

**Фототермическая регуляция развития синей мясной мухи
Calliphora vicina R.-D. (Diptera, Calliphoridae): результаты
полевых и лабораторных исследований**

Е.Б. Виноградова, С.Я. Резник

**Photo-thermal regulation of development of the blowfly,
Calliphora vicina R.-D. (Diptera, Calliphoridae):
the results of the field and laboratory studies**

E.B. Vinogradova, S.Ya. Reznik

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034, Россия. E-mail: reznik1952@mail.ru
Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia. E-mail: reznik1952@mail.ru

Резюме. Полевые опыты, проведенные в окр. Санкт-Петербурга с местной популяцией *Calliphora vicina*, выявили линейную корреляцию между среднесуточной температурой и скоростью преимагинального развития. В естественных условиях сумма эффективных температур, необходимая для развития каллифоры от яйца до стадии пупария, составила около 140 гр.-дн., а от яйца до имаго – около 320 гр.-дн. при нижних порогах 5.8 и 4.8°C соответственно. Скорость развития при естественных терморитмах практически не отличалась от скорости развития в лаборатории при соответствующих постоянных температурах от 12 до 23°C. Индукция личиночной диапаузы в естественных условиях зависела от длины дня, воспринимаемой самками, и от температуры, действующей на личинок. Первые диапаузирующие личинки выходили из яиц, отложенных в августе при длине дня около 16 ч, а порог материнской фотопериодической реакции и в естественных и в лабораторных условиях составлял около 15 ч. При более коротком световом дне доля диапаузирующих личинок зависела от температуры: при средней температуре 16°C диапаузировали только единичные особи, при 10–15°C – около половины, а при 7–9°C диапаузировали практически все личинки. В целом результаты полевых наблюдений хорошо согласуются с параметрами фотопериодических и температурных реакций, выявленных в лаборатории с использованием постоянных температур и фотопериодов.

Ключевые слова. Температура, терморитм, фотопериод, развитие, диапауза, *Calliphora vicina*.

Abstract. Field observations conducted in the environs of St. Petersburg (Russia) on a local population of *Calliphora vicina* showed that the correlation between the rate of its preimaginal development under natural conditions and the average daily temperature can be very closely approximated by the linear regression. The sum of effective temperatures required for development from the egg to the puparium stage was ca 140 degree-days and from the egg to the adult stage, ca 320 degree-days with a low thresholds of 5.8 and 4.8°C, correspondingly. The rate of development under natural thermorhythms was not significantly different from that in laboratory conditions at corresponding average constant temperatures from 12 to 23°C. The induction of larval diapause in natural conditions was significantly dependent on day length influencing maternal females and on temperature influencing larvae. The first diapausing

larvae hatched from the eggs laid in August at the day lengths of 16 h, and the threshold day length of the maternal photoperiodic response was 15 h under both natural and laboratory conditions. Under shorter day lengths the proportion of diapausing larvae was dependent on temperature: at the average temperature of 16°C the larval diapause was rarely recorded, at 10–15°C about 50 % of the larvae enter diapause, and at 7–9°C practically all larvae diapaused. We conclude that the results of the field observations agree well with the parameters of photoperiodic and thermal responses investigated in laboratory conditions under constant temperatures and photoperiods.

Key words. Temperature, thermorhythm, photoperiod, development, diapause, *Calliphora vicina*.

Введение

Температура и фотопериод – основные абиотические факторы, регулирующие развитие насекомых. При этом температура оказывает как непосредственное витальное действие (например, детерминируя скорость роста и развития), так и сигнальное влияние, опосредованное нейро-эндокринной системой насекомого (например, способствуя индукции или терминации диапаузы). Фотопериод же выступает почти исключительно как сигнальный фактор, регулируя чередование стадий диапаузы и активного развития и модифицируя зависимость скорости развития от температуры (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011; Kutcherov et al., 2011; Лопатина и др., 2011).

Лабораторные опыты в области экофизиологии насекомых обычно проводят с использованием постоянных температур и фотопериодов. Результаты этих опытов используются специалистами из различных областей прикладной энтомологии для прогноза сезонного развития насекомых в естественных условиях. Однако специальные исследования показали важность постепенного изменения длины дня, наличие сложных взаимодействий между фотопериодом и терморитмом (Тыщенко, 1980; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002, 2010) и зависимость параметров термолабильности развития от фотопериода (Lopatina et al., 2007; Кипятков, Лопатина, 2010; Лопатина и др., 2011). В природе длина светового дня и температура постоянно меняются, причем ход изменений фотопериода строго предопределен, а динамика температуры представляет собой относительно малопредсказуемый результат взаимодействия суточных и сезонных естественных терморитмов. Поэтому большой интерес представляет сопоставление результатов опытов, проведенных в лаборатории, и наблюдений в полевых условиях, позволяющее оценить надежность прогнозов, сделанных на основе лабораторных данных.

Объект нашего исследования – синяя мясная муха *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) – относится к факультативно синантропным видам. Личинки *C. vicina* – активные деструкторы органических остатков как в естественных, так и в антропогенных экосистемах. Каллифора используется человеком для решения самых разнообразных задач, в частности, в судебно-медицинской экспертизе для определения времени наступления смерти (Виноградова, Марченко, 1984; Smith, 1986; Greenberg, 1991). Кроме того, *C. vicina* нередко применяется в качестве модельного объекта для экофизиологических исследований, поэтому к настоящему времени факторы, детерминирующие скорость развития и индуцирующие личиночную и имагинальную диапаузу каллифоры, хорошо изучены (Vinogradova, Zinovjeva, 1972; Виноградова, 1984; 1991; Nesin et al., 1995; Несин, Черныш, 1999; Виноградова, Резник, 2002; Saunders et al., 2002; Saunders 2010; Несин, Кипятков, 2011). Однако эти исследования были проведены в лаборатории, а природные наблюдения обычно ограничивались описанием сезонной динамики лётной активности каллифоры в разных регионах (Виноградова, 1984, 1991), поэтому и в данном случае возникает вопрос о соответствии результатов лабораторных и полевых исследований. Наша статья посвящена сравнительному анализу влияния температуры и фотопериода на преимагинальное развитие *C. vicina* в естественных и в лабораторных условиях, т. е. при меняющихся и при константных температурах и длинах дня.

Материал и методы

Полевые исследования были проведены в мае–октябре 2010 и июне–октябре 2011 гг. в дачном поселке «69-й км» Ленинградской обл., лабораторные опыты – в лаборатории экспериментальной энтомологии ЗИН РАН. В опытах были использованы линии *C. vicina*, происходящие от мух, собранных в Санкт-Петербурге. Полевые наблюдения проводили в условиях, приближенных к природным. Мухи в газовых садках размером 25 × 15 × 25 см находились на затененной веранде, они регулярно получали воду, сахар и мясо (свиные почки). Групповые яйцекладки, периодически получаемые на протяжении всего сезона, помещали в пол-литровые банки с влажными опилками. Банки находились на открытом воздухе под навесом. Личинок кормили свиными почками. Температуру на веранде (где находились садки с мухами) и под навесом (где находились банки с личинками) отмечали 3 раза в сутки – в 9, 15 и 20 ч (обычно разница между температурами на веранде и под навесом не превышала 1°C). Кроме того, под навесом находился термограф. Среднюю суточную температуру рассчитывали по термограммам на основании 7 измерений с интервалом около 3 ч 25 мин. В лаборатории продолжительность преимагинального развития каллифоры изучали при константных температурах 12, 16, 20, 23 и 25°C. Скорость развития измеряли в процентах (по доле продолжительности развития, приходящейся на одни сутки). При изучении фотопериодической индукции диапаузы мух содержали в разных фотопериодах при 20°C, личинки развивались в темноте при 12°C. Учет пупариев производили ежедневно или через 3–4 дня, в зависимости от температуры, и фиксировали начало вылета мух. Диапаузирующими считались личинки, которые не превратились в пупарии в течение 35 дней с момента яйцекладки.

В общей сложности за 2 года в естественных условиях исследовано развитие 30297 личинок, вышедших из 106 яйцекладок. Статистическая обработка материала включала общее линейное моделирование (GLM), корреляционный и регрессионный анализ. Процентные доли перед статистической обработкой были трансформированы (арксинус квадратного корня), на рисунках и в тексте приведены нетрансформированные данные.

Результаты

Сезонная динамика скорости преимагинального развития каллифоры в природных условиях показана на рис. 1. Видно, что изменения скорости развития от яйца до пупария и от яйца до имаго в 2010 и 2011 гг. были сходны: максимум, как и следовало ожидать, приходился на самый жаркий период лета (примерно с 8 июля до 15 августа). Именно в это время наблюдалась наименьшая продолжительность развития мух: в 2010 г. минимальная величина медианы времени развития от яйца до стадии пупария составляла всего 6 дней, а до стадии имаго – 16 дней (при средних температурах 23.5 и 23.3°C соответственно), а в 2011 г. – 8 дней и 21 день соответственно (при 22.7 и 21.1°C).

Анализ данных за 2010 и 2011 гг. методом общего линейного моделирования показал, что скорости развития *C. vicina* от яйца до пупария ($n = 72$) и от яйца до имаго ($n = 52$) достоверно ($p < 0.01$) зависели от средней температуры за соответствующий период, но не зависели от длины светового дня на момент откладки яйца ($p = 0.56$ и $p = 0.35$ для развития до стадии пупария и имаго соответственно) и от года проведения исследований ($p = 0.99$ и $p = 0.32$). Как видно на рис. 2, корреляция между скоростью преимагинального развития каллифоры в естественных условиях и средней температурой с достаточно высокой степенью точности аппроксимируется линейными уравнениями регрессии: $Y = 0.71 X - 4.1$, $r = 0.82$, $n = 72$, $p < 0.001$ для развития до стадии пупария и $Y = 0.31 X - 1.5$, $r = 0.96$, $n = 52$, $p < 0.001$ для развития до имаго. Из этих уравнений следует, что сумма эффективных температур (СЭТ), необходимая для развития от яйца до пупария, составляет около 140 гр.-дн. при пороге 5.8°C, а от яйца до имаго – около 320 гр.-дн. при пороге 4.8°C.

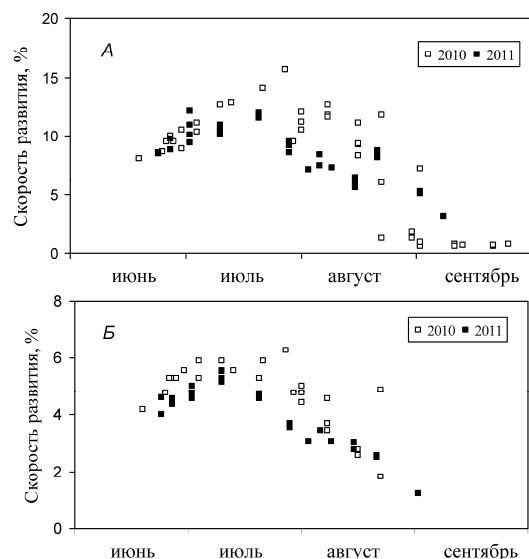


Рис. 1. Сезонные изменения скорости развития личинок *Calliphora vicina* в естественных условиях (данные за 2010 и 2011 гг. приведены отдельно). Скорость развития оценена по процентной доле продолжительности развития, приходящейся на одни сутки. *A* – скорость развития до стадии пупария; *B* – скорость развития до имаго. Каждый символ соответствует медиане скорости развития группы особей, вышедших из одной кладки яиц.

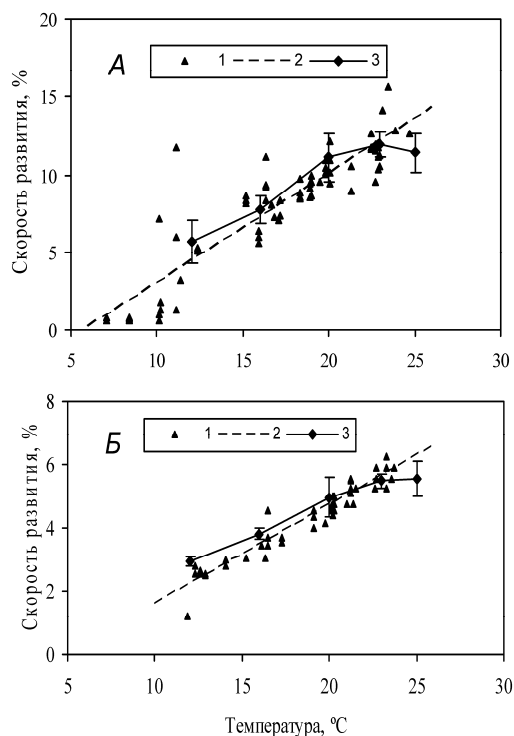


Рис. 2. Влияние температуры на скорость развития *Calliphora vicina* в естественных условиях (совокупные данные за 2010–2011 гг.) и в лаборатории. Скорость развития оценена по процентной доле продолжительности развития, приходящейся на одни сутки. *A* – скорость развития до стадии пупария; *B* – скорость развития до имаго. 1 – медианы скорости развития в естественных условиях групп особей, вышедших из одной кладки яиц; 2 – уравнения регрессии, рассчитанные для развития в естественных условиях; 3 – средние арифметические и средние отклонения скорости развития при постоянных температурах в лабораторных условиях.

На рис. 2 представлены также данные по скорости развития каллифоры до стадии пупария и до имаго в лаборатории, при постоянных температурах от 12 до 25°C. Видно, что в диапазоне температур от 12 до 23°C линии регрессии, полученные в естественных и в лабораторных условиях, почти совпадают, но повышение постоянной температуры до 25°C вызывает некоторое замедление развития. В целом существенных различий между реакциями каллифоры на естественные терморитмы и на постоянные температуры не отмечено.

Все личинки, выходящие из яиц, отложенных в июне и в июле, развивались без задержки, длительность их развития зависела только от средней температуры. В августе начали появляться «смешанные» кладки: часть личинок, выходящих из этих яиц, диапаузировала, а другая развивалась без диапаузы, но более медленными, чем ранее, темпами (рис. 1 и 3). В 2010 г. первые смешанные яйцекладки появились 14 августа, средняя температура за период развития этих личинок до стадии пупария составила 16.3°C, а длина светового дня (на момент яйцекладки) – 15 ч 48 мин. Для первых «смешанных» яйцекладок, отложенных 4 августа 2011 г., эти показатели составили 15.9°C и 16 ч 39 мин соответственно. Из более поздних яйцекладок (конец августа–сентябрь) развивались преимущественно диапаузирующие личинки (рис. 3).

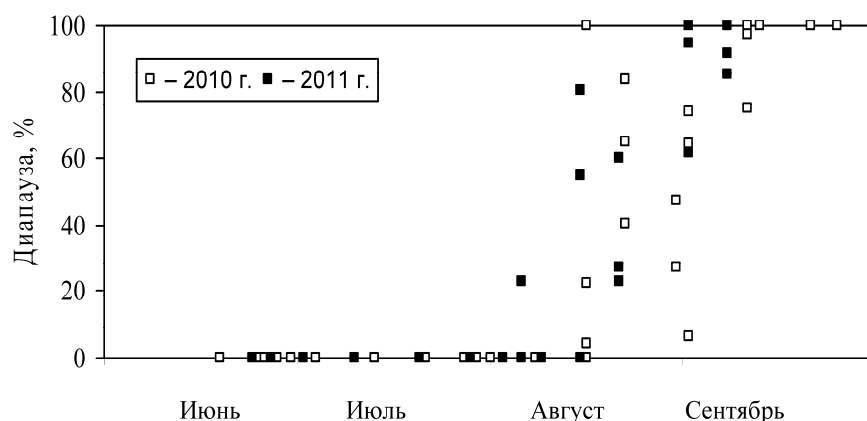


Рис. 3. Сезонные изменения доли диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* в естественных условиях (результаты за 2010 и 2011 гг. приведены отдельно). Каждый символ соответствует данным по группе особей, вышедших из одной кладки яиц.

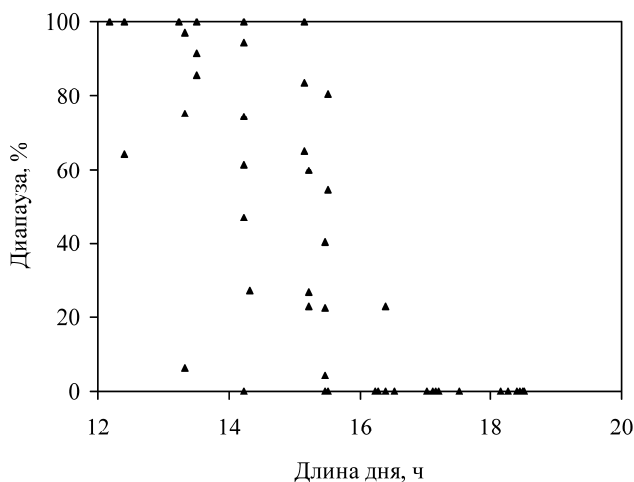


Рис. 4. Влияние длины светового дня на долю диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* в естественных условиях (совокупные данные за 2010–2011 гг.). Каждый символ соответствует данным по группе особей, вышедших из одной кладки яиц; длина дня указана на момент откладки.

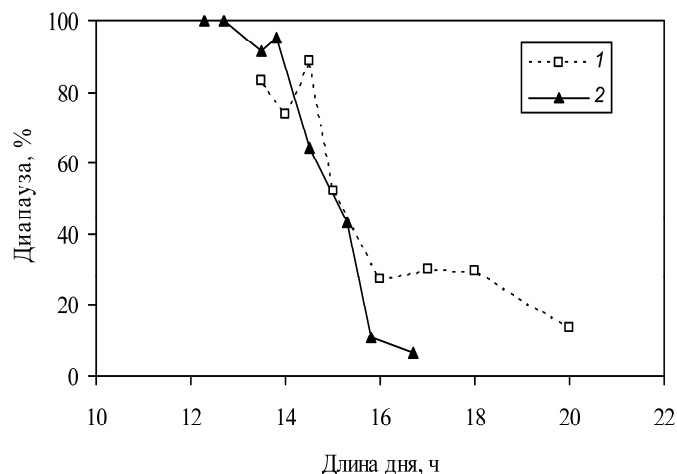


Рис. 5. Фотопериодические реакции *Calliphora vicina* в естественных и в лабораторных условиях. Для построения графиков использованы средние данные наблюдений в естественных условиях за 2010–2011 гг. и нескольких повторностей лабораторных опытов. 1 – лабораторные опыты, 2 – наблюдения при естественных фотопериодах (длина дня приведена на момент откладки яиц).

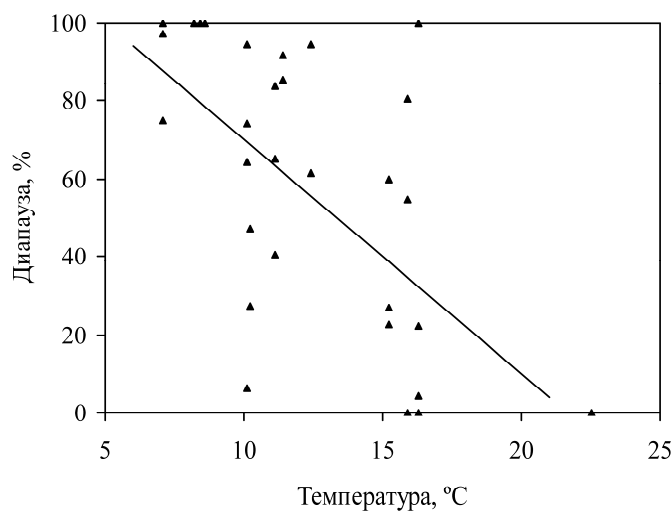


Рис. 6. Влияние температуры на долю диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* в естественных условиях (совокупные данные за период с длиной дня менее 16 ч в 2010–2011 гг.). Каждый символ соответствует данным по группе особей, вышедших из одной кладки яиц. Средняя температура определена за период развития до пупария (у активной фракции) или за первые 10 дней после откладки яиц (при стопроцентной диапаузе). Линия регрессии соответствует уравнению $Y = -6X + 130$ ($r = 0.61$, $n = 30$, $p < 0.001$).

Регрессионный анализ всей совокупности результатов показал, что доля диапаузирующих личинок достоверно ($p < 0.001$) зависит и от фотопериода, и от температуры. На рис. 4 видно, что резкий рост тенденции к диапаузе происходит после сокращения длины дня до 16 ч. Еще яснее пороговый характер материнской фотопериодической реакции виден на рис. 5. Первый график, изображенный на этом рисунке, основан на данных, полученных в лаборатории (материнских самок содержали в серии константных фотопериодов при 20°C, а дочерних личинок – в темноте при 12.5°C). На втором графике – доля особей, диапаузивавших в природе при естественных фотопериодах и терморитмах (длина дня указана на день яйцекладки). Видно, что в обоих случаях критическая длина дня, индуцирующая диапаузу у 50 % особей, составила около 15 ч.

При коротких длинах дня доля диапаузирующих личинок зависит от температуры (рис. 6). Наблюдения показывают, что среди личинок, развивавшихся при средней температуре 16–17°C, доля диапаузирующих особей не превышает 20 %. При снижении средней температуры до 10–15°C средняя доля диапаузирующих личинок увеличивается примерно до 50 %, причем разброс между отдельными кладками особенно велик. Понижение температуры до 7–9°C индуцирует диапаузу у подавляющего большинства особей.

Обсуждение

Имеющиеся в литературе данные об основных параметрах термолабильности развития разных популяций *C. vicina* заметно различаются. Так, для каллифоры из Нижнего Новгорода сумма эффективных температур, необходимая для развития от яйца до имаго, составляет 388 гр.-дн. при пороге 2°C (Виноградова, Марченко, 1984), для каллифоры из Лондона СЭТ для развития от яйца до пупария составляет 195 гр.-дн. при пороге 1°C (Donovan et al., 2006). По данным Гринберга (Greenberg, 1991), развитие от яйца до имаго требует 320–340 гр.-дн. при пороге около 5°C, для каллифоры из Ванкувера (Канада) продолжительность развития при 15.8°C составила 30–36 дней, при 20.6°C – 21–24 дня, и при 23°C – от 19 до 21 дня (Anderson, 2000) – эти величины близки к полученным нами данным.

Наши исследования показали также, что скорость преимагинального развития каллифоры при естественных терморитмах не отличается от таковой при соответствующих им постоянных средних температурах от 12 до 23°C. Замедление развития при постоянной температуре 25°C можно объяснить тем, что *C. vicina* относится к холодолюбивым видам мух. Имаго каллифоры весной начинают летать уже при 2–4°C, а верхний температурный предел ее летной активности – примерно 14°C. Отмечалась даже гибель личинок, развивавшихся при постоянных температурах 29–30°C. Впрочем, при скоплении личинок, развивающихся в трупе, возможен их саморазогрев до 45°C, но при этом личинки постоянно перемещаются, периодически охлаждаясь (Марченко, 1980; Виноградова, Марченко, 1984). У других исследованных видов сем. Calliphoridae переменные температуры (в пределах зоны оптимума) могут как ускорять, так и замедлять развитие (Hangstrum, Hangstrum, 1970; Greenberg, 1991; Davies, Ratcliffe, 1994). У большинства же насекомых параметры термолабильности, определенные при постоянных температурах, позволяют достаточно точно прогнозировать скорость развития в условиях естественных терморитмов (Саулич, 1999).

О зимовке личинок *C. vicina* известно мало вероятно в силу трудности их обнаружения в почве. Факторы, регулирующие наступление диапаузы в природе, ранее были практически не изучены, хотя лабораторные эксперименты доказали, что на индукцию диапаузы влияют фотопериодические условия развития родительского поколения и температурные условия развития самих личинок (Виноградова, 1984, 1991; Aak et al., 2011). Как уже упоминалось, сравнение параметров фототермических реакций, исследованных в природе и полученных в лаборатории, осложняется тем, что в природе температура и длина дня постоянно изменяются, воздействуя на все стадии развития каллифоры. Однако параметры фотопериодической реакции, контролирующей наступление диапаузы у особей из петербургской популяции каллифоры в естественных условиях и в лаборатории, оказались очень близкими: в обоих случаях пороговая длина дня составила около 15 ч. Сезонная динамика тенденции к диапаузе предполагает способность материнского влияния изменяться на протяжении жизни самки. И действительно, лабораторные эксперименты с однократным (ступенчатым) и постепенным (ежесуточным) изменением длины дня показали, что изменения в материнском влиянии мух на диапаузу потомства происходят постоянно в соответствии с текущим фотопериодическим режимом. (Vinogradova, Zinovjeva, 1972; Виноградова, 1976, 1984, 1991; Виноградова, Резник, 2002).

Среди факторов, воспринимаемых самими личинками, главная роль в индукции диапаузы принадлежит температуре, а влияние фотопериода незначительно (Vaz Nunes, Saunders, 1989; Виноградова, 1991; Несин, Черныш, 1999; Saunders, 2000; Saunders et al., 2002). В лабораторных экспериментах с петербургской каллифорой постоянная температура 17 °C индуцировала диапаузу у незначительной части личинок, 15°C – примерно у 40 %, а 12°C и ниже – у 90–100 % (Виноградова, 1991). В условиях естественных терморитмов наблюдалась практически та же закономерность.

Подводя итоги нашего исследования, можно заключить, что параметры термолабильности развития и фототермических реакций, индуцирующих личиночную диапаузу *C. vicina*, определенные в результате лабораторных опытов и методом наблюдений в естественных условиях, оказались весьма близкими.

Благодарности

Авторы приносят искреннюю благодарность О.И. Спириной (ЗИН РАН) 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».

Литература

- Виноградова Е.Б. 1976. Влияние изменений фотопериодического режима в имагинальный период жизни мясных мух *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) на индукцию личиночной диапаузы в их потомстве. *Энтомологическое обозрение*, **55**(4): 790–799.
- Виноградова Е.Б. 1984. *Мясная муха Calliphora vicina – модельный объект физиологических и экологических исследований*. Л.: Наука. 272 с.
- Виноградова Е.Б. 1991. *Диапауза мух и ее регуляция*. Л.: Наука. 254 с.
- Виноградова Е.Б., Марченко М.И. 1984. Использование температурных параметров мух в судебно-медицинской практике. *Судебно-медицинская экспертиза*, **1**: 16–19.
- Виноградова Е.Б., Резник С.Я. 2002. Влияние однократного (ступенчатого) изменения фотопериодического режима и возраста самок на диапаузу личинок синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). *Энтомологическое обозрение*, **81**(4): 785–794.
- Данилевский А.С. 1961. *Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых*. Л.: Издательство ЛГУ. 243 с.
- Заславский В.А. 1984. *Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых*. Л.: Наука. 180 с.
- Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. *Энтомологическое обозрение*, **89**(1): 33–61.
- Кучеров Д.А., Кипятков В.Е. 2011. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития шавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). *Энтомологическое обозрение*, **90**(2): 249–271.
- Лопатина Е.Б., Кипятков В.Е., Балашов С.В., Кучеров Д.А. 2011. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жука-щелкуны *Ataga cotmanis* (Coleoptera, Carabidae). *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **47**(6): 491–503.
- Марченко М.И. 1980. Классификация энтомофауны трупа. Биология мух и их судебно-медицинское значение. *Судебно-медицинская экспертиза*, **2**: 17–20.
- Несин А.П., Кипятков В.Е. 2011. Географическая стабильность и внутривидовая изменчивость температурных норм развития куколок у мух рода *Calliphora*. В кн.: *Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке», С.-Петербург, 16-20 мая 2011 г.*: 117.
- Несин А.П., Черныш С.И. 1999. Температурная регуляция наступления диапаузы у личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3: биология*, **2**: 17–22.
- Саулич А.Х. 1999. *Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения*. СПб.: Издательство СПбГУ. 247 с.
- Саулич А.Х., Волкович Т.А. 2004. *Экология фотопериодизма насекомых*. СПб.: Издательство СПбГУ. 275 с.
- Тыщенко В.П. 1980. Сигнальное и витальное действие экологических факторов. *Журнал общей биологии*, **41**(5): 655–677.
- Aak A., Birkemoe T., Leinaas Y.P. 2011. Phenology and life history of the blowfly *Calliphora vicina* in stockfish production area. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **139**(1): 35–46.
- Anderson G.S. 2000. Minimum and maximum development rates of some forensically important Calliphoridae (Diptera). *Journal of Forensic Sciences*, **45**(4): 824–832.
- Davies L., Ratcliffe G.G. 1994. Development rates of some pre-adult stages in blowflies with reference to low temperatures. *Medical and Veterinary Entomology*, **8**(3): 245–254.
- Donovan S.E., Hall M.J.R., Turner B.D., Moncrieff C.B. 2006. Larval growth rates of the blowfly, *Calliphora vicina*, over a range of temperatures. *Medical and Veterinary Entomology*, **20**(1): 106–114.
- Greenberg B. 1991. Flies as forensic indicators. *Journal of Medical Entomology*, **28**(5): 565–577.

- Hangstrum D.V., Hangstrum W.R. 1970. A simple device for producing fluctuating temperatures, with an evaluation of the ecological significance of fluctuating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* **63**(5): 1385–1389.
- 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.
- 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**(1): 23–31.
- Nesin A.P., Symonenko N.P., Numata H., Chernysh S.I. 1995. Effects of photoperiod and parental age on the maternal induction of larval diapause in the blowfly *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae). *Applied Entomology and Zoology*, **30**(2): 351–356.
- Saunders D.S. 2000. Larval diapause duration and fat metabolism in three geographical strains of the blowfly, *Calliphora vicina*. *Journal of Insect Physiology*, **46**(4): 509–517.
- Saunders D.S., Steel C.G.H., Vafopoulou X., Lewis R.D. 2002. *Insect clocks*. Amsterdam: Elsevier. 560 pp.
- Saunders D.S. 2010. Photoperiodism in insects: migration and diapause responses. In: *Photoperiodism: the Biological Calendar*. New York: Oxford University Press: 218–257.
- Smith K.G.V. 1986. *A manual of forensic entomology*. London: British Museum (Natural History). 205 pp.
- Tauber M.J., Tauber C.A., Masaki S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. New York: Oxford University Press. 412 pp.
- Vaz Nunes M., Saunders D.S. 1989. The effect of larval temperature and photoperiod on the incidence of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae). *Physiological Entomology*, **14**(4): 471–474.
- Vinogradova E.B., Zinovjeva K.B. 1972. Maternal induction of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina*. *Journal of Insect Physiology*, **18**(12): 2401–2409.