

УДК 595.773.4 : 591.16

© Е. Б. Виноградова и С. Я. Резник

**ВЛИЯНИЕ ОДНОКРАТНОГО (СТУПЕНЧАТОГО) ИЗМЕНЕНИЯ
ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО РЕЖИМА И ВОЗРАСТА САМОК
НА ДИАПАУЗУ ЛИЧИНОК СИНЕЙ МЯСНОЙ МУХИ
CALLIPHORA VICINA R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)**

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

Регуляция развития насекомых и их сезонные адаптации составляют одну из фундаментальных проблем экологии насекомых, представляющих теоретический и практический интерес. Различные ее аспекты рассмотрены в сводках Данилевского (1961), Тыщенко (1977), Заславского (1984), Таубера с соавторами (Tauber et al., 1986) и Дэнкса (Danks, 1987). Убедительно доказана ведущая роль в регуляции сезонного развития насекомых фотопериода и температуры, а также влажности, пищи, плотности популяции. В большинстве случаев эти факторы воспринимаются разными онтогенетическими стадиями, предшествующими диапаузирующей, но относящимися к одному поколению. Менее исследованы случаи материнского влияния на диапаузу потомства, когда внешние факторы опосредуются материнским организмом (Simmonds, 1948; Виноградова, 1973; Moussseau, Dingle, 1991). Среди насекомых с материнской детерминацией физиологического состояния потомства особенно хорошо изучена синяя мясная муха *Calliphora vicina*, которая давно известна в качестве прекрасного модельного объекта для экологических и физиологических исследований (Виноградова, 1984, 1991). Экспериментально установлено, что фотопериодические условия развития и полового созревания мух-родителей детерминируют норму реакции потомства на окружающие условия, определяя характер его развития — с диапаузой или без нее (Зиновьева, Виноградова, 1972; Vinogradova, Zinovjeva, 1972; Богданова, Заславский, 1985; Богданова и др., 1985; Saunders, 1987; Saunders et al., 1986, 1988; Nesin et al., 1995). Фотопериодизм, опосредованный материнским организмом, влияет не только на долю диапаузирующих личинок в потомстве, но и на прочность их диапаузы (Vinogradova, 1974; Saunders, 1987). Изучено влияние однократного и постепенного изменения фотопериода, а также несуточных свето-темновых ритмов в период жизни родительского поколения на диапаузу потомства (Виноградова, 1991). У калифоры предполагается существование двух компонентов в материнском влиянии на диапаузу потомства. Основной компонент связан с фотопериодизмом, а дополнительный — с возрастом мух-родителей, причем основной компонент влияет на характер дополнительного: знак коэффициента корреляции между возрастом самок и диапаузой потомства зависит от фотопериода (Виноградова, Резник, 2000).

Настоящая работа посвящена экспериментальному изучению совместного влияния однократного (ступенчатого) изменения фотопериодического режима содержания мух и их возраста на личиночную диапаузу потомства у *C. vicina*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во всех экспериментах использована лабораторная культура *C. vicina* из Санкт-Петербурга. Методика разведения мух подробно описана ранее (Зиновьева, Виноградова, 1972). Опыты проводились в лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН в термостатированных камерах с автоматически регулируемым длиной дня и температурой, колебания последней не превышали $\pm 0.5^\circ$.

Материалом для опытов служили личинки, прошедшие холодовую реактивацию при $5-6^\circ$. В исходные фотопериодические режимы на фоне 20° помещали пупарии, в тех же условиях происходили вылет и половое созревание мух. Через 21 день после вылета из пупария мух переносили в другие фотопериодические режимы согласно схеме опыта; часть мух в качестве контроля продолжала оставаться в исходных условиях. Яйцекладка мух начиналась на 11—12-й день, и затем каждые 3—4 дня групповые яйцекладки, полученные в разных фотопериодических режимах, помещали в стандартные условия (СТ 12 : 12, температура 12°). Здесь и далее константные фотопериодические режимы обозначаются СТ (например, СТ 20 : 4), где С — число часов света и Т — число часов темноты в сутки. Однократное изменение фотопериодического режима обозначается $C_1 \rightarrow C_2$ (например, 12 \rightarrow 14, где 12 — длина фотофазы начального и 14 — длина фотофазы конечного режима).

Подсчет процента диапаузирующих личинок производили на 45-й день, так как согласно предыдущим исследованиям этот срок оптимален для разделения диапаузирующей и недиапаузирующей фракций. Динамика изменения доли диапаузирующих личинок в потомстве мух разного возраста служила комплексным показателем возрастных изменений и перестройки организма самок в ответ на изменение фотопериода.

Опыты включали 3 серии: в 1-й серии длина дня ступенчато увеличивалась, во 2-й — уменьшалась, 3-я серия опытов поставлена с мухами 2-го поколения.

В каждом варианте опыта число яйцекладок варьировало от 7 до 24. Всего получено 337 яйцекладок (78 502 личинки). Перед статистической обработкой доли диапаузирующих особей для нормализации были преобразованы по формуле $Y = 2 * \arcsin(\sqrt{X})$ и затем использованы для двухфакторного дисперсионного анализа. Трансформация и статистическая обработка материала были осуществлены с помощью программы SYSTAT. На рисунках представлены исходные (нетрансформированные) данные, причем яйцекладки, отложенные за 10-дневные интервалы, объединены (по оси абсцисс обозначены середины соответствующих интервалов).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прежде чем рассматривать реакцию мух и их потомства на изменение фотопериодического режима, следует остановиться на реакции изучаемой географической формы *C. vicina* на константные фотопериоды (рис. 1). Из реакции контрольных насекомых хорошо видно, что режимы СТ 20 : 4, 18 : 6, 16 : 8 и 15 : 9 воспринимаются мухами как длинный день, детерминируя преимущественно бездиапаузное развитие потомства, а остальные — как короткий день, индуцируя у большинства личинок диапаузу, причем СТ 12 : 12 и 14 : 10 различаются силой воздействия на тенденцию к диапаузе: в первом случае она более выражена. Наиболее четко различие между короткодневным и длиннодневным освещением проявляется в потомстве мух, возраст которых не превышает 35 дней; в потомстве более «старых» мух наблюдается достоверное увеличение доли диапаузирующих личинок с возрастом родителей (кроме режима СТ 18 : 6). Как следствие этого модифицируется форма фотопериодической кривой, ответственной за индукцию диапаузы потомства мухами разного возраста (рис. 2). Только потомство мух 25—35-дневного возраста отличается низкой тенденцией к диапаузе при 16—20-часовом освещении, тогда как в потомстве мух 45—55-дневного возраста низкий процент диапаузы наблюдается только

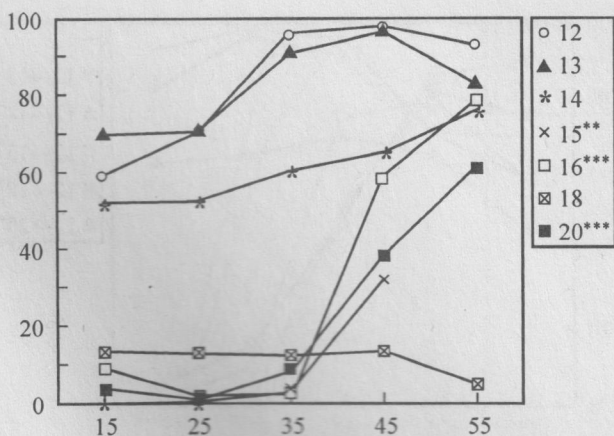


Рис. 1. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D., содержащихся при различных константных фотопериодах, на индукцию личиночной диапаузы потомства.

По оси абсцисс — возраст самок (дни), по оси ординат — доля диапаузирующего потомства (%). Каждая линия соответствует одному фотопериоду, длины дня обозначены справа от графика. Рядом с длиной дня обозначена достоверность влияния возраста самки на долю диапаузирующего потомства при данном фотопериоде (ANOVA тест): ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$.

при самом «сильном» длинном дне СТ 18 : 6, а в соседних фотопериодических режимах он достаточно высок.

В 1-й серии опытов исследовались физиологическая перестройка мух и соответствующая реакция их потомства в ответ на перемещение родителей из короткого дня в серию длиннодневных фотопериодов (рис. 3 и 4). При смене фотопериода 12 → 20, 12 → 18 или 12 → 15 (рис. 3) перестройка физиологического состояния потомства происходит адекватно конечному режиму и вызывает, начиная с 45-го дня, достоверное уменьшение доли диапаузирующих личинок. С этого же момента в указанных режимах наблюдается и достоверная связь возраста самок с диапаузой личинок. В вариантах 12 → 13 и 12 → 14 отсутствуют как достоверные различия между вариантами, так и достоверная зависимость диапаузы потомства от возраста мух. Доля диапаузирующих личинок варьирует от 45 до 95 %,

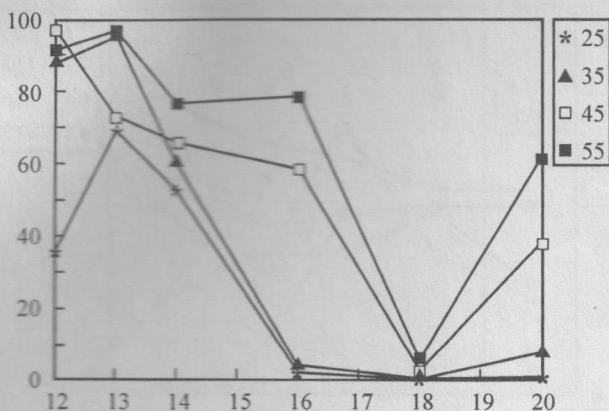


Рис. 2. Влияние фотопериодических условий содержания материнских особей на индукцию личиночной диапаузы потомства *Calliphora vicina* R.-D.

По оси абсцисс — длина дня (часы), ось ординат, как на рис. 1. Каждая линия соответствует кривой фотопериодической реакции, полученной для потомства самок определенной возрастной группы (возраст самок обозначен справа от графика).

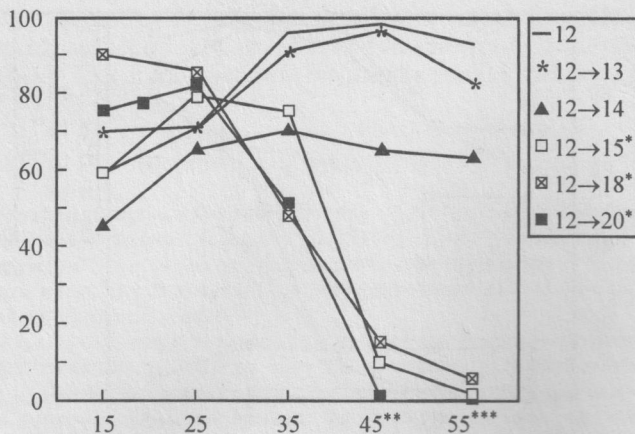


Рис. 3. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D. и однократной смены фотопериодического режима на индукцию личиночной диапаузы потомства (начальный фотопериод СТ 12 : 12).

По оси абсцисс — возраст самок (дни), по оси ординат — доля диапаузирующего потомства (%). Каждая линия соответствует одному варианту постоянного или переменного фотопериодического режима. Режимы обозначены справа от графика, рядом с ним обозначены достоверности изменения доли диапаузирующего потомства в ходе опыта при данном режиме. Снизу от рисунка (рядом с возрастом самок) обозначена достоверность влияния конечного фотопериода на долю диапаузирующего потомства, выпедшего из яиц, отложенных самками данной возрастной группы (ANOVA тест): * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$.

т. е. в пределах нормы, характерной для константных фотопериодов СТ 12 : 12, 13 : 11 и 14 : 10 (рис. 1).

В опытах с увеличением длины дня, начиная с 14-часового освещения (рис. 4), ответная реакция менее четкая: во всех режимах в потомстве самок разного возраста процент диапаузирующих личинок сильно колеблется и только к 55-му дню в вариантах 14 → 16 и 14 → 17 доля диапаузирующих личинок достоверно снижается адекватно конечному режиму.

Во второй серии опытов (рис. 5—7) изучалось влияние однократного уменьшения длины дня. Замена длиннодневного (СТ 16 : 8) освещения короткодневными 12- и 14-часовыми фотопериодами вызывает быстрое

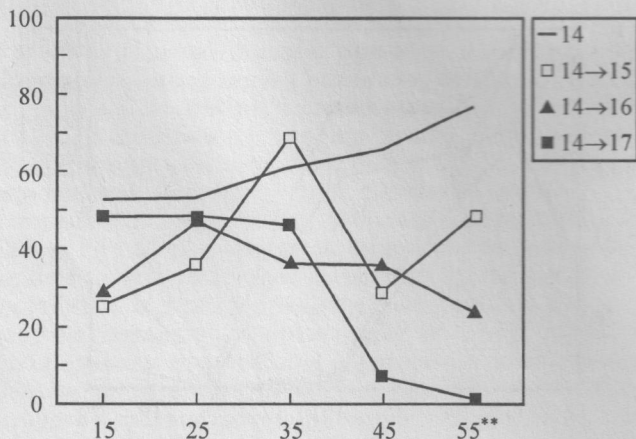


Рис. 4. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D. и однократной смены фотопериодического режима на индукцию личиночной диапаузы потомства (начальный фотопериод СТ 14 : 10).

Обозначения, как на рис. 3.

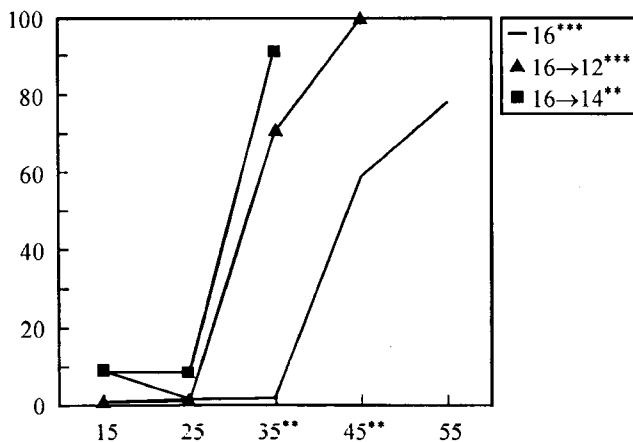


Рис. 5. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D. и однократной смены фотопериодического режима на индукцию личиночной диапаузы потомства (начальный фотопериод СТ 16 : 8).

Обозначения, как на рис. 3.

изменение физиологического состояния личинок от активного к диапаузному, с высокой достоверностью участия конечного фотопериода и возраста самок в этом процессе (рис. 5).

В результате замены длиннодневного 18-часового освещения более короткими фотопериодами (рис. 6) перестройка физиологического состояния мух и их потомства происходит также в полном соответствии с конечным фотопериодом: если в условиях 18-часового освещения мухи продолжают производить недиапаузирующее потомство, то в условиях переноса 18 → 14 и 18 → 12 начиная с 35-го дня резко возрастает доля диапаузирующих личинок.

Далее рассмотрим реакцию мух на смену 20-часового освещения другим (также длиннодневным) фотопериодом: 20 → 18, 20 → 17 и 20 → 15 (рис. 7). В начальном режиме мухи производили почти исключительно недиапаузирующее потомство. После его смены характер развития личинок

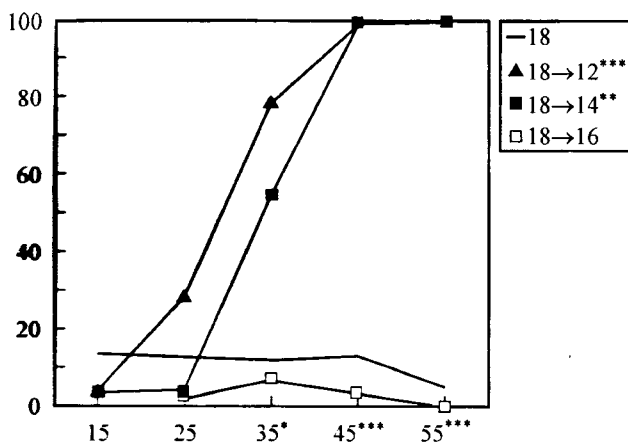


Рис. 6. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D. и однократной смены фотопериодического режима на индукцию личиночной диапаузы потомства (начальный фотопериод СТ 18 : 6).

Обозначения, как на рис. 3.

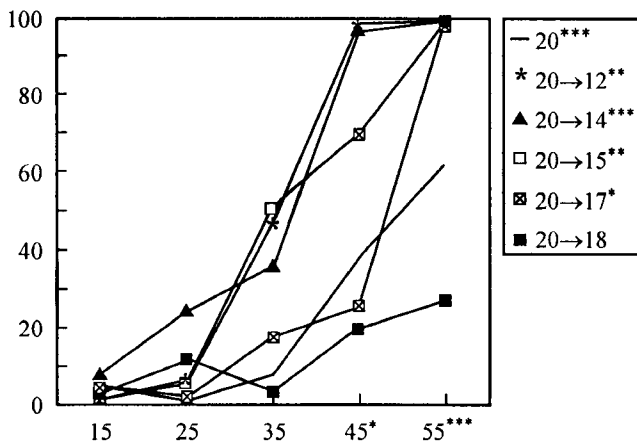


Рис. 7. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D. и однократной смены фотопериодического режима на индукцию личиночной диапаузы потомства (начальный фотопериод СТ 20 : 4).

Обозначения, как на рис. 3.

меняется мало; дальнейшее увеличение процента диапаузирующих личинок в варианте 20 → 17, скорее всего, связано со старением самок, так как аналогичные изменения происходят и при константном фотопериоде СТ 20 : 4. Этой же причиной, вероятно, можно объяснить и возрастание доли диапаузирующих особей в конечном режиме 20 → 15.

При переносе мух из 20-часового в короткодневные 12- и 14-часовые режимы физиологическое состояние потомства изменяется сильнее: уже через 2 недели доля диапаузирующих личинок резко возрастает и к 45-му дню достигает 100 %.

В третьей серии опытов, проведенной со вторым поколением мух (рис. 8), результат перестановки 18 → 12 тот же, что и в соответствующем опыте из 2-й серии: недиапаузирующее потомство к 35-му дню сменяется почти исключительно диапаузирующим, что соответствует конечному фотопериодическому режиму.

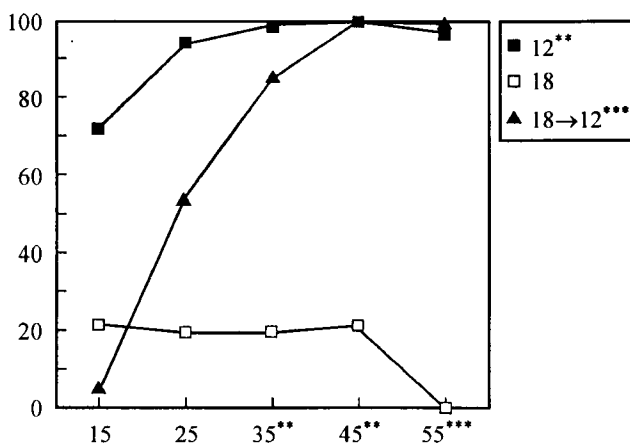


Рис. 8. Влияние возраста самок *Calliphora vicina* R.-D. и однократной смены фотопериодического режима на индукцию личиночной диапаузы потомства (данные для второго поколения).

Обозначения, как на рис. 3.

Известно, что среди экологических факторов, определяющих материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых, важнейшее значение имеют фотопериод и температура (Виноградова, 1973, 1991; Mousseau, Dingle, 1991). У каллифоры для перестройки материнского влияния оказалось эффективным как постепенное, ежесуточное изменение длительности освещения, так и однократная смена фотопериодического режима (Виноградова, 1976). Если мухи первые 20 дней подвергались воздействию короткого дня, а затем длинного (вариант 12 → 20), то для перестройки материнского влияния и соответственно физиологического состояния потомства требуется 50—60 дней; эффект от противоположной смены режимов проявляется раньше, через 10—15 дней (беломорская и петербургская популяции) и через 45 дней (горьковская популяция). Следовательно, существуют определенные межпопуляционные различия ответной реакции на изменение фотопериода. Также обнаружена значительная индивидуальная изменчивость скорости ответной реакции отдельных самок (нижегородская популяция) — от 9 до 24 фотопериодических импульсов (Vinogradova, Zinovjeva, 1972).

В настоящей работе число комбинаций фотопериодических режимов, сменявших друг друга на протяжении имагинального периода жизни мух, было значительно увеличено, причем сочетались фотопериоды из разных участков фотопериодической шкалы. Если комбинируются фотопериоды, которые детерминируют разный процент диапаузы, то перестройка физиологического состояния потомства происходит в полном соответствии с конечным фотопериодом. В вариантах с уменьшением длины дня (20 → 12, 20 → 14, 20 → 15, 18 → 12, 18 → 14, 16 → 14, 16 → 12) самки переключаются на продуцирование исключительно диапаузирующего потомства спустя 15 или 25 дней. В вариантах с увеличением длины дня (12 → 15, 12 → 18, 14 → 17) появление исключительно недиапаузирующих личинок достигается несколько позже, в возрасте 45—55 дней. Перестройка обычно выражается в достаточно плавном изменении процента диапаузирующих личинок. При комбинации фотопериодов, детерминирующих примерно одинаковую склонность к диапаузе (варианты 20 → 18, 18 → 16, 12 → 13), характер развития потомства принципиально не меняется, хотя наблюдаются значительные колебания процента диапаузы. Такие колебания особенно велики в вариантах с околопороговыми величинами фотопериода (14 → 15, 14 → 16). В целом проведенные опыты доказывают отсутствие у каллифоры ступенчатой фотопериодической реакции.

Влияние возраста родителей на диапаузу потомства у насекомых может выражаться по-разному: известны случаи как увеличения доли диапаузирующего потомства по мере старения самок, так и противоположная тенденция, а также нерегулярные колебания процента диапаузы (Виноградова, 1973; Mousseau, Dingle, 1991). До проведения настоящей работы связь личиной диапаузы с возрастом родителей была показана у 4 географических форм каллифоры. В культуре мух из Англии при СТ 12 : 12 на фоне температуры от 18 до 24° доля личинок, диапаузирующих при 11°, нарастала постепенно и достигала 100 % к 11—15 дням (Saunders, 1987). У двух других географических форм *C. vicina* (из Нижнего Новгорода и Санкт-Петербурга) повышенная склонность к диапаузе появлялась только в потомстве мух в возрасте 40 и более дней (Виноградова, 1991). У каллифоры из Ставрополя установлена достоверная положительная корреляция между диапаузой потомства и возрастом мух из длиннодневных режимов и отрицательная, если мухи содержались в короткодневных режимах (Виноградова, Резник, 2000). В настоящей работе достоверное

влияние возраста самок на диапаузу личинок проявлялось в большинстве константных фотопериодов. Большая продолжительность жизни мух позволила получить в константных фотопериодах 3 сильно различающиеся фотопериодические кривые, отражающие материнское влияние мух в возрасте 25, 35 и 55 дней. Очевидно, этот феномен следует учитывать при проведении подобных опытов с мухами, а возможно, и с другими насекомыми.

В результате проведенных опытов становится ясно, что обе составляющие — экзогенная (фотопериодическая), опосредованная материнским организмом, и эндогенная, в виде возраста самок, участвуют одновременно в формировании материнского влияния на диапаузу потомства у *C. vicina* и вычленив вклад каждой из них можно только в специальных экспериментах.

Как известно, в умеренном климате каллифора может зимовать в состоянии репродуктивной и (или) личиночной диапаузы (Виноградова, 1991). Очевидно, имагинальная фаза посредством материнского влияния принимает активное участие в формировании запаса зимующих личинок. Осенью синхронное сокращение длины дня и понижение температуры, воздействующие и на родителей, и на их потомство, способствуют максимальной реализации потенциальной способности личинок к диапаузе. Большая продолжительность жизни мух в сочетании с их способностью к физиологическим перестройкам дает основание полагать, что состав зимующих личинок может формироваться за счет потомства самок разных генераций.

Физиологический механизм материнского влияния у насекомых давно привлекал внимание исследователей, но пока только у одного вида, бабочки *Bombyx mori* (Hasegawa, 1957), удалось идентифицировать гормон диапаузы, выделяемый подглоточным ганглием и детерминирующий откладку диапаузирующих яиц. Исследования, направленные на установление природы фактора, осуществляющего материнское влияние, давно проводятся на сарой мясной мухе *Sarcophaga bullata*, у которой материнский эффект предотвращает наступление куколочной диапаузы в потомстве мух, воспитанных при короткодневном режиме (Henrich, Denlinger, 1982; Roskey et al., 1989; Webb, Denlinger, 1998). Специальные эксперименты с использованием разных физических и химических агентов показали, что высоко- и низкотемпературный шоки, голодание и уменьшенный размер самок не могут изменить материнский эффект. Однако инъекция самкам GABA (гамма-аминобутириковой кислоты), относящейся к группе ингибирующих нейротрансмиттеров насекомых, и его антагонистов, пикротоксина и октопамина, вызывает противоположные эффекты. GABA снижает процент диапаузы в потомстве, а пикротоксин немного его увеличивает. Природа материнского детерминанта, связывающего два поколения, пока остается неизвестной. Проведенные эксперименты показали, что критическая информация из материнского мозга передается в яичники после пупариации, но до 2-го дня имагинальной жизни, т. е. задолго до созревания яиц. Тот факт, что фармакологические агенты могут изменить материнский эффект, позволяет надеяться на возможность расшифровать механизм передачи материнской информации в недалеком будущем.

ВЫВОДЫ

1. При проведении опытов с однократной (ступенчатой) сменой фотопериодического режима на протяжении имагинального периода жизни родителей изучено 18 комбинаций фотопериодов из разных участков фотопериодической шкалы. В результате показана возможность перестрой-

ки материнского влияния, выражающейся в изменении соотношения диапаузирующих и развивающихся личинок в потомстве. Изменения в физиологическом состоянии мух и их потомства осуществляются в соответствии с конечным фотопериодическим режимом: никаких признаков ступенчатой фотопериодической реакции у каллифоры не обнаружено.

2. Подтверждена связь личиночной диапаузы с возрастом самок: впервые показано, что фотопериодические кривые, отражающие материнское влияние мух в возрасте 20, 35 и 45 дней, различаются по конфигурации. Работа была поддержана грантом РФФИ 98-04-49684.

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) // Энтомолог. 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. Влияние изменений фотопериодического режима в имагинальный период жизни мясных мух *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) на индукцию личиночной диапаузы в их потомстве // Энтомолог. обозр. 1976. Т. 55, вып. 4. С. 790—799.
- 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., Резник С. Я. Влияние возраста самок на личиночную диапаузу потомства у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтомолог. обозр. 2000. Т. 79, вып. 2. С. 296—302.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 1984. 180 с.
- Зиновьева К. Б., Виноградова Е. Б. Регуляция сезонного развития паразитов мясных мух. II. Экологическая регуляция зимних адаптаций у *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Хозяино-паразитные отношения у насекомых. Л.: Наука, 1972. С. 90—99.
- Тыщенко В. П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. Всес. энтомолог. общ-ва. 1977. Т. 59. С. 1—155.
- Danks H. V. Insect dormancy: an ecological perspective // Biological Survey of Canada Monograph series. 1987. N 1. P. 1—439.
- Hasegawa K. The diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori* // Nature, London. 1957. Vol. 179, N 4573. P. 1300—1301.
- Henrich V. C., Denlinger D. L. A maternal effect that eliminates pupal diapause in progeny of the flesh fly, *Sarcophaga bullata* // J. Ins. Physiol. 1982. Vol. 28. P. 881—884.
- Mousseau T. A., Dingle H. Maternal effects in insect life histories // Ann. Rev. Ent. 1991. Vol. 36. P. 511—534.
- Nesin A. P., Simonenko N. P., Numata H., Chernysh S. I. Effect of photoperiod and parental age on the maternal induction of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* // Appl. Ent. and Zool. 1995. Vol. 30, N 2. P. 531—536.
- Rockey S. J., Miller B. B., Denlinger D. L. A diapause maternal effect in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*: transfer of information from mother to progeny // J. Ins. Physiol. 1989. Vol. 35. P. 553—558.
- 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 // Philos. Trans. Roy. Soc., London, 1948, ser. B. Vol. 233, N 603. P. 385—414.

- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal adaptations of Insects. New York, Oxford: Oxford University Press, 1986. 411 p.
- Vinogradova E. B. The pattern of reactivation of diapausing larvae in the blowfly, *Calliphora vicina* // J. Insect Physiol. 1974. Vol. 20, N 12. P. 2487—2496.
- 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.
- Webb M. L. Z., Denlinger D. L. GABA and picrotoxin alter expression of a maternal effect that influences pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga bullata* // Physiol. Ent. 1998. Vol. 23. P. 184—191.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила 11 I 2001

SUMMARY

In the blowfly, *Calliphora vicina*, the larval diapause induction is under double control, i. e., maternally operating photoperiod determines the progeny inclination to the diapause, which is manifested depending on temperature. The experiments with the single stepwise change of the photoperiodic conditions during the imaginal period of the parental life showed the possibility to change the maternal influence determining the progeny larval diapause. Totally, 18 combinations of photoperiods from different parts of the photoperiodic scale were studied. The physiological state of the flies and their progenies vary according to the final photoperiod, i. e., in *C. vicina* there is no evidence of the stepwise photoperiodic response. The dependence of the larval diapause on the female age was confirmed. It has also been demonstrated for the first time that the configurations of the photoperiodic curves reflecting the maternal influence of the flies aged 20, 35, and 45 days are different. The role of the female photoperiodic response in the formation of the reserves of the hibernating larvae in temperate zone and the physiological mechanism of the maternal effect are discussed.