

УДК 595.773.4 (571.6)

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ КАЛЛИФОРИД (DIPTERA:
CALLIPHORIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

С.Д. Артамонов

Уссурийский филиал Дальневосточного федерального университета,
г. Уссурийск. E-mail: artamonov-sd@yandex.ru

Рассматриваются особенности преимагинального и имагинального питания каллифорид фауны Дальнего Востока России. Выделяются экологические комплексы, трофические группировки и указывается их видовой состав. Обсуждаются вопросы, касающиеся синантропизма каллифорид.

К настоящему времени на территории Дальнего Востока России зарегистрировано 50 видов каллифорид. Несмотря на сравнительно небольшое видовое разнообразие, это семейство можно считать одним из значимых компонентов экосистем. Достаточно отметить, что представители каллифорид населяют все типы наземных сообществ, при этом плотность их популяций всюду весьма высока. Большинство видов семейства входят в состав экологического комплекса деструкторов органики животного происхождения (трупов, экскрементов). Значительная часть видов входит в синантропную диптерофауну, при этом каллифориды если не качественно, то количественно доминируют в антропоценозах и имеют заметное медицинское и ветеринарное значение, поддерживая циркуляцию болезнетворных агентов. Отдельные представители семейства паразитируют на различных видах беспозвоночных и позвоночных, а также возбуждают раневые миазы у человека и домашних животных.

На Дальнем Востоке России исследовались трофические и топические связи отдельных видов (Артамонов, 1995, 1997; Озеров, 1989; Петрова, 1968, 1973, 1974), а также возможность использования каллифорид как индикаторной группы при анализе состояния экосистем (Артамонов, 2005а). Однако генерализованная экологическая характеристика каллифорид региона до настоящего времени отсутствует.

В данном сообщении основное внимание уделено трофической составляющей видовых экологических ниш каллифорид. В первую очередь рассматриваются особенности их преимагинального питания.

В одной из предыдущих работ, посвященной таксономически и экологически близкому к каллифоридам семейству саркофагид (*Sarcophagidae*), мы уже отмечали существующие в диптерологической литературе разночтения в трактовке экологических терминов (Артамонов, 2005б). Они касаются преимущественно трофики личиночных стадий развития. Имагинальное питание гораздо менее разнообразно и его описание в достаточной степени унифицировано. На наш взгляд, трудности в создании единой классификации трофических группировок высших двукрылых связаны, во-первых, с терминологической неясностью, во-вторых, с часто встречающимся смешением таких понятий как среда обитания и пищевая среда. К примеру, некрофагия и некробионтность иногда понимаются в качестве синонимов, в то время как в первом случае имеется в виду трофическая, во втором – топическая связь с объектами среды. Кроме того, известно, что некоторые виды двукрылых, развиваясь в трупе животного, питаются не его содержимым, а представителями других видов, то есть по своей трофике являются не некрофагами, а типичными хищниками (мы предлагаем называть такие виды некробионтными хищниками). В плане неточного применения терминологии можно указать такие понятия как «сапрофагия», «некрофагия», которые далеко не всегда используются целесообразно. Следует очередной раз подчеркнуть, что сапрофагия предусматривает питание мертвой органикой исключительно растительного происхождения (гниющие плоды, листья, стебли и т.п.). При некрофагии используется мертвый белок животного происхождения (трупы животных). Смешение этих понятий приводит к ошибкам при изучении потоков энергии в экосистемах. Кроме того, в случае, если личинки какого-либо вида каллифорид могут развиваться как в трупах животных, так и их экскрементах, некоторые авторы весьма свободно используют при описании трофики понятия «копро-некрофагия» и «некро-копрофагия», не объясняя их функциональных отличий. В тоже время, по принятой в биологии традиции последняя часть подобных терминов является базовой, следовательно, она должна отражать трофический преферендум вида, в то время как первая часть термина указывает на факультативную «добавку» к основному пищевому ресурсу. Некоторые трудности вызывает, кроме того, использование понятия «паразитизм» в применении к личинкам двукрылых, в том числе и каллифорид. К примеру, виды, личинки которых облигатно развиваются в живых тканях позвоночных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих), обычно называют в диптерологической литературе особым термином – «миазные мухи», избегая при этом конкретизации типа биотических взаимоотношений. В то же время, миазообразование – это не экологический, а медико-ветеринарный термин (*myiasis*) и характеризует особый тип повреждений, наносимых личинками различных семейств двукрылых насекомых организму позвоночного животного или человека. С экологической же точки зрения это – типичный паразитизм, который может выступать как в

форме эктопаразитизма, так и эндопаразитизма. В этом смысле, на наш взгляд, наиболее правильна позиция известного диптеролога А. Драбер-Монько (Draber-Moňko, 2004), которая в своей фундаментальной монографии дает весьма точные описания этого проявления жизнедеятельности каллифорид.

Мы предлагаем рассмотреть в первую очередь особенности преимагинальных трофических группировок видов каллифорид, обитающих в условиях изучаемого региона. В качестве критерия при причислении представителя семейства к той или иной группировке мы используем данные только по трофическим предпочтениям видов, не учитывая весь его пищевой диапазон. Последнее понятие гораздо шире, поскольку включает и ряд других, не всегда типичных для вида трофических сред, использование которых объясняется фактором случайности (который, впрочем, может оказаться эволюционным толчком к освоению новых экониш). К примеру, некоторые каллифориды-некрофаги иногда обнаруживаются не только в типичных пищевых средах, но и в ранах позвоночных животных. Факультативность этого явления очевидна, поэтому причислять данные виды к зоофагам нецелесообразно. Кроме того, мы предлагаем отказаться от использования (по крайней мере, в отношении каллифорид и саркофагид) понятия «личиночная полифагия», поскольку оно неинформативно и не определяет место вида в энергетике экосистемы. Применение этого понятия, однако, вполне уместно при описании экологии имаго двукрылых, о чем будет сказано ниже.

Трофика личиночных стадий каллифорид

Трофические группировки личинок каллифорид Дальнего Востока России объединяются в два экологических комплекса.

I. Комплекс деструкторов

Экологическая роль видов деструктивного комплекса заключается в физической и химической переработке трупов организмов, экскрементов. Благодаря жизнедеятельности двукрылых – некрофагов и копрофагов, как известно, происходит ускоренное вовлечение мертвой органики в экосистемные циклы. Известно, что личинки каллифорид этого экологического комплекса обладают поведенческими и физиолого-биохимическими адаптациями, позволяющими пройти цикл развития в короткие сроки. Они выделяют протеолитические энзимы (в частности, коллагеназу), осуществляя таким образом распад коллагена и эластина (Draber-Moňko, 2004). Пищевой субстрат приобретает полужидкую консистенцию, что способствует активному перемещению личинок внутри него и эффективному усвоению органики. Некоторые исследователи полагают, что такой способ питания был большим шагом вперед в эволюции как каллифорид, так и других групп высших двукрылых (Disney, 1986). Следует отметить, что фотофобия личинок заставляет их перемещаться вглубь субстрата, что в значительной степени предохраняет их от воздействия хищников, а также

защищает от экстремальных погодных условий. По нашим наблюдениям каллифориды (как, впрочем, и их основные конкуренты – саркофаги) в процессе питания обычно не нарушают поверхность пищевого субстрата, создавая таким образом относительно автономную среду обитания, своеобразную микрокосмическую сукцессионную среду. Только на завершающей стадии развития личинок происходит полная деструкция трофической среды, после чего главной их задачей является максимально быстрое перемещение в почву для формирования пупария. Именно в этот период онтогенеза личинки наиболее уязвимы для многочисленных хищников (в основном из семейств Formicidae, Vespidae, Carabidae). По нашим данным успешная миграция удается далеко не всем личинкам, завершившим питание – в результате синергизма целого ряда факторов (повышенная плотность почвы, неблагоприятные погодные условия, обилие хищников, паразитов) гибель составляет 20-30% от их общего числа.

По трофическим предпочтениям в комплексе деструкторов выделяются группировки некрофагов и копро-некрофагов. Необходимо отметить, что специализированные копрофаги среди каллифорид дальневосточной фауны не обнаружены.

Некрофаги. Личинки каллифорид-некрофагов развиваются в трупах позвоночных животных, а также в отбросах мясо- и рыбокомбинатов, звероводческих хозяйств, в пищевых отходах человека. Представители этой трофической группировки предпочитают заселять пищевые среды достаточно большого объема. По классификации, предложенной А.Л. Озеровым (1989), в весовом выражении это объекты от средних (0.5-10 кг) до очень крупных (свыше 150 кг). Личинки каллифорид обнаруживаются в трупах на I–III стадиях разложения, редко – на IV стадии. При одновременном питании личинок разных возрастов и высокой плотности их населения нами отмечены случаи каннибализма. В синантропных ценозах (в том числе урбанизированных) некрофаги часто заселяют мясо и рыбу, в том числе и в жилых помещениях. Самки в ряде случаев откладывают яйца на шерсть новорожденных домашних животных (собак, кошек), однако, по нашим наблюдениям, личинки не способны к дальнейшему развитию и погибают. Исключением в данном случае является миазообразование, которое носит факультативный характер. Необходимым условием для его проявления является наличие открытых ран на теле животного.

Группировка некрофагов включает 11 видов: *Calliphora genarum* Ztt., *C. subalpina* Rindahl, *C. terraenovae* Mcq., *Cynomya mortuorum* L., *C. cadaverina* R.-D., *Lucilia magnicornis* Siebke, *L. caesar* L., *L. ampullacea* Vill., *L. silvarum* Mg., *Boreelus atriceps* Wd., *Protophormia terraenovae* R.-D.

Копро-некрофаги. Как и представители предыдущей трофической группы, развиваются в трупах позвоночных, мясных и рыбных отбросах, но в равной мере заселяют и экскременты млекопитающих-зоофагов и полифагов (реже – фитофагов) а также фекалии человека. Личинки обнаруживаются в пищевых средах различного объема. Группировка включает 13 видов: *Aldrichina grahami* Aldrich, *Calliphora vicina* R.-D., *C. nigribarbis* Vollenhoven, *C. vomitoria* L., *C. uralensis* Vill., *C. loewi* Enderlein, *Triceratopiga calliphoroides* Rohd., *Lucilia cuprina* Wd., *L. sericata* Mg., *L. illustris* Mg., *Chrysomya albiceps* Wd., *C. megacephala* F., *Phormia regina* Mg.

II. Комплекс зоофагов

Хищники. В группировку входит один вид – *Stomorhina discolor* F., личинки которого хищничают в гнездах муравьев рода *Camponotus* (Вервес, Хрокало, 2006).

Эндопаразиты дождевых червей. Потомство размещается самкой или непосредственно на покровы червя, или на краю его норы. Заражение наиболее обычно в период дождей, когда хозяева в массе появляются на поверхности почвы. В результате инвазии черви погибают. Паразитизм достоверно известен для 7 видов дальневосточных калифорид: *Bellardia stricta* Vill., *B. chosenensis* Chen, *B. bayeri* Jacentkovsky, *B. nartshukae* Grunin, *Onesia subalpina* Kurahashi, *Pollenia pectinata* Grunin, *P. rudis* F. Указанные виды развиваются в представителях родов *Allobophora* и *Eisenia* (Lumbricidae). Влияние калифорид на плотность популяций дождевых червей изучено недостаточно.

Эндопаразиты наземных моллюсков. Яйца откладываются в мантийную полость хозяина. Личинки развиваются внутри раковины моллюска, постепенно выедая жизненно важные органы. Инвазия приводит к гибели хозяина. В регионе отмечен паразитизм трех видов: *Melinda gentilis* R.-D., *M. io* Kurahashi, *Pollenomyia sinensis* Seguy. Хозяевами являются легочные моллюски (Pulmonata): *Bradibaena maackii* (Gerstf.), *B. middendorffi* (Gerstf.) (Bradibaenidae), виды рода *Succinea* (Succineidae).

Экто- и эндопаразиты позвоночных. Потомство размещается самкой на открытые раны, иногда на неповрежденные покровы амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Группировка включает 9 видов: широко распространенный облигатный паразит жаб и лягушек *Lucilia bufonivora* Moniez, подкожный паразит копытных *Booporus inexpectatus* Grunin, кожные паразиты птенцов *Protocalliphora ambliogma* Peus, *P. azurea* Fl., *P. mariyamensis* Kano et Shinonaga, *P. sabroskyi* Grunin, *P. rognesi* Thompson et Pont, *P. proxima* Grunin, подкожный паразит птенцов нескольких десятков видов птиц *Trypocalliphora braueri* HendeI.

Для ряда представителей семейства трофические связи личинок остаются неизвестными, их можно указать только предположительно, с учетом данных по экологии таксономически близких видов. В частности, *Polleniopsis mongolica* Seguy и *Pollenomyia okazakii* Kano – вероятные паразиты дождевых червей или моллюсков; у *Lucilia chini* Fan, *L. regalis* Mg., *L. shenyangensis* Fan не исключена копро- или некрофагия. Сведения о трофике личинок *Gymnadichosia pusilla* Vill. и *Stomorhina obsoleta* Wd. отсутствуют. Впрочем, приведенные выше предположения могут оказаться неточными, поскольку у калифорид значительные видовые отличия по трофике личинок наблюдаются даже в пределах одного рода.

Трофика имаго калифорид

Имагинальное питание калифорид характеризуется отсутствием специализации в выборе пищевого субстрата. Все виды дальневосточной фауны следует отнести к категории полифагов. По данным Н.А. Куликовой (2004) их ротовой

аппарат относится к разрыхляюще-фильтрующе-сосущему морфотипу. Следовательно, имаго каллифорид имеют возможность использовать органику как животного, так и растительного происхождения в жидком или полужидком состоянии. Преферендумы в питании легко проверяются при сборе мух на приманки с использованием стандартных ловушек, а также путем отловов с тех или иных трофических сред. Предпочитаемые пищевые среды – трупы позвоночных, их экскременты, мясные и рыбные продукты питания человека, нектар растений, падь тлей. Кроме того, каллифориды отмечались нами во время питания потовыми выделениями человека, слизистыми выделениями парнокопытных, кровью и лимфой на открытых ранах позвоночных, клеточным соком на поврежденных участках древесных растений, детритом на берегах водоемов, гемолимфой больных и погибших куколок и гусениц чешуекрылых. На территории рыбообрабатывающих комбинатов каллифориды отмечены в процессе питания органикой, которой пропитан грунт.

Место каллифорид в комплексе синантропных двукрылых

Говоря о каллифориде, нельзя не отметить их место в комплексе синантропных двукрылых. В принципе, история изучения этого семейства началась именно с описания видов, входящих в окружение человека. Синантропию, по нашему мнению, следует понимать как принадлежность вида к антропоценозу, в котором постоянное присутствие человека определяет характеристики экологических ниш и является доминирующим фактором, «разрешающим» или «запрещающим» вселение представителей естественной фауны в антропогенные условия. Обычно в указанном комплексе диптерологи выделяют две группировки видов: *эусинантропы* (эндофильные и экзофильные) и *гемисинантропы* (коммуникативные и акоммуникативные). Представителей фауны, избегающих каких-либо экологических контактов с человеком и, следовательно, не входящих в синантропный комплекс, принято называть *асинантропами*. Как мы уже отмечали (Артамонов, 2006) эусинантропные каллифориды в экосистемах Дальнего Востока России не представлены. Специализированная экологическая связь с человеком, как единственным «поставщиком» пищевых сред для личинок и имаго, характерна только для регионов с весьма высокой плотностью населения (к примеру, в южных и восточных провинциях Китая, а также в Корее и Японии). В изучаемом регионе пока не выявлено ни одного вида каллифорид, который обитал бы исключительно в населенных пунктах. Группировка гемисинантропов включает виды с гораздо большей экологической пластичностью в сравнении с эусинантропами. Их популяции способны заселять как окультуренные, так и естественные ценозы, хотя в первых плотность их популяций обычно выше, чем во вторых. Соотношение «диких» и синантропных популяций конкретного вида может быть совершенно разным в зависимости от региона обитания. К примеру, в условиях северных и северо-восточных территорий Дальнего Востока России (Чукотка, Камчатка) популяции гемисинантропов «втянуты» почти исключительно в населенные пункты всех типов, а на юге региона (Приморье) они более-менее равномерно распре-

делены как в естественных, так и антропогенных ценозах. Коммуникативные гемисинантропы в процессе адаптиогенеза формировали (и продолжают формировать) связи с человеком на трофической основе – состояние их популяций непосредственно зависит от наличия в антропоценозе пищевых отходов, экскрементов человека и домашних животных, останков синантропных млекопитающих и птиц. По пищевой специализации личинок это некрофаги и копро-некрофаги, развивающиеся в указанных трофических средах. В данную подгруппу гемисинантропов мы включаем 22 вида дальневосточной фауны. Это все восемь представителей рода *Calliphora* (*C. genarum* Ztt., *C. subalpina* Ringdahl, *C. vicina* R.-D., *C. vomitoria* L., *C. nigribarbis* Vollenhoven, *C. uralensis* Vill., *C. terraenovae* Mcq., *C. loewi* Enderlein), шесть видов рода *Lucilia* (*L. cuprina*, *L. illustris*, *L. caesar*, *L. sericata*, *L. ampullacea*, *L. shenyangensis* Fan), а также *Aldrichina grahami* Aldrich, *Triceratopyga calliphoroides* Rohd., *Chrysomya albiceps* Wd., *Ch. megacephala* F., *Phormia regina* Mg., *Protophormia terraenovae* R.-D., *Synomya mortuorum* L. и *C. cadaverina* R.-D.

Акоммуникативные гемисинантропы связаны с человеком исключительно в топическом аспекте. Плотность их популяций значительно выше (в сравнении с естественными ценозами) на территориях населенных пунктов, в лесопарковых и дачных зонах, сельскохозяйственных угодьях, площадках лесоразработок и т.д. Причина этого явления заключается в том, что такого рода биотопы часто служат местами довольно плотного сосредоточения хозяев паразитических каллифорид. В указанную подгруппу следует включить всех указанных выше эндопаразитов дождевых червей (7 видов). В качестве примера можно указать на стабильно высокую численность в городских и сельских населенных пунктах видов рода *Pollenia*.

Асинантропы – это в первую очередь специализированные в трофическом отношении виды, для которых переход к синантропии в эволюционном аспекте закрыт в связи с отсутствием соответствующих преадаптаций. В данную группу мы включаем всех паразитов наземных моллюсков и позвоночных (12 видов). Кроме того, к асинантропам следует отнести некоторых некрофагов и зоофагов, которые по неясным пока причинам (возможно, имеет место биотопическая специализация) не сформировали контактов с человеком и его окружением. В частности, это *Lucilia magnicornis* Siebke, который и в западных частях своего ареала отмечен как асинантроп (Nuorteva, 1963), некрофаг и факультативный паразит амфибий *L. silvarum* Mg. Следует отметить, что некоторые асинантропные виды спорадически отмечаются в отлогах на территории населенных пунктов, однако возникновение их популяций в этих условиях невозможно из-за отсутствия необходимого комплекса для формирования экологических ниш.

ЛИТЕРАТУРА

- Артамонов С.Д. Каллифориды (Calliphoridae, Diptera) г. Уссурийска // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 2. Уссурийск, 1995. С. 3–10.
Артамонов С.Д. Каллифориды (Calliphoridae, Diptera) Уссурийского заповедника // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 3. Уссурийск, 1997. С. 1–5.

Артамонов С.Д. Возможности использования данных по фауне и экологии двукрылых насекомых семейств Sarcophagidae и Calliphoridae (Diptera) при анализе состояния экосистем // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 9. Уссурийск, 2005а. С. 5–9.

Артамонов С.Д. Особенности использования некоторых экологических терминов в диптерологии (на примере семейств Sarcophagidae и Calliphoridae) // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 16. Владивосток: Дальнаука, 2005б. С. 81–85.

Артамонов С.Д. Особенности формирования синантропии у саркофагид и каллифорид (Diptera: Sarcophagidae, Calliphoridae) // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2006. С. 184–186.

Вервес Ю.Г., Хрокало Л.А. Сем. Calliphoridae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 4. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 15–60.

Куликова Н.А. Сравнительная морфология ротового аппарата имаго мух семейств калиптратного комплекса (Diptera, Caliptrata). Эколого-эволюционные аспекты. Автореф. дисс... докт. биол. наук. С-Петербург, 2004. 45 с.

Петрова Б.К. Фаунистико-экологический обзор синантропных Diptera Южного Приморья // Энтомологическое обозрение. 1968. Т. 47, вып. 1. С. 95–105.

Петрова Б.К. Экологическая характеристика синантропных и зоофильных мух юга Приморского края // Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 2. Новосибирск, 1973. С. 78–83.

Петрова Б.К. Определитель синантропных мух Приморья. Новосибирск: Наука, 1974. 101 с.

Озеров А.Л. К изучению некробионтных двукрылых насекомых Дальнего Востока // Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока. М.: МГУ, 1989. С. 114–142.

Disney R.Y.L. Morphological and other observations on *Chonocephalus* (Phoridae) and phylogenetic implications for the Cyclorrhapha (Diptera) // J. Zool. 1986. Vol. 210. P. 77–87.

Draber-Moňko A. Calliphoridae. Fauna Polski. Т. 23. Warszawa: Muzeum I Instytut Zoologii, 2004. 661 p.

Nuorteva P. Synantrophy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland // Suomen Hyont. Aikak. 1963. Vol. 29. P. 1–49.

филиал

THE PECULIARITIES OF ECOLOGY OF BLOWFLIES (DIPTERA: CALLIPHORIDAE) OF RUSSIAN FAR EAST

S.D. Artamonov

Ussuryisk Branch of the Far Eastern Federal University, Ussuryisk, Russia.

The feeding trends of imago and larvae of blowflies of the fauna of the Russian Far East are contemplated. The ecological complexes and trophic groups are discriminated and their species composition is given. The synanthropic blowflies are discussed.