

УДК 595.773.4:591.16

© Е. Б. Виноградова и С. Я. Резник

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА САМОК НА ЛИЧИНОЧНУЮ ДИАПАУЗУ ПОТОМСТВА У СИНЕЙ МЯСНОЙ МУХИ *CALLIPHORA VICINA* R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)

[E. B. VINOGRADOVA a. S. Ya. REZNIK. INFLUENCE OF FEMALE AGE ON PROGENY LARVAL DIAPAUSE IN THE BLOWFLY, *CALLIPHORA VICINA* R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)]

Синяя мясная муха *Calliphora vicina* R.-D. давно зарекомендовала себя в качестве удобного лабораторного объекта для решения разнообразных экологических и физиологических проблем (Виноградова, 1984). Ее сезонные адаптации, репродуктивная и личиночная диапаузы хорошо изучены и сыграли большую роль в формировании представлений о сезонном развитии и диапаузе двукрылых и контролирующих их механизмах (Виноградова, 1991; Saunders et al., 1988). Свообразие экологического механизма индукции личиночной диапаузы у каллифоры заключается в том, что диапауза находится под материнским влиянием: собственная реакция личинок на внешние условия модифицируется условиями, в которых проходило развитие и особенно половое созревание самок-родительниц (Виноградова, Zinovjeva, 1972; Виноградова, 1991). От этих факторов зависит не только доля диапаузирующих личинок, но и глубина формирующейся диапаузы, которая выражается в темпах реактивации. Из экологических факторов, действующих на взрослых мух, ведущую роль играет фотопериодизм, тогда как температура имеет второстепенное значение (Виноградова, 1991). В настоящее время накоплена богатая информация о зависимости диапаузы личинок от внешних факторов, действовавших на разные этапы развития родительского поколения (Saunders, 1987; Saunders et al., 1986; Виноградова, 1991). Исследовано влияние одноразового и постепенного изменений фотопериодического режима и несуточных свето-темновых ритмов (Виноградова, 1991), а также значение температурных и фотопериодических условий преимагинального развития родительского (Богданова, Заславский, 1985) и прародительских поколений (Богданова и др., 1985). Гораздо меньше сведений о значении эндогенных факторов в индукции личиночной диапаузы. Известны спонтанные изменения в тенденции к диапаузе на протяжении последовательных поколений, развивающихся в константных фотопериодических условиях (Виноградова, Богданова, 1980), и фрагментарные данные о проявлении диапаузы в потомстве мух разного возраста (Saunders, 1987; Виноградова, 1991).

Настоящая статья посвящена детальному анализу зависимости личиночной диапаузы потомства от возраста самок *C. vicina*. Она основана на большом объеме экспериментальных данных, полученных на многих поколениях мух из разных фотопериодических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служила форма *C. vicina* из Ставрополя (45° с. ш., 42° в. д.). Работа проводилась с тремя лабораторными линиями, две из которых происходили от природных мух, собранных весной в мае (1-я и 3-я линии), и третья — от сентябрьских мух (2-я линия). Серия непрерывно развивающихся последовательных поколений мух воспитывалась при 20° и 24-часовых свето-темновых циклах с длиной фотофазы 12, 14, 16, 18 и 20 ч. У калифорны диапауза наступает у кончивших питание личинок. Склонность к личиночной диапаузе оценивалась путем воспитания основной части личинок каждого поколения в режиме СТ 12 : 12, 12°, благоприятном для формирования диапаузы; сроки и темпы пупарии служили показателем их физиологического состояния. При 12° первые пупарии обычно появляются на 12—15-й день развития. Как показали предыдущие исследования, наиболее надежным сроком для оценки реакции потомства является 30—40-й день развития, так как к этому времени все недиапазирующие личинки успевают окуклиться, тогда как спонтанной реактивации диапазирующих личинок еще нет или она только начинается. Именно на 40-й день в опытах дифференцировали развивающуюся и диапазирующую фракции личинок.

В работе использовали серию последовательных яйцекладок (от 2 до 5), отложенных одной и той же группой мух с интервалом от 2 до 15 дней; в разных опытах возраст мух при яйцекладке варьировал от 11 до 47 дней.

Методика разведения калифорны обычная: личинки кормились мясом, имаго получали белковое (мясо) и углеводное (сахар) питание и воду; более детальное описание культивирования дано в работе Виноградовой (1991).

Опыты проводились в лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН. Насекомые содержались в боксах с автоматически регулируемым фотопериодом и температурой, колебания последней не превышали $\pm 0.5^\circ$. Соотношение света и темноты в 24-часовом цикле обозначается как СТ, например СТ 12 : 12.

Всего проведено более 70 опытов (более 250 яйцекладок, около 100 тысяч личинок).

Авторы выражают глубокую признательность Т. П. Богдановой за большую помощь в проведении экспериментов.

Результаты опытов были подвергнуты стандартной статистической обработке (среднее и его ошибка) и корреляционному анализу, для попарного сравнения средних использовали критерий Стьюдента, для множественного сравнения средних — критерий Тьюки с поправкой Тьюки—Крамера.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фотопериодическая реакция *C. vicina*, формирующая материнское влияние мух на физиологическое состояние потомства, показана на рис. 1. Ставропольская форма мухи характеризуется длиннодневной градуальной ФПР с порогом около 14.5 ч: средний процент диапазирующих личинок уменьшается постепенно по мере увеличения длины фотофазы, действующей на родительское поколение. Такой тип реакции уже отмечался ранее как у ставропольской формы (Vinoogradova, 1997), так и у других географических форм этой мухи (Виноградова, 1991).

Соотношение между возрастом мух и диапаузой их потомства представлено отдельно для коротких (СТ 12 : 12 и 14 : 10) и длинных (СТ 16 : 8, 18 : 6, 20 : 4) фотопериодов. Правомерность такого объединения основана на отсутствии достоверных различий между результатами, полученными для соответствующих режимов. Мухи, содержащиеся в условиях короткого дня, обычно производят потомство с достаточно выраженной склонностью к диапаузе (рис. 2). В большей части кладок диапазирующие личинки составляют 40 % и более. Некоторое количество яйцекладок с меньшей долей диапазирующих личинок обусловлено эндогенными колебаниями тенденции к диапаузе, которые наблюдаются в ряду лабораторных поколений мух, развивающихся как в условиях короткого, так и длинного дня (Виноградова, Богданова, 1980; Виноградова, 1991). Несмотря на значительный разброс результатов отдельных опытов, можно отметить, что средний процент диапаузы в потомстве короткодневных

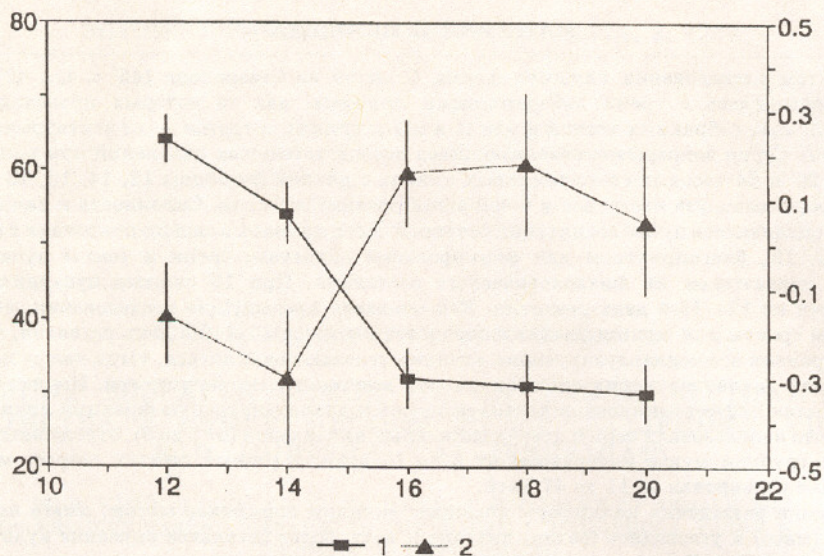


Рис. 1. Влияние фотопериодических условий содержания материнских особей на личиночную диапаузу потомства *Calliphora vicina* R.-D.

1 — процент личиночной диапаузы (левая ось ординат), 2 — коэффициент корреляции между возрастом самки и процентом личиночной диапаузы (правая ось ординат). По оси абсцисс — длина дня (ч). Приведены средние и ошибки средних.

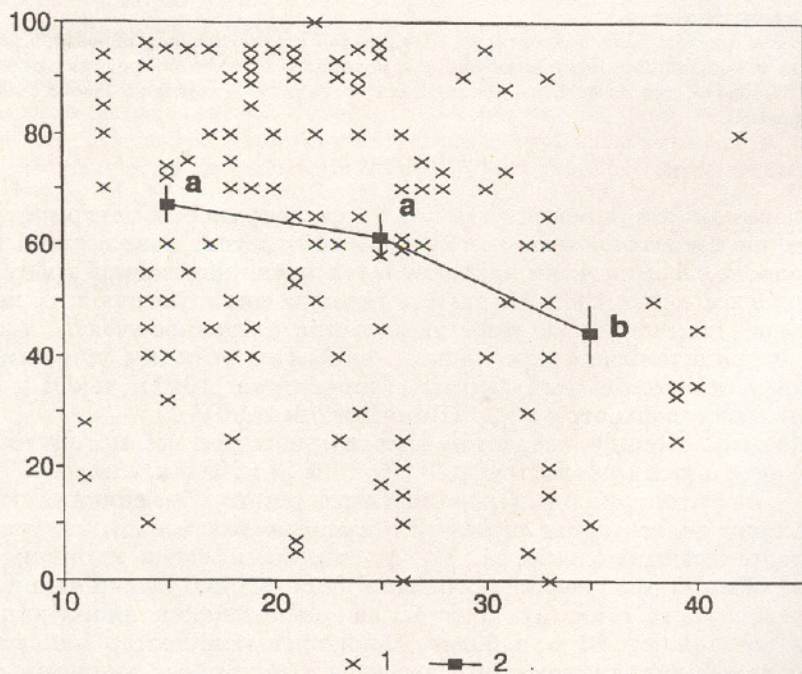


Рис. 2. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D., содержащихся при коротком дне (12—14 часов), на процент личиночной диапаузы потомства.

1 — результаты отдельных опытов (каждый символ соответствует одной кладке), 2 — средние и ошибки средних для возрастных групп мух (11—20, 21—30 и более 30 дней). По оси абсцисс — возраст самки (дни), по оси ординат — процент личиночной диапаузы потомства.

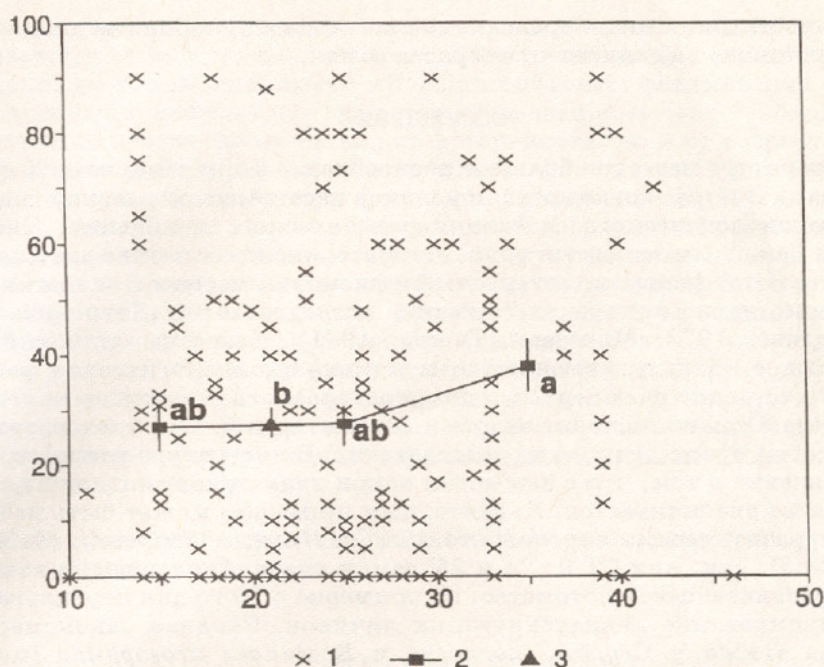


Рис. 3. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D., содержащихся при длинном дне (16—20 ч), на процент личиночной диапаузы потомства.

1 — результаты отдельных опытов (каждый символ соответствует одной кладке), 2 — средние и ошибки средних для возрастных групп мух (11—20, 21—30 и более 30 дней), 3 — среднее и ошибка среднего для возрастной группы мух 11—30 дней.

самок в возрасте 10—30 дней колеблется в пределах 60—70 % и достоверно снижается до 40—50 %, с увеличением возраста самок до 30—40 дней.

В потомстве мух из длинного дня (рис. 3) склонность к диапаузе выражена слабее, в большинстве случаев доля диапаузирующих личинок не достигает 50 %. Высокая доля диапаузирующих личинок в некоторых яйцекладках, так же как и у короткодневных мух, вызвана эндогенными процессами, протекающими в ряду поколений насекомых. Средний процент диапаузы варьирует в пределах 20—30 % у мух в возрасте до 30 дней и несколько возрастает по мере старения (при сравнении средних для потомства самок возраста 10—30 и 31—50 дней $t = 2.6$, $p = 0.04$).

Коэффициенты корреляции между диапаузой личинок и возрастом мух на разных участках фотопериодической кривой показаны на рис. 1. Хорошо видно, что сильно выраженная отрицательная корреляция в области коротких фотопериодов сменяется более слабой положительной в области длинных фотопериодов. Определение частного коэффициента корреляции показало, что именно возраст мух (а не порядковый номер яйцекладки) влияет на процент диапаузы потомства. Так, например, при фотофазе 12—14 ч порядковый номер кладки, как и следовало ожидать, коррелирует с возрастом мухи в момент откладки яиц ($r = 0.67$, $n = 116$, $p < 0.001$); оба эти показателя отрицательно коррелируют с процентом диапаузы потомства: возраст самки — сильнее ($r = -0.22$, $p < 0.05$), а порядковый номер кладки — слабее ($r = -0.13$, *n. s.*). Что же касается частного коэффициента корреляции, то он значителен только для возраста самки ($r = -0.18$, $p < 0.05$) и практически равен нулю для порядкового номера кладки ($r = 0.02$, *n. s.*).

Прочность диапаузы, определяемая по темпам пупаризации диапаузирующих личинок, не зависит от возраста самок.

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе известно большое разнообразие форм зависимости физиологических и морфологических признаков насекомых от условий содержания и физиологического состояния родительского поколения. Частным случаем такой зависимости является материнское влияние на диапаузу потомства. Этот феномен, интересный в физиологическом и экологическом отношении, давно привлекал внимание исследователей (Simmonds, 1948; Виноградова, 1973; Mousseau, Dingle, 1991). Известны широкий круг насекомых с материнским влиянием и внешние экологические факторы (преимущественно фотопериод и температура), ответственные за его формирование. Однако значение эндогенных факторов и, в частности, возраста самок в этом процессе изучено недостаточно. В литературе распространено представление о том, что с возрастом самок доля диапаузирующих особей в потомстве увеличивается. Характерным примером может быть наблюдение за паразитическим перепончатокрылым *Nasonia vitripennis* (Saunders, 1962, 1965). Так, при СТ 0 : 24 и 25° самки сначала производят исключительно развивающееся потомство, но примерно с 10-го дня переключаются на продуцирование диапаузирующих личинок. Сходная закономерность отмечена также у *Cryptus inornatus* и *Spalangia drosophilae* [цит. по Виноградовой (1973)] и зеленой мясной мухи *Lucilia caesar* (Ring, 1967). У последнего вида заметное увеличение личиночной диапаузы происходит только в потомстве мух старше 6—10 недель. Известна и диаметрально противоположная тенденция. Например, у саранчи *Locusta migratoria cinerascens* в условиях коротких фотопериодов число диапаузирующих яиц уменьшается с увеличением возраста самки и особенно резко в течение 11—13-й недели [Verdier, 1970, цит. по Виноградовой (1973)]. Иногда незначительные повышения доли диапаузирующих особей происходят нерегулярно на протяжении всей жизни самок, вне определенной зависимости от их возраста, как это описано у одной из линий *Nasonia vitripennis*, долго культивируемой в лабораторных условиях (Saunders, 1965). Наконец, у гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* с материнской фотопериодической детерминацией морф (вивипар и овипар, откладывающих впоследствии диапаузирующие яйца) на протяжении репродуктивного периода самки наблюдается сложная динамика отрождения яйцекладущих и живородящих особей, которая существенно различается на отдельных участках фотопериодической кривой (Ерлыкова, 1997).

До настоящей работы связь личиночной диапаузы с возрастом родителей была изучена у трех географических форм каллифоры. Лабораторная культура мух из Англии (Муссельбург) содержалась при СТ 12 : 12 и разных температурах, личинки воспитывались при СТ 0 : 24 и 11° (Saunders, 1987). В интервале температур от 18 до 24° в течение первых 10 дней доля диапаузирующих личинок постепенно поднималась до 50 % и начиная с 11-го достигала 80—100 %; при 26° она резко увеличивалась только после 15-го дня. У каллифоры из Нижнего Новгорода наблюдения охватывали 16 лабораторных поколений, развивавшихся непрерывно при СТ 20 : 4 и 20°, дочерние личинки содержались при СТ 0 : 24 и 12°. По результатам этих опытов достоверное увеличение склонности к личиночной диапаузе обнаружено только в потомстве мух старше 40 дней. У каллифоры из Петербурга, содержавшейся в 6 разных фотопериодических режимах при 20°, достоверное повышение склонности к диапаузе наблюдалось также в потомстве мух 40—57-дневного возраста (Виноградова, 1991).

Настоящие опыты, проведенные с тремя линиями мух из Ставрополя, развивавшихся на протяжении нескольких поколений в серии фотопериодических режимов, оперируют с большим объемом фактических данных. Они однозначно показывают существование зависимости физиологического состояния потомства не только от фотопериода, но и от возраста самок. Таким образом, в материнском влиянии можно выделить две составляющие: основную, определяемую фотопериодической реакцией, и дополнительную, связанную с возрастом самок, причем основная (фотопериодическая) составляющая влияет также и на характер дополнительной (возрастной): знак коэффициента корреляции между возрастом самок и диапаузой потомства, очевидно, зависит от фотопериода. Следует также особо подчеркнуть огромный размах изменчивости как основной, так и дополнительной реакции. Большая изменчивость параметров личиночной диапаузы и контролирующих ее реакций неоднократно отмечалась и ранее (Виноградова, 1991). Возрастная изменчивость, выявленная в данной работе, скорее всего является чисто физиологической и не имеет специального адаптивного значения.

Работа поддержана грантом 98-04-49684 Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданова Т. П., Заславский В. А. Влияние диапаузы, реактивации и длительности содержания преимагинальных стадий в холоде на формирование материнского влияния у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Calliphoridae) // Энтомол. обозр. 1985. Т. 64, вып. 3. С. 458—463.
- Богданова Т. П., Виноградова Е. Б., Заславский В. А. Соотношение реакций, определяющих диапаузу и материнское влияние у *Calliphora vicina* R.-D. // Фотопериодические реакции насекомых. Л., 1978. С. 62—79.
- Виноградова Е. Б. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Доклады на 23-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. Л., 1973. С. 39—66.
- Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* — модельный объект физиологических и экологических исследований. Л., 1984. 272 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 118).
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция. СПб.: Наука, 1991. 256 с. (Тр. Зоол. ин-та РАН, т. 214).
- Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. Эндогенные циклические изменения тенденции к диапаузе в непрерывной культуре мясных мух, развивающихся в константных условиях // Энтомол. обозр. 1980. Т. 59, вып. 1. С. 26—38.
- Ерлыкова Н. Н. Особенности фотопериодической реакции бессамцового клона гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae) // Энтомол. обозр. 1997. Т. 76, вып. 3. С. 497—507.
- Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // Ann. Rev. Ent. 1991. Vol. 36. P. 511—534.
- Ring R. A. Maternal induction of diapause in the larva of *Lucilia caesar* L. (Diptera, Calliphoridae) // J. Exp. Biol. 1967. Vol. 46, N 1. P. 123—136.
- Saunders D. S. The effect of the age of female *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera, Pteromalidae) upon the incidence of larval diapause // J. Insect Physiol. 1962. Vol. 8. P. 309—318.
- Saunders D. S. Larval diapause of maternal origin; induction of diapause in *Nasonia vitripennis* Walk. (Hymenoptera, Pteromalidae) // J. Exp. Biol. 1965. Vol. 42, N 3. P. 495—508.
- Saunders D. S. Maternal influence on the incidence and duration of larval diapause in *Calliphora vicina* // Physiol. Ent. 1987. Vol. 12, N 3. P. 331—338.
- Saunders D. S., Macpherson L. N., Caincross K. D. Maternal and larval effects of photoperiod on the induction of larval diapause in two species of fly, *Calliphora vicina* and *Lucilia sericata* // Exp. Biol. 1986. Vol. 46. P. 51—58.
- Saunders D. S., Kenny N., Richard D. S. The blowfly, *Calliphora vicina*: some problems in photoperiodism and diapause endocrinology // Endocrinological frontiers in physiological insect ecology. Wrocław, 1988. P. 293—308.
- Simmonds F. J. The influence of maternal physiology on the incidence of diapause // Phyllos. Trans. Roy. Soc. London, 1948. Ser. B. Vol. 233, N 603. P. 385—414.

- Vinogradova E. B. Seasonal variation of the photoperiodic response, controlling the larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) // Int. J. Dipterol. Res. 1997. Vol. 8, N 4. P. 191—197.
- 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.

Поступила 5 XI 1998.

SUMMARY

Experiments were conducted with several successive generations of three laboratory strains of blowfly, *Calliphora vicina*, originating from Stavropol (Russia). The flies were kept at 20 °C and different photoperiods, the progeny larval diapause was tested at 12 °C and darkness. Statistical treatment of the results of 70 experiments (ca 250 rafts, ca 100 000 larvae) has revealed a significant correlation between the female age and the progeny larval diapause; this correlation was positive under long day conditions (16—20 h of light per day), and negative, under short day (12—14 h). These data suggest the existence of two components within maternal influence on the progeny diapause: the main component connected with photoperiod, and the additional component conditioned by female age.