

УДК 591.5 (595.773.4)

© Е. Б. Виноградова и С. Я. Резник

**ИНДУКЦИЯ ЛИЧИНОЧНОЙ ДИАПАУЗЫ У СИНЕЙ МЯСНОЙ МУХИ
CALLIPHORA VICINA R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ И В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**[E. B. VINOGRADOVA a. S. Ya. REZNIK. INDUCTION OF THE LARVAL DIAPAUSE
IN THE BLOWFLY, CALLIPHORA VICINA R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE) IN FIELD
AND LABORATORY CONDITIONS]

Синяя мясная муха *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae), широко распространенная в Голарктике, является одним из главных компонентов комплекса синантропных двукрылых и служит индикатором санитарного состояния населенных пунктов, оставаясь при этом достаточно обычным обитателем дикой природы. Некрокопрофагия личинок обуславливает заметную роль каллифоры в экосистемах как утилизатора разных органических остатков. С образом жизни личинок связано использование каллифоры в судебной энтомологии для определения давности наступления смерти. Мухи имеют также эпидемиологическое значение в качестве переносчиков возбудителей ряда заболеваний человека (Виноградова, 1984). Биология и фенология *C. vicina* были изучены довольно подробно, особенно в южных регионах, однако полевые исследования ограничивались преимущественно мониторингом сезонной и суточной динамики численности имаго, не затрагивая других важных аспектов экологии этого вида.

Благодаря простоте культивирования, большой плодовитости и выносливости каллифора давно стала популярным модельным объектом в разнообразных физиологических и экологических лабораторных исследованиях. В частности, хорошо изучены фотопериодический и температурный контроль имагинальной и личиночной диапаузы (Виноградова, 1984, 1991). Индукция личиночной диапаузы каллифоры находится под материнским контролем, т. е. собственная реакция личинок на внешние факторы модифицируется условиями, в которых проходило половое созревание предшествующего поколения, а также возрастом материнских самок. Среди факторов, действующих на родителей, ведущее значение имеет фотопериод: при коротком дне в потомстве мух формируется повышенная склонность к диапаузе. Из условий среды, в которых развивается личинка, главную роль в индукции диапаузы играет температура (диапауза индуцируется при температурах не выше 16—17 °С). Прекращение личиночной диапаузы в отличие от ее индукции находится под прямым контролем температуры и фотопериода (Vinogradova, Zinovjeva, 1972; Saunders, 1987; Vaz Nunez, Saunders, 1989; Виноградова, 1991; Nesin et al., 1995; Несин, Черныш, 1999; Виноградова, Резник, 2002). Ранее были изучены географическая изменчивость диапаузы *C. vicina* (Виноградова, 1991; Saunders, 2000), характер ее насле-

дования (Виноградова, 1991; McWatters, Saunders, 1997) и эндогенные изменения тенденции к диапаузе в ряду поколений (Виноградова, 1991; Vinogradova, Reznik, 1999).

Настоящая статья посвящена сравнению регуляции индукции личиночной диапаузы *C. vicina* в константных лабораторных условиях и при естественной динамике температуры и длины дня.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования были проведены в мае—октябре 2010 г. и июне—октябре 2011 г. в дачном поселке «69-й км» Ленинградской обл. Объектами служили петербургская и сельская («69-й км») формы каллифоры. Ввиду отсутствия достоверных различий между этими формами в реакциях на фотопериод и температуру (Виноградова, Резник, 2013) далее в тексте они упоминаются как петербургская форма каллифоры.

Полевые эксперименты по изучению формирования личиночной диапаузы каллифоры проводилось в условиях, близких к природным. Газовые садки (25 × 15 × 25 см) с мухами находились на затененной веранде, мухи регулярно получали воду, сахар и белковое питание (свиные почки). Для опытов были использованы групповые яйцекладки (яйца, отложенные в течение суток мухами из одного садка), получаемые через определенные интервалы времени на протяжении всего сезона. Личинок содержали в пол-литровых банках с влажными опилками и кормили свиными почками. Банки находились на открытом воздухе, под навесом. Учет пупариев производили ежедневно или через 3—4 дня в зависимости от сезона и фиксировали начало вылета мух. Диапаузирующими считались личинки, которые не превратились в пупарии в течение 35 дней с момента яйцекладки. Температуру отмечали 3 раза в сутки — в 9, 15 и 20 часов, обычно разница между измерениями на веранде (где содержали имаго) и под навесом (где развивались личинки) не превышала 1 °С. Кроме того, температура под навесом регистрировалась недельным термографом. Среднюю суточную температуру, ее минимальное и максимальное значения рассчитывали по термограммам на основании 7 измерений с интервалом 3 ч 25 мин. Для определения средней ночной температуры использовали 3 наименьших ее показателя в течение суток. При изучении фотопериодической индукции диапаузы каллифоры в лабораторных условиях мух содержали в разных фотопериодах при температуре 20 °С, личинки развивались в темноте при температуре 12 °С.

В общей сложности за 2 года исследовано 106 групповых яйцекладок (30 297 личинок). Статистическая обработка материала включала корреляционный и регрессионный анализ, для попарного сравнения применяли тест Стьюдента. Процентные доли перед статистической обработкой были трансформированы (арксинус квадратного корня), на рисунках и в тексте приведены нетрансформированные данные.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2010—2011 гг. в Петербурге первые имаго *C. vicina* начали летать в апреле при дневных температурах 4—10 °С. Вскрытия показали, что самки значительно различались по физиологическому состоянию: одни уже питались белковой пищей и их яичники начали развиваться, у других фолликулы находились еще в состоянии покоя. Мухи, собранные 15—18 апреля, отложили яйца 24 и 29 июня. Личинки, отродившиеся из этих яиц, развивались без задержки, длительность их развития зависела только от средней температуры (Виноградова, Резник, 2013). Такое активное развитие личинок, завершившееся вылетом имаго, наблюдалось до середины августа, когда начали появляться «смешанные» яйцекладки. Часть личинок из таких яйцекладок формировала диапаузу, а другая развивалась без диапаузы, но более медленными, чем ранее, темпами (рис. 1). В 2010 г. первые «смешанные» яйцекладки появились 14 августа, средняя температура за период раз-

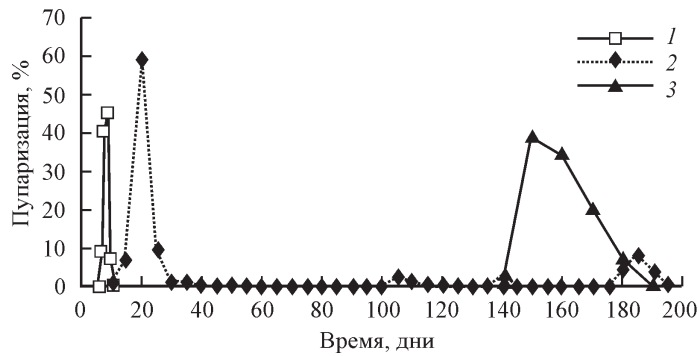


Рис. 1. Динамика пупаризации разных когорт личинок *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях.

1 — яйцекладки от 12—19 июня (активно развивающиеся личинки), 2 — яйцекладки от 28—30 августа (некоторые личинки диапаузируют), 3 — яйцекладки от 18 сентября (все личинки диапаузируют).

вития этих личинок до стадии пупария составила 16.3°C , средняя доля диапаузирующих особей — 9.5 %, длина светового дня (на момент яйцекладки) — 15 ч 48 мин. Для «смешанных» яйцекладок, отложенных 4 августа 2011 г., эти показатели оказались довольно близкими к прошлогодним и составили 15.9°C , 23 % и 16 ч 39 мин соответственно. Из более поздних яйцекладок (конец августа—сентябрь) развивались исключительно диапаузирующие личинки (рис. 2).

Регрессионный анализ всей совокупности результатов показал, что доля диапаузирующих личинок достоверно ($p < 0.001$) зависит и от фотопериода, и от температуры. Сезонная динамика этих факторов представлена на рис. 3. Средние значения температуры за весь период наблюдений в 2010 и 2011 гг. практически не различались ($p = 0.89$), однако конец лета (после 15 августа) в 2010 г. ($9.2 \pm 5.2^{\circ}\text{C}$) был заметно ($p = 0.002$) холоднее, чем в 2011 г. ($12.0 \pm 3.1^{\circ}\text{C}$). На рис. 4 видна достоверная ($p < 0.001$) зависимость доли диапаузирующих личинок от фотопериода (длины дня на момент откладки яйца). Хорошо виден пороговый характер этой фотопериодической реакции: резкое увеличение доли диапаузирующих личинок происходит после уменьшения длины дня до 16 ч, при этом различия в динамике доли диапаузирующих личинок между 2010 и 2011 гг. недостоверны ($p = 0.61$). Корреляционный анализ показал, что доля диапаузирующих личинок почти в равной степени зависит от всех трех параметров температуры — сред-

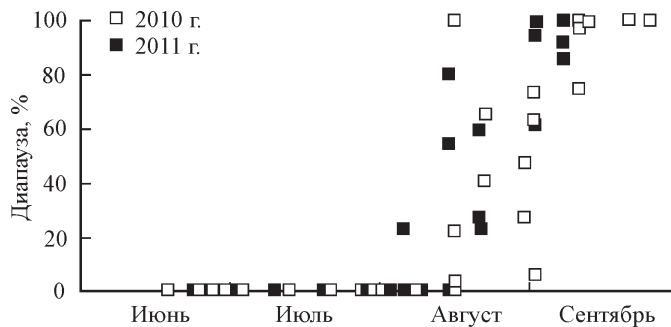


Рис. 2. Сезонные изменения доли диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях (результаты за 2010 и 2011 гг. приведены отдельно).

Каждый символ соответствует данным по личинкам, вышедшим из одной кладки яиц,

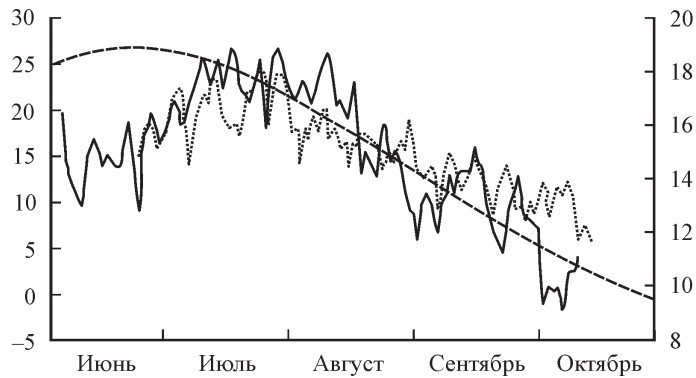


Рис. 3. Сезонная динамика температуры и длины дня в местах содержания личинок и имаго *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях.

По левой оси ординат — температура, °C (сплошная линия — 2010 г., пунктирная линия — 2011 г.); по правой оси ординат — длина дня, ч.

ней ночной, средней минимальной и сильнее всего — от средней температуры за период развития от откладки яйца до стадии пупария (или за первые 10 дней развития в случае 100%-ной диапаузы). Как показано на рис. 5, формирование диапаузы оказывается возможным только при температурах 16 °C и ниже, при этом наблюдается значительная варибельность доли диапаузирующих особей даже среди личинок, вышедших из яиц, отложенных в одни и те же сроки.

Соотношение динамики трех процессов (уменьшения длины дня, снижения средней температуры и роста средней доли диапаузирующих личинок) показано на рис. 6. Видно, что среди личинок, вышедших из яиц, отложенных при длине дня около 16 ч и развивающихся при средней температуре 16—17 °C, средняя доля диапаузирующих особей мала, не более 20 %. Однако при сокращении фотопериода с 15 ч 30 мин до 14 ч 30 мин (от 17 до 28 августа соответственно) и при снижении средней температуры до 10—12.5 °C доля диапаузирующих личинок увеличивается до 30—80 %. Очевидно, именно на этот период приходится пороговая область фототерми-

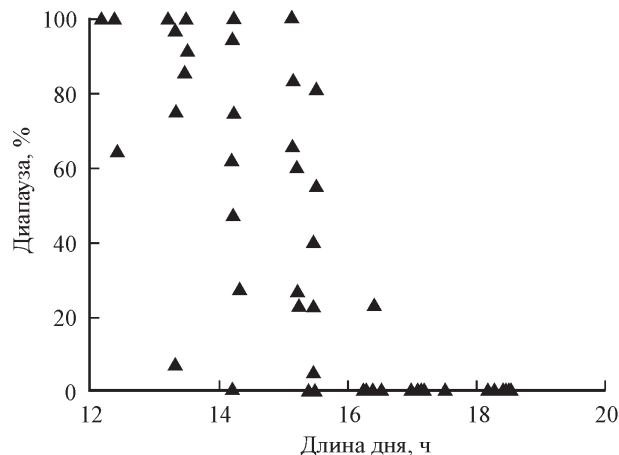


Рис. 4. Влияние длины светового дня на долю диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях (совокупные данные за 2010 и 2011 гг.).

Каждый символ соответствует данным по личинкам, вышедшим из одной яйцекладки; длина дня указана на момент откладки яиц.

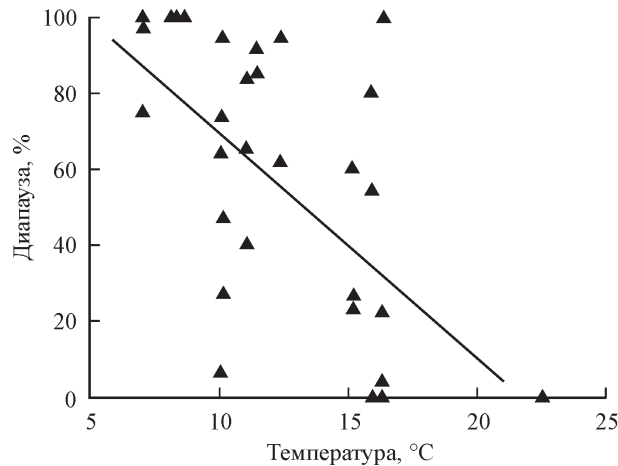


Рис. 5. Влияние температуры на долю диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях (совокупные данные за период с длиной дня менее 16 ч в 2010 и 2011 гг.).

Каждый символ соответствует данным по личинкам, вышедшим из одной кладки яиц. Средняя температура определена за период развития до пупария (у активной фракции) или за первые 10 дней после откладки яиц (при 100%-ной диапаузе). Линия регрессии соответствует уравнению $Y = -6 X + 130$ ($r = 0.61$, $n = 30$, $p < 0.001$).

ческой реакции каллифоры в естественных условиях. Дальнейшее уменьшение длины дня в сочетании с понижением температуры до 7 °C индуцирует диапаузу уже у 90—100 % особей. Следует обратить внимание на то, что полученная фотопериодическая реакция отражает связь между длиной дня на момент яйцекладки и диапаузой, тогда как длина дня, действовавшая на самок до откладки яиц, всегда была несколько большей.

Влияние фотопериода на диапаузу каллифоры при естественных (переменных) и постоянных температурах и длине дня представлено на рис. 7. Первый график основан на данных, полученных в лаборатории при содержании мух-родителей в серии константных фотопериодов при 20 °C и дочерних личинок в темноте при 12 °C. Второй — сопоставляет долю диапаузиру-

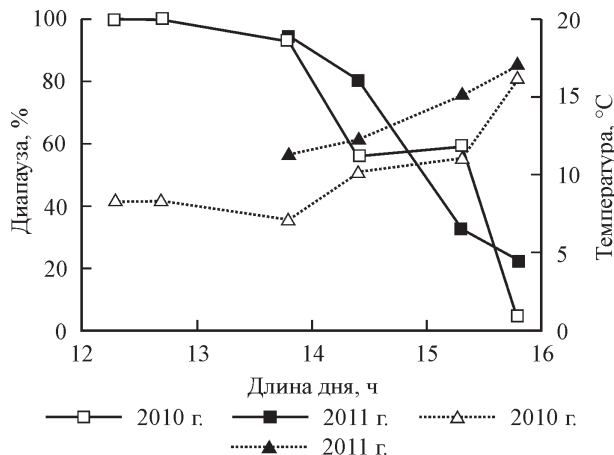


Рис. 6. Соотношение естественных сезонных изменений длины дня, среднедекадной температуры и доли диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* R.-D.

Сплошные линии — доли диапаузирующих личинок, пунктирные линии — средние температуры (данные за 2010 и 2011 гг. приведены отдельно).

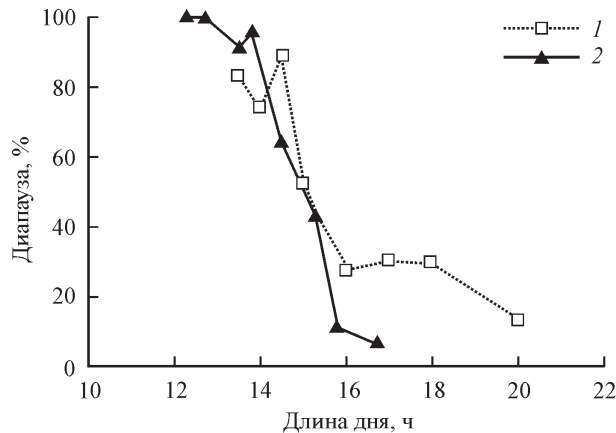


Рис. 7. Фотопериодические реакции *Calliphora vicina* R.-D. в естественных и в лабораторных условиях (длина дня, действовавшая на материнских самок, и доля диапаузирующего потомства).

Для построения графиков использованы средние данные наблюдений в естественных условиях за 2010—2011 гг. и нескольких повторностей лабораторных опытов. 1 — лабораторные опыты (самок содержали при температуре 20 °С и различных константных фотопериодах, личинки развивались в темноте при 12 °С), 2 — наблюдения при естественных терморитмах и фотопериодах (длина дня приведена на момент откладки яиц).

ющих особей с длиной дня в природе в день яйцекладки. Тем не менее оба графика очень похожи в средней части шкалы и различаются только в длинноподневной. В обоих случаях критическая длина дня, индуцирующая диапаузу у 50 % особей, составила около 15 ч (в природе наступает 24 августа). Небольшая доля диапаузирующих личинок (около 30 %), отмеченная в лабораторных условиях при длинном дне 18 ч (в природе это соответствует 16 июля), возможно, свидетельствует о склонности некоторой части петербургской популяции каллифоры к моноциклическому развитию.

Для оценки интенсивности личиночной диапаузы каллифоры личинок в возрасте 30—40 дней переносили из естественных условий в лабораторные, оптимальные для прохождения диапаузы (3—4 °С в темноте). Наблюдения показали, что все личинки превратились в пупарии в течение 5—6-го месяцев пребывания в этих условиях; такие сроки спонтанной реактивации свидетельствуют о достаточно прочной диапаузе, формирующейся в природных условиях.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно литературным данным, на большей части ареала каллифора зимует преимущественно на имагинальной стадии, о зимовке личинок известно мало, вероятно в силу трудности их обнаружения в почве (Виноградова, 1984, 1991). Тем не менее зимовка личинок отмечена в средней полосе России (Москва, Пенза, Иваново), в Англии и Норвегии (Aak et al., 2011). Изучение процесса формирования зимующей фракции личинок каллифоры в природных условиях и анализ контролирующего его экологического механизма практически не проводились. Однако лабораторными экспериментами давно доказано, что в регуляции этого процесса ведущее значение имеют фотопериод, действующий на родительское поколение, и температурные условия развития самих личинок (Виноградова, 1991). Настоящее исследование показало, что и в естественных условиях в индукции диапаузы личинок участвуют фотопериод и температура, изменение которых в конце лета

и осенью происходит в одном направлении: уменьшение длины дня сопровождается понижением температуры. Сравнение параметров реакций на эти факторы, исследованных в природе и полученных в лаборатории, представляет значительный интерес, но серьезно осложняется тем, что лабораторные эксперименты позволяют различать действие фотопериода и температуры и точно определить воспринимающие стадии (материнских самок и личинок), а в природе оба фактора постоянно изменяются, воздействуя на все стадии развития каллифоры.

В естественных условиях Ленинградской обл. примерно до середины августа происходит активное развитие личинок, а первые диапаузирующие личинки отмечены в яйцекладках, отложенных в начале августа при длине дня около 16 ч. Параметры фотопериодической реакции петербургской каллифоры, контролирующей наступление диапаузы в естественных условиях и в лаборатории, оказались очень близкими, пороговая длина дня составила около 15 ч. В более ранних экспериментах на лабораторной культуре этой же формы при 16-часовом освещении диапауза отсутствовала в потомстве самок 25—35-дневного возраста, но достигала 60—80 % в потомстве более старых, 45—55-дневных самок (Виноградова, Резник, 2002). Ранее влияние возраста самок на диапаузу потомства было показано и другими авторами (Saunders, 1987; Nesin et al., 1995).

Сезонная тенденция к переходу личинок от активного развития к диапаузе предполагает способность материнского влияния изменяться на протяжении жизни самки. Такая ситуация уже моделировалась в лабораторных экспериментах с однократным (ступенчатым) и постепенным (ежесуточным) изменением длины дня (Vinogradova, Zinovjeva, 1972; Виноградова, 1976, 1991; Виноградова, Резник, 2002). Эти опыты показали, что изменения в физиологическом состоянии мух и их потомства происходили в соответствии с конечным фотопериодическим режимом. У петербургской формы каллифоры в случае замены длиннодневного освещения короткодневным эффект (появление диапаузирующих личинок) наблюдался через 10—15 дней, при этом была отмечена большая индивидуальная изменчивость скорости реакции отдельных самок.

Согласно литературным данным, у каллифоры главная роль в индукции диапаузы и определении ее свойств, в частности интенсивности, принадлежит температуре, тогда как влияние фотопериода незначительно (Vaz Nunes, Saunders, 1989; Виноградова, 1991; Несин, Черныш, 1999; Saunders, 2000, 2001). Экспериментально показано, что ответственна за формирование диапаузы температура, действующая на закончившую питание личинку. В экспериментах с петербургской каллифорой постоянная температура 17 °С индуцировала диапаузу у незначительной части личинок, 15 °С — примерно у 40, а 12 °С и ниже — у 90—100 % (Виноградова, 1991). В условиях естественных терморитмов диапауза формировалась у части личинок, развивавшихся при средней температуре 16 °С, при 12—13 °С диапаузирало около 50, а при 7—9 °С — почти 100 % особей (рис. 5). Таким образом, параметры температурной реакции, ответственной за формирование диапаузы в естественных и в лабораторных условиях, также оказались сходными.

Как свидетельствует динамика реактивации личинок, интенсивность личиночной диапаузы каллифоры, сформировавшейся в природе, оказывается вполне сопоставимой с той, что была отмечена в лабораторных экспериментах. Так, в лаборатории 50 % диапаузирующих личинок, произведенных короткодневными мухами, прошли спонтанную реактивацию и превратились в пупарии после примерно 6-месячного пребывания при 6 °С (Виноградова, 2009). Согласно настоящим наблюдениям, личинки в природе также завершали диапаузу и превращались в пупарии в течение 5—6-месячного нахождения при 3—4 °С.

ВЫВОДЫ

1. Полевые наблюдения, проведенные в 2010—2011 гг. в Ленинградской обл., показали, что формирование личиночной диапаузы у петербургской популяции *Calliphora vicina* достоверно зависит от фотопериода и температуры.

2. Материнская фотопериодическая реакция имеет отчетливо выраженный пороговый характер: первые диапаузирующие личинки выходят из яиц, отложенных в середине августа при длине дня около 16 ч, а при дальнейшем уменьшении длины дня доля диапаузирующих личинок зависит только от температуры. При средней температуре 16 °С диапаузирует незначительная часть личинок, при 12—13 °С — около 50 %, а при 7—9 °С почти все особи впадают в диапаузу.

3. Результаты наблюдений, проведенных в естественных условиях, хорошо согласуются с параметрами фотопериодических и температурных реакций, исследованных в лаборатории при константных температурах и длинах дня.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность О. И. Спириной (ЗИН) за помощь в проведении работы и А. П. Несину (СПбГУ) за предоставление живого материала из Санкт-Петербурга.

Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Влияние изменений фотопериодического режима в имагинальный период жизни мясных мух *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) на индукцию личиночной диапаузы в их потомстве // Энтомол. обозр. 1976. Т. 55, вып. 4. С. 790—799.
- Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* — модельный объект физиологических и экологических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1984. Т. 118. С. 1—272.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 214. С. 1—254.
- Виноградова Е. Б. Способы временного хранения культуры синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтомол. обозр. 2009. Т. 88, вып. 3. С. 512—520.
- Виноградова Е. Б., Резник С. Я. Влияние однократного (ступенчатого) изменения фотопериодического режима и возраста самок на диапаузу личинок синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтомол. обозр. 2002. Т. 81, вып. 4. С. 785—794.
- Виноградова Е. Б., Резник С. Я. Скорость преимагинального развития синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) в естественных и в лабораторных условиях // Энтомол. обозр. 2013. Т. 92, вып. 1. С. 3—11.
- Несин А. П., Черныш С. И. Температурная регуляция наступления диапаузы у личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1999. Вып. 2. С. 17—22.
- Aak A., Birkenmoe T., Leinaas Y. P. Phenology and life history of the blowfly *Calliphora vicina* in stockfish production area // Ent. Exp. Appl. 2011. Vol. 139, N 1. P. 35—46.

- McWatters H. G., Saunders D. S. Inheritance of the photoperiodic response controlling larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* // *J. Insect Physiol.* 1997. Vol. 43, N 8. P. 709—717.
- Nesin A. P., Symonenko N. P., Numata H., Chernysh S. I. Effects of photoperiod and parental age on the maternal induction of larval diapause in the blowfly *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae) // *Appl. Entomol. Zool.* 1995. Vol. 14. P. 471—474.
- Saunders D. S. Maternal influence on the incidence and duration of larval diapause in *Calliphora vicina* // *Physiol. Entomol.* 1987. Vol. 12. P. 331—338.
- Saunders D. S. Larval diapause duration and fat metabolism in three geographical strains of the blowfly, *Calliphora vicina* // *J. Insect Physiol.* 2000. Vol. 46, N 4. P. 509—517.
- Saunders D. S. Geographical strains and selection for the diapause trait in *Calliphora vicina* // *Insect Timing: Circadian Rhythmicity to Seasonality*. New York, 2001. P. 113—121.
- Vaz Nunes M., Saunders D. S. The effect of larval temperature and photoperiod on the incidence of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) // *Physiol. Entomol.* 1989. Vol. 14. P. 471—474.
- Vinogradova E. B., Reznik S. Ya. Endogenous changes of the tendency to diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) // *Proc. Zool. Inst. RAS.* 1999. Vol. 281. P. 151—155.
- Vinogradova E. B., Zinovjeva K. B. Maternal induction of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* // *J. Insect Physiol.* 1972. Vol. 18, N 12. P. 2401—2409.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
E-mail: reznik1952@mail.ru

Поступила 11 I 2013.

SUMMARY

Field experiments conducted in the environs of St. Petersburg (Russia) on a local population of *Calliphora vicina* showed that the induction of larval diapause in natural conditions was significantly dependent on day length and on temperature. The maternal photoperiodic response had a clear-cut threshold: the first diapausing larvae hatched from the eggs laid in the middle of August at the day length of 16 h, but at shorter days the proportion of diapausing larvae was dependent on temperature only. At the average temperature of 16 °C the larval diapause was rarely recorded, at 12—13 °C, about 50 % of the larvae enter diapause, and at 7—9 °C, nearly all larvae diapaused. These results of the field experiments agree well with the parameters of photoperiodic and thermal responses investigated in laboratory conditions under constant temperatures and photoperiods.