

Д. А. Кучеров, В. Е. Кипятков, Е. Б. Лопатина

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ У ДВУХ ВИДОВ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)*

В экологических исследованиях насекомых широко используется линейная модель, описывающая норму реакции скорости развития на температуру. Основными параметрами модели являются нижний температурный порог и сумма градусо-дней. До недавнего времени эти параметры считались постоянными для каждого вида. В настоящей работе исследованы нормы реакции скорости развития яиц на температуру у двух видов жуков-листоедов. Показано, что внутри популяций насекомых существует межсемейная изменчивость по сумме градусо-дней и порогу развития, причем в партеногенетической популяции она выражена слабее. Библиогр. 42 назв. Ил. 3. Табл. 4.

Ключевые слова: температура, развитие, пластичность, норма реакции, насекомые, *Agelastica alni*, *Bromius obscurus*.

INTRAPOPULATIONAL VARIATION OF THERMAL REACTION NORMS FOR DEVELOPMENT IN TWO SPECIES OF LEAF BEETLES (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE)

D. A. Kutcherov, V. E. Kipyatkov[†], E. B. Lopatina

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; cyathus@yandex.ru, elena.lopatina@gmail.com

A linear model of temperature-dependent development is widely used in ecological studies on insects. It describes a thermal reaction norm of developmental rate to temperature and has two main parameters, lower temperature threshold and sum of degree-days. Until recently, these parameters have been considered constant within species. Here we study thermal reaction norms for egg development to temperature in two leaf beetle species. There is a significant variation of the lower temperature threshold and sum of degree-days among the offspring of different females of two leaf beetle species. A parthenogenetic population exhibits a notably lower level of this variation. Refs 42. Figs 3. Tables 4.

Keywords: temperature, development, plasticity, reaction norm, insects, *Agelastica alni*, *Bromius obscurus*.

Введение

Все адаптивные признаки организма проходят через своеобразный фильтр, проверку на пригодность в процессе жизненного цикла — промежутка между появлением на свет и рождением собственного потомства [1, 2]. При исследовании признаков жизненного цикла обычно выделяют три ключевых параметра: скорость роста и развития, размеры тела взрослой особи и реализованную плодовитость [3]. Их чаще всего и рассматривают, раздельно либо во взаимосвязи, при поиске онтогенетических адаптаций. За редкими исключениями, названная триада параметров у насекомых чрезвычайно зависит от температуры. Как правило, насекомые, содержащиеся в лаборатории при постоянной повышенной температуре, растут более

Д. А. Кучеров (cyathus@yandex.ru), В. Е. Кипятков, Е. Б. Лопатина (elena.lopatina@gmail.com): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

* Работа осуществлена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 11-04-00350-а и 14-04-01156) и Совета по грантам при Президенте РФ для государственной поддержки ведущих научных школ (грант НШ-3332.2010.4).

быстрыми темпами, завершают развитие раньше и в итоге получаются более мелкими. Наоборот, при пониженных температурах рост и развитие замедляются, имаго выходят более крупными и часто откладывают меньше яиц, зато эти яйца крупнее. Хотя из намеченного сценария существуют исключения, общая тенденция обычно носит вышеописанный характер [4–6].

Присущее организмам ускорение или замедление жизненных процессов при изменении температуры окружающей среды мы, вслед за И. В. Кожанчиковым и Б. М. Медниковым, будем называть термоллабильностью [7–9].

Настоящая работа посвящена изучению скорости развития — одного из основных онтогенетических признаков (life-history traits), который исключительно важен для растений и холоднокровных животных, включая насекомых, особенно в условиях умеренного климата. Ярко выраженный неблагоприятный сезон накладывает ограничения на длительность жизненного цикла и ежегодное число поколений. Поэтому при расселении растений и животных в высокие широты должна была происходить эволюция сроков их развития, чтобы жизненный цикл оставался синхронизирован с климатическими условиями [1, 2]. Сразу же нужно пояснить, что длительность жизненного цикла как таковая, например, измеренная в природе или «при комнатной температуре», дает лишь самое общее представление о том, сколько недель или месяцев нужно особям того или иного вида для завершения развития. Сравнить разные виды или популяции по такой длительности развития совершенно невозможно. С целью сравнения необходимо изучить термоллабильность скорости развития — во всяком случае, в диапазоне оптимальных (не угнетающих) температур. Описать размах и характер лабильности скорости развития, как и любого другого признака, можно с помощью нормы реакции этого признака на интересующий нас фактор — в данном случае, температуру. Для этого, во-первых, нужно исследовать развитие особей при нескольких постоянных (причем тщательно регулируемых и точно регистрируемых) температурах и, во-вторых, иметь адекватный биостатистический метод, с помощью которого полученную зависимость можно было бы описать.

Неоднократно предпринимались попытки выразить характер зависимости между температурой и скоростью развития с помощью математических формул. Еще в 1730-х годах знаменитый натуралист Рене Реомюр обнаружил, что для созревания урожая из года в год требуется примерно одна и та же «сумма градусов тепла», измеренная им в среднесуточных величинах с апреля по июнь по шкале собственного изобретения (см. [10]). В работе, опубликованной в 1735 г., он задался вопросом широтной изменчивости этого показателя. Поскольку одинаковые злаки выращивают и на юге, и на севере, отличаются ли в этих регионах «суммы градусов тепла», получаемые растением за время роста [11]? Этот вопрос исключительно важен, и чуть ниже мы к нему вернемся. Пока же отметим, что идея Реомюра впоследствии была дополнена введением важной константы — биологического нуля, при котором организм не развивается. Получаемая таким образом величина K в русскоязычной литературе обычно называется суммой эффективных температур (СЭТ), а в зарубежной — суммой градусо-дней. Способ определения термоллабильности в его современном виде [9] подробно изложен далее, в разделе «Материал и методика».

Существуют ли географические различия по количеству «единиц тепла», требуемому живым организмам для развития? Эффективный отбор на увеличение или

уменьшение скорости развития в принципе возможен. Об этом свидетельствует опыт селекционеров растений: для многих сельскохозяйственных культур выведены ранние, средние и поздние сорта. Например, ультраскороспелым сортам сои необходима сумма эффективных среднесуточных температур, равная 1700°C, а позднеспелым — до 3500°C [12] — выше порога, условно определенного как +10°C. О ранних сортах растений можно также говорить как о более термолабильных, т. е. сильнее изменяющих скорость роста при изменении температуры.

Тем не менее в эколого-энтомологических исследованиях традиционно принимали, что температурные требования активных стадий развития — стабильный видовой признак, и они относительно постоянны у всех географических популяций вида. Такой вывод основывался на двух группах фактов.

Это, во-первых, сопоставление данных разных исследователей, проводивших эксперименты на одном и том же виде насекомых. Поскольку такие результаты обычно оказывались довольно сходными, то малоразличающиеся температурные нормы развития считали одинаковыми (см., например, [13]). В самом деле, если результаты у разных авторов и различаются, уже невозможно сказать, отражают ли эти различия наследственную географическую изменчивость или же они вызваны простым несовпадением в методике содержания, т. е. отражают изменчивость модификационную. Корм, в том числе его качество и количество, фотопериод, относительная влажность, плотность содержания особей, сезон сбора в природе или продолжительность культуры в неволе — эти и многие другие факторы способны влиять на скорость развития, между тем авторы далеко не всегда детально описывают, как именно они содержали исследуемый объект. Ту же неопределенность оставляют эксперименты, проведенные одними исследователями, но в разное время. Различия в скорости развития, сообщаемой в двух статьях (а равно и их отсутствие), могут объясняться и просто тем, что в одном или в обоих случаях температуру измеряли неточно. Это особенно актуально для экспериментов, проведенных несколько десятилетий назад. Как результат всего вышесказанного, обзор данных литературы по одному виду малоперспективен и не позволяет сделать однозначные выводы о наличии или отсутствии географической изменчивости температурных норм развития (ТНР) у этого вида. Опыт такого сравнения, например, был проведен для колорадского жука [14], щавелевого листоеда [15] и тополевого листоеда [16]. Следовательно, для выявления географических различий необходимо проводить так называемый эксперимент «в общем саду» (common-garden experiment), когда особи из всех изучаемых популяций одновременно развиваются в одинаковых условиях.

Во-вторых, даже когда одни и те же экспериментаторы изучали в контролируемых условиях термолабильность развития нескольких популяций одного вида, полученные различия обычно оказывались очень малыми или отсутствовали вовсе [17–22]. Тем не менее в последнее время начали накапливаться данные о существовании заметной внутривидовой (межпопуляционной) географической изменчивости ТНР насекомых [19, 23–27]. Такие работы, впрочем, довольно редки. Еще малочисленные статьи, авторы которых пытались обнаружить внутривидовую изменчивость по ТНР. Действительно, если существуют межвидовые и, как только что указано, межпопуляционные различия по скорости развития и ее зависимости от температуры, эти различия должны были возникнуть на основе какой-то изменчивости внутри популяций. Однако такая изменчивость заведомо невелика,

поэтому обнаружить ее трудно. В 1984 г. была опубликована работа, проведенная на партеногенетическом таракане *Pycnoscelus surinamensis*, в которой было показано, что три исследованных клона различаются как по разбросу значений скорости развития, так и по степени ее зависимости от температуры [28]. Взаимодействие факторов «клон» и «температура» во влиянии на скорость развития также оказалось статистически значимым. Таким образом, особи из генетически различных клонов демонстрировали различия в нормах реакции на температуру, что свидетельствует о наследовании последних. В исследованиях на божьей коровке *Coccinella trifasciata* была обнаружена заметная изменчивость ТНР среди 8 изосамочных линий и значимые различия между некоторыми из них по продолжительности развития при 18°C [29]. Совсем недавно обнаружены наследственные различия по термолабильности развития между 19 изосамочными линиями коллемболы *Orchesella cincta* [30].

Таким образом, постепенно накапливаются сведения о существовании генетической изменчивости ТНР внутри вида. Этого и следовало ожидать: отсутствие или ограниченность изменчивости по адаптивно значимому признаку весьма странно с точки зрения теории эволюции, особенно для видов с очень широкими ареалами, простирающимися через ряд географических зон. Из теории жизненных циклов [1, 2] следует, что жизненный цикл организма должен быть приспособлен к условиям той местности, в которой этот организм обитает. Тем более, это должно касаться реакции насекомых на температуру — фактор, от которого зависят многие жизненно важные процессы.

Задачей данного исследования было выявление внутривидовой (межсемейной) изменчивости ТНР у жуков-листоедов (Chrysomelidae), что до сих пор никем не было сделано.

Материал и методика

Объектами экспериментов послужили ольховая козявка (*Agelastica alni*) и черная падучка (*Bromius obscurus*), родительские особи которых были собраны в природе.

Ольховая козявка (Chrysomelidae, Galerucinae) — широко распространенный в Евразии вид, встречающийся практически повсюду, где растет ольха [31]. Зимуют взрослые жуки, генерация обычно одна за сезон. Имаго *A. alni* происходили из двух мест сбора, расстояние между которыми составляет около 840 км, или чуть больше 7° по широте. Двадцать пар жуков были собраны в Брянской области в 10 км к западу от станции Алтухово (52,6° с. ш.) 23 мая 2010 г. Еще 28 пар мы собрали на окраине Санкт-Петербурга, в Старом Петергофе (59,9° с. ш.) 25 мая того же года. Жуков содержали попарно и кормили листьями черной ольхи (*Alnus glutinosa*).

Черная падучка (*B. obscurus*) интересна тем, что в Северной Америке представлена обычными двуполовыми популяциями, а Евразию заселили триплоидные самки [32, 33]. Имаго питаются листьями иван-чая (*Chamerion angustifolium*), выгрызая в них характерные продольные «дорожки». Жуков собирали 24–29 июня 2010 г. в Санкт-Петербурге и окрестностях, а именно: 9 особей собрали в Синявино близ Шлиссельбурга, 7 — в Старом Петергофе и 8 — в Кронштадте. Их кормили листьями иван-чая. Из-за гибели части особей число самок, отложивших яйца, составило 6, 7 и 6 соответственно.

Общая схема экспериментов была такова. Листоедов рассаживали попарно (самец + самка), кроме партеногенетических самок *B. obscurus*, которых содержали поодиночке. Собранные дважды в сутки кладки яиц распределяли по термостатам с установленной температурой (16, 18, 20, 22, 24, 26 и 28°C с точностью регуляции около 0,1°C). Температура в камерах чуть отличалась от установленной, фактические значения приведены в табл. 1 и 2. Вылупление личинок также отмечали два раза в сутки. Если самец из родительской пары погибал, мы в большинстве случаев находили ему замену. Это не нарушало чистоту эксперимента, потому что собранные в природе особи уже спаривались в естественных условиях. Поэтому под «семьей» мы будем понимать потомство одной самки. Описанная методика известна в зарубежной литературе как «split-family design» и широко используется для выявления взаимодействия генотипа и среды [30, 34–37]. Конечно, она не позволяет исключить материнский эффект и доминантность в фенотипическом проявлении аллелей, но вполне пригодна для предварительного выявления генетической компоненты в общей изменчивости по нормам реакции [38, 39].

Таблица 1. Продолжительность развития яиц ольховой козявки *Agelastica alni* из двух популяций в зависимости от температуры (\pm стандартное отклонение, сут)

Установленная температура, °C	Алтухово, 52,7° с. ш.			Петергоф, 59,9° с. ш.		
	Реальная температура, °C	Продолжительность развития	N	Реальная температура, °C	Продолжительность развития	N
16	16,0	16,5 \pm 0,28	11	15,9	16,3 \pm 0,58	36
18	18,0	12,7 \pm 0,28	12	18,0	12,5 \pm 0,32	42
20	20,0	10,2 \pm 0,21	11	20,0	9,9 \pm 0,32	39
22	22,0	8,3 \pm 0,22	10	22,0	8,2 \pm 0,20	38
24	23,9	7,3 \pm 0,19	10	23,8	7,1 \pm 0,21	35
26	25,9	6,4 \pm 0,23	11	25,9	6,4 \pm 0,19	35
28	27,5	6,2 \pm 0,34	8	27,6	6,1 \pm 0,22	10

Примечание. N — число кладок.

Таблица 2. Продолжительность развития яиц черной падушки *Bromius obscurus* из трех мест сбора в зависимости от температуры (\pm стандартное отклонение, сут)

Температура, °C		Синявино		Петергоф		Кронштадт	
Установленная	Реальная	Продолжительность развития	N	Продолжительность развития	N	Продолжительность развития	N
16	16,0	18,8 \pm 1,11	324	18,9 \pm 0,69	131	18,8 \pm 0,95	233
18	18,0	14,1 \pm 0,55	298	14,3 \pm 0,41	296	14,4 \pm 0,46	205
20	20,0	11,2 \pm 0,29	279	11,3 \pm 0,41	218	11,2 \pm 0,34	339
22	22,0	9,0 \pm 0,25	244	9,1 \pm 0,43	280	9,1 \pm 0,34	290
24	23,9	7,5 \pm 0,29	387	7,8 \pm 0,38	201	7,7 \pm 0,27	247
26	25,9	6,3 \pm 0,34	213	6,5 \pm 0,31	271	6,5 \pm 0,33	286
28	27,5	5,9 \pm 0,26	165	5,8 \pm 0,27	140	5,8 \pm 0,24	230

Примечание. N — число личинок.

Изучение различий по ТНР между семьями требует огромного числа особей: при малых объемах выборок можно не выявить никаких различий или же эти различия окажутся незначимы. Мы не прослеживали полный онтогенез *A. alni* и *B. obscurus* из-за сложности содержания этих видов в лаборатории, поэтому у обоих видов мы изучали только внутрипопуляционную изменчивость ТНР яиц.

Для вычисления всех параметров, характеризующих ТНР, была использована новая методика [9]. Основное ее отличие от традиционной заключается в том, что скорость развития R_D 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 T , и вычисляют константу a и коэффициент регрессии b в уравнении $R = a + bT$ с их статистическими ошибками [40, 41]. Вследствие большого объема выборки, определяемого в данном случае числом особей, а не суммарным количеством температур в эксперименте [40], значения стандартной ошибки получаются значительно меньшими, чем при использовании традиционной методики [9]. Нижний температурный порог (НТП) развития, при котором $R_D = 0$, вычисляли по формуле $T_0 = -a / b$. Сумму градусо-дней, часто называемую также суммой эффективных температур (СЭТ), находили как обратную величину коэффициента регрессии ($1/b$).

Все названные вычисления и их первичная статистическая обработка осуществлены в специально разработанной форме DevRate 4.4 (© В. Е. Кипятков, 1998–2010), реализованной в приложении QuattroPro 9.0 (© Corel Corporation, 1998–2000). Сравнение линий регрессии по наклону и значению НТП проводили с помощью теста, основанного на GT2-методе [41]. Значимость различий по продолжительности развития между семьями оценивали, применяя двухфакторный дисперсионный анализ, дополненный попарными *post-hoc* сравнениями по HSD-тесту Тьюки. Везде, где приведены результаты дисперсионного анализа, подразумеваются проверенная по тесту Колмогорова-Смирнова нормальность распределения и подтвержденная тестом Левена гомогенность дисперсий. Продолжительности развития, использованные в дисперсионном анализе, перерасчитаны по уравнению регрессии для целых значений температуры, если не указано иное. Уровень значимости для множественных сравнений α обычно принимали равным 0,01 ввиду больших объемов выборок. Для оценки разброса данных мы использовали абсолютный размах R , т. е. разницу между максимальным и минимальным значениями признака, и коэффициент вариации v , показывающий, какой процент от среднего арифметического M составляет стандартное отклонение σ .

Основные статистические процедуры выполнены в приложении Statistica 7.1 (© StatSoft, Inc. 1984–2006). Графики построены в Microsoft® Office Excel 2003 (© Microsoft Corporation 1985–2003). Количественные признаки в тексте описаны по образцу: среднее арифметическое \pm стандартное отклонение.

Результаты

У обоих изученных видов не обнаружено отчетливой географической изменчивости температурных норм развития (ТНР); поэтому выборки, имеющие разное происхождение, были объединены и рассматриваются вместе.

Продолжительности развития яиц двух видов листоедов похожи (см. табл. 1–2). При 26°C они совпадают, при более низких температурах эмбриональное развитие *B. obscurus* немного дольше, а при 28°C — короче, чем у *A. alni*. Впрочем, эта самая высокая температура выходит за рамки оптимального диапазона для ольховой козявки: проведенный затем регрессионный анализ показал, что линейная зависимость скорости развития от температуры нарушается при 28°C. Кроме того, объем выборки в данном режиме был значительно меньше. Поэтому из анализа межсемейной изменчивости у *A. alni* эта температура исключена.

Выход личинок ольховой козявки из яиц был синхронизован, а разделить кладку оказалось трудно из-за клейкого секрета, которым она прикреплена к листу. Поэтому мы сочли возможным определять продолжительность эмбрионального развития *A. alni* для целых кладок, а не отдельных яиц. Размер кладки (обычно 20–70 яиц) был учтен впоследствии, при анализе межсемейной изменчивости. Объем выборки в каждой семье составлял около 200–500 потомков для *B. obscurus* и 400–700 для *A. alni*.

Данные по термоллабильности преимагинального развития в полном диапазоне температур были получены для потомства 20 самок *A. alni* (16–26°C) и 14 самок *B. obscurus* (16–28°C). Фактор семьи оказал значимое влияние на продолжительность развития яиц обоих видов как сам по себе, так и во взаимодействии с температурой (табл. 3). Тем не менее межсемейная изменчивость у них выражена в разной степени, и это бросается в глаза даже при поверхностном сопоставлении линий регрессии (рис. 1).

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа межсемейной изменчивости температурных норм развития у ольховой козявки *Agelastica alni* и черной падучки *Bromius obscurus*

Вид	Многофакторный анализ			Однофакторный анализ (семья)
	Температура	Семья	Взаимодействие	
<i>A. alni</i>	$F_{5, 11438} = 361852$	$F_{19, 11438} = 339$	$F_{95, 11438} = 138$	$F_{19, 11538} = 19$
<i>B. obscurus</i>	$F_{6, 4848} = 66501$	$F_{13, 4848} = 24$	$F_{78, 4848} = 19$	$F_{13, 4932} = 13$

Примечание. Все влияния значимы ($p < 0,001$).

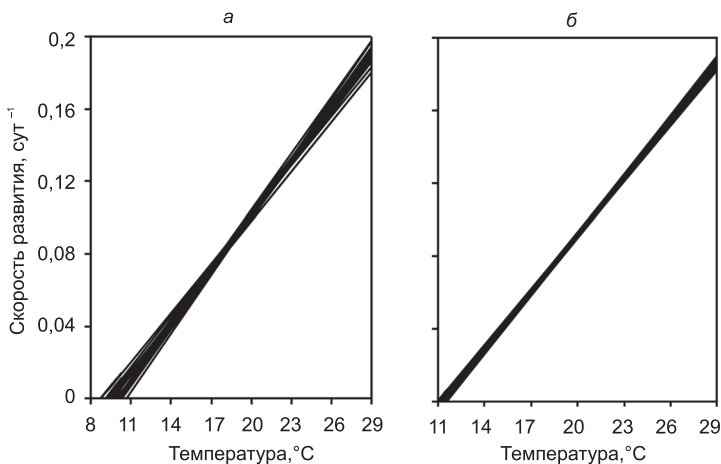


Рис. 1. Внутрипопуляционная изменчивость температурных норм развития яиц у *Agelastica alni* (а) и *Bromius obscurus* (б)

ТНР яиц у ольховой козявки оказались очень вариабельны внутри популяции при небольшой изменчивости скорости развития в пределах самих семей. Поэтому из $20(20-1)/2 = 190$ попарных сравнений линий по коэффициенту регрессии в соответствии с GT2-методом [41] значимые различия выявлены в 139 случаях, а по порогу — в 136 случаях ($\alpha = 0,01$). Из-за значимости большинства различий трудно выделить семьи, которые бы особенно выделялись на общем фоне по параметрам термоллабильности развития; в качестве таких «маргиналов» можно назвать, например, АВ6, АР15 и АР27 (рис. 2). Семьи, происходящие из Брянской области (обозначены как АВ), не отличались от петербургских (АР) — впрочем, их было всего 4.

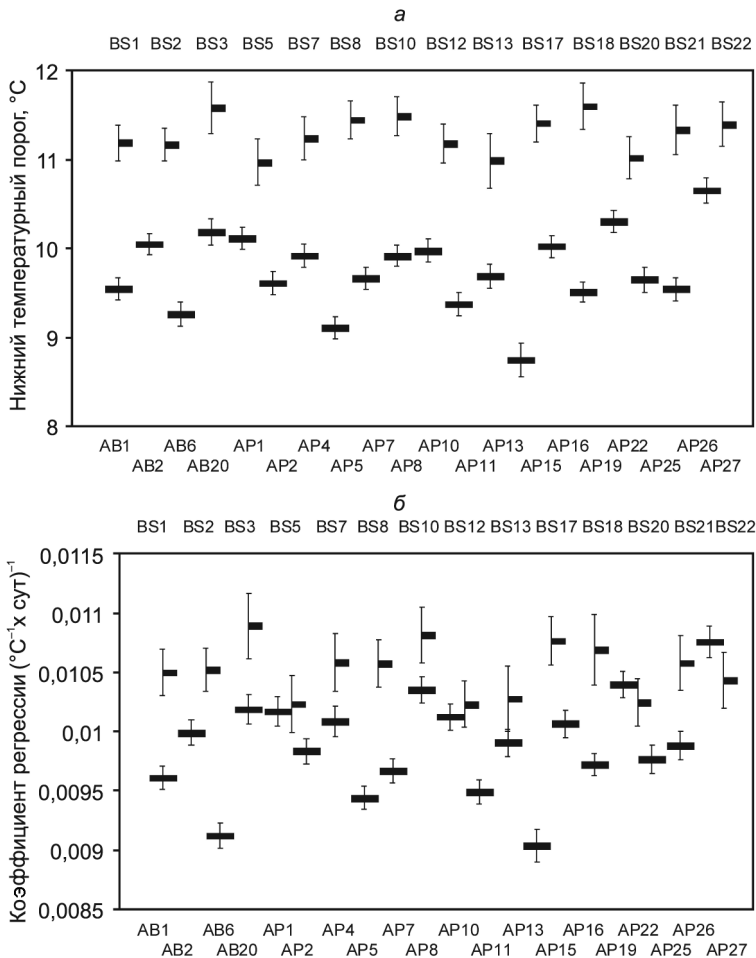


Рис. 2. Межсемейная изменчивость параметров термоллабильности развития яиц *A. alni* (целые символы) и *B. obscurus* (половинные символы): нижнего температурного порога (а) и коэффициента регрессии скорости развития по температуре (б).

Результаты множественных сравнений внутри обоих видов; вертикальными отрезками обозначены 95%-ные доверительные интервалы. Вдоль горизонтальных осей отмечены условные наименования семей в эксперименте.

Размах изменчивости ТНР в потомстве разных самок *B. obscurus* существенно меньше. Попарный множественный тест выявил значимые различия по коэффициенту регрессии между линиями лишь в 12 случаях из $14(14-1)/2 = 91$ возможного сравнения, а по порогу — в 8 случаях. Здесь еще труднее выделить семьи, которые заметно отличались бы от остальных, но уже по причине их общей схожести. Между семьями, происходящими из Синявино, Петергофа и Кронштадта, значимых различий также нет, поэтому на рис. 2 маркировка всех семей *B. obscurus* одинакова.

Интересно сравнить вариабельность коэффициента регрессии и нижнего температурного порога у изученных видов. Эти показатели сведены в табл. 4. Поскольку коэффициент регрессии скоррелирован с порогом, разброс данных по одному из них примерно соответствует разбросу по другому, так что мы будем рассматривать вариабельность обоих параметров вместе. У ольховой козявки ν для яиц составляет 4,3–4,5%, т. е. этот обоеполюый вид имеет вдвое больший размах внутривидовой изменчивости ТНР яиц, чем партеногенетический *B. obscurus* (см. табл. 4). Соответствующие абсолютные величины размаха данных R у первого вида также в два-три раза выше.

Таблица 4. Вариабельность температурных норм развития яиц двух изученных видов жуков-листоедов

Вид	N	Коэффициент регрессии				Нижний температурный порог			
		M	σ	R	ν	M	σ	R	ν
<i>A. alni</i>	20	0,0099	0,0004	0,0017	4,3	9,7	0,4	1,9	4,5
<i>B. obscurus</i>	14	0,0105	0,0002	0,0007	2,1	11,3	0,2	0,6	1,9

Примечание. N — число линий регрессии; M — среднее арифметическое; σ — стандартное отклонение; R — абсолютный размах значений (разность между максимумом и минимумом); ν — коэффициент вариации.

У обоих видов жуков-листоедов внутри популяции обнаружена сильная значимая положительная корреляция между порогом и коэффициентом регрессии (рис. 3).

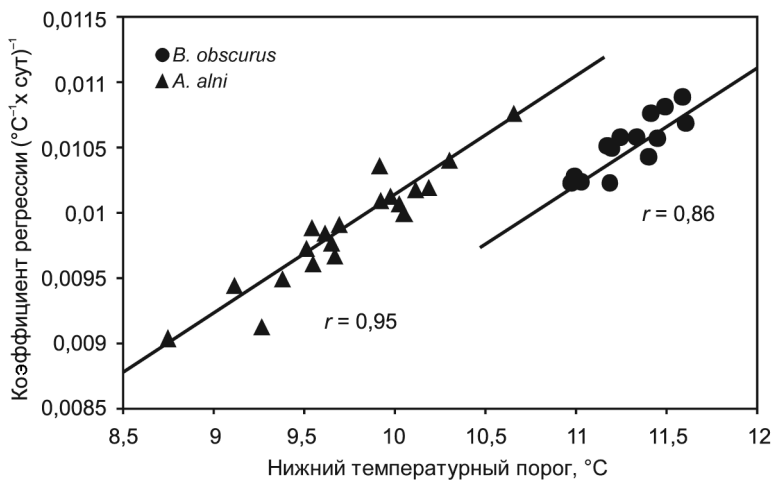


Рис. 3. Корреляция между коэффициентом регрессии и нижним температурным порогом у яиц *A. alni* и *B. obscurus* ($p < 0,01$)

Обсуждение

Обработка данных по скорости развития многих сотен особей обоих видов жуков-листоедов показала наличие внутривидовой изменчивости ТНР. Влияние фактора семьи на продолжительность развития всегда оказывалось значительным, а между линиями регрессии скорости развития по температуре находились значимые различия. Конечно, многие семьи не различаются между собой по параметрам термолабильности, но поголовных различий здесь и нельзя ожидать, поскольку распределение значений признаков отдельных семей должно быть близким к нормальному и, следовательно, значимыми будут в основном различия между семьями, находящимися в левой и правой частях распределения. Именно поэтому некоторые из семей явно выделяются особенно высокими или низкими коэффициентами регрессии и порогами. Это хорошо видно на рис. 2 и подкреплено статистическим анализом.

Изменчивость ТНР яиц внутри партеногенетической популяции *B. obscurus* очень ограничена: показатели вариабельности в этом случае заметно ниже, и статистический тест с множественными попарными сравнениями линий регрессии показал значимые различия более чем в 70% случаев у *A. alni* против 13% у *B. obscurus*. Этого и следовало ожидать, поскольку обоеполое размножение повышает генетическую изменчивость популяций, создавая новые комбинации генов.

Что касается корреляции между коэффициентом регрессии и порогом, обнаруженной у обоих видов (см. рис. 3), нам остается лишь констатировать ее наличие. С математической точки зрения корреляция представляется неизбежной, поскольку порог рассчитывается как $t_0 = -a/b$, где $b < 1$. Иными словами, линейная модель «устроена» таким образом, что порог и наклон взаимозависимы. Изменение одного параметра влечет за собой изменение другого: чем выше порог развития, тем круче наклон линии регрессии, и наоборот [40, 42]. Подлинная причина тесной взаимосвязи этих двух параметров остается загадочной: вполне возможно, что одно простое объяснение здесь вовсе отсутствует, и корреляция возникает в силу взаимодействия ряда генетических, физиологических и чисто случайных причин.

Заключение

В результате проведенного эксперимента была обнаружена межсемейная изменчивость температурных норм развития (ТНР) у двух видов жуков-листоедов. Потомство некоторых самок — но, как и ожидалось, не всех — особенно отличалось по параметрам линейной регрессии скорости развития по температуре. Очень показательным, что изменчивость ТНР яиц в партеногенетической популяции оказалась значительно уже, чем в популяциях с обоеполым размножением.

Таким образом, изменчивость ТНР внутри популяций жуков-листоедов существует, и в ней присутствует значительная наследственная составляющая, поэтому ТНР могут подвергаться естественному отбору. Этот вывод имеет большое значение, ведь долгое время существование внутривидовой изменчивости ТНР вообще ставилось под сомнение.

Литература

1. Roff D. A. The evolution of life histories: theory and analysis. New York: Chapman & Hall, 1992. 535 p.
2. Stearns S. C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. 264 p.
3. Fischer K., Zwaan B. J., Brakefield P. M. Realized correlated responses to artificial selection on pre-adult life-history traits in a butterfly // *Heredity*. 2007. Vol. 98. P. 157–164.
4. Ratte H. T. Temperature and insect development // *Environmental physiology and biochemistry of insects* / ed. by K. H. Hoffmann. Berlin: Springer Verlag, 1984. P. 33–66.
5. Atkinson D. Ectotherm life-history responses to developmental temperature // *Animals and temperature* / eds I. A. Johnson and A. F. Bennett. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996. P. 183–204.
6. Fischer K., Brakefield P. M., Zwaan B. J. Plasticity in butterfly egg size: why larger offspring at lower temperatures? // *Ecology*. 2003. Vol. 84. P. 3138–3147.
7. Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа, 1961. 286 с.
8. Медников Б. М. Температура как фактор развития // *Внешняя среда и развивающийся организм*. М.: Наука, 1977. С. 7–52.
9. Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: New approaches and prospects // *Entomological Review*. 2010. Vol. 90. P. 163–184.
10. Wang J. Y. A critique of the heat unit approach to plant response studies // *Ecology*. 1960. Vol. 41. P. 785–790.
11. Bonhomme R. Bases and limits to using 'degree day' units // *Eur. J. Agron.* 2000. Vol. 13. P. 1–10.
12. Вишнякова М. А. Генофонд зернобобовых культур и адаптивная селекция как факторы биологизации и экологизации растениеводства (обзор) // *Сельскохозяйственная биология*. 2008. № 3. С. 3–23.
13. Ахмедов П. М. Зависимость длительности развития гусениц различных популяций восклицательной совки (*Agrotis exclamationis*) от температуры и светового режима // *Вестн. зоол.* 1971. Т. 1. С. 62–67.
14. Preimaginal development and reproductive responses to temperature in two populations of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) / Tauber C. A., Tauber M. J., Gollands B., Wright R. J., Obrycki J. J. // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1988. Vol. 81. P. 755–763.
15. Kucherov D. A., Kipyatkov V. E. Control of preimaginal development by photoperiod and temperature in the dock leaf beetle *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Entomological Review*. 2011. Vol. 91. P. 692–708.
16. Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *J. Insect Physiol.* 2011. Vol. 57. P. 892–898.
17. Горышин Н. И., Козлова Р. Н. Влияние суточного ритма температуры на развитие и диапаузу совки *Acronycta rumicis* // *Вестн. Ленингр. ун-та*. 1961. Т. 21. С. 32–38.
18. Пантохов Г. А. Влияние положительных температур на различные географические популяции златогюзки *Euproctis chrysorrhoea* и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Orgyidae) // *Энтомологическое обозрение*. 1962. Т. 41. С. 274–284.
19. Nealis V. G., Jones R. E., Wellington W. G. Temperature and development in host-parasite relationships // *Oecologia*. 1984. Vol. 61. P. 224–229.
20. Tauber C. A., Tauber M. J., Nichols J. R. Thermal requirements for development in *Chrysopa oculata*: a geographically stable trait // *Ecology*. 1987. Vol. 68. P. 1479–1487.
21. Lopatina E. B., Imamgaliev A. A., Kipyatkov V. E. Latitudinal variability of duration and thermal lability of pupal development in three ant species of the genus *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) // *Entomol. Rev.* 2002. Vol. 82. P. 938–946.
22. Thermal requirements, field mortality and population phenology modelling of *Paropsis atomaria* Olivier, an emergent pest in subtropical hardwood plantations / Nahrung H. F., Schutze M. K., Clarke A. R., Duffy M. P., Dunlop E. A., Lawson S. A. // *Forest Ecol. Manag.* 2008. Vol. 255. P. 3515–3523.
23. Bateman M. A. Adaptations to temperature in geographic races of the Queensland fruit fly, *Dacus (Strumata) tryoni* // *Aust. J. Zool.* 1967. Vol. 15. P. 1141–1161.
24. Fujiyama S., Harada K. Comparison of effects of temperature on the development of six geographic populations of *Chrysolina aurichalcea* (Mannerheim) (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.* 1996. Vol. 40. P. 217–226.
25. 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.

26. Kipyatkov V. E., Lopatina E. B., Imamgaliyev A. A., Shirokova L. A. Effect of temperature on rearing of the first brood by the founder females of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae): latitude-dependent variability of the response norm // J. Evol. Biochem. and Physiol. 2004. Vol. 40. C. 165–175.
27. Adaptive latitudinal variation of the duration and thermal requirements for development in the ground beetle *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae) / Lopatina E. B., Kipyatkov V. E., Balashov S. V., Dubovikov D. A., Sokolova I. V. // Entomol. Rev. 2011. Vol. 90. P. 775–790.
28. Parker E. D., Jr. Reaction norms of development rate among diploid clones of the parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis* // Evolution. 1984. Vol. 38. P. 1186–1193.
29. Miller J. C., LaMana M. L. Assessment of temperature-dependent development in the general population and among isofemale lines of *Coccinella trifasciata* (Col.: Coccinellidae) // Entomophaga. 1995. Vol. 40. P. 183–192.
30. Ellers J., Driessen G. Genetic correlation between temperature-induced plasticity of life-history traits in a soil arthropod // Evol. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 473–484.
31. Оглоблин Д. А. Листоеды, Galerucinae // Фауна СССР / под ред. А. А. Штакельберга. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. XXVI, № 1. 456 с.
32. Lokki J., Saura A. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. XI. Genetic differentiation in parthenogenetic populations // Hereditas. 1980. Vol. 92. P. 275–282.
33. Lokki J., Saura A., Lankinen P., Suomalainen E. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals: V. Triploid *Adoxus obscurus* (Coleoptera: Chrysomelidae) // Genet. Res. 1976. Vol. 28. P. 27–36.
34. Kause A., Morin J. P. Seasonality and genetic architecture of development time and body size of the birch feeding sawfly *Priophorus pallipes* // Genet. Res. 2001. Vol. 78. P. 31–40.
35. Astles P. A., Moore A. J., Preziosi R. F. Genetic variation in response to an indirect ecological effect // Proc. R. Soc. B. 2005. Vol. 272. P. 2577–2581.
36. St. Juliana J. R., Janzen F. J. Can natural phenotypic variances be estimated reliably under homogeneous laboratory conditions? // J. Evol. Biol. 2007. Vol. 20. P. 1406–1414.
37. Lyytinen A., Lindström L., Mappes J. Genetic variation in growth and development time under two selection regimes in *Leptinotarsa decemlineata* // Entomol. Exp. Appl. 2008. Vol. 127. P. 157–167.
38. Groeters F. R., Dingle H. Genetic and maternal influences on life history plasticity in response to photoperiod by milkweed bugs (*Oncopeltus fasciatus*) // Am. Nat. 1987. Vol. 129. P. 332–346.
39. Nylin S. Seasonal plasticity and life-cycle adaptations in butterflies // Insect Life-cycle Polymorphism / ed. by H. V. Danks. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1994. 381 p.
40. Temperature requirements of some aphids and their parasites / Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 431–438.
41. Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
42. Groeters F. R. Geographic conservatism of development rate in the milkweed-oleander aphid, *Aphis nerii* // Acta Oecol. 1992. Vol. 13. P. 649–661.

Статья поступила в редакцию 19 апреля 2014 г., принята в печать 24 июня 2014 г.

Сведения об авторах

Кучеров Дмитрий Александрович — кандидат биологических наук
 Кипятков Владилен Евгеньевич — доктор биологических наук, профессор
 Лопатина Елена Борисовна — кандидат биологических наук

Kutcherov Dmitrij A. — Ph.D., Junior researcher
 Kipyatkov Vladilen E.† — Doctor of Biology, Professor
 Lopatina Elena B. — Ph.D., Associate Professor