

УДК 591.5 (595.773.4)

© Е. Б. Виноградова и С. Я. Резник

**СКОРОСТЬ ПРЕИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СИНЕЙ МЯСНОЙ
МУХИ CALLIPHORA VICINA R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ И В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

[E. B. VINOGRADOVA a. S. Ya. REZNIK. THE RATE OF PREIMAGINAL DEVELOPMENT
OF THE BLOWFLY, CALLIPHORA VICINA R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE) IN FIELD
AND LABORATORY CONDITIONS]

Синяя мясная муха *Calliphora vicina* R.-D. (= *erythrocephala* Mg.) (Diptera, Calliphoridae), широко распространенная в умеренном и субтропическом поясах Голарктики, относится к группе факультативно синантропных видов мух, населяющих как естественные, так и окультуренные ландшафты. Мухи служат переносчиками кишечных инфекций и возбудителей некоторых других заболеваний, личинки могут вызывать миазы у человека и животных (Виноградова, 1984). С другой стороны, личинки *C. vicina*, являющиеся некрокопрофагами, выполняют в экосистемах существенную санитарную роль в качестве активных деструкторов органических остатков. Каллифора широко используется человеком для решения самых разнообразных задач — в любительском рыболовстве, для опыления растений в теплицах (Currah, Ockeldon, 1984), в токсикологических тестах, для оценки эффективности разных препаратов (Тамарина, 1990) и в судебно-медицинской экспертизе для определения времени наступления смерти (Виноградова, Марченко, 1984; Smith, 1986; Greenberg, 1991). Этот вид давно стал популярным модельным объектом во всех областях физиологии насекомых, в биоритмологии, иммунологии и биомедицине (Виноградова, 1984; Nachtigall, 1984; Kenny, Saunders, 1991; Saunders, 2001, 2002; Черныш, 2006).

Каллифора широко используется в экофизиологических исследованиях. Хорошо изучены фотoperиодическая и температурная регуляция репродуктивной и личиночной диапаузы, географическая изменчивость и наследование личиночной диапаузы, материнское влияние на физиологическое состояние потомства, эндогенные изменения тенденции к диапаузе в цепочках поколений и многие другие особенности сезонной ритмики развития каллифоры (Виноградова, 1984, 1991; Nesin et al., 1995; Несин, Черныш, 1999; Vinogradova, Reznik, 1999; Виноградова, Резник, 2002). Большая часть перечисленных исследований выполнена в лаборатории, в константных условиях, хотя в природе развитие каллифоры происходит при постоянно меняющихся температуре и длине дня, поэтому закономерно возникает вопрос о степени соответствия результатов лабораторных и полевых исследований. Многочисленные наблюдения за каллифорой в естественных условиях ограничиваются преимущественно сезонной динамикой ее летной активности в разных регионах (Виноградова, 1984, 1991), а скорость преимагинального развития и сроки формирования сезонно-циклических адаптаций до сих пор остаются без должного внимания.

Настоящая статья посвящена сравнительному анализу параметров преимагинального развития *C. vicina* в естественных и в лабораторных условиях, т. е. при меняющихся и при константных температурах и фотопериодах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования были проведены в мае—октябре 2010 и июне—октябре 2011 гг. в дачном поселке «69-й км» Ленинградской обл., лабораторные опыты — в термостатированных камерах Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН (ЗИН). В 2010 г. в экспериментах использовали мух трех групп, называемых в дальнейшем линиями. Линия 1 (городская форма) происходила от мух, собранных 15–18 апреля в Санкт-Петербурге, линия 2 (сельская форма) — от мух из пос. «69-й км» (4–9 июня), линия 3 — от лабораторной культуры последней формы. В 2011 г. в экспериментах использованы 4 линии каллифоры. Линия 1 происходила от мух, собранных в городе в конце мая—начале июня. Остальные линии вели начало от лабораторной культуры городской формы, но различались условиями преимагинального развития.

Для описания развития каллифоры использована общепринятая терминология (Fraenkel, Bhaskaran, 1973). Развитие мухи включает стадии личинки (3 возраста), предкуколки, пупария и завершается вылетом имаго. Личинку III возраста, закончившую питание и покинувшую субстрат, иногда называют бродячей (блуждающей) личинкой, так как она зачастую долго ищет место для пупаризации. Образование пупария, или пупаризация, не является истинным окуклением, которое происходит позже, внутри пупария. С момента пупаризации и до личиночно-куколочного апологизма личинку называют предкуколкой. Для характеристики развития каллифоры в естественных условиях использованы два параметра: продолжительность развития (медиана времени от откладки яйца до образования пупария или вылета первых мух) и скорость развития (величина, обратная медиане, в проц./день).

Полевые эксперименты по изучению развития каллифоры проводились 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, получаемые на протяжении всего сезона, помещали в пол-литровые банки с влажными опилками. Банки находились на открытом воздухе, под навесом. Личинок кормили свиными почками. При изучении продолжительности преимагинального развития (от яйца до пупария и от яйца до имаго) учет пупарiev 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. 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 недельный термограф. Среднюю суточную температуру, суточные минимумы и максимумы 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.

В лаборатории скорость преимагинального развития петербургской формы каллифоры изучали при константных температурах 12 и 16 °C (в темноте), 20, 23 и 25 °C (при фотопериоде С : Т = 15 : 9), яйцекладки были получены от мух, содержавшихся при 20 °C и при фотопериоде С : Т = 16 : 8 или 17 : 7.

Статистическая обработка материала включала общее линейное моделирование (GLM), корреляционный анализ (коэффициент корреляции Пирсона), регрессионный анализ и попарное сравнение (тест Стьюдента).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предварительная обработка материала 2010 г. методом общего линейного моделирования показала, что скорость развития личинок каллифоры до стадии пупария ($n = 41$) достоверно ($p < 0.001$) зависела от средней темпе-

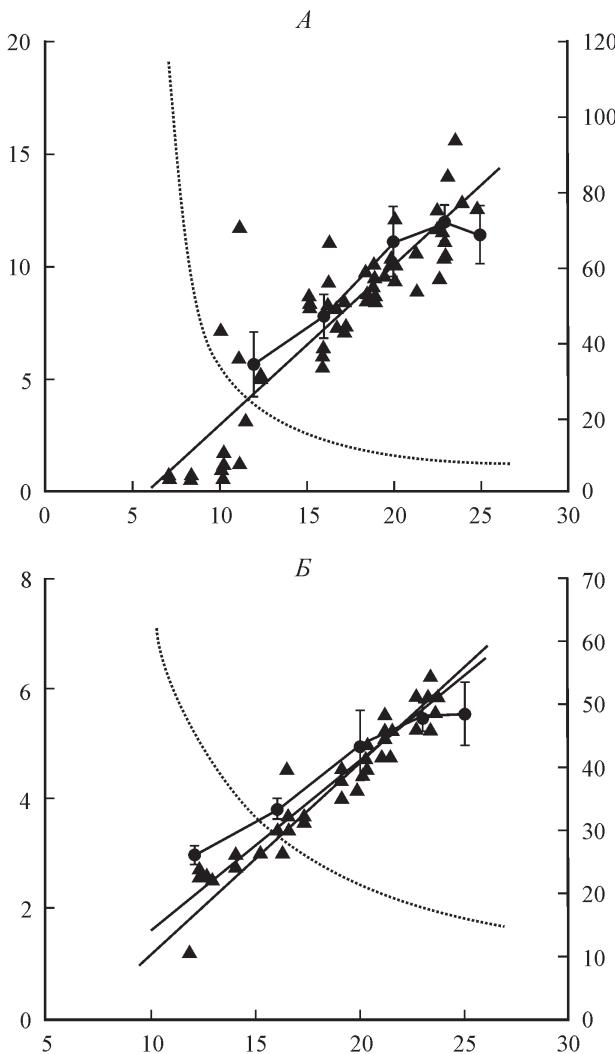


Рис. 1. Влияние температуры на скорость и длительность развития *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях (совокупные данные за 2010—2011 гг.) и в лаборатории.

Для скорости развития в естественных условиях приведены медианы скорости развития групп особей, вышедших из одной кладки (треугольники), и уравнения регрессии, рассчитанные для всей совокупности данных (сплошные линии). А — скорость развития до пупария ($Y = 0.71 X - 4.1$, $r = 0.82$, $n = 72$, $p < 0.001$); Б — скорость развития до имаго ($Y = 0.31 X - 1.5$, $r = 0.96$, $n = 52$, $p < 0.001$). Средняя продолжительность развития (пунктирная линия) определена, исходя из приведенных выше уравнений регрессии. По оси абсцисс — температура, С. По оси ординат слева — скорость развития, %, справа — длительность развития, дни. Для развития при постоянных температурах в лабораторных условиях (сплошная линия) даны средние арифметические и средние отклонения.

туры в соответствующий период, но зависимость от исследуемой линии мух оказалась недостоверной ($p = 0.489$). Аналогичный результат был получен для продолжительности развития до имаго ($n = 26$): сильное влияние температуры ($p < 0.001$) при недостоверных ($p = 0.110$) различиях между линиями. Поэтому для дальнейшей обработки данные, относящиеся к разным линиям мух, были объединены.

Обработка совокупности данных за 2010 и 2011 гг. показала, что скорости развития от яйца до пупария ($n = 72$) и от яйца до имаго ($n = 52$) досто-

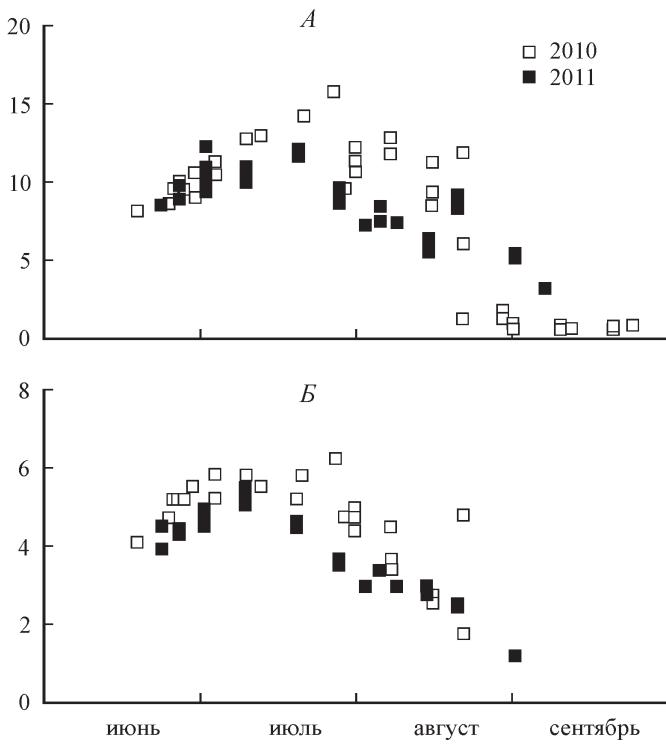


Рис. 2. Сезонные изменения скорости развития личинок *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях (данные за 2010 и 2011 гг. приведены отдельно).
 А — скорость развития до пупария; Б — скорость развития до имаго. Каждый символ соответствует медиане скорости развития группы особей, вышедших из одной кладки. По оси ординат — скорость развития, %.

верно ($p < 0.01$) зависели от средней температуры за соответствующий период развития (рис. 1), 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. 1, корреляция между скоростью преимагинального развития каллифоры в естественных условиях и среднесуточными температурами достаточно хорошо аппроксимируется линейными уравнениями регрессии. 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.

На рис. 1 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 в реакции каллифоры на естественные (переменные) и постоянные температуры не отмечено.

Сезонная динамика скорости преимагинального развития каллифоры в природных условиях показана на рис. 2. Видно, что изменения скорости развития до пупария и 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 медиа-

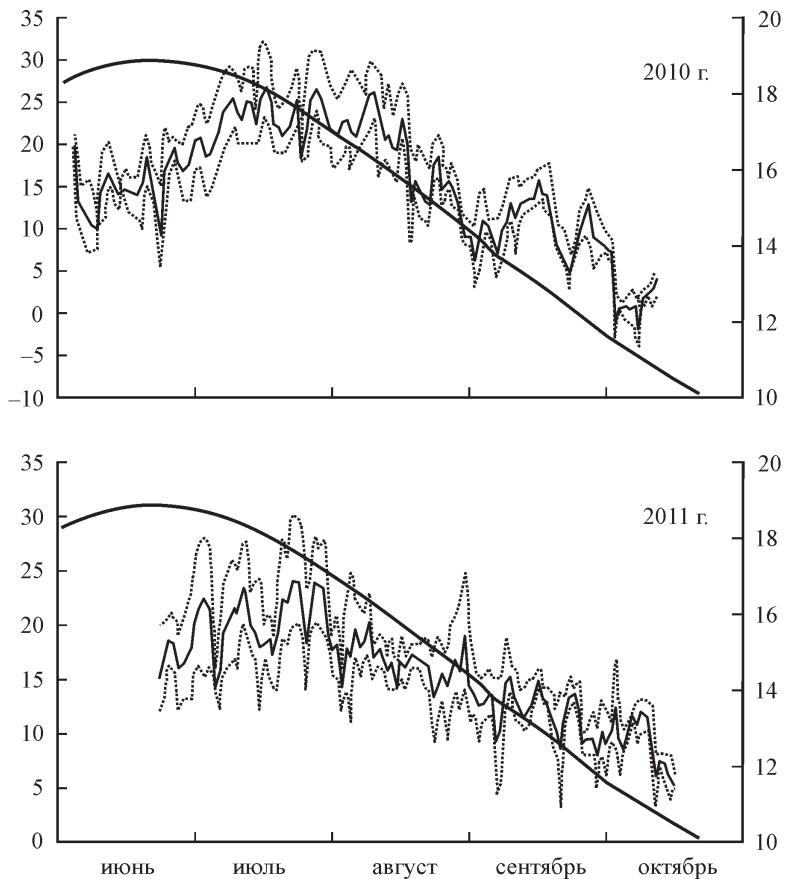


Рис. 3. Сезонная динамика температуры воздуха и длины дня в местах содержания личинок *Calliphora vicina* R.-D. в естественных условиях (данные за 2010 и 2011 гг. приведены отдельно).

На графиках — среднесуточная температура (сплошная линия) и суточные минимумы и максимумы (прерывистая линия). Плавная кривая — длина светового дня (по: Шаронов, 1945). По оси ординат слева — температура, °С, справа — продолжительность светового дня, ч.

ны 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 °С соответственно), а в 2011 г. — 8 дней и 21 день соответственно (при 22.7 и 21.1 °С). В этот период скорости развития мух зависели как от даты яйцекладки, так и от года проведения наблюдений ($p < 0.001$).

Такой характер изменения скорости преимагинального развития каллифоры обусловлен в первую очередь сезонной динамикой температуры. Среднесуточная температура во время проведения опытов (рис. 3) достоверно зависела от даты ($p < 0.001$) и года ($p = 0.026$). Средние значения за весь период наблюдений (здесь и далее приведены средние арифметические и средние отклонения) в 2010 и 2011 гг. практически не различались ($p = 0.89$), но за жаркий период (8 июля—15 августа) различия были высокодостоверны: 23.0 ± 2.2 °С в 2010 г. и 19.4 ± 2.9 °С в 2011 г.; причем конец лета (после 15 августа) в 2010 г. (9.2 ± 5.2 °С) был заметно ($p = 0.002$) холоднее, чем в 2011 г. (12.0 ± 3.1 °С).

Максимальная и минимальная температуры за сутки очень тесно ($r = 0.97$ — 0.98) коррелировали со среднесуточными значениями, поэтому раз-

личия по этим показателям между 2010 и 2011 гг. были практически такими же. Однако в 2010 г. среднесуточная температура во время проведения опытов менялась сильнее: при практически таком же среднем значении среднее отклонение было в 1.5 раза больше (15.6 ± 7.1 в 2010 г. и 15.5 ± 4.6 в 2011 г.). Средний суточный размах колебаний температуры (разница между минимумом и максимумом за каждый день наблюдений) в 2010 г. также был несколько больше, чем в 2011 г. (6.2 ± 2.7 и 5.7 ± 3.1 соответственно), но эти различия недостоверны ($p = 0.17$). В отдельные дни 2010 г. наблюдались следующие максимальные суточные колебания температуры: от 5 до 15 °C (22 июня), от 19 до 29 °C (6 июля), от 17 до 27 °C (11 августа), а в 2011 г. — от 20 до 30 °C (21 и 22 июля), от 12 до 22 °C (7 августа) и от 3 до 14 °C (18 сентября).

К концу лета, примерно со второй половины августа, активное развитие личинок, завершающееся вылетом имаго, постепенно заменялось формированием диапаузы у личинок, закончивших питание. При этом сначала появлялись «смешанные» яйцекладки, из них отрождались личинки, часть которых формировалась диапаузу и уходила на зимовку, а другая развивалась без диапаузы, но более медленными темпами по сравнению с летним периодом (рис. 1). Например, в августе—сентябре 2010 г. медиана времени развития от яйца до puparia увеличилась до 19—21 дня, а до вылета имаго — до 56—80 дней (яйцекладки 20 и 28 августа). Более поздние яйцекладки (30 августа, 8 и 19 сентября), развивавшиеся при еще более низкой температуре, давали почти исключительно диапаузирующих личинок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что основными термическими характеристиками развития вида насекомого служат верхний и нижний пороги развития и сумма эффективных температур (СЭТ), необходимая для достижения определенной стадии или завершения полного цикла. Вследствие того, что каллифора относится к популярным лабораторным объектам и входит в группу индикаторных видов мух, используемых в судебно-медицинской экспертизе, эти показатели изучались неоднократно, преимущественно на фоне постоянных температур. Согласно нашим данным, СЭТ, необходимая для развития от яйца до puparia при естественных (переменных) температурах, составляет около 140 гр.-дн. при пороге 5.8 °C, а до имаго — около 320 гр.-дн. при пороге 4.8 °C. Скорость преимагинального развития каллифоры при соответствующих постоянных температурах от 12 до 23 °C существенно не отличается от таковой при естественных терморитмах. Некоторое замедление развития наблюдается при постоянной температуре 25 °C, такая реакция на повышенную температуру, возможно, обусловлена тем, что каллифора относится к холодолюбивым видам мух, которые весной начинают летать уже при 2—4 °C, а верхний температурный предел ее летной активности летом — примерно 14 °C. В результате этого образуются 2 пика сезонной активности каллифоры: в мае—июне и августе—сентябре (Виноградова, 1984). Отмечалась также гибель личинок, развивающихся при постоянных температурах 29—30 °C (Виноградова, Марченко, 1984). С другой стороны, хорошо известно явление саморазогрева до 45 °C массы личинок, развивающихся в трупе при температуре окружающей среды от 4 до 15 °C; очевидно, развитие при этом остается возможным благодаря охлаждению личинок при их постоянном перемещении по питательному субстрату (Марченко, 1980).

Приводились и другие значения параметров развития каллифоры при постоянных температурах. По И. В. Кожанчикову (1961), СЭТ для развития

от яйца до имаго составляет 388 гр.-дн. при пороге 6 °С, для каллифоры из Нижнего Новгорода она также равна 388 гр.-дн., но при пороге 2 °С (Виноградова, Марченко, 1984). Для каллифоры из Лондона СЭТ для развития от яйца до пупария составляет 195 гр.-дн. при пороге 1 °С (Donovan et al., 2006). И. Гринберг (Greenberg, 1991) описывает скорость развития от яйца до имаго линейным уравнением регрессии $Y = 0.29902X - 1.50747$, при этом СЭТ составила 698.5 гр.-дн. при 10 °С, 553.8 гр.-дн. при 12 °С, 445.3 гр.-дн. при 19 °С, 408.5 гр.-дн. при 22 °С и 488.5 гр.-дн. — при 25 °С (здесь также видно замедление развития при 25 °С). Для популяции из Ванкувера (Канада) (Anderson, 2000) известны минимальная и максимальная продолжительности развития при константных температурах 15.8 °С (29.9—36.4 дня), 20.6 °С (21.4—23.8 дня) и 23 °С (18.9—20.8 дня) — эти результаты частично совпадают с нашими данными.

Влияние постоянных и переменных температур (в пределах зоны оптимума) на длительность развития других видов мух неоднозначно. Так, по литературным данным, переменные температуры несколько ускоряют развитие каллифорид *Calliphora vomitoria* L., *Protophormia terraenovae* R.-D. и *Lucilia sericata* Mg., но замедляют развитие *C. vicina*, *Chrysomya macellaria* F., *Ch. rufifacies* Macquart, *Phormia regina* Mg. и *Phaenicia sericata* Mg. (Hangstrum, Hangstrum, 1970; Greenberg, 1991; Davies, Ratcliffe, 1994). У большинства исследованных видов насекомых из других таксонов параметры термолабильности развития, определенные при постоянных температурах, позволяют достаточно точно прогнозировать скорость развития в условиях естественных термопритмов (Саулич, 1999).

ВЫВОДЫ

1. Полевые эксперименты показали, что характер сезонного изменения скорости преимагинального развития особей из санкт-петербургской популяции *Calliphora vicina* в естественных условиях определяется сезонной динамикой среднесуточной температуры.

2. Корреляция между скоростью развития и среднесуточной температурой достаточно хорошо аппроксимируется линейными уравнениями регрессии; сумма эффективных температур, необходимая для развития от яйца до пупария, составляет около 140 гр.-дн. при пороге 5.8 °С, а от яйца до имаго — около 320 гр.-дн. при пороге 4.8 °С. Скорости преимагинального развития каллифоры в лабораторных условиях (при постоянных температурах от 12 до 23 °С) и при соответствующих им естественных термопритмах мало отличаются.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят искреннюю благодарность О. И. Спириной (ЗИН) за помощь в проведении работы и А. П. Несину (Санкт-Петербургский государственный университет) за предоставление 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» и госконтракта № 16.518.11.7070 «Изучение биологического разнообразия мировой фауны современными методами с использованием уникальных фондовых коллекций Зоологического института РАН».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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., Марченко М. И. Использование температурных параметров мух в судебно-медицинской практике // Суд.-мед. экспертиза. 1984. Вып. 1. С. 16—19.
- 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.
- Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых. М., 1961. 286 с.
- Марченко М. И. Классификация энтомофауны трупа. Биология мух и их судебно-медицинское значение // Суд.-мед. экспертиза. 1980. Вып. 2. С. 17—20.
- 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.
- Саулич А. Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб., 1999. 247 с.
- Тамарина Н. А. Основы технической энтомологии. М.: Изд-во МГУ, 1990. 203 с.
- Черныш С. И. Как лечить то, что не лечится? // Санкт-Петербургский университет. 31 октября 2006. С. 32—37.
- Шаронов В. В. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости. М.; Л., 1945. 198 с.
- Anderson G. S. Minimum and maximum development rates of some forensically important Calliphoridae (Diptera) // J. Forensic Sci. 2000. Vol. 45, N 4. P. 824—832.
- Currah L., Ockeldon D. Pollination activity of blowflies and honeybees on onion in breeders cages // Ann. Appl. Biol. 1984. Vol. 105. P. 167—176.
- Davies L., Ratcliffe G. G. Development rates of some pre-adult stages in blowflies with reference to low temperatures // Med. Vet. Entomol. 1994. Vol. 8. P. 245—254.
- Donovan S. E., Hall M. J. R., Turner B. D., Moncrieff C. B. Larval growth rates of the blowfly, *Calliphora vicina*, over a range of temperatures // Med. Vet. Entomol. 2006. Vol. 20. P. 106—114.
- Fraenkel G., Bhaskaran C. Pupariation and pupation in cyclorrhaphous flies (Diptera): terminology and interpretation // Ann. Ent. Soc. Amer. 1973. Vol. 66, N 2. P. 418—422.
- Greenberg B. Flies as forensic indicators // J. Med. Entomol. 1991. Vol. 28, N 5. P. 565—577.
- Hangstrum D. V., Hangstrum W. R. A simple device for producing fluctuating temperatures, with an evaluation of the ecological significance of fluctuating temperatures // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1970. Vol. 63. P. 1385—1389.
- Kenny N. A. P., Saunders D. S. Adult locomotor rhythmicity as «hands» of the maternal photoperiodic clock regulating larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* // J. Biol. Rhythms. 1991. Vol. 6. P. 217—233.
- Nachtigall W. *Calliphora erythrocephala* as a model system for analyzing insect flight // Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology. Oxford, N. Y., 1984. Vol. 5. P. 571—605.
- 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. Geographical strains and selection for the diapause trait in *Calliphora vicina* // Insect Timing: Circadian Rhythmicity to Seasonality. N. Y., 2001. P. 113—121.
- Saunders D. S. Insect Clocks. Amsterdam, 2002. 560 p.

Smith K. G. V. A Manual of Forensic Entomology. Ithaca, N. Y., 1986. 205 p.
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.

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

Поступила 11 IV 2011.

SUMMARY

Open field experiments with the blowfly, *Calliphora vicina* originated from St. Petersburg environs showed that the correlation between the rate of its pre-imaginal development in 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 constituted 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 minimum duration of development (6—8 days from the egg to the puparium stage and 16—20 days from the egg to the adult stage) was recorded during the period of maximum average temperatures (22—23 °C) from 8 July to 15 August of 2010 and 2011. The rate of development under natural thermorhythms was not significantly different from that in laboratory conditions at constant temperatures from 12 to 23 °C.