgesen R. G. Environmental regulation of dormancy in the alfalfa blotch leafminer, *Agromyza frontella* (Diptera: Agromyzidae) // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1983. Vol. 76. P. 116–119.
- Nicholson M. D. On expressing the mean of rounded data // *Biometrics*. 1979. Vol. 35. P. 873–874.
- Nielsen M. G., Elmes G. W., Kipyatkov V. E. Respiratory Q10 varies between populations of two species of *Myrmica* ants according to the latitude of their sites // *J. Insect Physiol.* 1999. Vol. 45. P. 559–564.
- Nylin S. Seasonal plasticity and life-cycle adaptations in butterflies / Danks H. V. (Ed.) *Insect Life-cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1994. P. 41–67.
- Obrycki J. J., Tauber M. J. Thermal requirements for development of *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1982. Vol. 75. P. 678–683.
- Padua L. E. M., Parra J. R. P., Rossi M. M. Relationship between nutritional and thermal requirements of *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879, reared on different hosts // *Proc. XX Internat. Congr. Entomol.*, Firenze, Italy, August 25–31, 1996. Firenze, 1996. P. 329.
- Pruess K. P. Degree-day methods for pest management // *Environm. Entomol.* 1983. Vol. 12. P. 613–619.
- Ratte H. T. Temperature and insect development / Hoffmann K. H. (Ed.). *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer Verlag, 1985. P. 33–66.
- Roff D. A. Optimizing development time in a seasonal environment: the “ups and downs” of clinal variation // *Oecologia*. 1980. Vol. 45. P. 202–208.
- Roff D. A. *The Evolution of Life Histories; Theory and Analysis*. New York: Chapman & Hall, 1992. 535 p.
- Saska P., Honěk A. Temperature and development of central European species of *Amara* (Coleoptera: Carabidae) // *Eur. J. Entomol.* 2003. Vol. 100. P. 509–515.
- Shaffer P. L. Prediction of variation in development period of insects and mites reared at constant temperatures // *Environm. Entomol.* 1983. Vol. 12. P. 1012–1019.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. New York: W. H. Freeman and Co., 1995. XI + 887 p.
- Stearns S. C. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford Univ. Press. 1992. 249 p.
- Tauber C. A., Tauber M. J., Nechols J. R. Thermal requirements for development in *Chrysopa oculata*: a geographically stable trait // *Ecology*. 1987. Vol. 68. P. 1479–1487.
- Taylor F. Ecology and evolution of physiological time in insects // *Amer. Nat.* 1981. Vol. 117. P. 1–23.
- Trudgill D. L. Why do tropical poikilothermic organisms tend to have higher threshold temperature for development than temperate ones? // *Functional Ecology*. 1995. Vol. 9. P. 136–137.
- Trudgill D. L., Honěk A., Li D., van Straalen N. M. Thermal time – concepts and utility // *Ann. Appl. Biol.* 2005. Vol. 146. P. 1–14.
- Trudgill D. L., Perry J. N. Thermal time and ecological strategies - a unifying hypothesis // *Ann. Appl. Biol.* 1994. Vol. 125. P. 521–532.

- Turnock W. J., Jones T. H., Reader P. M. Effects of cold stress during diapause on the survival and development of *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) in England // *Oecologia*. 1985. Vol. 67. P. 506–510.
- Turnock W. J., Lamb R. J., Bodnaryk R. P. Effects of cold stress during pupal diapause on the survival and development of *Mamestra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae) // *Oecologia*. 1983. Vol. 56. P. 185–192.
- Wagner T. L., Wu H., Sharpe P. J. H., Schoolfield R. M., Coulson R. N. Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1984. Vol. 77. P. 208-225.

Рисунки к статье В. Е. Кипяткова и Е. Б. Лопатиной

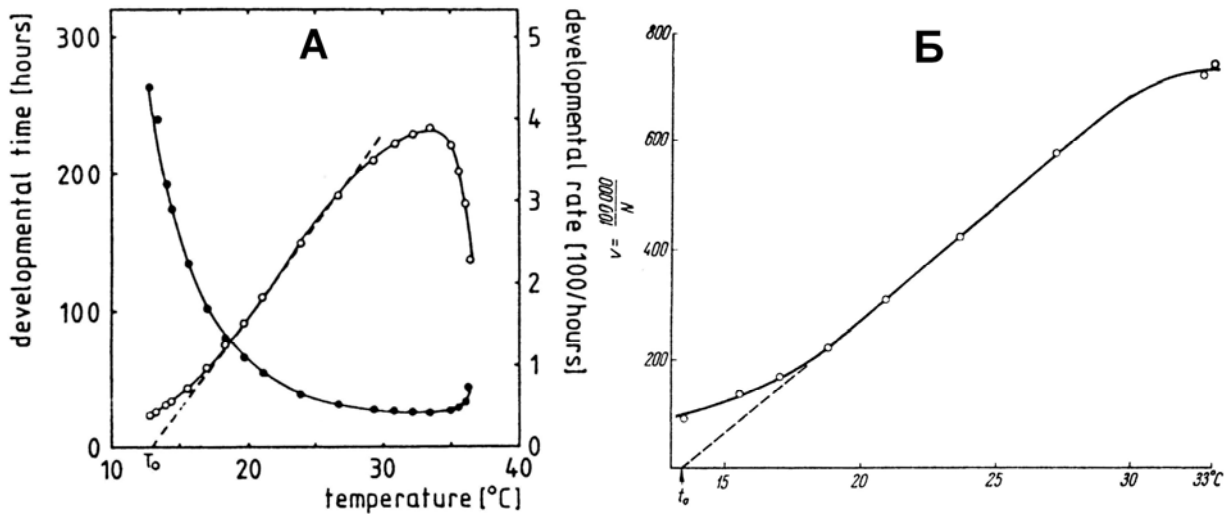


Рис. 1. Примеры экспериментальных исследований зависимости продолжительности и скорости развития насекомых от температуры.

А – продолжительность (черные кружки) и скорость (100/час; светлые кружки) развития восточной фруктовой мухи *Dacus dorsalis* Hend. (Messenger, Flitters, 1958, по: Ratte, 1985). Средние значения продолжительности развития аппроксимированы уравнением цепной линии Яниша, значения скорости развития – ее реципрокой; линейная часть кривой аппроксимирована прямой линией (пунктир), пересечение которой с осью абсцисс дает значение величины порога развития T_0 . Б – зависимость скорости развития куколок *Tenebrio molitor* от температуры (Pütter, 1914, по: Медников, 1966).

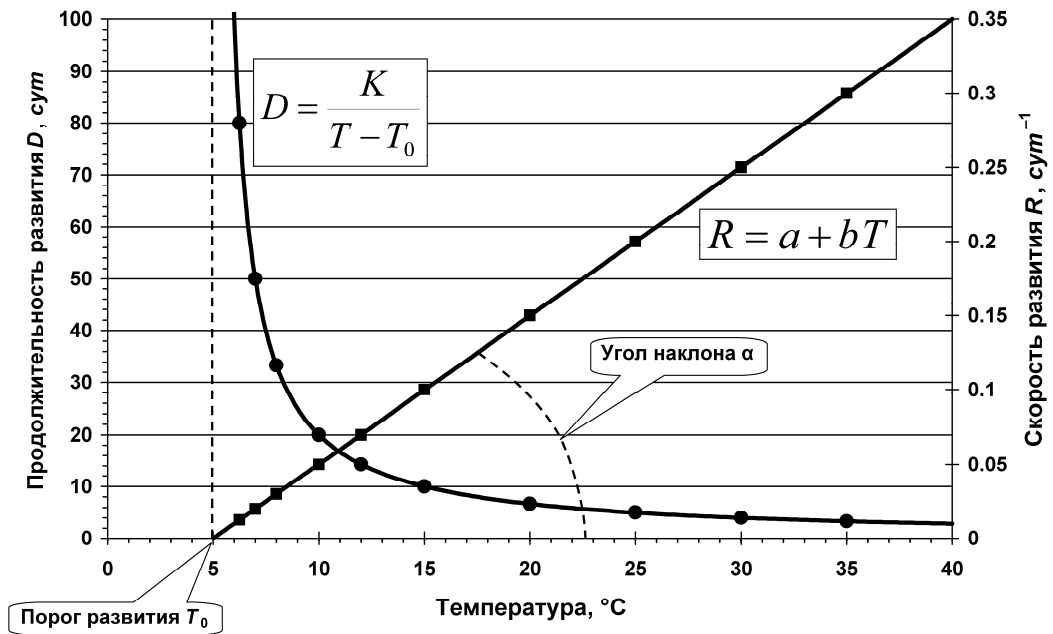


Рис. 2. Основные параметры, характеризующие температурные нормы развития насекомых. Изображены графики уравнения гиперболы $D = K/(T - T_0)$ и линейного уравнения $R = a + bT$, построенные для величины суммы градусо-дней $K = 100 \text{ сут} \times \text{град}$, чему соответствует значение коэффициента регрессии $b = 0.01 \text{ сут}^{-1} \times \text{град}^{-1}$, и величины температурного порога $T_0 = 5 \text{ }^\circ\text{C}$. Коэффициент регрессии скорости развития R по температуре является тангенсом угла наклона α линии регрессии к оси абсцисс.

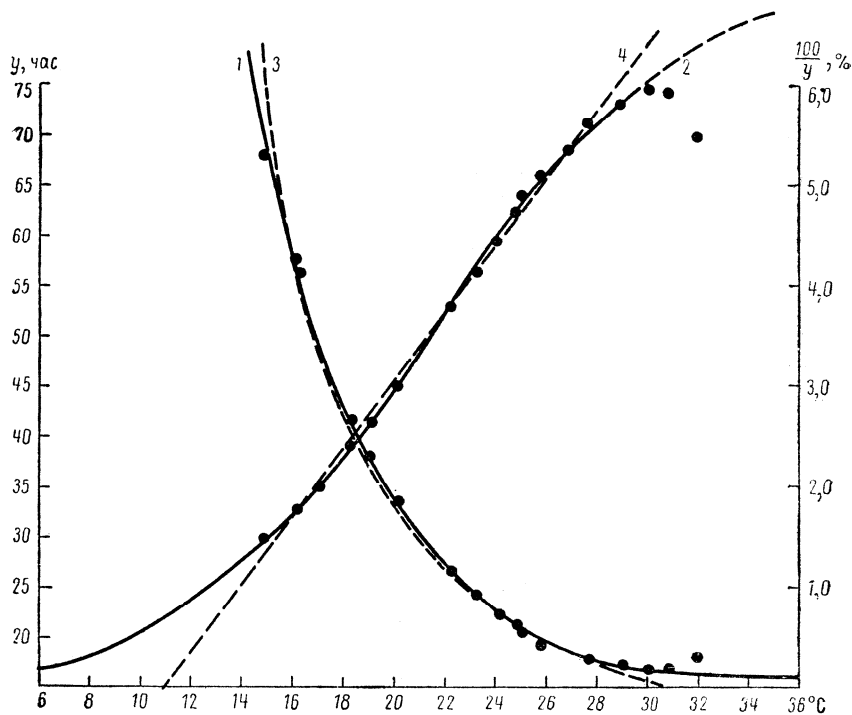


Рис. 3. Зависимость продолжительности и скорости развития яиц *Drosophila melanogaster* Mg. от температуры (по: Davidson, 1944).

Графики 1 и 2 рассчитаны по логистическому уравнению, 3 – по уравнению гиперболы, 4 – по линейному уравнению. По оси абсцисс – температура, °С. По осям ординат: слева – продолжительность развития в часах; справа – скорость развития в $ч^{-1} \times 100 \%$.

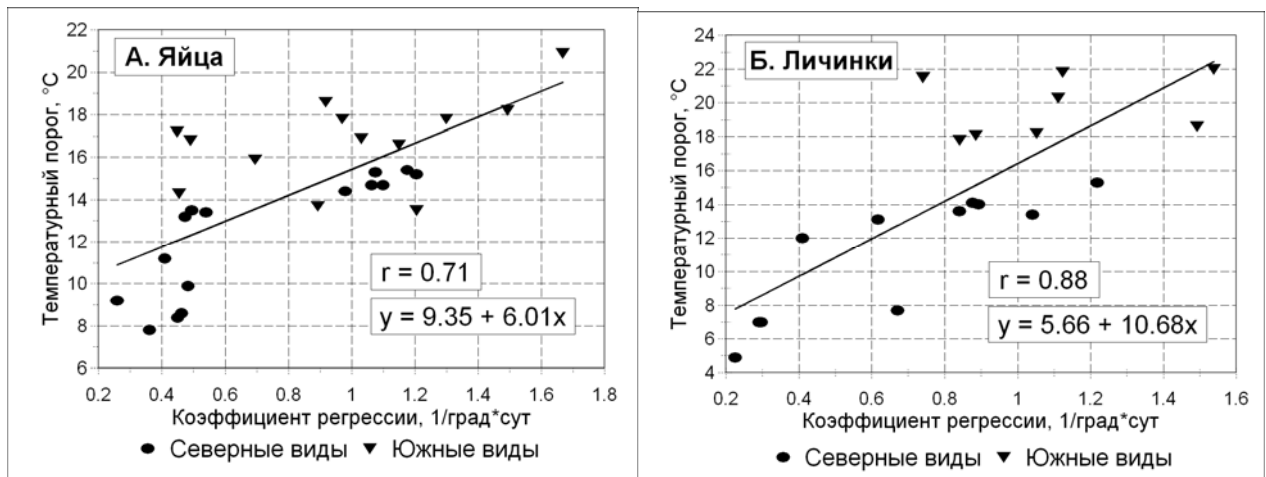


Рис. 4. Корреляция между коэффициентом регрессии скорости развития по температуре и температурным порогом развития у яиц (вверху) и личинок (внизу) муравьев (по: Lopatina, Kiryatkov, 1998).

Приведены значения коэффициента линейной корреляции Пирсона (r) и уравнения линейной регрессии, аппроксимирующие экспериментальные точки. А – яйца, Б – личинки.

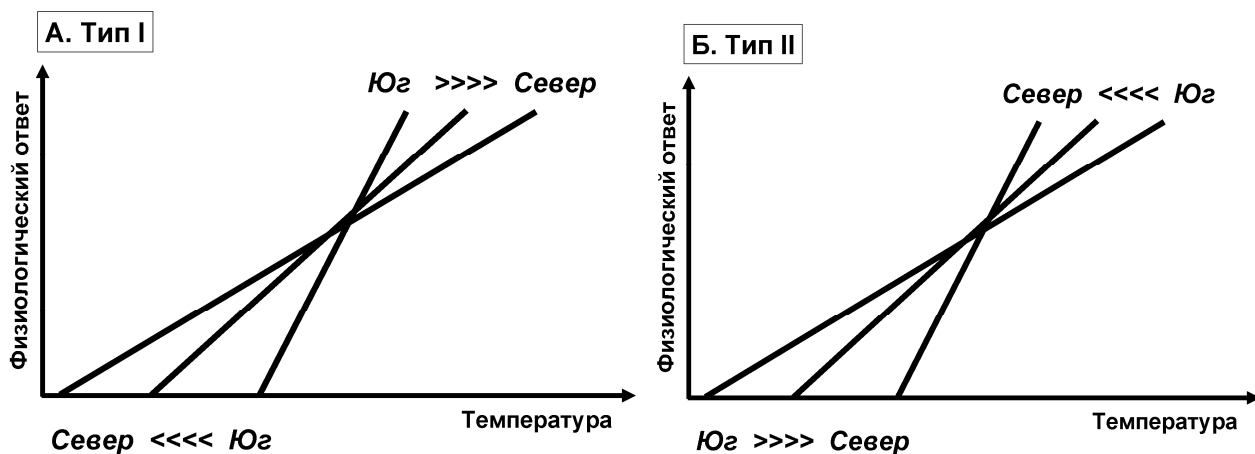


Рис. 5. Два типа широтной изменчивости температурных норм развития насекомых. А. – *первый тип*: в направлении с юга на север физиологический ответ становится менее зависимым от температуры, о чем свидетельствует уменьшение наклона графика нормы реакции к оси абсцисс; одновременно уменьшается и величина температурного порога. Б. – *второй тип*: в направлении с юга на север физиологический ответ становится более зависимым от температуры, наклон графика нормы реакции к оси абсцисс и величина температурного порога возрастают. По оси ординат – физиологический ответ особей на действие температуры, например скорость роста, развития, интенсивность метаболизма, плодовитость и т. п.

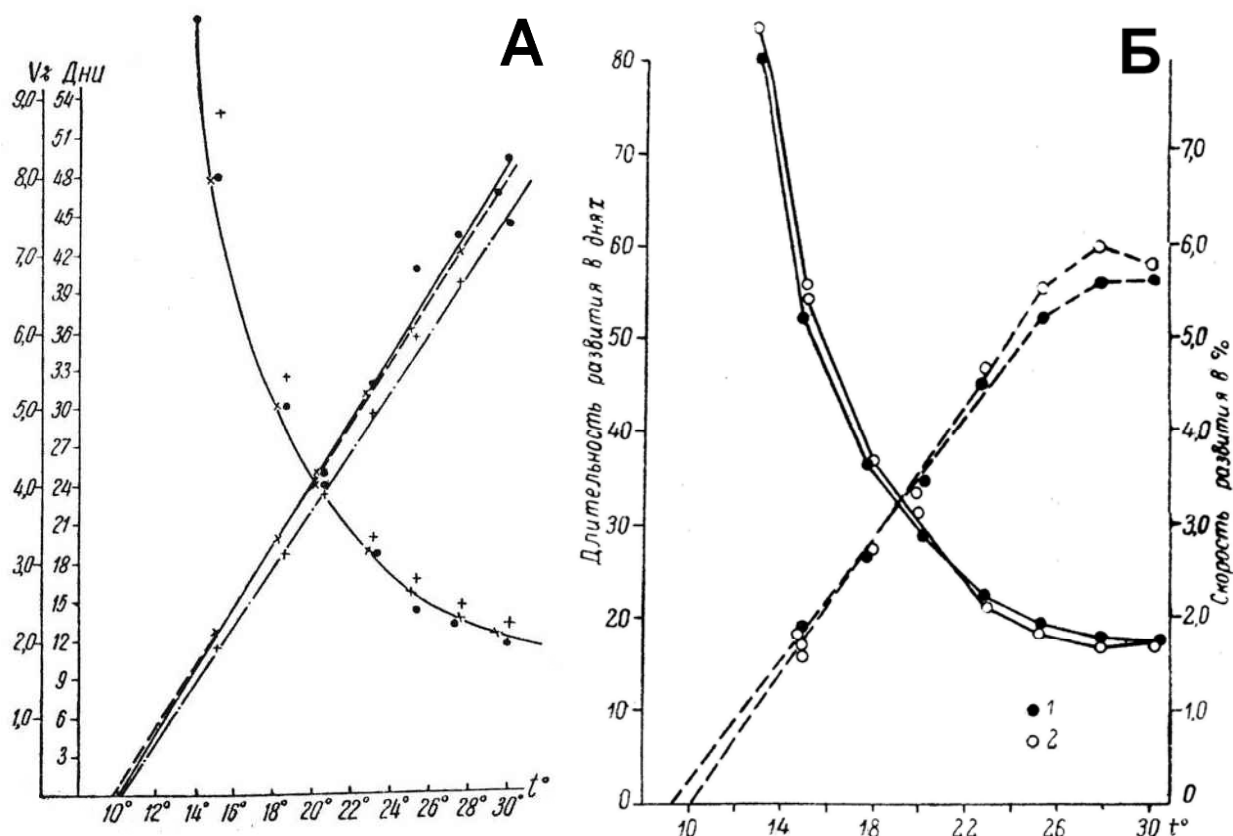


Рис. 6. Влияние температуры на продолжительность и скорость развития гусениц *Acronycta rumicis* L. (А) и *Spilosoma menthastris* Esp. (Б) из различных географических популяций (по Данилевский, 1957, 1961).

Популяции: А – ленинградская (кружок), белгородская (знак умножения), сухумская (крестик); Б – ленинградская (1), сухумская (2).

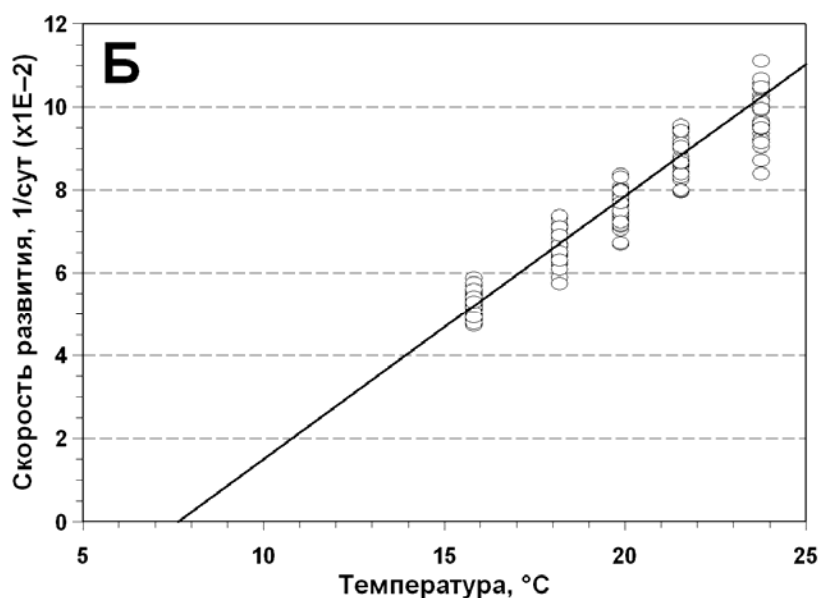
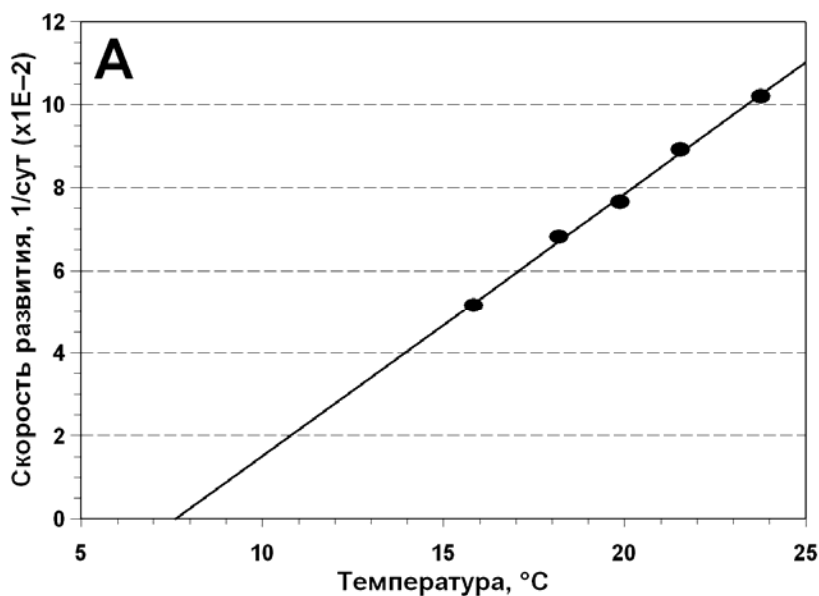


Рис. 7. Две методики определения термальных констант развития насекомых.

В качестве примера использованы данные по влиянию температуры на продолжительность развития куколок синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. из мурманской популяции, полученные А. П. Несиным. А. Традиционная методика. На график нанесены скорости развития куколок, полученные как обратные величины средней продолжительности развития при каждой экспериментальной температуре (объем выборки – 5). Регрессионный анализ дал следующие значения: порог развития – 7.6 ± 1.41 °C; коэффициент регрессии – $0.634 \pm 0.0191 \text{ сут}^{-1} \times \text{град}^{-1}$; сумма градусо-дней – $157.7 \pm 4.75 \text{ сут} \times \text{град}$. Б. Новая методика. На график нанесены индивидуальные скорости развития куколок, полученные как обратные величины продолжительности развития каждой особи (объем выборки – 2000). Регрессионный анализ дал следующие значения: порог развития – 7.6 ± 0.06 °C; коэффициент регрессии – $0.636 \pm 0.00297 \text{ сут}^{-1} \times \text{град}^{-1}$; сумма градусо-дней – $157.3 \pm 0.73 \text{ сут} \times \text{град}$. Остальные пояснения в тексте.

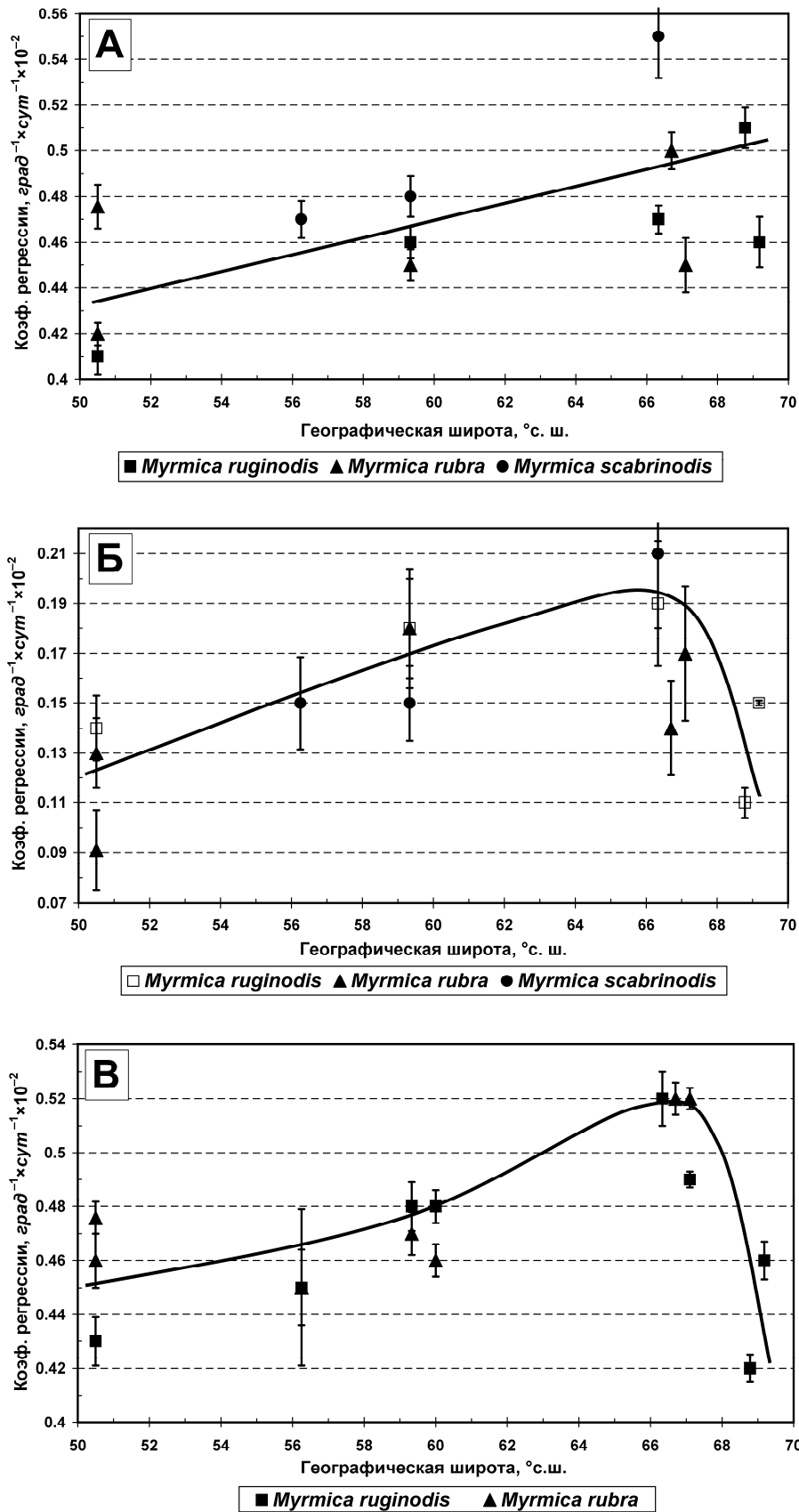


Рис. 8. Внутривидовая широтная изменчивость коэффициента регрессии скорости развития по температуре у яиц (А), личинок (Б) и куколок (В) трех видов муравьев рода *Myrmica*.

Вертикальными линиями показаны значения стандартной ошибки.

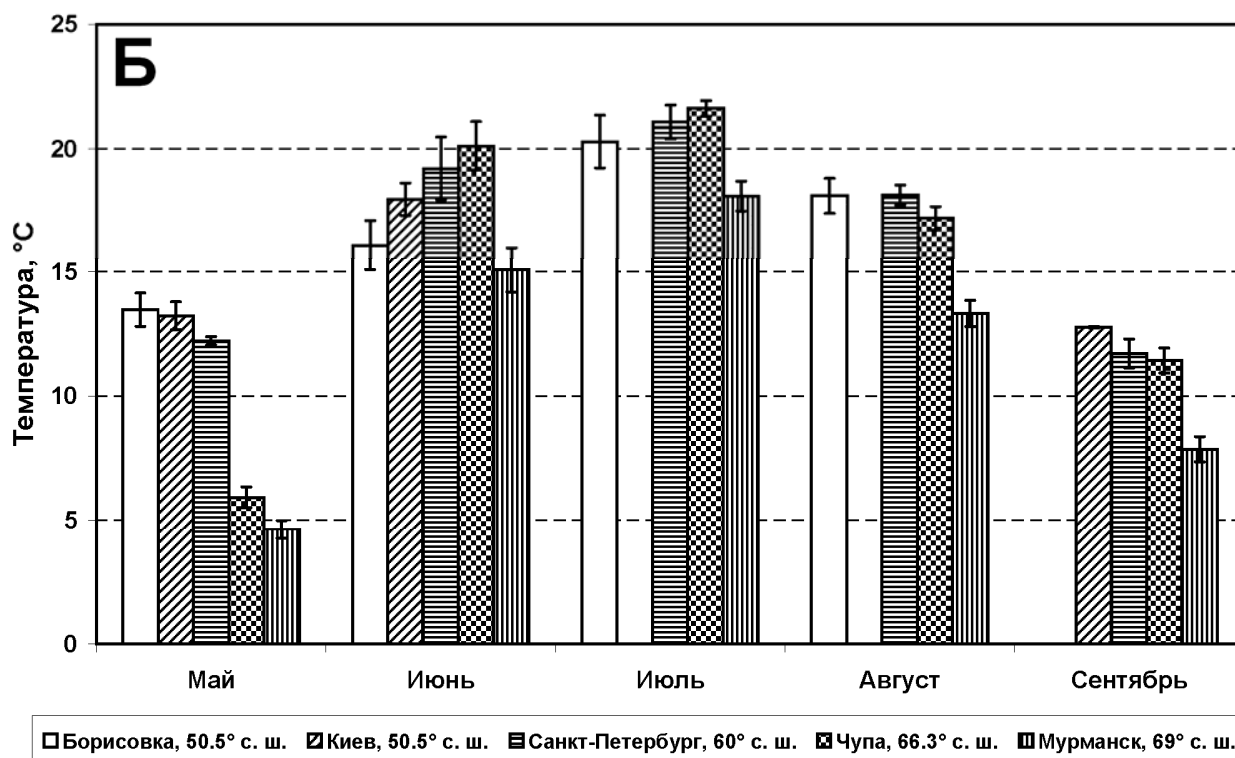
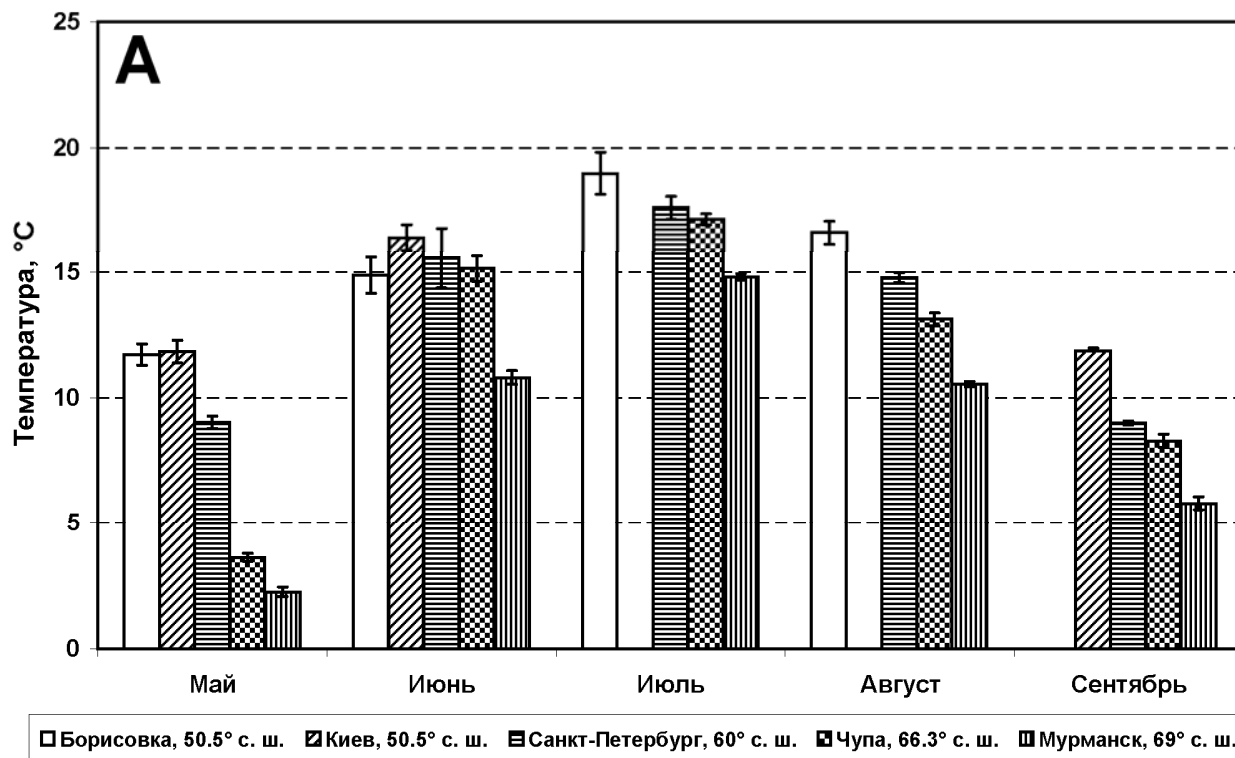


Рис. 9. Широтная изменчивость температурного режима в гнездах муравьев *Myrmica ruginodis* Nyl.

А – среднесуточная температура; Б – средняя максимальная температура (измерения проведены в центре гнездового холмика).

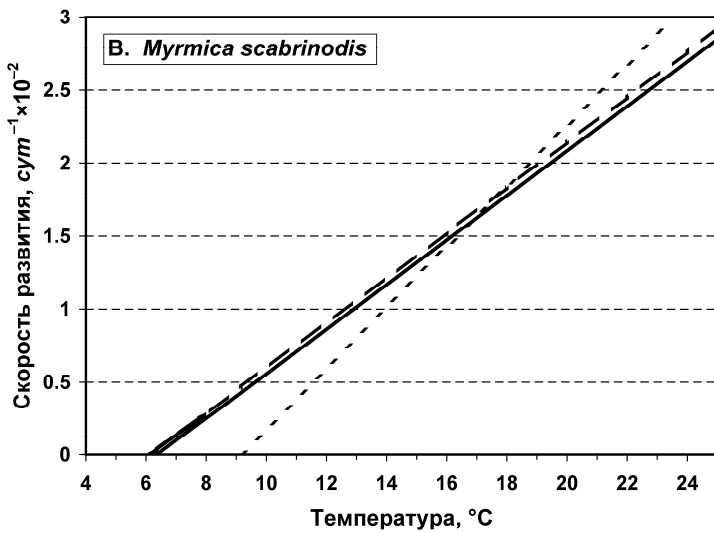
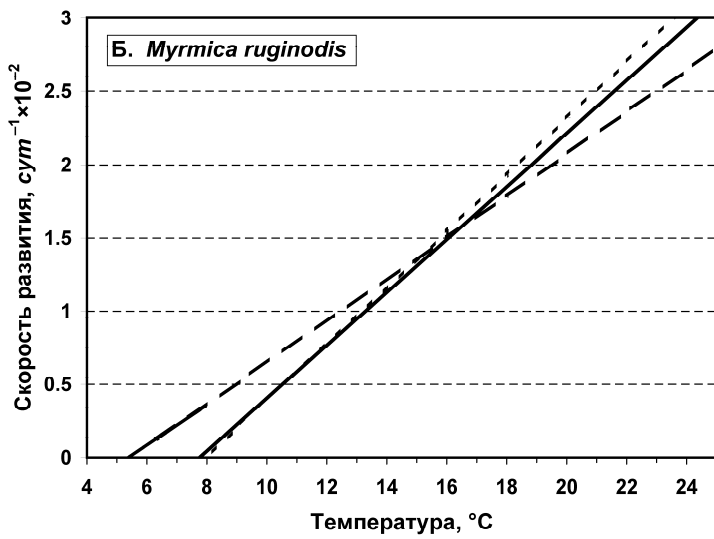
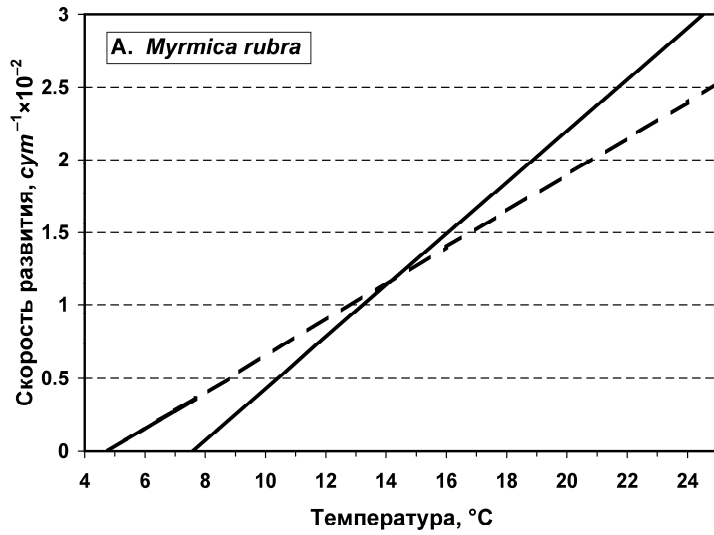
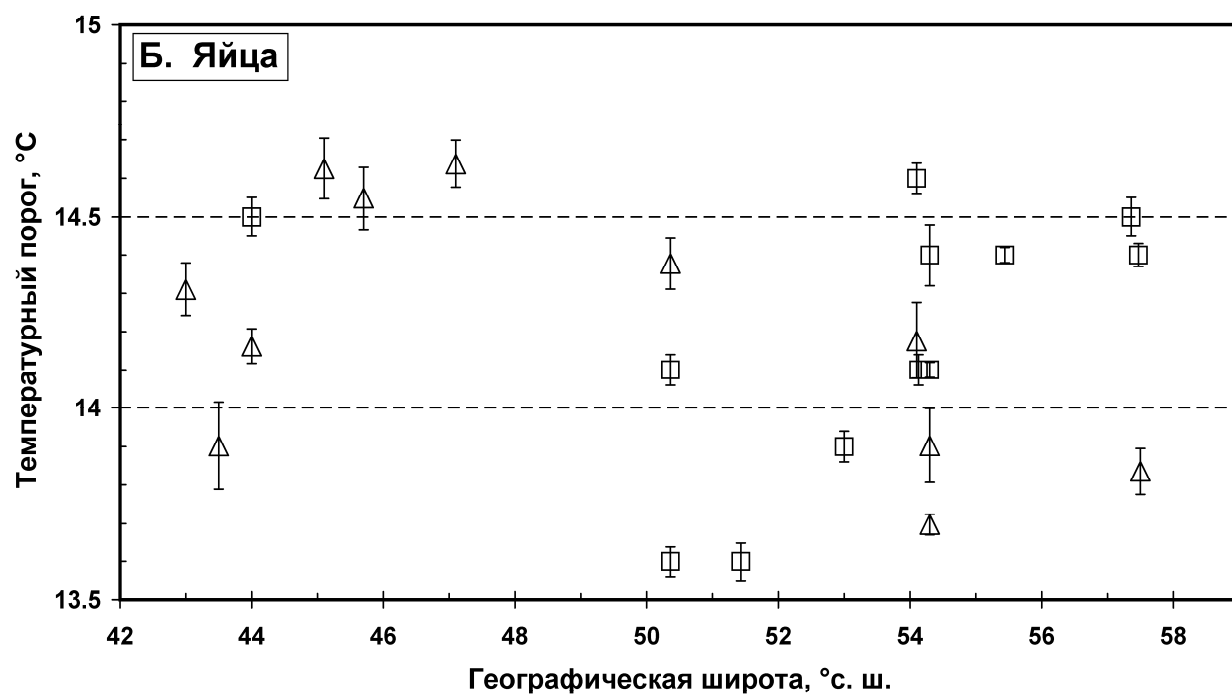
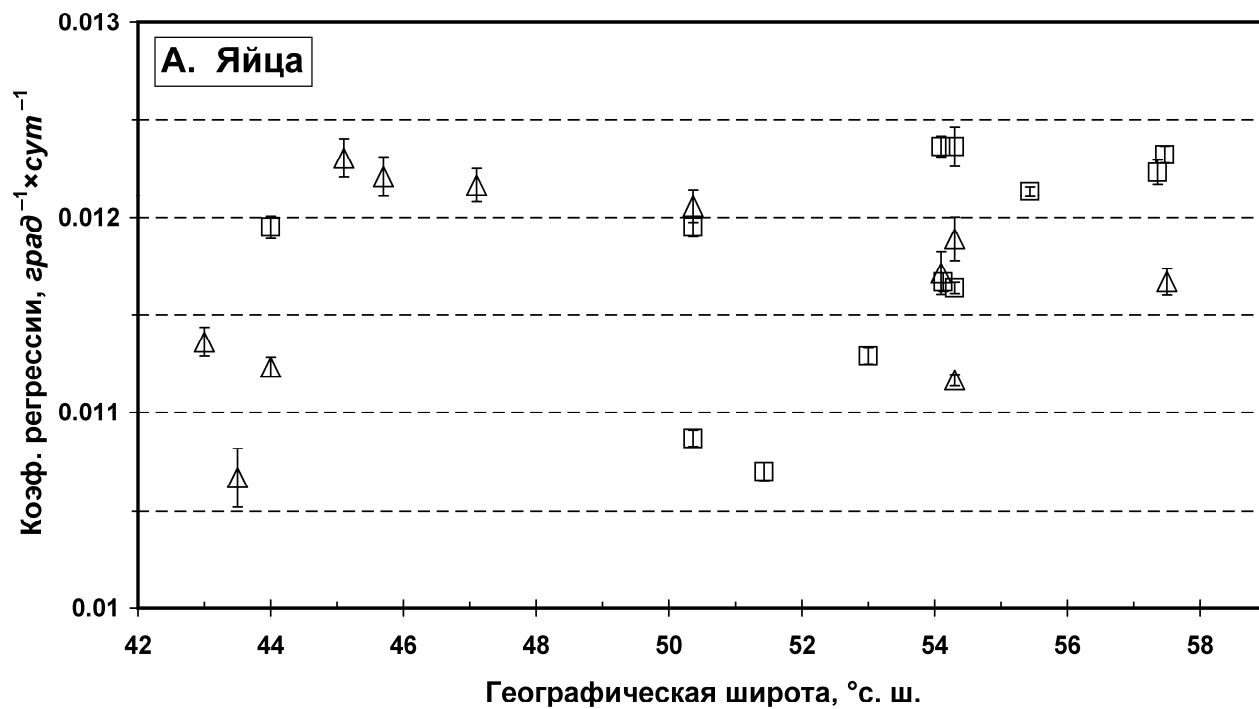


Рис. 10. Линии регрессии скорости развития по температуре летних личинок трех видов муравьев рода *Myrmica* из различных географических популяций (по: Кіруатков, Лоратіна, 2002). Прерывистая линия – Киев (50°30' с. ш.); прерывистая линия (на В) – Владимир (56°12' с. ш.); сплошная линия – Санкт-Петербург (59° 55' с. ш.); пунктир – Чура (66° 15' с. ш.).



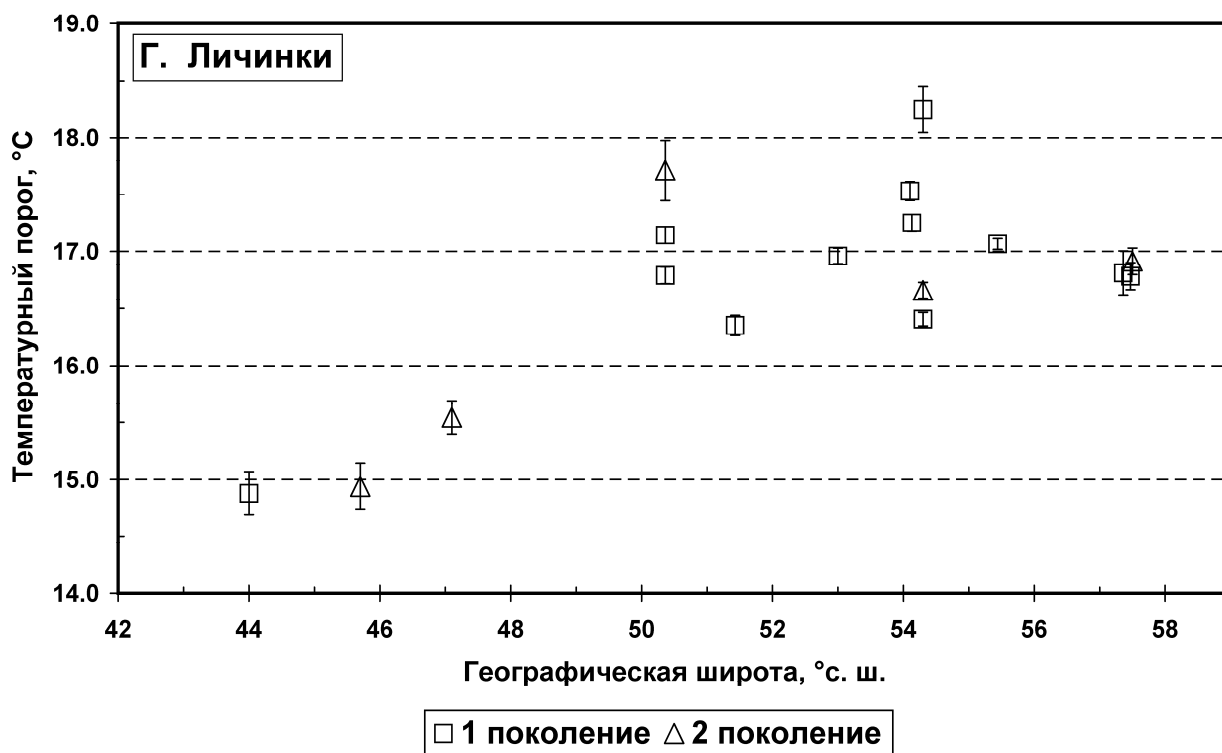
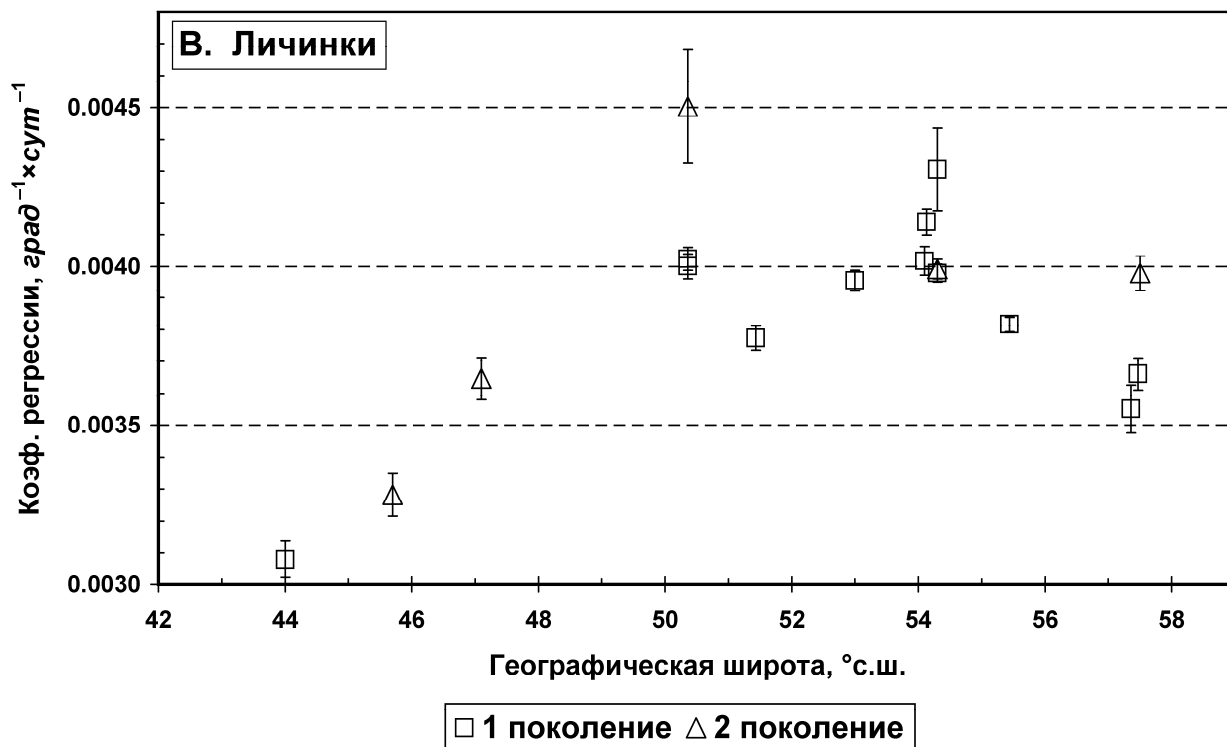
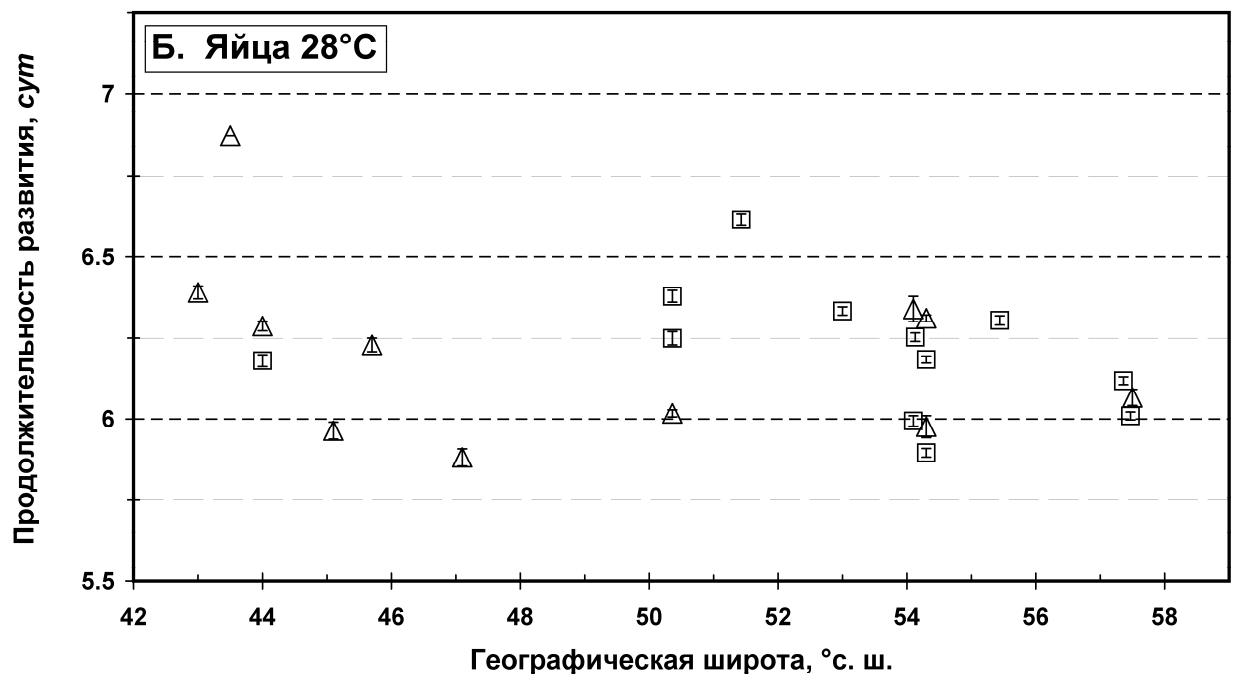
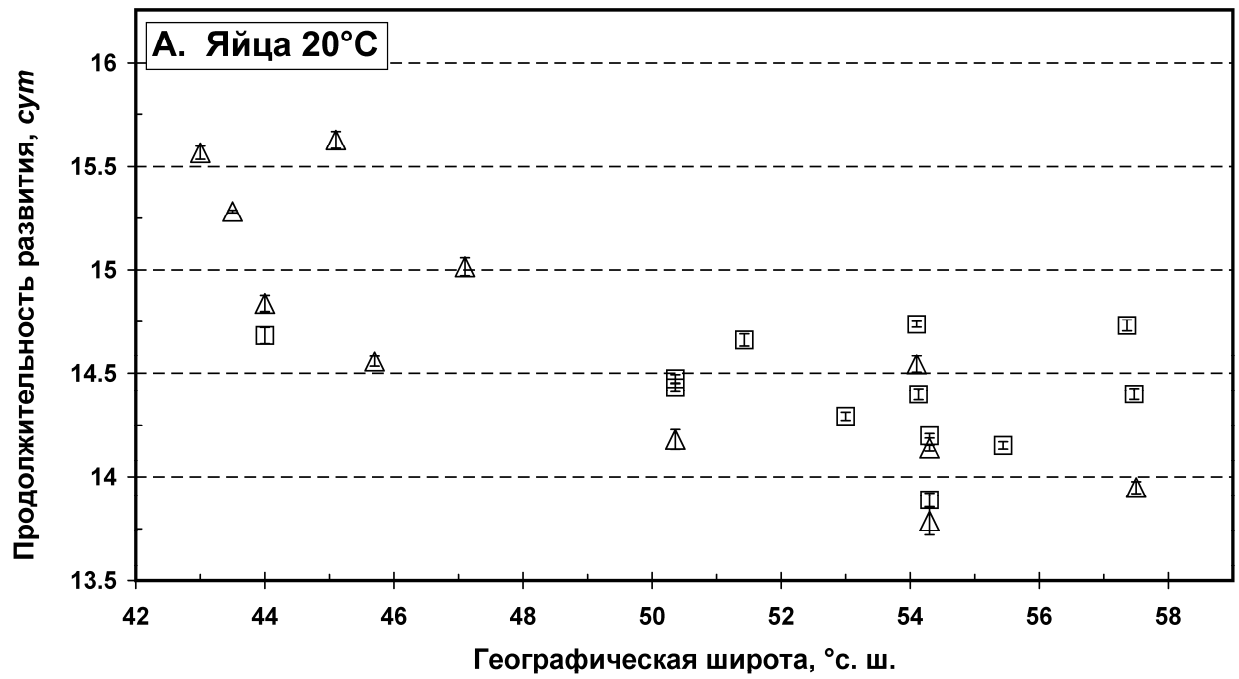


Рис. 11. Внутривидовая широтная изменчивость коэффициента регрессии скорости развития по температуре (слева) и температурного порога (справа) у яиц (А, Б) и личинок (В, Г) клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. (по данным С. В. Балашова).

Вертикальными линиями показаны значения стандартной ошибки. Квадрат – первое поколение, треугольник – второе поколение.



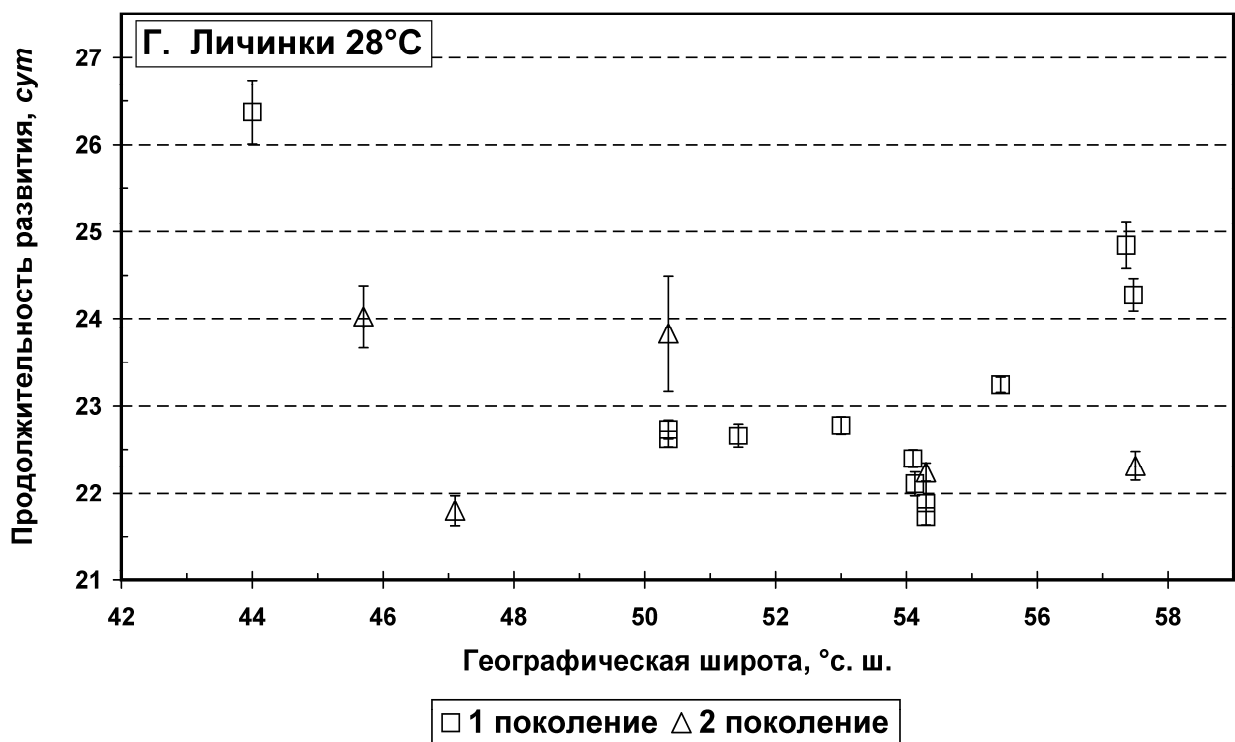
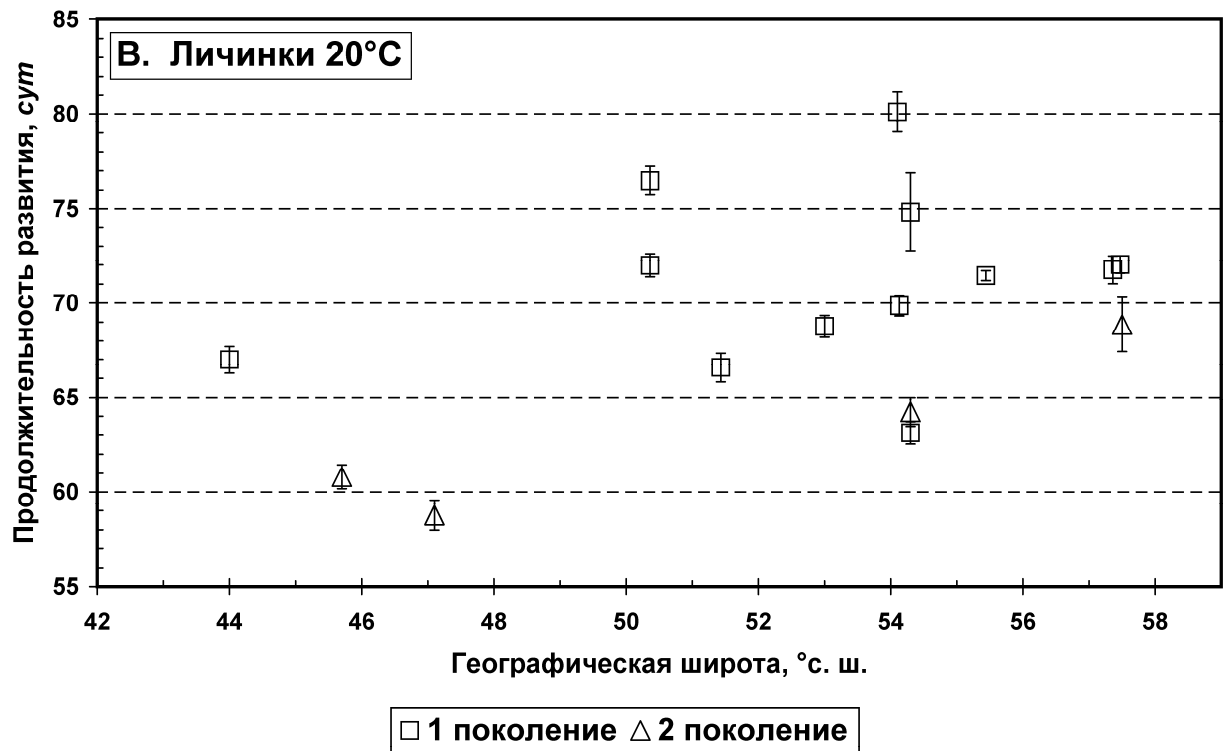


Рис. 12. Внутривидовая широтная изменчивость продолжительности развития яиц (А, Б) и личинок (В, Г) клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* L. при температурах 20 °С (слева) и 28 °С (справа) (по данным С. В. Балашова).

Вертикальными линиями показаны значения стандартной ошибки.

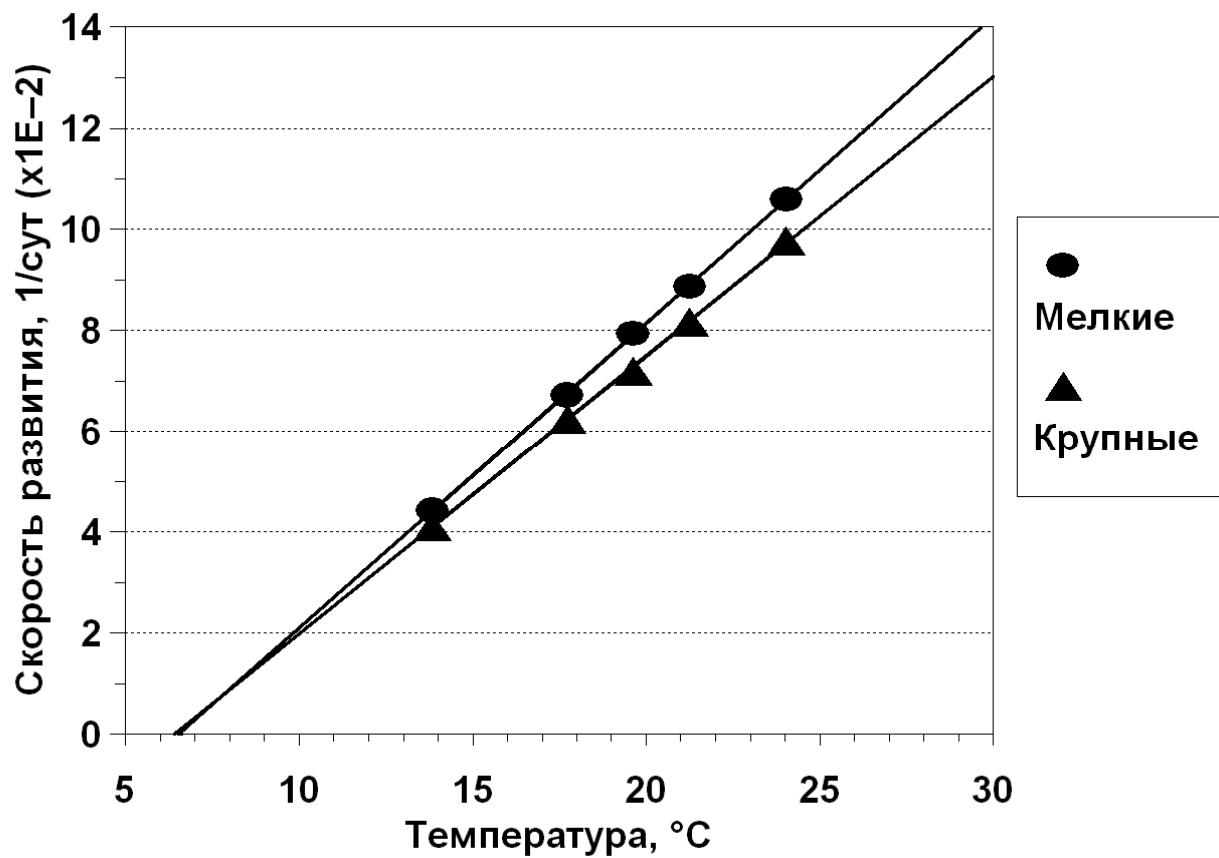


Рис. 13. Линии регрессии скорости развития по температуре для мелких и крупных куколок синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. из петербургской популяции (по данным А. П. Несина).