

УДК 595.754 : 591.54

**НОВАЯ ФОРМА ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ  
ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ У КЛОПА *GRAPHOSOMA  
LINEATUM* (L.) (HETEROPTERA, PENTATOMIDAE)**

© 2019 г. Е. Б. Лопатина, \* И. А. Гусев \*\*

Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: elena.lopatina@gmail.com (автор, ответственный за переписку)

\*\*e-mail: ilyagusev92@inbox.ru

Поступила в редакцию 23.01.2019 г.

После доработки 23.04.2019 г.

Принята к публикации 23.04.2019 г.

Характер зависимости скорости развития эктотермных организмов от температуры может изменяться под воздействием абиотических и биотических факторов среды, модифицирующих температурные нормы развития – температурный порог и коэффициент регрессии, т. е. степень термоллабильности развития, и сумму градусо-дней. Подобное проявление фенотипической пластичности температурных норм развития описано у многих видов насекомых. В данной работе исследовано влияние фотопериодических условий на развитие клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской (59.9° с. ш.) и брянской (53.2° с. ш.) популяций. С клопами из каждой популяции проводили по два эксперимента, материал для которых различался по срокам сбора имаго в природе. Было использовано по два фотопериодических режима (12 и 22 ч света в сутки, для петербургской популяции, и 12 и 18 ч света в сутки, для брянской популяции) и по пять постоянных температур (20, 22, 24, 26 и 28 °С) в каждом фотопериодическом режиме. Ни в одном из экспериментов фотопериодические условия не оказали влияния на развитие яиц. В короткодневном режиме наблюдалось диспропорциональное, т. е. более выраженное при низких температурах, ускорение развития личинок у клопов из брянской популяции (в двух экспериментах) и у клопов из петербургской популяции (в эксперименте с «поздним» сбором имаго). Поэтому в короткодневных условиях термоллабильность развития и сумма градусо-дней не менялись, а температурный порог становился ниже. У клопов петербургской популяции в длиннодневных условиях обнаружены различия температурных норм развития личинок в экспериментах с «ранним» и «поздним» сбором имаго в природе, что, вероятно, связано с различиями в физиологическом возрасте родительских особей. Таким образом, у клопа *G. lineatum* в зависимости от календарных сроков откладки яиц и фотопериодических условий в течение летнего сезона температурные нормы развития личинок проявляют фенотипическую пластичность. Обнаружены межпопуляционные различия по температурным нормам развития яиц и личинок. Для клопов из обеих популяций характерно возрастание массы тела с повышением температуры.

*Ключевые слова:* Pentatomidae, *Graphosoma lineatum*, температура, фотопериод, скорость развития, температурные нормы развития, температурный порог, термоллабильность, фенотипическая пластичность.

DOI: 10.1134/S0367144519020035

Температура среды обитания является одним из ведущих экологических факторов и играет определяющую роль в регуляции сезонных жизненных циклов насекомых и

других экотермных организмов. Она оказывает прямое воздействие на все параметры жизненного цикла – скорость развития и роста, массу тела, плодовитость, выживаемость особей и проч. Эти свойства организма могут демонстрировать фенотипическую пластичность, обеспечивая приспособление насекомых к условиям среды обитания (James, Partridge, 1995; Liefjing et al., 2009; Bouton et al., 2011). Фенотипическая пластичность, которую вызывают биотические (пища, конкурентные отношения, давление хищников и др.) и абиотические (температура, длина светового дня, влажность и проч.) факторы окружающей среды описана для большинства пойкилотермных организмов. Ее характеризуют нормы реакции (Groeters, 1992; Stearns, 1992; Danks, 1994; Nylin, 1994; Nylin, Gotthard, 1998; Roff, 2002; Angilletta, Dunham, 2003; Kingsolver et al., 2004). Разнообразие норм реакции на температуру, возникающее под действием естественного отбора, приводит к появлению локальных адаптаций у местных популяций (Angilletta, 2009).

Полная норма реакции скорости развития насекомых на температуру – это асимметричная колоколообразная кривая с линейным участком в диапазоне наиболее благоприятных для жизнедеятельности температур. Именно линейный участок нормы реакции экологически и эволюционно наиболее важен, поскольку соответствует термическим условиям местообитаний, при которых в естественной среде развитие происходит наиболее часто (Campbell et al., 1974; Ikemoto, Takai, 2000). В пределах этого температурного диапазона скорость развития насекомых линейно возрастает с повышением температуры. Для описания зависимости скорости развития от температуры часто используют уравнение линейной регрессии  $R = a + bT$ , где  $R$  – скорость развития (величина, обратная продолжительности развития),  $a$  (интерсепта) – точка пересечения графика с осью ординат,  $b$  – коэффициент линейной регрессии,  $T$  – температура.

Коэффициент линейной регрессии  $b$ , или коэффициент термоллабильности развития (Кожанчиков, 1961; Медников, 1966, 1987), определяет угол наклона линии регрессии к оси абсцисс и является мерой термоллабильности, или термочувствительности развития. Он показывает, насколько скорость развития зависит от температуры. Его значение тем больше, чем сильнее скорость развития возрастает (или понижается) при изменении температуры, т. е. чем выше термоллабильность или термочувствительность развития.

Точка пересечения линии регрессии с осью абсцисс – это нижний температурный порог развития, т. е. температура, при которой скорость развития приближается к нулю. Обратная величина коэффициента регрессии известна в отечественной литературе как сумма эффективных температур, а в зарубежной – как сумма градусо-дней (Кипятков, Лопатина, 2010). Она эквивалентна сумме температур выше порога, необходимой для завершения развития (Медников, 1966; Ratte, 1985; Groeters, 1992; Atkinson, 1994). Температурный порог, коэффициент термоллабильности и сумму градусо-дней называют параметрами термоллабильности развития. Они характеризуют линейную зависимость скорости развития от температуры и описывают температурные нормы развития.

Температурные нормы развития насекомых проявляют фенотипическую пластичность, поскольку при воздействии различных абиотических и биотических экологических факторов может меняться чувствительность скорости развития к изменениям температуры. Так, значения коэффициента линейной регрессии и нижнего температурного порога развития могут стать больше или меньше при изменении пищевого рациона (Loratina et al., 2014), под действием социальных факторов (Рыжкова, Лопатина, 2015а), фотопериодических режимов (Loratina et al., 2007) и т. п. Наши исследования

на клопе-солдатике *Pyrrhocoris apterus* L. впервые показали, что фотопериодические условия не просто ускоряют или тормозят развитие личинок, а видоизменяют температурные нормы их развития. Вследствие этого фотопериодические режимы обладают неоднозначным действием: при одних температурах они могут ускорять развитие по сравнению с другими фотопериодами, а при других температурах может наблюдаться противоположный результат (Lopatina et al., 2007). В дальнейшем было выявлено большое разнообразие форм фотопериодической модификации температурных норм развития, доказана экологическая значимость и широкое распространение фенотипической пластичности параметров термолабильности развития у насекомых (Кучеров, Кипятков, 2011а; Лопатина и др., 2011а; Kutcherov et al., 2011, 2015; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Гусев, Лопатина, 2018; Лопатина, 2018; Kutcherov et al., 2018). Исследование развития других видов насекомых позволит выявить новые формы взаимодействия фотопериодических и температурных факторов.

#### ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Клоп-щитник *Graphosoma lineatum* широко распространен в Палеарктике и часто встречается в Европе, предпочитая открытые и хорошо прогреваемые биотопы: луга, опушки леса, поймы рек, огороды, пустыри. Основными кормовыми растениями являются зонтичные (сем. *Ariaceae*).

У клопа обнаружена фотопериодическая регуляция продолжительности развития личинок. В короткодневных условиях происходит ускорение их развития (Мусолин, Саулич, 1995). Клопы диапаузируют только на стадии имаго. Индукция диапаузы наступает при сокращении продолжительности светового дня. Вольгинизм клопа *G. lineatum* на протяжении ареала изменяется с географической широтой. В теплые годы в лесостепной зоне возможно появление второго поколения (Musolin, Saulich, 2001).

Фенологические наблюдения за развитием клопов в естественной среде в парке «Сергиевка» (Старый Петергоф, Санкт-Петербург) показали, что имаго *G. lineatum* после зимовки появляются во второй половине мая. После периода питания на зонтичных самки и самцы в начале июня приступают к размножению. Имаго живут достаточно долго и постоянно спариваются. Яйцекладка продолжается до середины июля. Отрождающиеся личинки питаются, растут и достигают стадии имаго во второй половине августа. Последних личинок пятого (последнего) возраста можно найти на зонтичных еще в начале сентября. Таким образом, самые первые личинки развиваются при длинном дне, а особи, появляющиеся из последних яиц, завершают онтогенез уже в короткодневных условиях. В этом случае возможно проявление фотопериодической пластичности температурных норм развития.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали клопов *G. lineatum* из петербургской (Санкт-Петербург, 59.9° с. ш.) и брянской популяций (Брянск, 53.2° с. ш.). Клопов петербургской популяции собирали в Старом Петергофе на территории парка «Сергиевка» в 2014 г. с 25 по 30 июня («поздний» сбор имаго) и в 2016 г. с 28 мая по 15 июня («ранний» сбор имаго). Сбор клопов брянской популяции производили в окрестностях Брянска 13 июля в 2015 г. (поздний сбор имаго) и в период с 5 по 10 июня в 2016 г. (ранний сбор имаго). Насекомых обычно находили на кучере лесном *Anthriscus sylvestris*, сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria* и борщевике сибирском *Heracleum sibiricum*.

Собранных в природе самок и самцов содержали по 10–15 пар в пластмассовых контейнерах (179 × 132 мм, 1000 мл), дно которых покрывали бумагой, при температуре 25 °С и длинно-

дневном фотопериоде – 22 ч света в сутки для петербургской популяции и 18 ч света в сутки для брянской популяции. Насекомых ежедневно кормили снытью *Ae. podagraria* и купырем *A. sylvestris*. Для обеспечения дополнительной влажности в контейнеры помещали заткнутые ватой пробирки с водой.

Во время всего периода содержания клопов в контейнерах самки постоянно спаривались с самцами. Отложенные самками яйца собирали один раз в день в течение 2,5 недель до тех пор, пока во всех экспериментальных режимах не будет по 100 яиц и больше. Накопление яиц, отложенных самками петербургской популяции, происходило в 2014 г. в период с 1 по 11 июля (поздний сбор яиц) и в 2016 г. в период с 6 по 24 июня (ранний сбор яиц). Накопление яиц, отложенных самками брянской популяции, происходило в 2015 г. в период с 16 июля по 8 августа (поздний сбор яиц) и в 2016 г. в период с 14 по 24 июня (ранний сбор яиц). Количество яиц в кладках варьировало от 5 до 35 и в среднем составляло  $16 \pm 0.3$ .

Помимо проведения лабораторных экспериментов в парке «Сергиевка» в солнечную и пасмурную погоду мы измеряли температуру поверхности тела клопов и субстрата, на котором они находились, с целью оценить способность клопов к баскингу. Измерения выполняли с помощью бесконтактного пирометра Optiris Laser Sight. Исследования проводили в конце августа – начале сентября.

Продолжительности развития ( $D$ ) каждой кладки яиц или каждой отдельной личинки преобразовывали в скорости ( $1/D$ ). После этого проводили регрессионный анализ по всей совокупности скоростей развития, полученных при всех экспериментальных температурах в каждом фотопериодическом режиме. Далее по уравнению  $R = a + bT$  рассчитывали коэффициент линейной регрессии  $b$  и нижний температурный порог развития  $T_0$ . Сумму градусо-дней определяли как величину, обратную коэффициенту регрессии ( $1/b$ ). Затем рассчитывали стандартные ошибки всех параметров (Campbell et al., 1974; Sokal, Rohlf, 1995). Сравнение двух линий регрессии по наклону и значению нижнего температурного порога проводили с помощью  $t$ -теста, используя стандартные ошибки этих параметров.

Индекс полового диморфизма, оценивающий относительную степень полового диморфизма по массе тела, рассчитывали следующим образом (Lovich, Gibbons, 1992):  $(\text{масса более крупного пола} / \text{масса более мелкого пола} - 1) \times 100$ . Влияние температурных и фотопериодических условий на индекс полового диморфизма оценивали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) с последующими попарными *post-hoc* сравнениями по HSD-тесту Тьюки. Чтобы проверить зависимость между долей выживших самцов и температурой в пределах каждого фотопериодического режима, использовали ранговую корреляцию Кендалла. Таким образом, мы оценивали соотношение полов в экспериментальных режимах.

Влияние факторов (температуры, фотопериода, пола и периода сбора имаго и яиц) на продолжительность развития, массу тела и индекс полового диморфизма по массе тела оценивали с помощью дисперсионного анализа (ANOVA) с последующими попарными *post-hoc* сравнениями по HSD-тесту Тьюки.

Перед проведением дисперсионного анализа проверяли гомогенность дисперсий с помощью теста Левена и оценивали корреляции между средними и дисперсиями. В случае отсутствия нормального распределения или гетероскедастичности зависимые переменные были преобразованы (логарифмическая трансформация или извлечение корня) для соблюдения допущений ANOVA (Sokal, Rohlf, 1995). Если такие трансформации не помогли, то применяли непараметрический тест Краскела–Уоллиса (Kruskal–Wallis test) с последующими множественными сравнениями. Влияние температуры и фотопериода на выживаемость анализировали с помощью теста Краскела–Уоллиса с последующими множественными сравнениями. Значимость различий между температурой поверхности тела клопа и температурой поверхности субстрата, на котором он находился, анализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA). Разность температур поверхности тела клопа и поверхности субстрата при различном уровне освещенности сравнивали с помощью  $t$ -теста.

Все вычисления и их первичная статистическая обработка были осуществлены в специально разработанной форме DevRate 4.4 (© В. Е. Кипятков, 1998–2010), реализованной в приложении QuattroPro 9.0 (© Corel Corporation 1998–2000). Все статистические тесты были выполнены с помощью пакета Statistica 7.1 (© StatSoft, Inc. 1984–2006).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Параметры жизненного цикла клопов *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской популяции

**Выживаемость.** Доля выживших яиц и личинок клопов петербургской популяции в различных температурных и фотопериодических режимах представлена на рис. 1. Жизнеспособность яиц не зависела от температурных ( $H_{4,133} = 4.4, p > 0.3$ ) и фотопериодических ( $H_{1,133} = 1.2, p > 0.2$ ) условий. Эти факторы оказали значимое влияние на выживаемость личинок: температура:  $H_{4,133} = 29.2, p < 0.0001$  и фотопериод:  $H_{1,133} = 8.4, p < 0.004$ . При коротком дне и низких температурах смертность была выше (рис. 1).

Продолжительность развития преимагинальных стадий. С возрастанием температуры происходило ускорение развития яйца (2014 г.:  $F_{4,104} = 768.2, p < 0.0001$ ; 2016 г.:  $F_{4,122} = 579.2, p < 0.0001$ ) (табл. 1). Продолжительность развития

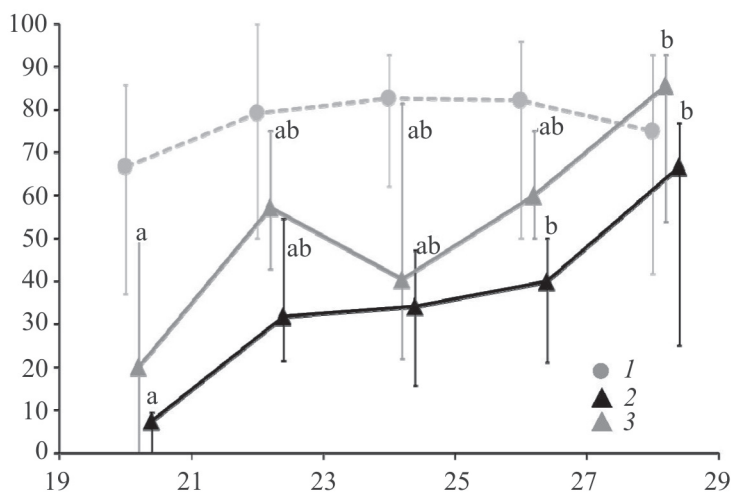


Рис. 1. Доля выживших яиц и личинок клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях (данные двух экспериментов по личинкам и яйцам и данные по яйцам для двух фотопериодических режимов объединены).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – доля выживших особей (%). 1 – яйца, 2 – личинки при коротком дне, 3 – личинки при длинном дне.

Приведены медианы. Вертикальными линиями обозначены 25-й и 75-й перцентили. Разными латинскими буквами отмечены достоверно различающиеся в разных температурных режимах значения (множественные сравнения по тесту Краскела–Уоллиса,  $p < 0.01$ ). Различия между фотопериодическими режимами недостоверны. Здесь и далее символы сдвинуты относительно оси абсцисс для наглядности.

яиц не зависела от фотопериодических условий (2014 г.:  $F_{1,104} = 0.6, p > 0.4$  и 2016 г.:  $F_{1,122} = 0.2, p > 0.6$ ) (табл. 1). Сравнение результатов экспериментов с ранним и поздним сборами имаго и яиц также не выявило значимых различий по данному параметру ( $F_{1,236} = 0.7, p > 0.3$ ).

Различия между самками и самцами по продолжительности развития личинок оказались недостоверными (2014 г.:  $F_{1,1116} = 0.5, p > 0.4$  и 2016 г.:  $F_{1,611} = 2.9, p > 0.09$ ; HSD-тест Тьюки:  $p > 0.9$ ) (табл. 2). Поэтому при последующем анализе и при расчете температурных норм развития мы использовали объединенные данные для яиц (по результатам двух экспериментов) и для личинок самок и самцов.

В обоих экспериментах продолжительность развития личинок значимо зависела от температурных (ранний сбор имаго и яиц:  $F_{4,621} = 3709, p \ll 0.0001$ ; поздний сбор имаго и яиц:  $F_{4,1128} = 6130, p \ll 0.0001$ ) и фотопериодических условий (ранний сбор имаго и яиц:  $F_{1,621} = 497, p \ll 0.0001$ ; поздний сбор имаго и яиц:  $F_{1,1128} = 517, p \ll 0.0001$ ) (табл. 1). Взаимодействие этих факторов также было значимым (ранний сбор имаго и яиц:  $F_{4,621} = 3, p < 0.03$ ; поздний сбор имаго и яиц:  $F_{4,1128} = 31, p \ll 0.0001$ ). Чем выше была температура, тем быстрее развивались личинки. В короткодневных фотопериодических условиях развитие происходило быстрее, чем в длиннодневных, при всех температурах (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.0001$ ).

Продолжительность развития личинок в двух экспериментах достоверно различалась ( $F_{1,1749} = 39, p \ll 0.0001$ ) (табл. 1). В эксперименте с поздним сбором имаго и яиц личинки развивались быстрее в длиннодневных фотопериодических условиях при температурах 26 и 28 °C и медленнее при температурах 20 и 22 °C (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.0001$ ). В короткодневном режиме значимые различия по продолжительности развития личинок отсутствовали.

Масса тела имаго. Сравнение результатов двух экспериментов по массе тела особей не выявило определенных закономерностей, значимые различия были обнаружены только в трех случаях из двадцати. Поэтому мы объединили данные по двум экспериментам для каждого фотопериодического режима.

Влияние температуры ( $F_{4,1747} = 275, p \ll 0.0001$ ), фотопериода ( $F_{1,1747} = 224, p \ll 0.0001$ ) и пола особей ( $F_{1,1747} = 303, p \ll 0.0001$ ) на массу тела имаго, а также взаимодействие факторов «температура» и «фотопериод» ( $F_{4,1747} = 16, p \ll 0.0001$ ) оказались статистически достоверными. В обоих фотопериодических режимах по мере возрастания температуры масса тела особей увеличивалась (рис. 2). Клопы были мельче в короткодневных условиях (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.0001$ ). Различия по массе тела оказались незначимыми только при температурах 20 и 24 °C. Во всех экспериментальных режимах самки были крупнее самцов (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.0001$ ) (рис. 2).

Во всех экспериментальных режимах соотношение полов молодых имаго значимо не отличалось от 1 : 1. Температура не оказала значимого влияния на индекс полового диморфизма ( $F_{4,169} = 1.9, p > 0.1$ ), а влияние фотопериодических условий было на границе значимости ( $F_{1,169} = 5.8, p > 0.01$ ). Взаимодействие этих факторов также было на границе значимости ( $F_{4,169} = 2.6, p > 0.02$ ).

Температурные нормы развития преимагинальных стадий. Параметры уравнения линейной регрессии скорости развития по температуре приведены в табл. 3. В короткодневных фотопериодических условиях, в отличие от длиннодневных, сравнение результатов экспериментов с ранним (2016 г.) и поздним (2014 г.) сбором имаго и яиц не выявило значимых различий по продолжительности развития

**Таблица 1.** Продолжительность развития (в сутках) преимагинальных стадий клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях.

| Температура (°C)                   |          | Длина дня (ч) | Яйца                      | N <sup>1</sup> | Личинки                   | Полный онтогенез          | N <sup>2</sup> |
|------------------------------------|----------|---------------|---------------------------|----------------|---------------------------|---------------------------|----------------|
| Заданная                           | Реальная |               |                           |                |                           |                           |                |
| Ранний сбор имаго и яиц (2016 г.)  |          |               |                           |                |                           |                           |                |
| 20                                 | 20.0     | 12            | 12.0 ± 0.43 <sup>a</sup>  | 12             | 47.3 ± 1.42 <sup>a*</sup> | 59.1 ± 1.30 <sup>a*</sup> | 10             |
|                                    | 20.0     | 22            | 11.9 ± 0.80 <sup>a</sup>  | 15             | 53.5 ± 3.73 <sup>a*</sup> | 64.5 ± 4.14 <sup>a*</sup> | 41             |
| 22                                 | 22.0     | 12            | 8.8 ± 0.38 <sup>b</sup>   | 13             | 32.9 ± 1.94 <sup>b*</sup> | 41.8 ± 1.86 <sup>b*</sup> | 54             |
|                                    | 21.9     | 22            | 8.8 ± 0.55 <sup>b</sup>   | 13             | 37.6 ± 1.78 <sup>b*</sup> | 46.0 ± 2.52 <sup>b*</sup> | 81             |
| 24                                 | 22.8     | 12            | 7.4 ± 0.85 <sup>c</sup>   | 14             | 29.5 ± 2.15 <sup>c*</sup> | 38.2 ± 3.87 <sup>c*</sup> | 43             |
|                                    | 24.1     | 22            | 7.2 ± 0.44 <sup>c</sup>   | 13             | 29.0 ± 1.90 <sup>c*</sup> | 36.2 ± 1.90 <sup>c*</sup> | 66             |
| 26                                 | 26.0     | 12            | 5.9 ± 0.64 <sup>d</sup>   | 13             | 19.7 ± 1.13 <sup>d*</sup> | 25.4 ± 1.12 <sup>d*</sup> | 70             |
|                                    | 26.0     | 22            | 6.2 ± 0.44 <sup>d</sup>   | 13             | 23.0 ± 1.62 <sup>d*</sup> | 29.0 ± 1.75 <sup>d*</sup> | 81             |
| 28                                 | 27.3     | 12            | 5.2 ± 0.38 <sup>d</sup>   | 13             | 17.0 ± 0.94 <sup>c*</sup> | 22.0 ± 0.97 <sup>c*</sup> | 77             |
|                                    | 28.0     | 22            | 4.9 ± 0.28 <sup>e</sup>   | 13             | 18.6 ± 1.56 <sup>c*</sup> | 23.5 ± 1.64 <sup>c*</sup> | 108            |
| Поздний сбор имаго и яиц (2014 г.) |          |               |                           |                |                           |                           |                |
| 20                                 | 19.9     | 12            | 13.2 ± 0.75 <sup>a*</sup> | 11             | 53.4 ± 4.53 <sup>a*</sup> | 66.1 ± 4.55 <sup>a*</sup> | 8              |
|                                    | 20.3     | 22            | 12.1 ± 0.79 <sup>a*</sup> | 12             | 60.8 ± 3.40 <sup>a*</sup> | 72.8 ± 3.13 <sup>a*</sup> | 54             |
| 22                                 | 21.7     | 12            | 8.9 ± 0.51 <sup>b</sup>   | 12             | 35.0 ± 2.41 <sup>b*</sup> | 43.9 ± 2.41 <sup>b*</sup> | 128            |
|                                    | 21.8     | 22            | 9.5 ± 0.52 <sup>b</sup>   | 12             | 41.1 ± 3.61 <sup>b*</sup> | 50.6 ± 3.57 <sup>b*</sup> | 136            |
| 24                                 | 23.9     | 12            | 6.4 ± 0.51 <sup>c</sup>   | 12             | 25.6 ± 2.65 <sup>c*</sup> | 32.1 ± 2.83 <sup>c*</sup> | 131            |
|                                    | 23.9     | 22            | 6.8 ± 0.40 <sup>c</sup>   | 11             | 28.7 ± 1.54 <sup>c*</sup> | 35.7 ± 1.44 <sup>c*</sup> | 105            |
| 26                                 | 26.2     | 12            | 5.9 ± 0.29 <sup>c</sup>   | 12             | 19.3 ± 1.20 <sup>d*</sup> | 25.3 ± 1.22 <sup>d*</sup> | 134            |
|                                    | 25.8     | 22            | 5.5 ± 0.52 <sup>d</sup>   | 11             | 22.0 ± 0.95 <sup>d*</sup> | 27.6 ± 0.91 <sup>d*</sup> | 134            |
| 28                                 | 27.9     | 12            | 4.8 ± 0.40 <sup>d</sup>   | 11             | 16.6 ± 0.69 <sup>c*</sup> | 21.5 ± 0.75 <sup>c*</sup> | 145            |
|                                    | 28.0     | 22            | 4.9 ± 0.32 <sup>d</sup>   | 10             | 17.4 ± 1.26 <sup>c*</sup> | 22.3 ± 1.12 <sup>c*</sup> | 163            |

Примечание. Приведены средние значения ± стандартное отклонение. Разными латинскими буквами отмечены значения, достоверно различающиеся в разных температурных условиях в пределах одного фотопериодического режима (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). Звездочкой отмечены достоверные различия между двумя фотопериодическими режимами (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). N<sup>1</sup> – количество кладок; N<sup>2</sup> – количество особей, завершивших развитие.

личинки. Поэтому для короткодневного фотопериодического режима параметры термоллабильности развития личинок были рассчитаны по объединенным для двух экспериментов данным, а для длиннодневного – отдельно для каждого эксперимента.

Сравнение температурных норм развития яиц и личинок показало, что значение коэффициента линейной регрессии, рассчитанное для яиц, было значимо выше, а температурного порога развития – значимо ниже, чем у личинок ( $p < 0.01$ ) (табл. 3).

Температурные нормы развития личинок в длиннодневном фотопериодическом режиме различались в экспериментах с ранним и поздним сбором имаго и яиц. Коэффициент термоллабильности и температурный порог развития были значимо выше в эксперименте с поздним сбором имаго и яиц, чем в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц ( $p < 0.01$ ) (табл. 3, рис. 3).

Сравнение параметров термоллабильности развития личинок в двух фотопериодических условиях дало следующие результаты. В эксперименте с поздним сбором имаго и яиц коэффициенты линейной регрессии (т. е. термоллабильность развития личинок) и сумма градусо-дней в длиннодневном и короткодневном фотопериодических режимах значимо не различались. При этом температурный порог развития личинок был значимо выше при длинном дне ( $p < 0.01$ ) (табл. 3 и рис. 3). В эксперименте с ранним сбором

**Таблица 2.** Продолжительность развития (в сутках) самок и самцов клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях.

| Температура (°C)                   |          | Длина дня (ч) | Самки       | N  | Самцы       | N  |
|------------------------------------|----------|---------------|-------------|----|-------------|----|
| Заданная                           | Реальная |               |             |    |             |    |
| Ранний сбор имаго и яиц (2016 г.)  |          |               |             |    |             |    |
| 20                                 | 20.0     | 12            | 47.3 ± 1.67 | 8  | 47.5 ± 0.71 | 2  |
|                                    | 20.0     | 22            | 53.1 ± 4.24 | 24 | 53.8 ± 2.96 | 17 |
| 22                                 | 22.0     | 12            | 32.3 ± 1.93 | 25 | 33.3 ± 1.72 | 29 |
|                                    | 21.9     | 22            | 37.6 ± 1.55 | 43 | 37.7 ± 2.03 | 38 |
| 24                                 | 22.8     | 12            | 29.3 ± 2.49 | 20 | 29.7 ± 1.85 | 23 |
|                                    | 24.1     | 22            | 29.1 ± 2.02 | 34 | 29.0 ± 1.76 | 32 |
| 26                                 | 26.0     | 12            | 19.5 ± 1.29 | 31 | 19.9 ± 0.97 | 39 |
|                                    | 26.0     | 22            | 22.7 ± 1.56 | 40 | 23.2 ± 1.65 | 41 |
| 28                                 | 27.3     | 12            | 16.9 ± 0.93 | 40 | 17.0 ± 0.96 | 37 |
|                                    | 28.0     | 22            | 18.6 ± 1.72 | 47 | 18.6 ± 1.45 | 61 |
| Поздний сбор имаго и яиц (2014 г.) |          |               |             |    |             |    |
| 20                                 | 19.9     | 12            | 58.0 ± 0.00 | 1  | 52.7 ± 4.46 | 7  |
|                                    | 20.3     | 22            | 60.7 ± 4.12 | 24 | 60.9 ± 2.76 | 30 |
| 22                                 | 21.7     | 12            | 34.8 ± 2.11 | 57 | 35.3 ± 2.61 | 71 |
|                                    | 21.8     | 22            | 41.3 ± 3.70 | 62 | 40.9 ± 3.55 | 74 |
| 24                                 | 23.9     | 12            | 25.0 ± 2.58 | 66 | 26.3 ± 2.60 | 65 |
|                                    | 23.9     | 22            | 29.0 ± 1.78 | 55 | 28.4 ± 1.17 | 49 |
| 26                                 | 26.2     | 12            | 19.2 ± 1.29 | 54 | 19.3 ± 1.13 | 80 |
|                                    | 25.8     | 22            | 21.9 ± 0.99 | 65 | 22.0 ± 0.91 | 68 |
| 28                                 | 27.9     | 12            | 16.6 ± 0.71 | 83 | 16.6 ± 0.66 | 62 |
|                                    | 28.0     | 22            | 17.5 ± 1.30 | 78 | 17.3 ± 1.22 | 85 |

Примечание. Приведены средние значения ± стандартное отклонение. N – количество особей, завершивших развитие.

имаго и яиц (2016 г.) температурный порог и коэффициент термолабильности развития личинок в длиннодневных фотопериодических условиях были значимо ниже, чем в короткодневных ( $p < 0.01$ ) (табл. 3 и рис. 3). Сумма градусо-дней в данном случае была больше, т. к. это величина, обратная коэффициенту линейной регрессии.

#### **Оценка способности к баскингу у клопов *Graphosoma lineatum* (L.) в Ленинградской обл.**

Результаты измерения температуры поверхности тела клопов и субстрата, на котором они находились, в солнечную и пасмурную погоду представлены в табл. 4. Дисперсионный анализ показал, что температура поверхности тела клопов была достоверно выше температуры поверхности субстрата ( $F_{1,90} = 12.983$ ,  $p < 0.001$ ). Однако при попарном сравнении различия оказались значимыми только в солнечную погоду (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.01$ ). Разность температур поверхности тела клопов и поверхности субстрата была достоверно выше в условиях максимальной солнечной инсоляции ( $p < 0.01$ ).

#### **Параметры жизненного цикла клопов из брянской популяции**

**Выживаемость.** Доля выживших яиц и личинок клопов брянской популяции в различных экспериментальных режимах представлена на рис. 4. Температурные ( $H_{4,202} = 4.7$ ,  $p > 0.3$ ) и фотопериодические ( $H_{1,202} = 0.7$ ,  $p > 0.4$ ) условия не оказали достоверного влияния на жизнеспособность яиц. Значимое влияние на выживаемость личинок оказала только температура ( $H_{4,198} = 54.2$ ,  $p < 0.0001$ ). С понижением температуры количество особей, успешно завершивших развитие, уменьшалось.



**Таблица 3.** Температурные нормы развития преимагинальных стадий клопа *Gharosoma lineatum* (L.) из петербургской и брянской популяций в различных температурных и фотопериодических условиях по результатам экспериментов с ранним и поздним сбором имаго и яиц.

| Эксперимент             | Длина дня (ч) | Стадия онтогенеза | N                | R <sup>2</sup> | Коэффициент линейной регрессии (1/°C × сут) | Температурный порог (°C) | СГД (°C × сут) |
|-------------------------|---------------|-------------------|------------------|----------------|---|--------------------------|----------------|
| Петербургская популяция |               |                   |                  |                |   |                          |                |
| В сумме*                | Суммарно**    | Яйца              | 246 <sup>1</sup> | 0.92           | 0.01489 ± 0.000277                          | 14.4 ± 0.18              | 67 ± 1.3       |
| В сумме*                | 12            | Личинки           | 802 <sup>2</sup> | 0.94           | 0.00536 ± 0.000048                          | 16.5 ± 0.08              | 187 ± 1.7      |
| Ранний сбор             | 22            | Личинки           | 379 <sup>2</sup> | 0.95           | 0.00442 ± 0.000055                          | 15.9 ± 0.11              | 227 ± 2.8      |
| Поздний сбор            | 22            | Личинки           | 592 <sup>2</sup> | 0.96           | 0.00533 ± 0.000042                          | 17.2 ± 0.06              | 188 ± 1.5      |
| Брянская популяция      |               |                   |                  |                |   |                          |                |
| В сумме*                | Суммарно**    | Яйца              | 202 <sup>1</sup> | 0.93           | 0.01593 ± 0.000316                          | 15.1 ± 0.18              | 63 ± 1.3       |
| В сумме*                | 12            | Личинки           | 381 <sup>2</sup> | 0.93           | 0.00452 ± 0.000065                          | 15.0 ± 0.15              | 221 ± 3.2      |
| В сумме*                | 18            | Личинки           | 342 <sup>2</sup> | 0.96           | 0.00464 ± 0.000051                          | 16.1 ± 0.10              | 216 ± 2.4      |

Пр и м е ч а н и е. Приведены средние значения параметров ± стандартная ошибка. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации; N – объем выборки; СГД – сумма градусо-дней; \* – по результатам экспериментов с ранним и поздним сбором имаго и яиц в сумме; \*\* – суммарно для длиннодневного и короткодневного фотопериодических режимов; <sup>1</sup> – количество кладок; <sup>2</sup> – количество особей, завершивших развитие.

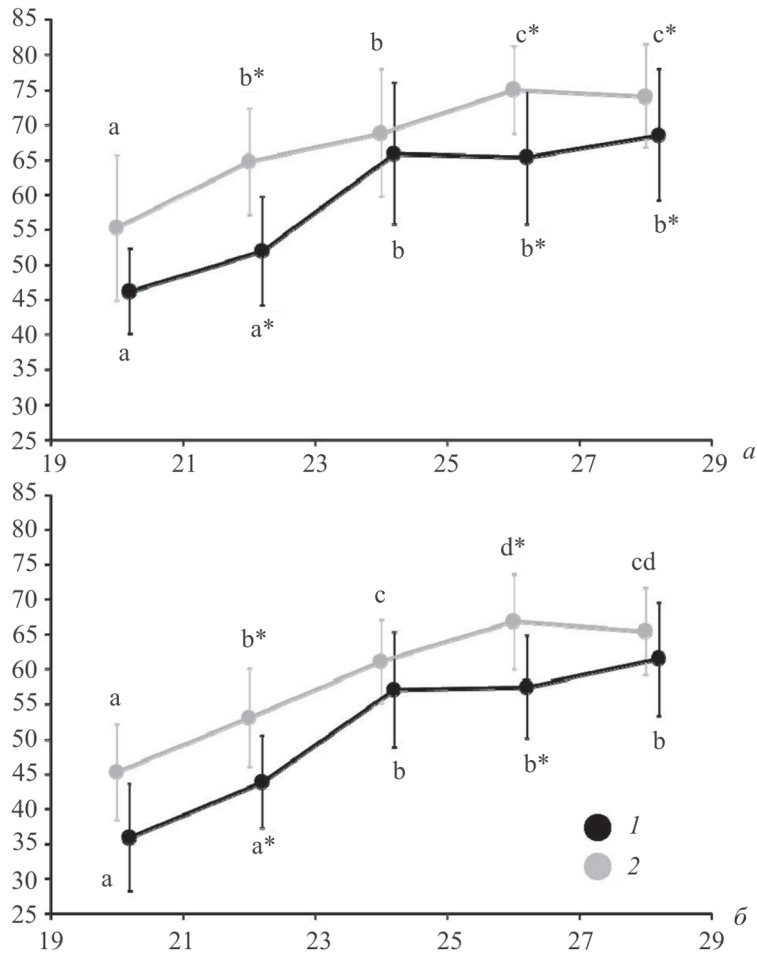


Рис. 2. Масса тела самок и самцов клеща *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях (данные по двум экспериментам объединены).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – масса тела (мг). а – самки, б – самцы. Фотопериодические условия: 1 – длина дня 12 ч, 2 – длина дня 22 ч.

Приведены средние значения. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Разными латинскими буквами отмечены значения, достоверно различающиеся в разных температурных условиях в пределах одного фотопериодического режима (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). Звездочкой отмечены достоверно различающиеся между фотопериодическими режимами значения (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ).

Продолжительность развития преимагинальных стадий. С повышением температуры происходило ускорение развития яиц (2015 г.:  $F_{4,62} = 1522.5, p \ll 0.0001$  и 2016 г.:  $F_{4,120} = 557.5, p \ll 0.0001$ ) (табл. 5). Фотопериодические условия не оказали значимого влияния на их развитие (2015 г.:  $F_{1,62} = 0.1, p > 0.7$  и 2016 г.:  $F_{1,120} = 0.6, p > 0.5$ ). Сравнение результатов двух экспериментов показало, что различия по продолжительности развития яиц были на границе значимости ( $F_{1,192} = 5.8, p > 0.01$ ) (табл. 5). Парные сравнения с помощью HSD-теста Тьюки выявили значимые различия только при температуре 20 °C ( $p < 0.002$ ).

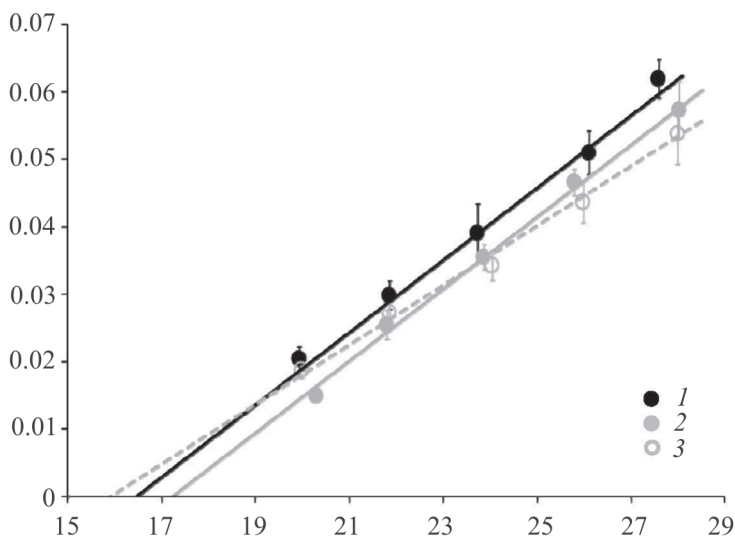


Рис. 3. Температурные нормы развития личинок клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из петербургской популяции в различных фотопериодических условиях.

По горизонтальной оси – температура ( $^{\circ}\text{C}$ ). По вертикальной оси – скорость развития ( $\text{сут}^{-1}$ ).  
 Экспериментальные условия: 1 – длина дня 12 ч (результаты двух экспериментов объединены);  
 2 – длина дня 22 ч, поздний сбор имаго и яиц; 3 – длина дня 22 ч, ранний сбор имаго и яиц.  
 Приведены средние значения. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения.

Различия по продолжительности развития между самками и самцами, также как и у клопов из петербургской популяции, оказались незначимыми (2015 г.:  $F_{1,170} = 5.1$ ,  $p > 0.02$ ; 2016 г.:  $F_{1,511} = 3$ ,  $p > 0.1$ ; HSD-тест Тьюки:  $p > 0.9$ ) (табл. 6). Поэтому для дальнейшего анализа и расчета температурных норм развития мы объединили данные для яиц (по результатам двух экспериментов) и для личинок самцов и самок.

В обоих экспериментах влияние температурных (поздний сбор имаго и яиц:  $F_{4,180} = 2931.9$ ,  $p \ll 0.0001$ ; ранний сбор имаго и яиц:  $F_{4,521} = 3488$ ,  $p \ll 0.0001$ ) и фотопериодических (поздний сбор имаго и яиц:  $F_{1,180} = 227.5$ ,  $p \ll 0.0001$ ; ранний сбор имаго и яиц:  $F_{1,521} = 477$ ,  $p \ll 0.0001$ ) условий на продолжительность развития личинок, а также взаимодействие этих факторов (поздний сбор имаго и яиц:  $F_{4,180} = 19.4$ ,  $p \ll 0.0001$ ; ранний сбор имаго и яиц:  $F_{4,521} = 55$ ,  $p \ll 0.0001$ ), оказались статистически достоверными (см. табл. 5). Скорость развития личинок возрастала с повышением температуры. Личинки развивались быстрее в короткодневных фотопериодических условиях (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.001$ ), чем в длиннодневных, во всех температурных

**Таблица 4.** Температура поверхности тела клопов *Graphosoma lineatum* (L.) и субстрата, на котором они находились, при разной освещенности.

| Погода    | Температура поверхности ( $^{\circ}\text{C}$ ) |                 | $\Delta t$ ( $^{\circ}\text{C}$ ) | N  |
|-----------|--|-----------------|-----------------------------------|----|
|           | клоп   | субстрат        |                                   |    |
| Солнечная | $30.0 \pm 0.94$                                | $26.5 \pm 0.85$ | $3.5 \pm 0.75$                    | 25 |
| Пасмурная | $21.3 \pm 0.34$                                | $19.6 \pm 0.41$ | $1.7 \pm 0.34$                    | 22 |

Примечание. Приведены средние значения  $\pm$  стандартная ошибка.  $\Delta t$  – разность температур поверхности тела клопа и поверхности субстрата, на которой он находился; N – количество измерений.

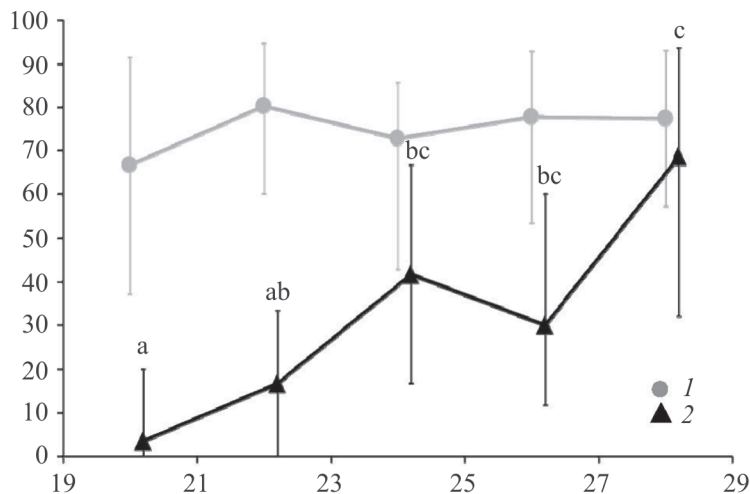


Рис. 4. Доля выживших яиц и личинок клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из брянской популяции в различных температурных условиях (данные для двух экспериментов и двух фотопериодических режимов по личинкам и яйцам объединены).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – доля выживших особей (%). 1 – яйца, 2 – личинки. Приведены медианы. Вертикальными линиями обозначены 25-й и 75-й перцентили. Разными латинскими буквами отмечены достоверно различающиеся в разных температурных режимах значения (множественные сравнения по тесту Краскела–Уоллиса,  $p < 0.01$ ).

режимах, кроме температуры 26 °C в эксперименте с поздним сбором имаго и яиц (2015 г.) и температуры 28 °C в эксперименте ранним сбором имаго и яиц (2016 г.)

В целом, в эксперименте с поздним сбором имаго и яиц (2015 г.) развитие личинок протекало быстрее, чем в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц (2016 г.) ( $F_{1, 701} = 66, p \ll 0.0001$ ) (см. табл. 5). Однако значимые различия были выявлены в длиннодневном фотопериодическом режиме только при температуре 26 °C, а в короткодневном – при температурах 24 и 28 °C (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.0001$ ). Средние значения продолжительности развития личинок в сумме по всем температурам в двух экспериментах достоверно не различались ни в короткодневном, ни в длиннодневном фотопериодических режимах (однофакторная ANOVA:  $p > 0.5$ ).

Масса тела имаго. По результатам двух экспериментов температура (2015 г.:  $F_{4, 170} = 24.3, p \ll 0.0001$ ; 2016 г.:  $F_{4, 511} = 33.7, p \ll 0.0001$ ), фотопериодические условия (2015 г.:  $F_{1, 170} = 8.4, p < 0.005$ ; 2016 г.:  $F_{1, 511} = 65.9, p \ll 0.0001$ ) и пол особей (2015 г.:  $F_{1, 170} = 29.9, p \ll 0.0001$ ; 2016 г.:  $F_{1, 511} = 126.9, p \ll 0.0001$ ) оказали значимое влияние на массу тела имаго (рис. 5 и 6). Взаимодействие факторов температуры и фотопериода в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц (2016 г.) также оказалось статистически достоверным ( $F_{4, 511} = 8.5, p \ll 0.0001$ ). В этом эксперименте в длиннодневном фотопериодическом режиме масса тела самок и самцов возрастала с повышением температуры, а в короткодневном – возрастала в интервале температур 20–24 °C и практически не зависела от температуры в интервале 24–28 °C (рис. 5). В эксперименте с поздним сбором имаго и яиц (2015 г.) в обоих фотопериодических режимах масса тела самок и самцов возрастала с повышением температуры (рис. 6).

В среднем в сумме по всем температурам самки и самцы клопов были значимо крупнее в длиннодневных условиях, чем в короткодневных (однофакторная ANOVA:  $p < 0.003$ ). Однако, в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц при сравнении массы

**Таблица 5.** Продолжительность развития (в сутках) преимагинальных стадий клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из брянской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях.

| Температура (°C)                   |          | Длина дня (ч) | Яйца                     | N <sup>1</sup> | Личинки                   | Полный онтогенез          | N <sup>2</sup> |
|------------------------------------|----------|---------------|--------------------------|----------------|---------------------------|---------------------------|----------------|
| Заданная                           | Реальная |               |                          |                |                           |                           |                |
| Ранний сбор имаго и яиц (2016 г.)  |          |               |                          |                |                           |                           |                |
| 20                                 | 19.7     | 12            | 12.3 ± 0.87 <sup>a</sup> | 12             | 48.1 ± 2.95 <sup>a*</sup> | 60.2 ± 2.83 <sup>a*</sup> | 16             |
|                                    | 20.0     | 18            | 12.5 ± 0.66 <sup>a</sup> | 13             | 56.0 ± 4.85 <sup>a*</sup> | 68.4 ± 4.72 <sup>a*</sup> | 22             |
| 22                                 | 21.6     | 12            | 9.1 ± 0.62 <sup>b</sup>  | 14             | 32.8 ± 1.99 <sup>b*</sup> | 41.7 ± 1.94 <sup>b*</sup> | 42             |
|                                    | 21.9     | 18            | 9.3 ± 0.75 <sup>b</sup>  | 13             | 38.7 ± 2.42 <sup>b*</sup> | 48.1 ± 2.34 <sup>b*</sup> | 39             |
| 24                                 | 22.8     | 12            | 7.3 ± 0.63 <sup>c</sup>  | 13             | 30.3 ± 1.78 <sup>c*</sup> | 37.7 ± 1.86 <sup>c*</sup> | 63             |
|                                    | 23.8     | 18            | 7.3 ± 0.47 <sup>c</sup>  | 14             | 28.1 ± 1.38 <sup>c*</sup> | 35.4 ± 1.33 <sup>c*</sup> | 61             |
| 26                                 | 25.8     | 12            | 5.9 ± 0.83 <sup>d</sup>  | 14             | 20.0 ± 1.12 <sup>d*</sup> | 25.8 ± 1.05 <sup>d*</sup> | 72             |
|                                    | 26.0     | 18            | 5.7 ± 0.48 <sup>d</sup>  | 13             | 23.3 ± 1.26 <sup>d*</sup> | 28.9 ± 1.55 <sup>d*</sup> | 47             |
| 28                                 | 28.2     | 12            | 4.9 ± 0.51 <sup>c</sup>  | 12             | 17.4 ± 1.45 <sup>c*</sup> | 22.1 ± 1.53 <sup>c*</sup> | 80             |
|                                    | 27.7     | 18            | 5.1 ± 0.51 <sup>c</sup>  | 12             | 18.5 ± 0.99 <sup>c</sup>  | 23.4 ± 1.05 <sup>c*</sup> | 91             |
| Поздний сбор имаго и яиц (2015 г.) |          |               |                          |                |                           |                           |                |
| 20                                 | 19.9     | 12            | 13.3 ± 0.49 <sup>a</sup> | 7              | 46.4 ± 1.77 <sup>a*</sup> | 59.5 ± 1.69 <sup>a*</sup> | 8              |
|                                    | 19.9     | 18            | 13.0 ± 0.00 <sup>a</sup> | 6              | 53.1 ± 1.07 <sup>a*</sup> | 66.1 ± 1.07 <sup>a*</sup> | 7              |
| 22                                 | 21.8     | 12            | 9.3 ± 0.49 <sup>b</sup>  | 7              | 32.1 ± 1.45 <sup>b*</sup> | 41.7 ± 1.40 <sup>b*</sup> | 16             |
|                                    | 21.9     | 18            | 9.4 ± 0.53 <sup>b</sup>  | 7              | 36.7 ± 1.42 <sup>b*</sup> | 46.2 ± 1.36 <sup>b*</sup> | 20             |
| 24                                 | 24.0     | 12            | 7.0 ± 0.00 <sup>c</sup>  | 7              | 24.1 ± 0.90 <sup>c*</sup> | 31.1 ± 0.90 <sup>c*</sup> | 24             |
|                                    | 23.9     | 18            | 7.2 ± 0.41 <sup>c</sup>  | 6              | 26.3 ± 0.90 <sup>c*</sup> | 33.4 ± 0.91 <sup>c*</sup> | 25             |
| 26                                 | 26.2     | 12            | 6.1 ± 0.35 <sup>d</sup>  | 8              | 19.4 ± 0.91 <sup>d</sup>  | 25.1 ± 0.90 <sup>d*</sup> | 25             |
|                                    | 25.8     | 18            | 6.0 ± 0.00 <sup>d</sup>  | 8              | 20.9 ± 0.47 <sup>d</sup>  | 26.9 ± 0.47 <sup>d*</sup> | 14             |
| 28                                 | 28.1     | 12            | 5.0 ± 0.00 <sup>c</sup>  | 8              | 16.6 ± 0.98 <sup>c*</sup> | 21.6 ± 0.98 <sup>c*</sup> | 35             |
|                                    | 28.0     | 18            | 5.0 ± 0.00 <sup>c</sup>  | 8              | 17.7 ± 0.70 <sup>c*</sup> | 22.7 ± 0.70 <sup>c*</sup> | 16             |

Примечание. Приведены средние значения ± стандартное отклонение. Разными латинскими буквами отмечены достоверно различающиеся значения в разных температурных условиях в пределах одного фотопериодического режима (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). Звездочкой отмечены достоверные различия между двумя фотопериодическими режимами (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). N<sup>1</sup> – количество кладок. N<sup>2</sup> – количество особей, завершивших развитие.

тела особей, выращенных в разных фотопериодических условиях, значимые различия между самцами и между самками были обнаружены при температуре 28 °C, а при температуре 22 °C – только между самками (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.004$ ) (рис. 5). В эксперименте с поздним сбором имаго и яиц различия по массе тела и между самцами, и между самками из двух фотопериодических режимов оказались незначимыми (рис. 6).

В среднем в сумме по всем температурным режимам самки были достоверно крупнее самцов и при длинном, и при коротком дне в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц (однофакторная ANOVA:  $p \ll 0.0001$ ). В этом эксперименте значимые различия по массе тела между самцами и самками были обнаружены при температурах 24, 26 и 28 °C в обоих фотопериодических режимах (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.004$ ). В эксперименте с поздним сбором имаго и яиц самки были достоверно крупнее самцов в среднем в сумме по всем температурным режимам только в длиннодневных условиях (однофакторная ANOVA:  $p \ll 0.0001$ ). При этом значимые различия по массе тела между самцами и самками были выявлены только при температуре 26 °C. В том же эксперименте при коротком дне различия по массе тела между самками и самцами были на границе значимости (однофакторная ANOVA:  $p < 0.02$ ).

**Таблица 6.** Продолжительность развития (в сутках) самок и самцов клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из брянской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях.

| Температура (°C)                   |          | Длина дня<br>(ч) | Самки       | N  | Самцы       | N  |
|------------------------------------|----------|------------------|-------------|----|-------------|----|
| Заданная                           | Реальная |                  |             |    |             |    |
| Ранний сбор имаго и яиц (2016 г.)  |          |                  |             |    |             |    |
| 20                                 | 19.7     | 12               | 46.9 ± 1.90 | 9  | 49.6 ± 3.51 | 7  |
|                                    | 20.0     | 18               | 57.1 ± 5.85 | 12 | 54.8 ± 3.12 | 10 |
| 22                                 | 21.6     | 12               | 32.4 ± 2.29 | 25 | 33.4 ± 1.28 | 17 |
|                                    | 21.9     | 18               | 38.3 ± 2.62 | 23 | 39.1 ± 1.83 | 15 |
| 24                                 | 22.8     | 12               | 30.0 ± 1.68 | 28 | 30.5 ± 1.85 | 35 |
|                                    | 23.8     | 18               | 28.0 ± 1.49 | 24 | 28.1 ± 1.33 | 37 |
| 26                                 | 25.8     | 12               | 20.0 ± 1.07 | 34 | 20.0 ± 1.17 | 38 |
|                                    | 26.0     | 18               | 23.2 ± 1.17 | 30 | 23.3 ± 1.45 | 17 |
| 28                                 | 28.2     | 12               | 17.4 ± 1.56 | 49 | 17.4 ± 1.28 | 30 |
|                                    | 27.7     | 18               | 18.4 ± 1.05 | 56 | 18.6 ± 0.88 | 35 |
| Поздний сбор имаго и яиц (2015 г.) |          |                  |             |    |             |    |
| 20                                 | 19.9     | 12               | 46.2 ± 1.94 | 6  | 47.0 ± 1.41 | 2  |
|                                    | 19.9     | 18               | 53.0 ± 1.22 | 5  | 53.5 ± 0.71 | 2  |
| 22                                 | 21.8     | 12               | 31.8 ± 1.28 | 8  | 32.5 ± 1.60 | 8  |
|                                    | 21.9     | 18               | 36.5 ± 1.38 | 12 | 36.9 ± 1.55 | 8  |
| 24                                 | 24.0     | 12               | 23.8 ± 0.92 | 10 | 24.4 ± 0.84 | 14 |
|                                    | 23.9     | 18               | 26.1 ± 0.83 | 15 | 26.6 ± 0.97 | 10 |
| 26                                 | 26.2     | 12               | 19.4 ± 0.83 | 15 | 19.3 ± 1.06 | 10 |
|                                    | 25.8     | 18               | 20.8 ± 0.46 | 8  | 21.2 ± 0.41 | 6  |
| 28                                 | 28.1     | 12               | 16.6 ± 0.86 | 21 | 16.6 ± 1.16 | 14 |
|                                    | 28.0     | 18               | 17.6 ± 0.65 | 14 | 18.5 ± 0.71 | 2  |

Примечание. Приведены средние значения ± стандартное отклонение. N – количество особей, завершивших развитие.

В целом самки и самцы клопов были крупнее в эксперименте с поздним сбором имаго и яиц (2015 г.), чем в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц (2016 г.) ( $F_{1, 681} = 148.8, p \ll 0.0001$ ) (рис. 5 и 6).

Ни в одном экспериментальном режиме соотношение полов имаго значимо не отличалось от 1 : 1. Влияние температурных ( $F_{4, 78} = 0.3, p > 0.9$ ) и фотопериодических ( $F_{1, 78} = 0.01, p > 0.9$ ) условий на индекс полового диморфизма по массе тела оказалось недостоверным. Взаимодействие этих факторов также было незначимым ( $F_{4, 78} = 0.8, p > 0.5$ ).

Температурные нормы развития преимагинальных стадий. Параметры уравнения линейной регрессии скорости развития преимагинальных стадий по температуре для брянской популяции клопа *G. lineatum* приведены в табл. 3. При сравнении результатов двух экспериментов продолжительность развития личинок, как в короткодневных, так и длиннодневных фотопериодических условиях, достоверно не различалась в большинстве температур. Поэтому параметры термолабильности развития личинок в каждом фотопериодическом режиме были рассчитаны по объединенным для двух экспериментов данным.

По сравнению с личинками развитие яиц отличалось более высокой термолабильностью ( $p < 0.01$ ) (табл. 3). Температурный порог развития яиц был значимо ниже, чем у личинок, которые развивались в длиннодневных условиях ( $p < 0.01$ ). Температурный порог развития личинок из длиннодневного режима был значимо выше, чем у личинок из короткодневного режима ( $p < 0.01$ ), а значения коэффициентов линейной регрес-

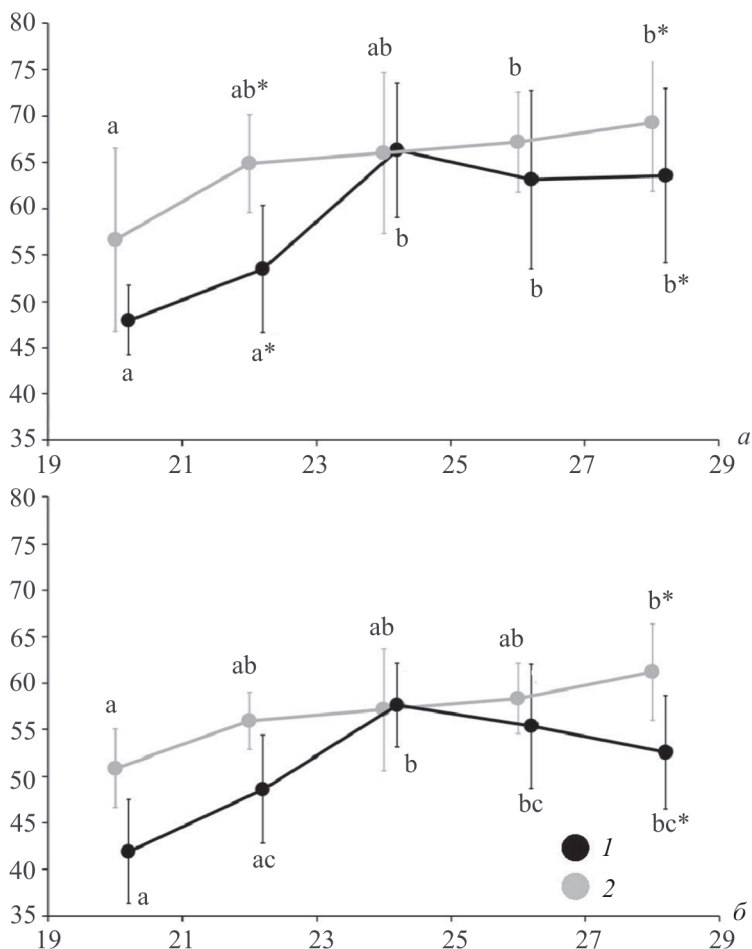


Рис. 5. Масса тела самок и самцов клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из брянской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц (2015 г.).

По горизонтальной оси – температура (°С). По вертикальной оси – масса тела (мг). а – самки, б – самцы. Фотопериодические условия: 1 – длина дня 12 ч, 2 – длина дня 18 ч. Приведены средние значения. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Разными латинскими буквами отмечены значения, достоверно различающиеся в разных температурных условиях в пределах одного фотопериодического режима (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). Звездочкой отмечены достоверно различающиеся между фотопериодическими режимами значения (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ).

сии скорости развития личинок по температуре достоверно не различались (табл. 3 и рис. 7). Значит, термоллабильность их развития была практически одинаковой.

#### Сравнение параметров жизненного цикла клопов *Graphosoma lineatum* (L.) из Санкт-Петербургской и брянской популяций

Выживаемость. Межпопуляционные различия по доле завершивших развитие яиц отсутствовали ( $H_{1,335} = 0.01, p > 0.9$ ), влияние фактора популяции на выживаемость личинок было на границе значимости ( $H_{1,331} = 5.3, p > 0.02$ ). Личинки клопов петербургской популяции несколько лучше выживали в экспериментальных условиях.

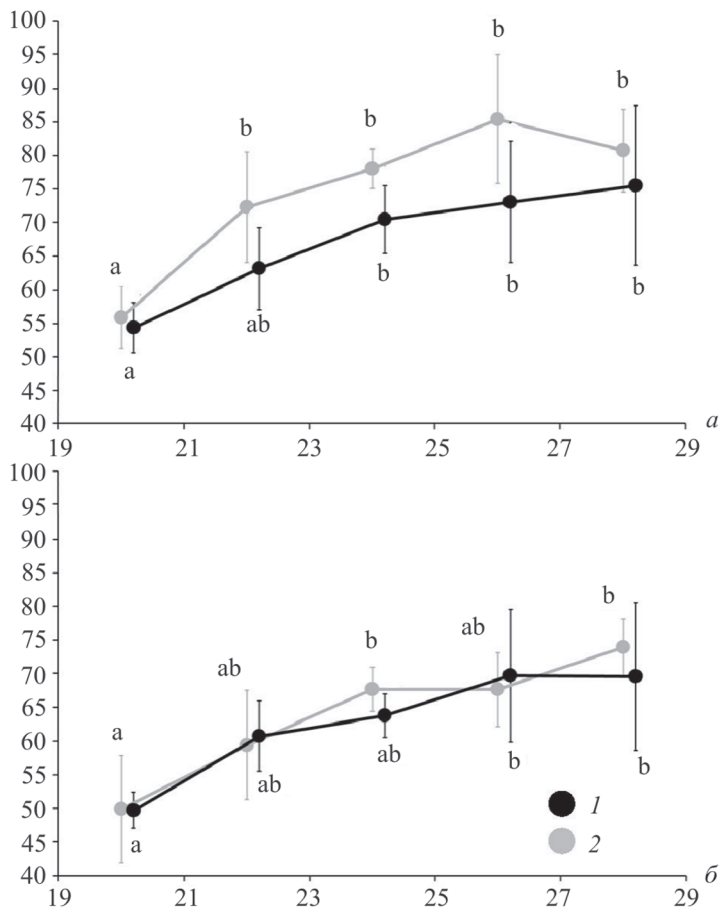


Рис. 6. Масса тела самок и самцов клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из брянской популяции в различных температурных и фотопериодических условиях в эксперименте с поздним сбором имаго и яиц (2016 г.).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – масса тела (мг). а – самки, б – самцы. Фотопериодические условия: 1 – длина дня 12 ч, 2 – длина дня 18 ч. Приведены средние значения. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Разными латинскими буквами отмечены значения, достоверно различающиеся в разных температурных режимах в пределах одного фотопериодического режима (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ). Различия между фотопериодическими режимами недостоверны (HSD-тест Тьюки,  $p > 0.08$ ).

**Развитие яиц.** По результатам дисперсионного анализа, продолжительность развития яиц у клопов из разных популяций, различалась ( $F_{1, 438} = 10.2, p < 0.001$ ), хотя и достаточно слабо (см. табл. 1 и 5). Значимыми оказались различия только при температуре 20 °C (HSD-теста Тьюки,  $p < 0.0001$ ). При 20 и 22 °C несколько быстрее развивались яйца у клопов петербургской популяции, а при 26 и 28 °C – брянской популяции. Взаимодействие факторов популяции и температуры было значимо ( $F_{4, 438} = 6.8, p < 0.0001$ ). Значения температурного порога и коэффициента термоллабильности развития яиц были значимо выше у клопов из брянской популяции ( $p < 0.01$ ) (см. табл. 3, рис. 8).



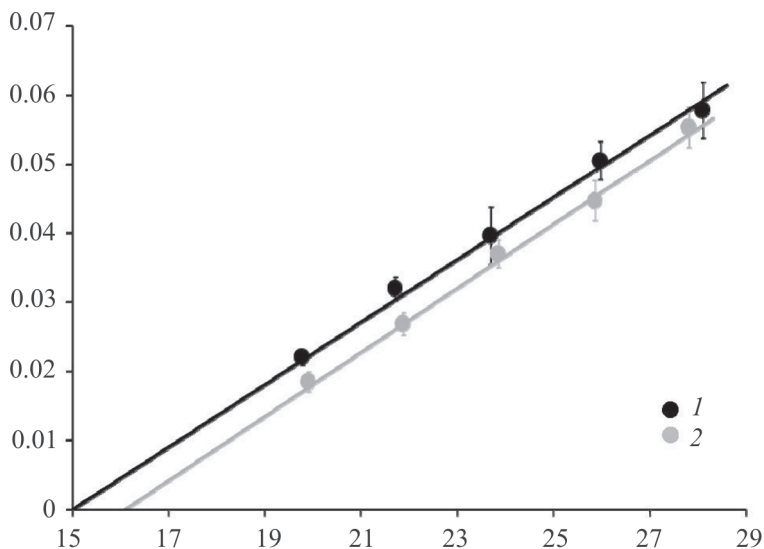


Рис. 7. Температурные нормы развития личинок клопа *Graphosoma lineatum* (L.) из брянской популяции в различных фотопериодических условиях (данные по двум экспериментам объединены).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – скорость развития (сут<sup>-1</sup>). Фотопериодические условия: 1 – длина дня 12 ч, 2 – длина дня 18 ч. Приведены средние значения. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения.

**Развитие личинок.** Дисперсионный анализ не выявил достоверных межпопуляционных различий по продолжительности развития личинок в экспериментах с ранним сбором имаго и яиц (см. табл. 1 и 5). Продолжительность развития личинок клопов из двух популяций значительно различалась в длиннопериодическом режиме при температуре 24 °C и в короткодневном – при температурах 22, 24 и 28 °C (HSD-тест Тьюки:  $p < 0.008$ ). Все эти различия не демонстрировали определенной закономерности. Однако, взаимодействия факторов популяции и температуры ( $F_{4, 1142} = 6.1, p < 0.0001$ ), а также трехфакторное взаимодействие температуры, фотопериода и популяции оказались значимыми ( $F_{4, 1142} = 37.6, p < 0.0001$ ).

В экспериментах с поздним сбором имаго и яиц личинки клопов петербургской популяции развивались медленнее личинок клопов брянской популяции во всех экспериментальных режимах ( $F_{1, 1308} = 128.6, p \ll 0.0001$ , табл. 1 и 5). Достоверные различия по продолжительности развития личинок в длиннопериодических условиях были обнаружены при температурах 20, 22 и 24 °C (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.0001$ ), и различия на границе значимости в короткодневных фотопериодических условиях – при температурах 20 и 22 °C (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.02$ ). Взаимодействия факторов «популяция» и «фотопериод» ( $F_{1, 1308} = 17.7, p < 0.0001$ ) и «популяция» и «температура» ( $F_{1, 1308} = 23.8, p < 0.0001$ ) оказались значимыми.

В длиннопериодических условиях в экспериментах с ранним сбором имаго и яиц не обнаружено значимых различий по температурным нормам развития личинок клопов из разных популяций, а в экспериментах с поздним сбором имаго и яиц коэффициент линейной регрессии и температурный порог развития личинок были значительно выше у клопов из петербургской популяции ( $p < 0.01$ ).

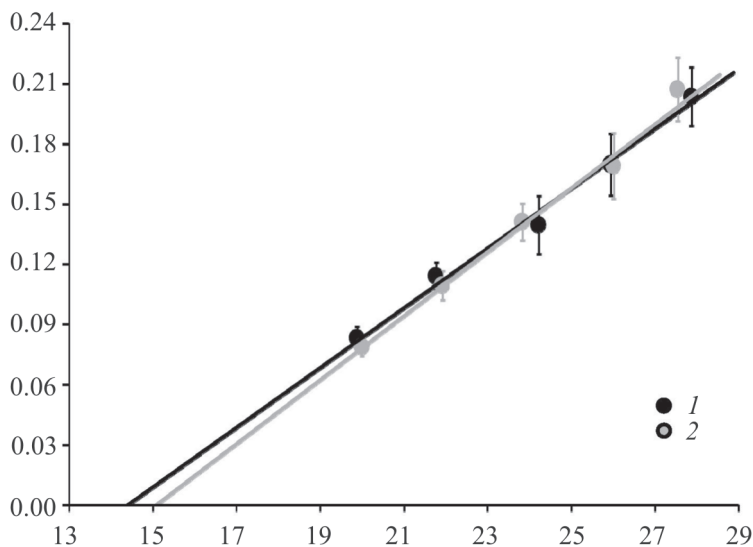


Рис. 8. Межпопуляционные различия температурных норм развития яиц клопа *Graphosoma lineatum* (L.) (данные для двух фотопериодических режимов и двух экспериментов объединены).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – скорость развития (сут<sup>-1</sup>).

Популяции: 1 – Санкт-Петербургская, 2 – Брянская. Приведены средние значения.

Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения.

В обоих экспериментах в короткодневных условиях развитие личинок клопов из Петербургской популяции характеризовалось значимо более высокой термолабильностью и температурным порогом ( $p < 0.01$ , см. табл. 3).

Масса тела имаго. В экспериментах с ранним сбором имаго и яиц в обоих фотопериодических режимах самки и самцы у клопов Петербургской популяции были несколько крупнее, чем особи Брянской популяции ( $F_{1,1122} = 35.2, p \ll 0.0001$ ) (рис. 9). В экспериментах с поздним сбором имаго и яиц крупнее оказались клопы из Брянской популяции ( $F_{1,1286} = 155.7, p \ll 0.0001$ ) (рис. 10), а взаимодействия факторов «фотопериод» и «популяция» ( $F_{1,1286} = 18.7, p < 0.0001$ ) и «температура» и «популяция» ( $F_{4,1286} = 8.4, p < 0.0001$ ) были значимыми.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Основное влияние на жизнеспособность клопов *G. lineatum* из Санкт-Петербургской и Брянской популяций оказывают температурные условия существования. Выживаемость личинок снижается с понижением температуры, при этом устойчивость клопов более северной Петербургской популяции к пониженным температурам оказалась выше.

#### Межпопуляционная изменчивость параметров термолабильности развития яиц клопа *Graphosoma lineatum* (L.)

Фотопериодические условия не оказывают влияния на продолжительность и термолабильность развития яиц у клопов ни Петербургской, ни Брянской популяции. Это было отмечено и у других видов (Кучеров, Кипятков, 2011а; Лопатина и др., 2011а; Kutchеров et al., 2011, 2018; Lopatina et al., 2007). Термолабильность развития яиц

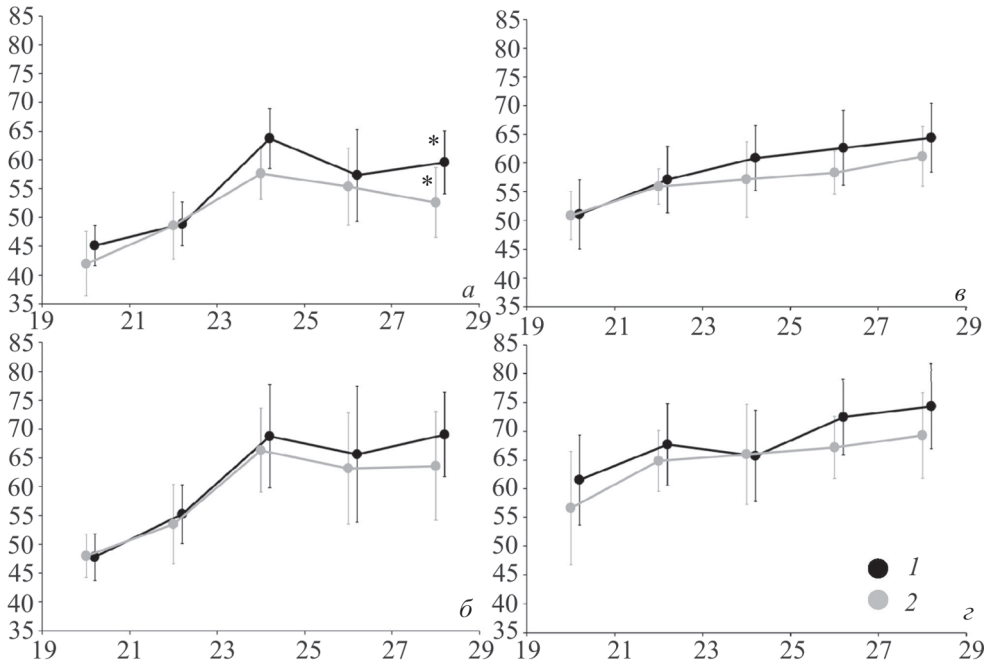


Рис. 9. Межпопуляционные различия по массе тела самок и самцов клопа *Graphosoma lineatum* (L.) в различных температурных и фотопериодических условиях по результатам эксперимента с ранним сбором имаго и яиц (2016 г.).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – масса тела (мг). а – самцы при коротком дне, б – самки при коротком дне, в – самцы при длинном дне, г – самки при длинном дне.

Популяции: 1 – Санкт-Петербургская, 2 – Брянская. Приведены средние значения.

Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Звездочкой отмечены достоверные различия между двумя популяциями (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ).

Для наглядности символы сдвинуты относительно оси абсцисс.

выше, чем у личинок, что характерно для большинства исследованных насекомых (например, Лопатина и др., 2011в; Kipyatkov, Lopatina, 2015; Kutcherov, 2015, 2016, и др.)

Нами выявлены межпопуляционные различия по температурным нормам развития яиц. Для клопов более южной брянской популяции характерны более высокие термолабильность и температурный порог развития яиц. Линии регрессии скорости развития яиц по температуре для клопов из двух популяций пересекаются при 25 °C (рис. 8). Яйца клопов из более северной петербургской популяции развиваются быстрее, чем яйца клопов из более южной брянской популяции, при температурах 20 и 22 °C и медленнее – при температурах 26 и 28 °C. Вероятно, более низкая термолабильность развития яиц у клопов из петербургской популяции, которая будет благоприятствовать более быстрому их развитию при температурах ниже 25 °C, может быть выгодна в начале лета, когда в Ленинградской области еще достаточно прохладно. Клопы откладывают яйца открыто на листья растений, поэтому суточные колебания температуры могут оказать существенное влияние на их развитие. Сравнение значительно более удаленных друг от друга популяций позволило бы точнее ответить на вопрос о существовании межпопуляционной изменчивости по температурным нормам развития яиц у клопов *G. lineatum* и закономерностях проявления такой изменчивости. Ранее отчетливая межпопуляционная изменчивость по температурным нормам разви-

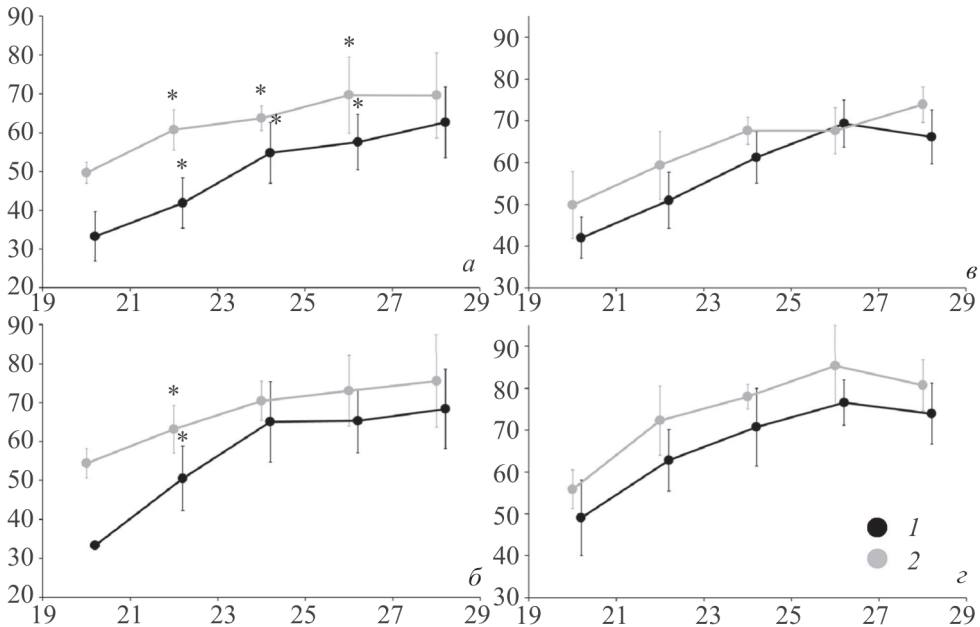


Рис. 10. Межпопуляционные различия по массе тела самок и самцов клопа *Graphosoma lineatum* (L.) в различных температурных и фотопериодических условиях по результатам эксперимента с поздним сбором имаго и яиц (2014 и 2015 гг.).

По горизонтальной оси – температура (°C). По вертикальной оси – масса тела (мг). а – самцы при коротком дне, б – самки при коротком дне, в – самцы при длинном дне, г – самки при длинном дне.

Популяции: 1 – Санкт-Петербургская, 2 – Брянская. Приведены средние значения.

Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Звездочкой отмечены достоверные различия между двумя популяциями (HSD-тест Тьюки,  $p < 0.01$ ).

тия яиц была обнаружена у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Кипятков, Лопатина, 2010). Межпопуляционная изменчивость по параметрам термоллабильности развития у яиц может оказаться менее выраженной, чем у личинок, так как яйца значительно быстрее развиваются и различия по продолжительности их развития бывают крайне незначительны и трудноуловимы при суточных учетах. Кроме того, у некоторых видов насекомых развитие яиц происходит в подстилке или почве, где температура более ровная и может слабо различаться на разных географических широтах (Лопатина и др., 2011б, 2011в).

### Межпопуляционная и сезонная изменчивость параметров термоллабильности развития личинок клопа *Graphosoma lineatum* (L.)

Фотопериодические условия оказывают влияние на скорость развития личинок: личинки клопов из двух популяций развиваются быстрее в короткодневных фотопериодических условиях, чем в длиннодневных, во всех температурных режимах (см. рис. 3 и 7). При коротком дне наблюдается изменение температурных норм развития личинок у клопов петербургской популяции в эксперименте с поздним сбором имаго и яиц (2014 г.) и у клопов брянской популяции по результатам двух экспериментов. Происходит снижение температурного порога при сохранении термоллабильности развития (и суммы градусо-дней), т. е. параллельный перенос линии регрессии скорости развития по температуре в левую часть графика (см. рис. 3 и 7). Это означает,

что ускорение развития происходит диспропорционально. При низкой температуре оно больше, чем при высокой, и составляет в среднем от 15 % при 20 °С до 7 % при 28 °С у клопов петербургской популяции и от 16 % при 20 °С до 4 % при 28 °С у клопов брянской популяции.

Можно предположить, что появление подобной фотопериодической модификации температурных норм развития личинок имеет экологическое значение. Ближе к осени при уменьшении длины дня и снижении среднесуточных температур диспропорциональное ускорение развития позволяет клопам обеих популяций развиваться быстрее при относительно низких температурах конца лета – начала осени, успешно завершить онтогенез и уйти на зимовку на стадии имаго.

Фотопериодическая пластичность температурных норм развития личинок у клопов петербургской популяции в эксперименте с ранним сбором имаго и яиц (2016 г.) проявляется по-иному. Коэффициент термолабильности и температурный порог развития личинок ниже при длинном дне, чем при коротком (см. табл. 3), т. е., скорость развития личинок в длиннодневных условиях менее чувствительна к изменениям температуры. Ускорение развития личинок при коротком дне в этом случае составляет от 11 % при 20 °С до 14 % при 28 °С, т. е. происходит более равномерно при всех температурах.

Сравнение результатов экспериментов с ранним и поздним сбором имаго и яиц показало, что у клопов брянской популяции различия по скорости развития личинок отсутствуют в обоих фотопериодических режимах, а у клопов петербургской популяции скорость развития личинок различается только в длиннодневных условиях (см. табл. 1). Корм и особенности содержания личинок были одинаковыми во всех экспериментах, различались только сроки сбора имаго в природе и сроки сбора откладываемых самками в лаборатории яиц. В 2014 г. мы накапливали яйца в период с 1 по 11 июля (поздний сбор), а в 2016 г. – с 6 по 24 июня (ранний сбор), т. е. в среднем почти на месяц раньше. Можно предположить, что различия в физиологическом возрасте имаго каким-то образом сказываются на скорости развития появляющихся из яиц личинок в длиннодневном фотопериодическом режиме. В короткодневном режиме родительское влияние замаскировано воздействием фотопериодических условий. Личинки, которые появляются из яиц, отложенных самками в первой половине июня (ранние личинки), будут развиваться в длиннодневных условиях. Более высокая скорость их развития при относительно низких температурах (при 20 и 22 °С), наблюдающихся в Ленинградской обл. в начале лета, будет адаптивно выгодной. Для развития ранних личинок характерны более низкая термолабильность (меньшим был угол наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс) и более низкий температурный порог развития, чем у поздних личинок (см. рис. 3, табл. 3). Следовательно, в длиннодневных условиях скорость развития ранних личинок менее чувствительна к изменениям температуры. Поздние личинки развиваются быстрее при относительно высоких температурах (26 и 28 °С), характерных для первой половины июля, когда длина светового дня еще только начинает уменьшаться. Термолабильность и температурный порог их развития повышаются, т. е. скорость развития поздних личинок постепенно становится более чувствительной к изменениям температуры даже при длинном дне. При уменьшении длины дня происходит дальнейшее изменение нормы реакции скорости развития на температуру. Скорость развития личинок возрастает во всем диапазоне температур без изменений термолабильности развития, т. е. угол наклона линии регрессии к оси абсцисс не изменяется, а температурный порог развития понижается (см. рис. 3). Ранее сходное родительское влияние на скорость развития

и роста личинок было отмечено нами у клопа *Palomena prasina* из Ленинградской области (Гусев, Лопатина, 2018).

Можно предположить, что для клопов из северной петербургской популяции сезонные изменения температурных норм развития, вызванные родительским влиянием, могут иметь большее значение, чем для клопов из более южной брянской популяции, поскольку период благоприятных для развития температур на севере становится короче. Поэтому результаты экспериментов с ранним и поздним сборами имаго и яиц для клопов из брянской популяции практически совпадают и в длиннодневных, и в короткодневных условиях.

В эксперименте с ранним сбором имаго и яиц в длиннодневном фотопериодическом режиме температурные нормы развития личинок клопов из двух популяций практически не различаются (см. табл. 3). В эксперименте с поздним сбором имаго и яиц термолабильность и температурный порог развития личинок у клопов из петербургской популяции выше, чем из брянской популяции. Если при температурах ниже 28 °С клопы из более южной популяции развиваются быстрее, чем клопы из северной популяции, то, вероятно, при температурах выше 28 °С, которые могут наблюдаться в Ленинградской обл. во второй половине июля, клопы петербургской популяции будут развиваться быстрее брянских. В короткодневных условиях термолабильность и температурный порог развития личинок также оказались выше у клопов из северной популяции. Таким образом, во второй половине лета и в начале осени высокая термочувствительность и температурный порог развития личинок могут позволить клопам из северной популяции развиваться быстрее клопов из южной популяции при температурах, превышающих 28 °С.

По результатам наших исследований, проведенных в парке «Сергиевка» (см. табл. 4), клопы могут выбирать хорошо прогреваемые биотопы и прогреваться на солнце до температур, превышающих 30 °С, даже в конце августа. Способность улавливать солнечную инсоляцию и пластичность температурных норм развития обеспечивают клопу *G. lineatum* возможность успешно выживать в климатических условиях Ленинградской обл. Способность к баскингу у клопов была продемонстрирована нами и в других исследованиях (Гусев, Лопатина, 2018). Таким образом, повышение термочувствительности развития личинок этого термофильного вида является адаптацией к обитанию на севере ареала. Повышение температурного порога и термолабильности развития личинок клопов из более северных популяций было обнаружено у клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (Кипятков, Лопатина, 2010).

### **Межпопуляционные различия по массе тела и проявлению температурной и фотопериодической пластичности массы у клопа *Graphosoma lineatum* (L.)**

По результатам двух экспериментов различия по массе тела у клопов из двух популяций оказались разнонаправленными. В экспериментах с ранним сбором имаго и яиц несколько крупнее были клопы петербургской популяции (см. рис. 9), а в экспериментах с поздним сбором имаго и яиц наблюдалась обратная картина: клопы брянской популяции оказались крупнее во всех экспериментальных режимах (см. рис. 10). Поэтому без проведения морфометрических измерений клопов, собранных в естественной среде, невозможно сделать вывод о существовании или отсутствии межпопуляционных различий по размерам тела у *G. lineatum*.

Мы показали, что ни температурные, ни фотопериодические условия не влияют на соотношение полов и индекс полового диморфизма по массе тела.

Масса тела клопов *G. lineatum* из петербургской и брянской популяций увеличивается с ростом температуры в обоих фотопериодических режимах (см. рис. 2, 5, 6), причем у клопов из северной популяции эта тенденция выражена более отчетливо. Такая закономерность противоречит правилу, согласно которому у экотермных организмов возрастание температуры в экспериментальных условиях должно вести к уменьшению размеров тела («temperature–size rule»: Atkinson, 1994). Известно, что температурная пластичность массы тела может по-разному проявляться у насекомых под влиянием абиотических (например, длины дня: Kutcherov et al., 2011; Кучеров, Кипятков, 2011б; Лопатина и др., 2011а; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б) и биотических (например, пищи: Diamond, Kingsolver, 2010) факторов и различаться у особей из разных географических популяций (Лопатина и др., 2011в; Hassall, 2013; Kutcherov et al., 2015; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б).

У клопов *G. lineatum* из обеих популяций более быстрое развитие личинок в короткодневном фотопериодическом режиме сопровождается снижением массы тела (см. рис. 2, 5, 6). Появление более мелких особей в условиях короткого дня, под влиянием которого происходит ускорение развития особей, широко распространено у чешуекрылых (Nylin et al., 1995; Gotthard, 1998; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б). Однако чаще зимующие особи, развивающиеся в короткодневных условиях, имеют более крупные размеры тела (Danks, 1987), поскольку происходит накопление питательных веществ перед диапаузой (Tauber et al., 1986). Вероятно, для клопов может оказаться выгоднее успеть завершить онтогенез, даже не достигнув максимальной массы, так как есть возможность до наступления холодов продолжать питаться и накапливать питательные вещества для зимовки. Кроме того, личинки, не успевшие перелинять на имаго, погибнут, а более мелкие особи будут иметь шанс перезимовать и оставить на следующий год потомство.

Во всех экспериментальных режимах самки клопа *G. lineatum* из обеих популяций крупнее самцов (см. рис. 2, 5, 6), что характерно для большинства видов членистоногих (Stillwell et al., 2010).

Межпопуляционные и межполовые различия по степени фотопериодической пластичности массы тела у клопа *G. lineatum* отсутствуют. Разница по массе тела в двух фотопериодических условиях для самок и самцов клопов из Санкт-Петербургской популяции составляет от 4 до 25 % и от 6 до 26 % в зависимости от температурного режима, а для самок и самцов клопов из брянской популяции – от 6 до 25 % и от 5 до 22 % соответственно. Предыдущие исследования показали, что фотопериодическая пластичность массы тела насекомых может по-разному проявляться у самок и самцов и различаться у особей из разных географических популяций. Пластичность массы тела оказалась более выражена у самок жука-листоеда *Gastrophysa viridula* (Кучеров, Кипятков, 2011б), а также у бабочки *Inachis io* из петербургской популяции (Рыжкова, Лопатина, 2015а). У бабочки *Inachis io* из брянской популяции более пластичной была масса тела самцов (Рыжкова, Лопатина, 2015б).

#### ВЫВОДЫ

1. Впервые описана новая форма пластичности температурных норм развития насекомых – диспропорциональное ускорение развития в короткодневных фотопериодических условиях. При низких температурах ускорение развития проявляется сильнее, чем при высоких температурах. При этом термоллабильность развития не меняется, а температурный порог понижается.

2. Высказано предположение о существовании родительского влияния на развитие личинок у петербургской популяции клопов, которое может вызвать сезонные изменения температурных норм развития в длиннодневных фотопериодических условиях – повышение температурного порога и термолабильности развития у поздних личинок.

3. Обнаружено существование межпопуляционной изменчивости температурных норм развития яиц и личинок у клопа *G. lineatum*: более низкие значения коэффициента термолабильности и температурного порога развития у яиц и более высокое значение этих же параметров у поздних личинок клопов петербургской популяции по сравнению с клопами брянской популяции. Температурные нормы развития ранних личинок клопов из двух популяций практически не различаются.

4. Для клопов из обеих популяций характерно возрастание массы тела с повышением температуры. Межпопуляционные и межполовые различия по степени фотопериодической пластичности массы тела у *G. lineatum* отсутствуют.

5. Результаты исследования подтверждают наши представления о том, что температурные нормы развития насекомых могут проявлять фенотипическую пластичность в течение сезонного цикла развития в зависимости от календарных сроков откладки яиц, фотопериодических условий, качества корма и других факторов, а также демонстрировать межпопуляционную изменчивость в пределах ареала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гусев И. А., Лопатина Е. Б. 2018. Температурный и фотопериодический контроль развития зеленого древесного щитника *Palomena prasina* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) в Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **97** (4): 585–606.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. Энтомологическое обозрение **89** (1): 33–61.
- Кожанчиков И. В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа, 283 с.
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011а. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 249–271.
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011б. Половой диморфизм по фотопериодической пластичности массы тела у щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula*. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (5): 388–390.
- Лопатина Е. Б. 2018. Пластичность температурных норм развития насекомых. Евразийский энтомологический журнал **17** (1): 63–72
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. 2011а. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жулици *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 491–503.
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Дубовиков Д. А., Соколова И. В. 2011б. Межвидовая и внутривидовая изменчивость продолжительности и температурных норм развития яиц жулици (Coleoptera, Carabidae) на Северо-Западе России. Зоологический журнал **90** (10): 1–14.
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Дубовиков Д. А., Соколова И. В. 2011в. Адаптивная широтная изменчивость продолжительности и температурных норм развития жулици *Amara communis* Panz. (Coleoptera, Carabidae). Энтомологическое обозрение **90** (4): 723–732.
- Медников Б. М. 1966. Эволюционные аспекты термолабильности развития насекомых. Успехи современной биологии **61** (2): 247–259.
- Медников Б. М. 1987. Проблемы видообразования и адаптивные нормы. Журнал общей биологии **48**: 15–26.
- Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. 1995. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Graphosoma lineatum* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae). 1. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция. Энтомологическое обозрение **74** (4): 736–743.
- Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015а. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **51** (3): 222–234.



- Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015б. Температурные нормы развития и их фотопериодическая модификация у брянской популяции бабочки *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Вестник СПбГУ **91** (3): 19–35.
- Angilletta M. J. 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. New York: Oxford University Press, Inc., 304 p.
- Angilletta M. J. Jr., Dunham A. E. 2003. The temperature–size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *American Naturalist* **162** (3): 332–342.
- Atkinson D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* **25**: 1–58.
- Bouton N., Iserbyt A., van Gossum H. 2011. Thermal plasticity in life-history traits in the polymorphic blue-tailed damselfly, *Ischnura elegans*: No differences between female morphs. *Journal of Insect Science* **11**: 112. Available online: [insectscience.org/11.112](http://insectscience.org/11.112)
- Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* **11** (2): 431–438.
- Danks H. V. 1987. *Insect Dormancy: an Ecological Perspective*. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 439 p.
- Danks H. V. 1994. Diversity and integration of life-cycle controls in insects. In: H. V. Danks (ed.). *Insect Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, Series Entomologica, vol. 52, pp. 5–40.
- Diamond S. E., Kingsolver J. G. 2010. Environmental dependence of thermal reaction norms: host plant quality can reverse the temperature–size rule. *The American Naturalist* **175**: 1–10.
- Gotthard K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *Journal of Evolutionary Biology* **11**: 21–39.
- Groeters F.R. 1992. Geographic conservatism of development rate in the milkweed oleander aphid, *Aphis nerii*. *Acta Oecologica* **13**: 649–661.
- Hassall C. 2013. Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. *Ecography* **36**: 894–903.
- James A. C., Partridge L. 1995. Thermal evolution of rate of larval development in *Drosophila melanogaster* in laboratory and field populations. *Journal of Evolutionary Biology* **8**: 315–330.
- Ikemoto T., Takai K. 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environmental Entomology* **29**: 671–682.
- Kingsolver J. G., Ragland G. J., Shlichta J. G. 2004. Quantitative genetics of continuous reaction norms: Thermal sensitivity of caterpillar growth rates. *Evolution* **58**: 1521–1529.
- Kipyatkov V. E., Lopatina E. B. 2015. A comparative study of thermal reaction norms for development in ants. *Entomological Science* **18**: 174–192.
- Kutcherov D. A. 2015. Temperature-dependent development in *Chrysomela vigintipunctata* (Coleoptera: Chrysomelidae), a stenothermal early-season breeder. *Journal of Thermal Biology* **53**: 9–14.
- Kutcherov D. A. 2016. Temperature effects on the development, body size, and sex ratio of the walnut leaf beetle *Gastrolina depressa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* **19** (2016): 153–158.
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Balashov S. V. 2018. Convergent photoperiodic plasticity in developmental rate in two species of insects with widely different thermal phenotypes. *European Journal of Entomology* **115**: 624–631.
- Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology* **57** (7): 892–898.
- Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. 2015. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **154** (3): 228–241.
- Liefting M., Hoffmann A. A., Ellers J. 2009. Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*. *Evolution* **63**: 1954–1963.
- Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. 2007. 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). *European Journal of Entomology* **104**: 23–31.
- Lopatina E. B., Kutcherov D. A., Balashov S. V. 2014. The influence of diet on the duration and thermal sensitivity of development in the linden bug *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Physiological Entomology* **39** (3): 208–216.
- Lovich J. E., Gibbons J. W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development, and Aging* **56**: 269–281.
- Musolin D. L., Saulich A. H. 2001. Environmental control of voltinism of the stinkbug *Graphosoma lineatum* in the forest-steppe zone (Heteroptera: Pentatomidae). *Entomologia Generalis* **25** (4): 255–264.

- Nylin S. 1994. Seasonal plasticity and life-cycle adaptations in butterflies. In: H. V. Danks (ed.). *Insect Life-cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp. 41–67.
- Nylin S., Gotthard K. 1998. Plasticity in life history traits. *Annual Review of Entomology* **43**: 63–83.
- Nylin S., Wickman P., Wiklund C. 1995. Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: are reaction norms predictable? *Biological Journal of the Linnean Society* **55**: 143–157.
- Ratte H. T. 1985. Temperature and insect development. In: K. H. Hoffmann (ed.). *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer Verlag, pp. 33–66.
- Roff D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 527 p.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 1995. *The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Edition 3. New York: Freeman and Company, 887 p.
- Stearns S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press, 264 p.
- Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox C. W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of body size affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology* **55**: 227–245.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York: Oxford University Press, 411 p.

A NEW FORM OF THE PHENOTYPIC PLASTICITY OF THE THERMAL  
REACTION NORMS FOR DEVELOPMENT IN THE BUG *GRAPHOSOMA*  
*LINEATUM* (L.) (HETEROPTERA, PENTATOMIDAE)

E. B. Lopatina, I. A. Gusev

*Key words*: Pentatomidae, *Graphosoma lineatum*, temperature, photoperiod, developmental rate, the thermal reaction norms for development, temperature threshold, thermal sensitivity, phenotypic plasticity.

SUMMARY

The temperature dependence of the developmental rate of ectothermal organisms may change under the influence of abiotic and biotic environmental factors modifying the thermal reaction norms for development – the temperature threshold and the regression coefficient, i. e. the degree of thermal sensitivity of development, and the sum of degree-days.

A similar manifestation of the phenotypic plasticity of the thermal reaction norms for development is described in many species of insects. In this investigation, we studied the effect of photoperiodic conditions on the development of the bug *Graphosoma lineatum* (L.) from the St. Petersburg (59.9° N) and Bryansk (53.2° N) populations.

With the bugs from each population, two experiments were performed, the experimental material for which differed in terms of the period of the adult collection in nature. Two photoperiodic regimes were used (12 and 22 hours of light per day, for the St. Petersburg population, and 12 and 18 hours of light per day, for the Bryansk population) and five constant temperatures (20, 22, 24, 26 and 28 °C) in each photoperiodic regime. In none of the experiments, photoperiodic conditions did affect the development of eggs. In the short-day conditions, a disproportionate, i. e., more pronounced at low temperatures, acceleration of larval development was observed in bugs from the Bryansk population (in two experiments) and in bugs from the St. Petersburg population (in the experiment with late collection of adults). Therefore, in the short-day conditions, the thermal sensitivity of development and the sum of degree-days did not change, and the temperature threshold became lower. In the bugs of the St. Petersburg population under long-day conditions, the differences in the thermal reaction norms for larval development were found in experiments with the «early» and «late» collection of adults in nature, which is probably due to the differences in the physiological age of the parental individuals. Thus, in the bug *G. lineatum*, depending on the calendar dates of egg laying and photoperiodic conditions, during the summer season the thermal reaction norms for larval development manifest phenotypic plasticity. Interpopulation differences in the thermal reaction norms for development of eggs and larvae were found. Bugs from both populations manifested an increase of the body weight with rising temperature.